

JOSIANE VALERIA SOARES BISON

**Estratégias funcionais das árvores na Caatinga
Arbórea, Minas Gerais: características morfofisiológicas,
anatômicas e filogenéticas**

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

São Paulo
2020

JOSIANE VALERIA SOARES BISON

**Estratégias funcionais das árvores na Caatinga
Arbórea, Minas Gerais: características morfofisiológicas,
anatômicas e filogenéticas**

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

ORIENTADOR: DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR
CO ORIENTADOR: DR. TOMAS FERRERIA DOMINGUES

Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECAS E
MAPOTECAS**

B622e Bison, Josiane Valéria Soares
Estratégias funcionais das árvores na caatinga arbórea, Minas Gerais:
características morfofisiológicas, anatômicas e filogenéticas / Josiane
Valéria Soares Bison. - - São Paulo, 2020.
132p.; il.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de
Infraestrutura e Meio Ambiente, 2020.
Bibliografia.

1. Florestas secas. 2. Evitação à desidratação. 3. Tolerância a
desidratação. I. Título.

CDU: 581.526.42

*Dedico aos meus familiares e amigos que estiveram
Ao meu lado sempre que necessário.*

“There are many hypotheses in science which are wrong; that’s perfectly all right, it’s the aperture to finding out what’s right. Science is a self-correcting process. To be accepted, new ideas must survive the most rigorous standards of evidence and scrutiny...” — Carl Sagan, Cosmos

Agradecimentos

Apoios e incentivos foram necessários para a realização e desenvolvimento desta Tese. Assim, faço meus sinceros agradecimentos:

Ao professor e pesquisador Dr. Marcos M. P. Aidar pela oportunidade e pela experiência na pesquisa científica e aos momentos de discussão sobre os temas de interesse e ensinamentos.

Ao professor e pesquisador Dr. Jonathan Lloyd (Imperial College of London) pela colaboração financeira para realização das atividades em campo, sem o seu apoio este estudo não poderia ser realizado. Ao professor e pesquisador Dr. Tomas Ferreira Domingues por participar como coorientador e por colaborar com dicas e discussões acerca do assunto abordado.

À professora e pesquisadora Dra. Adriana Hissae Hayashi pelas orientações e sugestões e ao Núcleo de Pesquisa em Anatomia (Instituto de Botânica de São Paulo) que possibilitou a realização das análises anatômicas concluídas para esta Tese.

Agradeço imensamente aos colaboradores da Universidade de Lavras (UFLA – MG): professor e pesquisador Dr. Rubens Santos e seus alunos Cléber Rodrigo, Fernanda Gianasi e Paola Santos pelo imenso esforço dedicado em campo colaborando com a coleta e processamento do material de estudo. Sem a colaboração deles não seria possível coletar tantos dados em tão pouco tempo. Imensamente grata, também, pela amizade que surgiu a partir desta etapa.

Ao Instituto de Botânica de São Paulo e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente pela oportunidade e infraestrutura concedida, além do apoio financeiro PROAP para aquisição de insumos para realização das análises anatômicas. Ao Núcleo de Pesquisa em Fisiologia e Bioquímica e aos funcionários e colegas ali presentes que, de alguma forma, contribuíram para a execução experimental deste trabalho e pela infraestrutura disponível.

Aos meus familiares que, sempre que possível, estiveram presentes concedendo apoio e coragem para seguir e aos meus queridos amigos sempre ao meu lado me incentivando a nunca desistir.

E, por fim, à Fundação de Amparo à Pesquisa de São Paulo (Fapesp: Processo 15/50488-5; sob a coordenação geral de Dr. Jonathan Lloyd – Imperial College of London) pelo apoio financeiro para execução das atividades de campo e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de estudos.

Resumo geral

Formações florestais localizadas na região tropical têm papel importante, por exemplo, na manutenção da biodiversidade, ciclos biogeoclimáticos e regulação do clima, no entanto, a exploração indiscriminada dessas florestas tem se intensificado e são esperados efeitos negativos em função das mudanças ambientais e climáticas. Dentre as formações florestais tropicais, Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), recentemente, foi reconhecida como um extenso bioma de ampla distribuição geográfica formada por áreas disjuntas (núcleos). Apesar da elevada sazonalidade em que estão submetidas, formações de FTSS abrigam elevado endemismo florístico e elevada beta-diversidade. O Domínio das Caatingas ocupa uma das áreas disjuntas mais contínuas e de maior extensão das FTSS. Considerando o avanço da degradação e fragmentação ambiental, estudos que abordam estratégias ecológicas das plantas são relevantes para contribuir na compreensão de como as plantas utilizam os recursos e funcionam e os danos causados pela exploração indiscriminada por atividades humanas. O uso de abordagens baseadas em características funcionais (CF) e relações filogenéticas, como ferramenta de investigação, tem aumentado nos anos mais recentes porque seus padrões apresentados pelas plantas ampliam a compreensão dos mecanismos ecológicos que envolvem a interação entre os organismos e seus ambientes de ocorrência. Assim, as variações encontradas nas CF são decorrentes de pressões ambientais e evolutivas. O presente estudo consiste em 8 áreas e as espécies coletadas estão inseridas em uma matriz vegetacional de Caatinga Arbórea (Domínio das Caatingas, FTSS). A presente tese teve como objetivo geral explorar os padrões de características funcionais da planta entre 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea. Os achados obtidos deste estudo podem contribuir para o conhecimento do funcionamento e estruturação das comunidades de plantas sob disponibilidade hídrica limitada e a importância em preservar a diversidade de espécies que estão sob declínio em função das mudanças ambientais antropogênicas.

Palavras-chave: florestas secas, evitação à desidratação, tolerância à desidratação, sinal filogenético, disponibilidade hídrica limitada

General abstract

Forest formations located in the tropical region play an important role, for example, in maintaining biodiversity, biogeoclimatic cycles and climate regulation, however, the indiscriminate exploitation of these forests has intensified and negative effects are expected due to environmental and climatic changes. Among the tropical forest formations, Seasonally Dry Tropical Forests (SDTF), was recently recognized as an extensive biome with a wide geographic distribution formed by disjunct areas (nuclei). Despite the high seasonality to which they are submitted, formations of SDTF harbor high floristic endemism and high beta-diversity. The Caatingas Domain occupies one of the most continuous and most extensive disjunct areas of the SDTF. Considering the progress of environmental degradation and fragmentation, studies that address ecological strategies of plants are relevant to contribute to the understanding of how plants use resources and work and the damage caused by indiscriminate exploitation by human activities. The use of approaches based on functional traits (traits) and phylogenetic relatedness, as an investigation tool, has increased in recent years because their patterns presented by plants expand the understanding of ecological mechanisms that involve the interaction between organisms and their occurrence environments. Thus, the variations found in traits are due to environmental and evolutionary pressures. The present study consists of 8 areas and the species collected are inserted in a vegetation matrix of Arboreal Caatinga (Caatingas Domain, FTSS). The present thesis had as general objective to explore the patterns of functional characteristics of the plant among 25 representative species of Arboreal Caatinga. The findings obtained from this study may contribute to the knowledge of the functioning and structuring of plant communities under limited water availability and the importance of preserving the diversity of species that are in decline due to anthropogenic environmental changes.

keywords: dry forests, avoiding dehydration, tolerance to dehydration, phylogenetic signal, limited water availability

LISTA DE FIGURAS

Introdução geral

Figura 1 – Distribuição de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS; conhecidas em inglês por *Seasonally Dry Tropical Forests – SDTF*) na região Neotropical: 1. Caatingas; 2. Misiones; 3. Região Chiquitano Boliviano; 4. Núcleos Piedmont; 5. Vales Interandinos Boliviano e Peruano; 6. Equador Costa Pacífico; 7. Vales Interandinos Colombiano; 8. Costa Caribenha Colombia e Venezuela; 9. América Central; 10. Antilhas. Savanas: Ce, Cerrado. Ll, Llanos. Ru, Rupununi. Ch, Chaco. Extraído de Pennington et al. (2000)..... 2

Figura 2 – Localização geográfica do Domínio das Caatingas no nordeste brasileiro. O Domínio é circundando pelos Domínios da Mata Atlântica e Cerrado. O Domínio é predominantemente dominado por áreas de cristalino, em cinza, e sedimentar, em branco. As áreas destacadas em amarelo escuro são referentes a áreas cársticas. As áreas hachuradas correspondem a áreas ecotonais. As principais áreas de embasamento sedimentar dentro do Domínio das Caatingas são: TJ Tucano-Jatobá; IBI Ibiapaba; ARA Araripe; SF Dunas continentais do São Francisco; POT Potiguar. Extraído de Moro et al. (2016)..... 5

Figura 3 – Localização geográfica dos municípios e fragmentos (pontos amarelos) no extremo sul do Domínio Caatinga, norte de Minas Gerais, onde o estudo foi realizado. O estudo foi conduzido em oito áreas distribuídas em seis fragmentos (situados em cinco municípios): BON-01 (Bonito de Minas), DEC-02 (Januária), PNP-02 (Itacarambi), MON-01 (Montalvânia), BAH-04 (Manga) e BAH-05 (Manga)..... 11

Figura 4 – Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado..... 14

Figura 5 – Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. I: Floresta furado; J–K: Afloramento sem solo; L–M: afloramento com solo..... 15

Capítulo 1

Figura 1.1 – Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo. Características funcionais: Área

específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM), Razão Carbono: Nitrogênio (C: N) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado. 39

Figura 1.2 – Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais nas 11 famílias coletadas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo. Características funcionais: Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM), Razão Carbono: Nitrogênio (C: N) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado..... 40

Figura 1.3 – Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) do presente capítulo. Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM), Razão Carbono: Nitrogênio (C: N) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado.... 42

Figura 1.4 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) do presente capítulo. Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score). 44

Figura 1.5 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) do presente capítulo. Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score)..... 45

Capítulo 2

Figura 2.1 – Imagem de microscopia de luz de secção transversal foliar indicando as medidas anatômicas. Espessuras da lâmina foliar (EF, μm), epiderme da superfície adaxial (EAD, μm), epiderme da superfície abaxial (EAB, μm), parênquima paliçádico (PL, μm), parênquima lacunoso (Pl, μm). Barra: 25 μm 68

Figura 2.2 – Análise de Componentes Principais. Foram selecionadas 11 características foliares anatômicas (espessura foliar – EF, espessura da epiderme da superfície adaxial, espessura da epiderme da superfície abaxial, espessura do parênquima paliçádico e espessura do parênquima lacunoso e razão paliçádico/lacunoso – PP/PL); morfológicas (área foliar específica – AFE e conteúdo de matéria seca foliar – CMSF) e químicas (composição isotópica estável de carbono – $\delta^{13}\text{C}$, razão carbono e nitrogênio – C/N, fósforo – P e nitrogênio – N) que são importantes indicadores de estratégias de uso e captura de recursos entre as espécies..... 71

Figura 2.3 – Análise de componentes principais indicando a variação entre as famílias. Os pontos indicam as médias de cada espécie estudada. Os números correspondem às espécies que mais contribuíram para a construção dos eixos 1 e 2. 72

Figura 2.4 – Análise de componentes principais indicando a variação das espécies (pontos) em relação às áreas de estudo. Ctr: Quanto maior a contribuição (mais vermelho), mais a observação (pontos) contribui para a componente principal. Agp: Agropop, bm: Bonito de Minas, per: Peruaçu, ffu: Floresta Fuurado; fu: Furado, areia: Areia, afs: Afloramento com solo, afn: Afloramento sem solo. Os pontos indicam a média de cada espécie estudada. 73

Figura 2.5 – Resultado da análise de k-means entre as 24 espécies de Caatinga Arbórea distribuídas em 8 áreas no extremo sul do Domínio das Caatingas. A análise separou 3

clusters e duas características que mais contribuíram para o estudo. CMSF: conteúdo de matéria seca foliar (g g^{-1}); Adaxial: espessura da epiderme da superfície adaxial (μm). Os pontos indicam a média de cada espécie estudada. 74

Capítulo 3

Figure 3.1: Location of Arboreal Caatinga fragments, studied in the Northern Minas Gerais State, Brazil; 1. Bonito de Minas; 2. Agropop; 3. Peruaçu; 4. Sand; 5. Furado; 6. Furado Forest; 7. rocky outcrop and 8. rocky outcrop with soil (for site description see Table 1). (Source: Institute of Applied Geosciences, MG). 97

Figure 3.2: Comparison between the coefficients of determination (R^2) observed for fixed effects (environmental variables) and random effects (taxonomic and plot levels) for each of the evaluated functional characteristics for the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest collected. Note: LA: Leaf Area (cm^2); SLA: Specific Leaf area ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g^{-1}); WD: Wood Density (g cm^{-3}); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$ (‰); %N; $\delta^{13}\text{C}$ (‰); %C; C/N. 102

Figure 3.3: Phylogenetic tree of 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for the Leaf Dry Mass Content (LDMC g g^{-1}). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in both analyzed perspectives ($K = 0.659$ and $\lambda = 0.743$). 103

Figure 3.4: Phylogenetic tree of 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for the Wood Density (g cm^{-3}). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in both analyzed perspectives ($K = 1.057$ and $\lambda = 0.971$). 104

Figure 3.5: Phylogenetic tree of the 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for leaf $\delta^{13}\text{C}$ (‰). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in the two perspectives analyzed ($K = 0.666$ and $\lambda = 1.074$). 105

Anexo

Figura S1 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PL), parênquima lacunoso

(PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). Os asteriscos (*) indicam parênquima paravenal. Barra: 25µm..... 129

Figura S2 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PL), parênquima lacunoso (PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). As setas indicam tricomas. Barra: 25µm. 130

Figura S3 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PL), parênquima lacunoso (PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). As setas indicam tricomas. Barra: 25µm. 130

Figura S4 – Gráfico “elbow”. Gráfico utilizado para a seleção do número ótimo de grupos (análise de K – means) que seleciona o ponto prévio ao maior decréscimo percentual. O modelo selecionou 3 grupos ideais. 130

LISTA DE TABELAS

Introdução geral

Tabela 1 – Indicação dos municípios, áreas de coletas, coordenadas geográficas e espécies que abrangiam 70% da área basal de cada comunidade vegetal (área de estudo). Áreas de estudo: Agropop: AGP, Peruaçu: Per, Furado: Fu, Floresta Furado: FFu, Afloramento sem solo: AFN, Afloramento com solo: AFS. 16

Capítulo 1

Tabela 1.1 – Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) do presente capítulo. Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). 36

Capítulo 2

Tabela 2.1 – Variáveis utilizadas no presente estudo. Características foliares anatômicas, químicas e morfológicas. 69

Tabela 2.2 – Resultados dos “loadings” extraídos da análise de componentes principais. 71

Tabela 2.3 – Famílias, espécies, clusters, médias e desvios padrão das características foliares selecionadas na análise de k-means. 75

Capítulo 3

Table 3.1: Basic information about the Seasonally Dry Tropical Forests sites used in this paper. Here are presented the site code and name, site code in ForestPlots.net system (FP code), latitude (Lat), Longitude (Long) and municipality where study site is located, the number of plots existent in each site (N plots) and reference where more information may be found. 98

Table 3.2: Standard Deviation for the factors related to the random effects evaluated in the GLMM analysis for each of the functional characteristics evaluated in the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest sampled. LA: Leaf Area (cm²); SLA: Specific Leaf area (cm² g⁻¹); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g⁻¹); WD: Wood Density (g cm⁻³); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$: N isotopic composition (‰); %N Leaf N content;

$\delta^{13}\text{C}$: C isotopic composition (‰); %C: leaf C content; C/N: leaf ratio carbon:nitrogen.
..... 102

Table 3.3: Results obtained by the phylogenetic signal in the approaches of Blomberg et al. (2003) and Pagel (1999) for the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest collected. LA: Leaf Area (cm^2); SLA: Specific Leaf area ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g^{-1}); WD: Wood Density (g cm^{-3}); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$: N isotopic composition (‰); %N Leaf N content; $\delta^{13}\text{C}$: C isotopic composition (‰); %C: leaf C content; C/N: leaf ratio carbon:nitrogen; K= phylogenetic signal value by Blomberg et al. (2003); Lambda: phylogenetic signal value by Pagel (1999); p: significance value. 103

Anexo

Tabela S1 – Informações básicas das oito áreas do presente estudo situadas no Domínio das Caatingas, núcleo representativo de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. São apresentados os códigos dos fragmentos segundo ForestPlots.net system (FP code), as áreas, informações espaciais: latitude e longitude, municípios os quais as áreas estão inseridas (City), número de parcelas por área (N plot), e referências (Reference) de cada uma das áreas no qual mais informações podem ser encontradas, respectivamente. 118

Tabela S2 – Informação taxonômica das 25 espécies representativas que compreende Florestas Tropicais Sazonalmente Secas presentes no Domínio das Caatingas, norte de Minas Gerais – Brasil, coletadas para o estudo das características funcionais. 118

Tabela S3 – Valores médios e desvios padrão por espécies das características funcionais analisadas. AF: área foliar, AFE: área foliar específica, CMSF: conteúdo de matéria seca foliar, DM: densidade da madeira, EF: espessura foliar, N: nitrogênio. AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: agropop, BM: bonito de minas, FLOFUR: floresta furado, FUR: furado, PER: Peruaçu. 120

Tabela S4 – Valores médios e desvio padrão por espécies das características funcionais foliares anatômicas analisadas. EAD: epiderme adaxial, EAB: epiderme abaxial, PL: parênquima lacunoso, PP: parênquima paliçádico. AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: agropop, BM: bonito de minas, FLOFUR: floresta furado, FUR: furado, PER: Peruaçu..... 125

Sumário

Resumo geral	I
General abstract	II
LISTA DE FIGURAS	III
Introdução geral	III
Capítulo 1.....	III
Capítulo 2.....	V
Capítulo 3.....	VI
Anexo.....	VI
LISTA DE TABELAS.....	VIII
Introdução geral	VIII
Capítulo 1.....	VIII
Capítulo 2.....	VIII
Capítulo 3.....	VIII
Anexo.....	IX
Introdução geral.....	1
Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) e o Domínio das Caatingas (DC)	1
Ecologia funcional	6
Características das áreas de estudo	10
Apresentação da Tese e Objetivo geral.....	19
Referência	21
Capítulo 1 – Espécies arbóreas dominantes de Caatinga Arbórea expressam padrões de características funcionais relacionadas às estratégias de evitação e tolerância à seca ...	29
1.1. Introdução	30
1.2. Material e Métodos	33
1.2.1. Área de estudo.....	33
1.2.2. Características funcionais	34
1.2.3. Análise de dados	37
1.3. Resultados.....	38
1.4. Discussão	46
Conclusão.....	49
1.5 Referência	51

Capítulo 2 – Conteúdo de matéria seca foliar e epiderme da superfície adaxial indicam estratégias de adaptação à seca em espécies de Caatinga Arbórea que vivem sob estresse hídrico sazonal.....	61
2.1. Introdução	62
2.2. Material e Métodos	66
2.2.1 Áreas de coleta e seleção das espécies.....	66
2.2.3. Medidas das Características funcionais foliares	66
2.2.4. Análise de dados	69
2.3. Resultados.....	70
2.4. Discussão	77
Conclusão.....	81
2.5. Referência	83
Capítulo 3 – Strong phylogenetic signal indicates niche conservatism in the Arboreal Caatinga, Seasonally Dry Tropical Forest, Brazil.	92
3.1. Introduction.....	94
3.2. Materials and Methods.....	96
3.2.1. Study area.....	96
3.2.2. Data collection	97
3.2.3. Data Analysis	99
3.3. Results.....	101
3.4. Discussion	105
3.5. Conclusion	108
3.6. References.....	108
Anexo 1.....	117
Anexo 2.....	129

Introdução geral

Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) e o Domínio das Caatingas (DC)

Formações florestais localizadas na região tropical têm papel importante na manutenção da biodiversidade, ciclos biogeoclimáticos, propriedades químicas e biológicas do solo, regulação do clima e distribuição de chuvas, no entanto, tem sido mostrado que a exploração indiscriminada dessas florestas tem se intensificado e os impactos tendem a agravar os efeitos das mudanças climáticas globais (Bonan, 2008; Mitchard, 2018; Powers et al., 2009; Ribeiro et al., 2016). Parte da exploração indiscriminada tem sido associada ao desflorestamento em larga escala, às emissões excessivas de gases causadores do efeito estufa, à perda de vegetação responsável pelo sequestro e armazenamento de carbono e ao uso do solo para conversão de áreas naturais em áreas agrícolas e industriais (Allen et al., 2010; Pulla et al., 2015).

Dentre as formações florestais tropicais, o foco do presente estudo está em uma das formações mais extensas de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS; conhecidas em inglês por “Seasonally Dry Tropical Forests – SDTF”). Recentemente, FTSS foi reconhecida como um extenso bioma com ampla distribuição geográfica fragmentada em áreas disjuntas (núcleos) de diversos tamanhos (Pennington et al., 2006; Prado, 2000). As FTSS ocorrem em regiões com características edáficas semelhantes como solos férteis, baixos níveis de alumínio e pH de moderado a alto (Pennington et al., 2000). Adicionalmente, por se tratar de regiões com elevada sazonalidade, altas temperaturas são observadas (médias anuais $> 25^{\circ}\text{C}$) associadas à precipitação distribuída irregularmente ao longo do tempo, variando entre 250 a 2000 mm/ano, e a estação úmida ocorrendo entre 3 a 6 meses (Dirzo et al., 2011; DRYFLOR et al., 2016; Pennington et al., 2009; Pennington et al., 2000; Pulla et al., 2015). Essas florestas secas, como comumente são denominadas, abrigam um conjunto de diferentes formações vegetais localizadas principalmente na região Neotropical, apresentando elevado endemismo

florístico, forte conservadorismo de nicho e elevada beta-diversidade entre os diferentes núcleos (Figura 1 – **Distribuição de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS; conhecidas em inglês por *Seasonally Dry Tropical Forests* – SDTF) na região Neotropical: 1. Caatingas; 2. Misiones; 3. Região Chiquitano Boliviano; 4. Núcleos Piedmont; 5. Vales Interandinos Boliviano e Peruano; 6. Equador Costa Pacífico; 7. Vales Interandinos Colombiano; 8. Costa Caribenha Colombia e Venezuela; 9. América Central; 10. Antilles. Savanas: Ce, Cerrado. Ll, Llanos. Ru, Rupununi. Ch, Chaco. Extraído de Pennington et al. (2000).**) (DRYFLOR et al., 2016; Miles et al., 2006; Queiroz, 2006). Essas formações são compostas por florestas de dossel contínuo em áreas mais úmidas a cactáceas em áreas mais secas (Murphy & Lugo, 1986; Queiroz, 2006). Em meio a essas florestas, no período de restrição hídrica, é comum a vegetação perder suas folhas como uma estratégia de evitação à seca, possibilitando a redução ao máximo de perda de água foliar para o ambiente e, assim, estendendo sua permanência nessas regiões de elevado estresse hídrico (Dirzo et al., 2011).

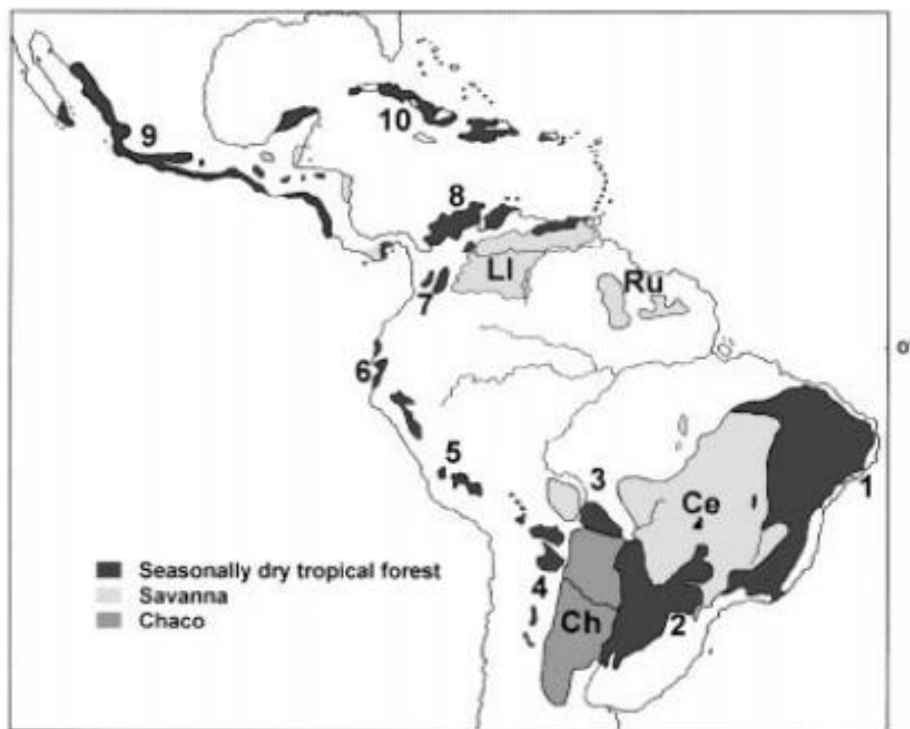


Figura 1 – Distribuição de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS; conhecidas em inglês por *Seasonally Dry Tropical Forests – SDTF*) na região Neotropical: 1. Caatingas; 2. Misiones; 3. Região Chiquitano Boliviano; 4. Núcleos Piedmont; 5. Vales Interandinos Boliviano e Peruano; 6. Equador Costa Pacífico; 7. Vales Interandinos Colombiano; 8. Costa Caribenha Colombia e Venezuela; 9. América Central; 10. Antilles. Savanas: Ce, Cerrado. Ll, Llanos. Ru, Rupununi. Ch, Chaco. Extraído de Pennington et al. (2000).

A escassez hídrica associada à baixa capacidade de retenção de água do solo, devido às características climáticas, geológicas e edáficas, refletem diretamente no suprimento hídrico para a vegetação, deste modo, o recurso hídrico tem sido considerado como um forte filtro ambiental responsável por limitar a ocorrência e a distribuição de espécies de plantas de florestas secas (Moro et al., 2015; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Em um estudo que comparou a diversidade entre florestas úmidas e secas ficou constatado a importância da disponibilidade hídrica como fator limitante da diversidade de espécies em condições de severidade hídrica (Esquivel-Muelbert et al., 2017). Considerando a influência dos fatores ambientais, somados às atividades exploratórias antrópicas, as

FTSS estão inseridas em meio a diversos agentes estressores que podem influenciar na maneira como as comunidades de plantas se organizam e se estruturam, interferindo diretamente na diversidade florística e funcional (Dirzo et al., 2011; Rito et al., 2017).

Na América do Sul, dentre as formações presentes nas FTSS, o Domínio das Caatingas (DC) é considerado uma das áreas disjuntas mais contínuas e de maior extensão (da Silva et al., 2018; Moro et al., 2016; Queiroz, 2006; Santos et al., 2012) ocupando cerca de 45% das FTSS na América do Sul e 10% do território nacional, o equivalente à 84 milhões de hectares (Leal et al., 2003). Trata-se de um Domínio cujos limites estão inteiramente restritos ao território brasileiro (Miles et al., 2006). O DC abrange amplamente a região do nordeste, que compreende os estados do Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Piauí, Sergipe e, ainda, se estende até o norte de Minas Gerais (Leal et al., 2003). O termo “caatinga” significa “mata branca” em Tupi devido ao aspecto da paisagem durante o período seco, quando a vegetação perde suas folhas e os troncos ficam nus revelando uma vegetação esbranquiçada devido a refletância solar (Prado, 2003). A deciduidade é a característica mais marcante observada na Caatinga durante o período seco. A perda das folhas se manifestam em quase toda a vegetação, por outro lado, ocorrem algumas exceções de plantas que conseguem manter suas folhas como o juazeiro (*Sarcomphalus joazeiro*; Rhamnaceae), sendo até considerada sempre-verde (Queiroz et al., 2017). Além disso, o termo tem sido usado por muitos no plural “caatingas” pela diversidade de tipos vegetacionais e a variedade na composição florística encontrada no Domínio (Leal et al., 2003; Prado, 2003; Sampaio, 1995).

Por se tratar de uma região semiárida, é comum encontrar vegetação do tipo caducifólias, xerófilas, caatinga arbustiva e arbórea, mata seca e úmida e formações abertas dominadas por cactáceas e bromeliáceas (Pennington et al., 2018; Pennington et

al., 2000; Sampaio, 1995). De modo complementar, a vegetação é dominada por microfilia, árvores espinhosas com troncos retorcidos, além de suculentas e herbáceas que apresentam características adaptadas aos baixos níveis de precipitação (Leal et al., 2003). Essa diversidade de formas ocorre em ambientes heterogêneos, variando de abertas como nos afloramentos rochosos a florestas altas nos locais mais úmidos com solos ricos em nutrientes (Queiroz et al., 2017). Assim, as Caatingas abrigam uma diversidade de espécies vegetais ocupando ambientes bem diversificados formados por uma variedade de tipos de solos que variam em pequenas escalas geográficas, sendo reconhecida por sua elevada heterogeneidade ecológica e evolutiva (da Silva et al., 2018; Queiroz et al., 2017; Moro et al., 2016, 2015; Velloso et al., 2002).

Do ponto de vista florístico, a Caatinga é subdividida em dois grandes subgrupos florísticos principais: a Caatinga do Cristalino e a Caatinga Sedimentar (Ab'Sáber, 1999; Moro et al., 2016; Queiroz, 2006). A vegetação da Caatinga do Cristalino é o tipo de vegetação de maior extensão que ocorre no DC composta de lenhosas amplamente ramificadas, arbustos apresentando espinhos ou acúleos, ocorrendo sobre embasamento cristalino (denominada de depressão sertaneja), associado a solos rasos a pouco profundos e pedregosos que são pouco favoráveis à retenção hídrica (Queiroz et al., 2017; Moro et al., 2016). Por outro lado, a flora da Caatinga Sedimentar ocorre sobre embasamento sedimentar com solos menos férteis, porém, mais profundos favorecendo maior retenção hídrica, deste modo, abrigando formas florísticas e fisionômicas distintas da Cristalina (Figura 2 – Localização geográfica do Domínio das Caatingas no nordeste brasileiro. O Domínio é circundando pelos Domínios da Mata Atlântica e Cerrado. O Domínio é predominantemente dominado por áreas de embasamento cristalino, em cinza, e sedimentar, em branco. As áreas destacadas em amarelo escuro são referentes a áreas cársticas. As áreas hachuradas correspondem a áreas ecotonais. As principais áreas de embasamento sedimentar dentro do Domínio das Caatingas são: TJ Tucano-Jatobá; IBI Ibiapaba; ARA Araripe; SF Dunas continentais do São Francisco; POT Potiguar. Extraído de Moro et al. (2016).

Figura 2) (Queiroz et al., 2017; Moro et al., 2016; Queiroz, 2006).

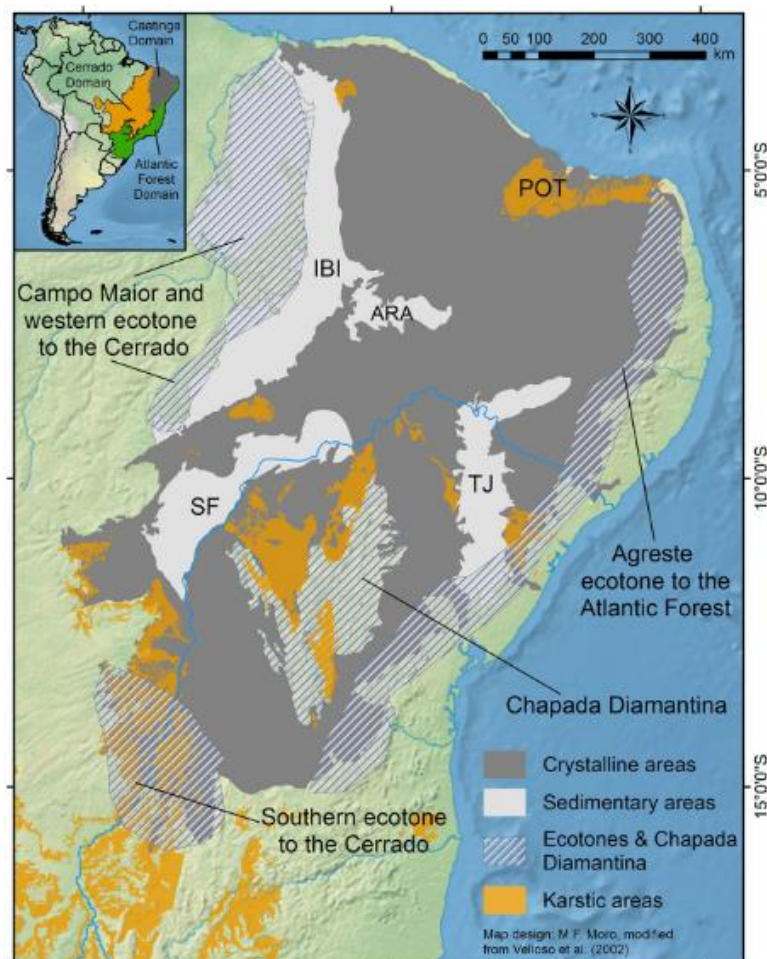


Figura 2 – Localização geográfica do Domínio das Caatingas no nordeste brasileiro. O Domínio é circundado pelos Domínios da Mata Atlântica e Cerrado. O Domínio é predominantemente dominado por áreas de embasamento cristalino, em cinza, e sedimentar, em branco. As áreas destacadas em amarelo escuro são referentes a áreas cársticas. As áreas hachuradas correspondem a áreas ecotonais. As principais áreas de embasamento sedimentar dentro do Domínio das Caatingas são: TJ Tucano-Jatobá; IBI Ibiapaba; ARA Araripe; SF Dunas continentais do São Francisco; POT Potiguar. Extraído de Moro et al. (2016).

A influência das condições ambientais na estruturação de comunidades florísticas presentes dentro do DC é tão marcante que, a partir de estudos realizados por Santos et al. (2012) foi possível demonstrar a presença de uma unidade florística distinta, a Caatinga Arbórea. A Caatinga Arbórea é conhecida por uma fisionomia de florestas secas representada por árvores de porte alto, decíduas e semi-decíduas que ocorrem na região limítrofe entre o Domínio do Cerrado e Caatinga, localizadas no extremo Sul da Bahia e o norte de Minas Gerais (Queiroz et al., 2017; Santos et al., 2012). Adicionalmente, esta

unidade florestal é composta por uma região que recebe maior precipitação quando comparada com áreas centrais do DC (Moro et al., 2016; Santos et al., 2012).

Considerando o avanço da degradação e fragmentação ambiental, estudos que aborde estratégias ecológicas das plantas são relevantes para contribuir na compreensão de como as florestas utilizam os recursos disponíveis e como funcionam em decorrência dos danos causados pela exploração indiscriminada por atividades humanas.

Ecologia funcional

De uma perspectiva de ecologia funcional, a combinação de características funcionais das plantas (CF) tem se mostrado como uma poderosa abordagem para prever o desempenho e a aptidão das espécies em um dado ambiente e suas implicações dentro e entre comunidades (Ackerly, 2003; Donovan et al., 2011; Garnier, et al., 2016; Poorter & Bongers, 2006; Prado-Junior et al., 2016; Violle et al., 2007; Wright et al., 2007). Deste modo, tem sido relatado que o uso de abordagens baseadas em CF como ferramenta de investigação tem aumentado nos anos mais recentes (Finegan et al., 2015), uma vez que a abordagem amplia a compreensão dos mecanismos ecológicos que atuam na interação entre os organismos e seus ambientes (Garnier et al., 2016; Nock et al., 2016; Poorter et al., 2008) e o padrão de distribuição das espécies ao longo desses ambientes (Westoby & Wright, 2006). A contribuição dessa abordagem é relevante para estudos que buscam avaliar as estratégias adaptativas das plantas baseadas na ecologia funcional de diferentes tipos de vegetações (Hulshof et al., 2013). Uma vez que as plantas exibem uma variedade de diversidade funcional e ecológica, os padrões de CF encontrados nas plantas têm revelado que a variação nesses padrões tem sido suportada pelas variações nas condições ambientais em diferentes escalas espaciais, no entanto, a adaptação das plantas em nível local é bem relevante (Ackerly et al., 2000). Ou seja, como esperado, padrões de CF que levam ao sucesso em determinado ambiente não necessariamente são bem sucedidos em

outros (Garnier et al., 2016). Para definir as CF, são propostos três componentes relacionados ao desempenho do organismo sendo eles: crescimento, reprodução e sobrevivência que relacionam características morfológicas, fisiológicas, estruturais, fenológicos e comportamentais que influenciam indiretamente a aptidão e desempenho destes organismos (Nock et al., 2016; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Violle et al., 2007).

O conceito em si de CF nos permite avaliar e compreender a expressão de diferentes funções e respostas dessas características nos organismos; algumas CF podem ser usadas como marcadores funcionais. Por exemplo, área foliar (AF) é bom preditor de aquisição de recurso e estruturas morfo-anatômicas foliares para estimar o crescimento da planta e as concentrações de nutrientes foliares são úteis para inferir acerca de taxas de decomposição de serapilheiras (Garnier et al., 2016). Menores taxas de respiração importam mais em baixa disponibilidade de luz quando o carbono é limitado, menor necessidade de nutrientes parece ser importante em ambientes limitados de tal recurso e ser tolerante à seca parece ser mais relevante em ambientes áridos e semiáridos (Reich, 2014). Em geral, altos valores para densidade da madeira e conteúdo de matéria seca foliar indicam maior eficiência na conservação de recursos (Baas et al., 2004; Wilson et al., 1999). Desta maneira, para ampliar a aplicabilidade da abordagem, as CF podem ser organizadas como contínuas (altura da planta) ou categóricas (decídua ou sempre-verde) (Swenson, 2014). Assim, as CF são bons indicadores de uso e aquisição de recursos que refletem na alocação de biomassa, trocas gasosas, estrutura e crescimento da vegetação, atividade fenológica e fisiológica, além de estar propenso à evolução adaptativa das espécies (Lambers & Poorter, 1992). Por estarem sob forte pressão seletiva, uma vez que essas características influenciam em processos de crescimento, reprodução, defesa, tolerância à seca entre outros (Ackerly et al., 2000). Também tem sido relatado que elas

melhor indicam respostas das plantas ao suprimento nutricional do que as formas de crescimento, embora as formas de crescimento sejam bons indicadores de distribuição de espécies relacionados aos componentes climáticos (Ordoñez et al., 2009).

As variações nas CF são decorrentes de pressões ambientais e evolutivas que atuam como condicionantes nessas variações interagindo em diferentes escalas (Reich et al., 2003). Assim, componentes ambientais e processos evolutivos são responsáveis por como as CF refletem as estratégias ecológicas, então é esperado que elas influenciem na captura, acumulação, armazenamento e emissão de carbono (Conti & Díaz, 2013), produtividade primária, crescimento e sobrevivência, decomposição e ciclagem de nutrientes (Diaz et al., 2004; Prado-Junior et al., 2016), impactando diretamente nas propriedades, funcionamento e serviços ecossistêmicos (Wright et al., 2007). Os fatores ambientais operam como filtros e, dependendo da intensidade e o tipo de filtro, as espécies são selecionadas em função das suas CF (características de resposta) moldando, assim, a estrutura funcional da comunidade (Garnier et al., 2016). Conforme Reich (2014), as CF apresentadas pelas espécies fornecem informações importantes, por exemplo, o ambiente onde crescem, como e quando interagem com outras plantas e como influenciam os ecossistemas. Ainda segundo o autor, estudos que utilizam CF possibilitam associar a morfologia e fisiologia do táxon a seu ambiente de ocorrência e a tolerância aos recursos disponíveis. Por sua vez, a estrutura funcional da comunidade tem impacto nas propriedades e serviços ecossistêmicos que prestam serviços à sociedade humana por meio das chamadas “características de efeito” (Garnier et al., 2016). Já os mecanismos evolutivos podem estar relacionados ao grau de similaridade e proximidade filogenética entre as espécies, ou seja, a tendência de espécies de reter as características ecológicas ancestrais, conhecido como conservadorismo de nicho filogenético (CNF) (Blomberg et al., 2003; Crisp & Cook, 2012).

Explorar os padrões de CF expressos pelas plantas, que covariam entre si ao longo do tempo e espaço, é essencial para compreender as estratégias que elas utilizam para obtenção de recursos dadas as condições ambientais e áreas de ocorrência (Wright et al., 2004). Assim, estratégias ecológicas baseadas em CF são *proxies* úteis que auxiliam na compreensão e previsão dos potenciais efeitos de mudanças globais, provimento de serviços ecossistêmicos e alocação e armazenamento de recursos em comunidades de plantas em diferentes cenários ambientais (Baltzer et al., 2009; Conti & Díaz, 2013; Diaz et al., 2007, Díaz et al., 2013; Gross et al., 2017; Powers & Tiffin, 2010). Deste modo, a existência de padrões de CF compartilhados em comunidades arbóreas pode contribuir para a elucidação de medidas de manejo, conservação e restauração ambiental (Nock et al., 2016; Pinho et al., 2019). Essa abordagem adquire ainda maior importância frente aos cenários de mudanças climáticas e fortes implicações geradas pelo uso da terra (Reich, 2014). É aceito que funções e serviços ecossistêmicos são dependentes do conjunto de CF das espécies que compõem as comunidades ecológicas (Bruehlheide et al., 2018; Cornwell & Ackerly, 2010). Deste modo, é possível combinar a função dessas CF, a fim de explorar os danos causados pelas mudanças climáticas e distúrbios antrópicos sobre o funcionamento dos ecossistemas (Bruehlheide et al., 2018).

Características das áreas de estudo

A elevada heterogeneidade de fitofisionomias encontradas em FTSS são decorrentes da restrição hídrica irregularmente distribuída ao longo dos anos associada aos fatores edáficos e geológicos (da Silva et al., 2018; DRYFLOR et al., 2016). A combinação desses fatores são fundamentais na estruturação de comunidades vegetais selecionando espécies aptas a ocupar ambientes restritivos e com melhor particionamento de recursos (Ackerly, 2004; Donoghue, 2009; Pennington et al., 2009).

As áreas de coleta do presente estudo consistem em oito áreas de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS), distribuídas em 6 fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05) (Pennington et al., 2009), localizadas no extremo sul do Domínio das Caatingas (Figura 3 – **Localização geográfica dos municípios e fragmentos (pontos amarelos) no extremo sul do Domínio Caatinga, norte de Minas Gerais, onde o estudo foi realizado. O estudo foi conduzido em oito áreas distribuídas em seis fragmentos (situados em cinco municípios): BON-01 (Bonito de Minas), DEC-02 (Januária), PNP-02 (Itacarambi), MON-01 (Montalvânia), BAH-04 (Manga) e BAH-05 (Manga).**; Tabela 1). Os fragmentos MON-01 (Floresta Furado e Furado) e BAH-05 (Afloramento com solo e afloramento sem solo) foram subdivididos porque correspondem a ambientes ecologicamente distintos justificando as 8 áreas de estudo (Tabela S1, Anexo; de Aguiar-Campos et al., 2019, Paula et al., 2018). As áreas de estudo ocorrem em cinco municípios localizados no norte de Minas Gerais e são circundadas por extensões do Domínio do Cerrado e Mata Atlântica e a principal unidade florística reconhecida nesses ambientes são denominadas por Caatinga Arbórea (Figura 3; Santos et al. 2012). As variações na composição florística dessas áreas são decorrentes de variações nas condições ambientais em escala local (Apgaua et al., 2015; de Aguiar-Campos et al., 2019; de Souza et al., 2019; Paula et al., 2018; Reis et al., 2017). Deste modo, as espécies lenhosas coletadas (Tabela S2 Anexo 1) estão inseridas em uma matriz

vegetacional de Caatinga Arbórea e as comunidades de plantas são estruturalmente e floristicamente diversas (Apgaua et al., 2015). De modo geral, as oito áreas de estudo foram classificadas conforme a seguir:

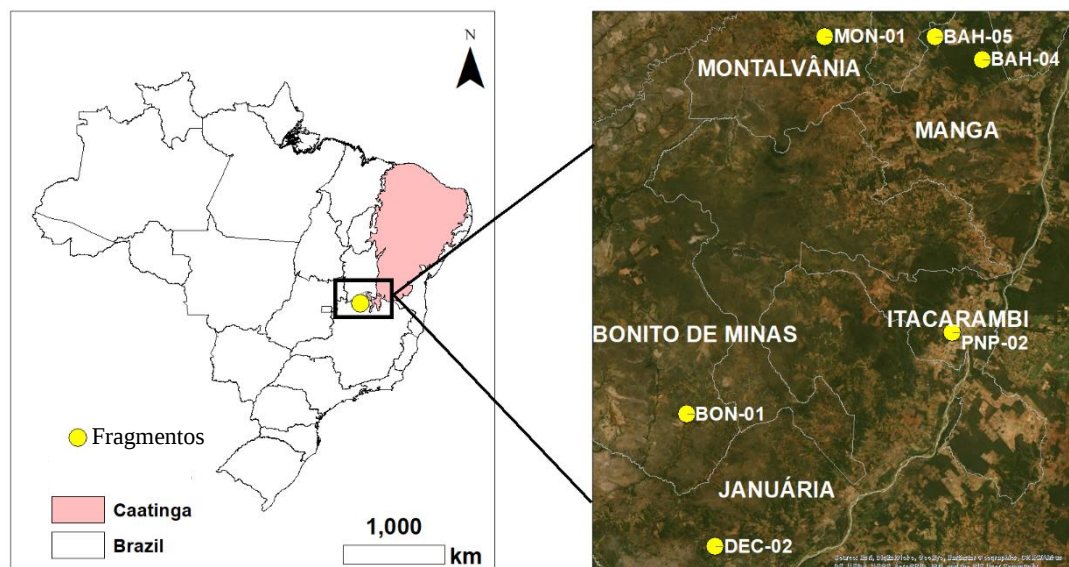


Figura 5 – Localização geográfica dos municípios e fragmentos (pontos amarelos) no extremo sul do Domínio Caatinga, norte de Minas Gerais, onde o estudo foi realizado. O estudo foi conduzido em oito áreas distribuídas em seis fragmentos (situados em cinco municípios): BON-01 (Bonito de Minas), DEC-02 (Januária), PNP-02 (Itacarambi), MON-01 (Montalvânia), BAH-04 (Manga) e BAH-05 (Manga).

Agropop (AGP): ocorre no município de Januária. De acordo com o sistema de classificação de Koppen (Alvares et al., 2013), o clima do município é classificado do tipo ‘tropical com inverno seco’ (Aw) com duas estações demarcadas entre secas e frias e quentes e chuvosas (Reis et al., 2017). Ainda segundo o autor, o relevo é levemente ondulado com altitudes que variam entre 485 a 515 m (Figura 4 – **Fotos das áreas do**

presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado. A).

BM: ocorre no município de Bonito de Minas. É caracterizada como uma região semiárida (tipo climático Aw) conforme classificação de Koppen. Possui chuvas orográficas como principais fontes de umidade da região e recebendo cerca de 1100 mm de chuvas por ano. Adicionalmente, essa área tem recebido pouca atenção em estudo científico e medidas de conservação da biodiversidade (Figura 4 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado. B)** (Apgaua et al., 2015).

Peruaçu (PER): localizada no município de Itacarambi, esta área está inserida no Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, deste modo, sendo parcialmente protegida e apresentando alto valor em riqueza de espécies (Apgaua et al., 2015). Apresenta precipitação média anual abaixo de 800 mm (tipo climático de Koppen As) (Figura 4 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado. C e D)** (Menino et al., 2015).

Areia: localizada no município de Manga. A região é marcada com precipitação média anual de 868 mm e temperatura média de 23°C. O tipo climático é Aw/As, segundo a classificação de Koppen, com clima ‘tropical de inverno seco’. O relevo é levemente ondulando atingindo altitudes médias de 445 m. Estudo anterior sugere que os padrões florísticos e estruturais observados nessas áreas são em decorrência de componentes ambientais edáficos (Figura 4 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado. E e F)** (de Souza et al., 2019).

Furado (FU) e Floresta Furado (FFU): ocorrem no município de Montalvânia. A região apresenta o clima do tipo semiárido (Bsh), segundo a classificação de Koppen, com chuvas concentradas entre novembro a janeiro recebendo uma média anual de precipitação de 935 mm. A área é constituída de um relevo plano associado a depressões com afloramento rochoso que favorece a retenção de água na estação chuvosa. O solo raso a pouco profundo permite vegetação esparsa e a formação de longos espaços ‘vazios’ na paisagem que popularmente ficou conhecido como “furado” (Figura 4 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado. G e H**) e a Floresta Furado (Figura 5 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. I: Floresta furado; J–K: Afloramento sem solo; L–M: afloramento com solo. I)**). O fragmento apresenta boas condições de conservação e a presença da espécie *Pseudobombax simplicifolium* A. Robyns alerta para a importância em se preservar essa área (Paula et al., 2018).

Afloramento com solo (AFS) e Afloramento sem solo (AFN): localizado no município de Manga. Seguindo a classificação de Koppen, a área é caracterizada pelo tipo climático Aw (tropical com inverno seco). Apresenta chuvas concentradas entre novembro e janeiro com média anual de precipitação e temperatura, de 1000 mm e 23 °C, respectivamente. A comunidade florística presente na região apresenta distintas fitofisionomias em relação aos afloramentos e a disponibilidade de substrato. Assim, em locais com solos mais rasos é encontrada uma vegetação com características mais xerofíticas, afloramento sem solo, (Figura 5 – **Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. I: Floresta furado; J–K: Afloramento sem solo; L–M: afloramento com solo. J–K**) e, em solos mais profundos é possível encontrar dossel fechado alcançando até 30m, afloramento com solo (Figura 5 – **Fotos das áreas do**

presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. I: Floresta furado; J–K: Afloramento sem solo; L–M: afloramento com solo. L–M) (de Aguiar-Campos et al., 2019).

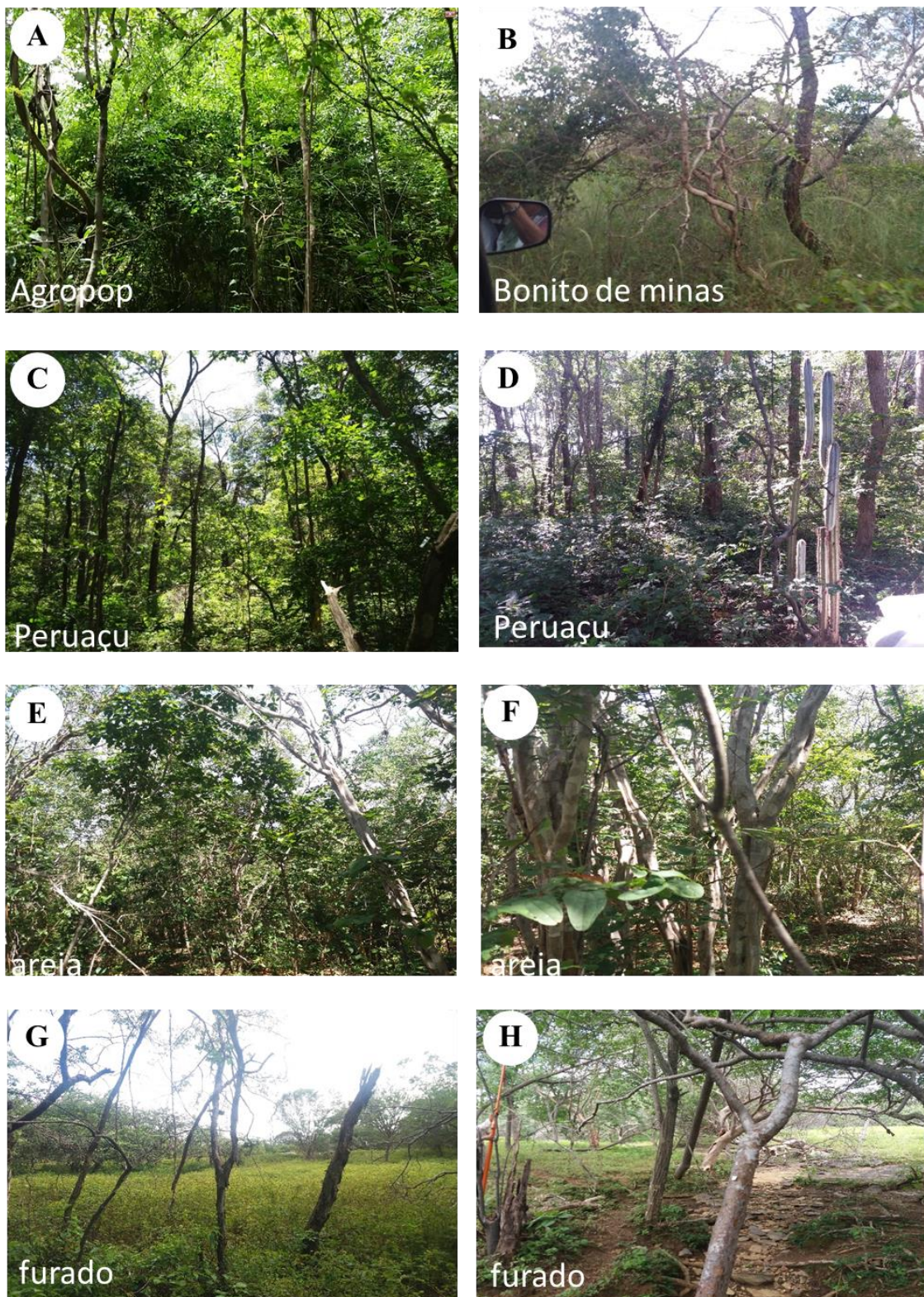


Figura 6 – Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. A. Agropop; B. Bonito de Minas; C–D. Peruaçu; E–F: Areia; G–H: Furado.

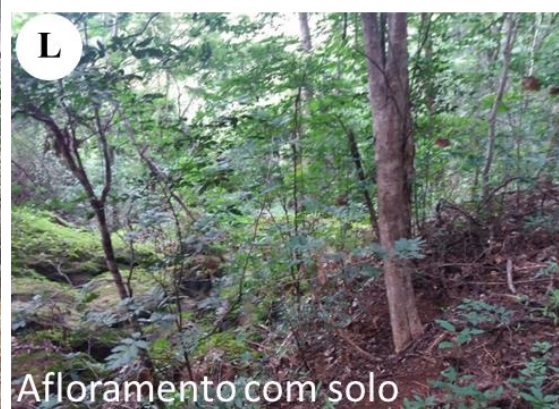
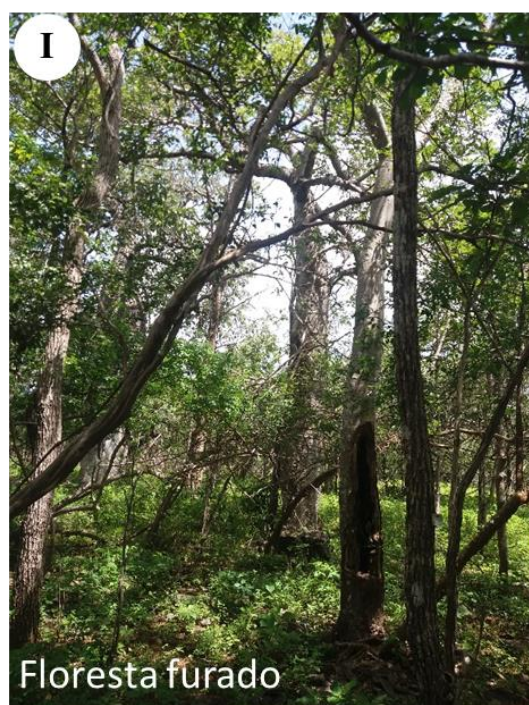


Figura 7 – Fotos das áreas do presente estudo apresentando a variação na estrutura florística e ambiental. I: Floresta furado; J–K: Afloramento sem solo; L–M: afloramento com solo.

Tabela 1 – Indicação dos municípios, áreas de coletas, coordenadas geográficas e espécies que abrangiam 70% da área basal de cada comunidade vegetal (área de estudo). Áreas de estudo: Agropop: agp, Peruaçu: per, Furado: fu, Floresta Furado: ffu, Areia: areia, Afloramento sem solo: afn, Afloramento com solo: afs.

Município	Áreas de coletas	Latitude e longitude		Espécies	Famílias
Bonito de Minas	BM	-15.3116	-44.7349	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae
				<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Combretaceae
				<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae
				<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Fabaceae
				<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	Fabaceae
				<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Fabaceae
				<i>Machaerium punctatum</i> (Poir.) Pers.	Fabaceae
				<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S.	Fabaceae
				<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum.	Malvaceae
				<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae
Januária	AGP	-15.5502	-44.701	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Sapindaceae
				<i>Myracrodruon urundeuva</i> Alemão	Anacardiaceae
				<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Anacardiaceae
				<i>Tabebuia reticulata</i> A.H. Gentry	Bignoniaceae
				<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae
				<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Combretaceae
				<i>Cnidoscolus oligandrus</i> Mull. Arg.	Euphorbiaceae
				<i>Sapium argutum</i> (Mull. Arg.)	Euphorbiaceae
				<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Fabaceae
				<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P. Queiroz	Fabaceae
				<i>Cavanillesia arborea</i> (Willd.) K.Schum.	Malvaceae

				<i>Trichilia casaretti</i> C. D.C.	Meliaceae
				<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	Myrtaceae
				<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae
Itacarambi	PER	-15.0583	-44.2069	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae
				<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Bignoniaceae
				<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	Bignoniaceae
				<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Combretaceae
				<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae
				<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Fabaceae
				<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Fabaceae
				<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Fabaceae
				<i>Cavanillesia arborea</i> (Willd.) K.Schum.	Malvaceae
Montalvânia	FU	-14.4401	-44.4246	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae
				<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J.B.Gillet	Burseraceae
				<i>Cavanillesia arborea</i> (Willd.) K.Schum.	Malvaceae
				<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns	Malvaceae
	FFU	-14.4401	-44.4246	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae
				<i>Fridericia bahiensis</i> (Schauer ex. DC.)	Bignoniaceae
				<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Bignoniaceae
				<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae
				<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Fabaceae
				<i>Cavanillesia arborea</i> (Willd.) K.Schum.	Malvaceae
Juvenília	Areia	-14.3269	-43.9913	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Combretaceae
				<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.	Fabaceae
				<i>Cenostigma gardneriana</i> Tul.	Fabaceae

AFS	-14.3896	-43.9768	<i>Cavanillesia arborea</i> (Willd.) K.Schum.	Malvaceae
			<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Picrodendraceae
AFN	-14.3896	-43.9768	<i>Ceiba rubriflora</i> Carvalho-Sobr. & L.P.Queiroz	Malvaceae
			<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Picrodendraceae

Apresentação da Tese e Objetivo geral

O presente estudo visa fornecer subsídios ao Projeto Temático FAPESP: “Nordeste: ciência nova para um bioma negligenciado” que faz parte de um projeto maior, resultado de cooperação entre o Natural Environment Research Council (NERC – Reino Unido) e FAPESP, denominado “Nordeste: new science for a neglected biome”: Processo 15/50488-5; sob a coordenação geral de Dr. Jonathan Lloyd (Imperial College of London) e Dr. Tomas Domingues (USP – Ribeirão Preto).

A tese teve como objetivo geral explorar os padrões de características funcionais da planta compartilhado entre 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Domínio das Caatingas) inseridas em um amplo bioma recentemente reconhecido como Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Para atingir o objetivo geral, a tese foi dividida em 3 capítulos.

O capítulo 1 buscou identificar se as características funcionais taxa de transporte de elétrons – TTE, área foliar específica – AFE, espessura foliar – EF, nitrogênio – N, conteúdo de matéria seca foliar – CMSF e densidade da madeira – DM são boas preditoras de estratégias ecológicas apresentadas pelas espécies coletadas. O capítulo 2, excepcionalmente, foi desenvolvido com 24 espécies. Não foi possível analisar a anatomia em *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. porque a técnica utilizada para as demais espécies não foi possível adequar para esta espécie. Deste modo, para o capítulo 2, buscou-se investigar a variação das características funcionais foliares em relação à morfologia (área foliar específica AFE e conteúdo de matéria seca foliar CMSF), química (composição isotópica estável de carbono – $\delta^{13}\text{C}$, fósforo – P e nitrogênio – N) e anatomia (espessura foliar – EF, espessura da epiderme da superfície adaxial – EAD, espessura da epiderme da superfície abaxial – EAB, espessura do parênquima paliçádico – PP, espessura do parênquima lacunoso – PL e a razão do parênquima paliçádico /lacunoso – PL/PP) e caracterizar se esses parâmetros estão relacionados à adaptação à

restrição hídrica sazonal. O capítulo 3 abordou a função dos componentes ambientais e o parentesco filogenético em definir os padrões de características funcionais de espécies dominantes. O último capítulo foi apresentado em forma de manuscrito porque foi submetido à revista *Journal of Vegetation Science* (IF 2.944 – Qualis A1), o mesmo já foi devolvido pela revista e aceito para resubmissão desde que as sugestões de correção sejam consideradas.

Referência

- Ab'Sáber, A. N. (1999). Dossiê Nordeste Seco. *Estudos Avançados*, 13(36), 5–59.
- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 164–184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Ackerly, D. D. (2004). Adaptation , Niche Conservatism , and Convergence : Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist*, 163, 654–671.
- Ackerly, D., Dudley, S., Sultan, S. E., & Schmitt, J. (2000). The Evolution of Plant Ecophysiological Traits : Recent Advances and Future Directions. *BioScience*, 50(11), 979–995. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050)
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., Mcdowell, N., Vennetier, M., ... 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, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., De Moraes Gonçalves, J. L., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Apgaua, D. M. G., Pereira, D. G. S., Santos, R. M., Menino, G. C. O., Pires, G. G., Fontes, M. A. L., & Tng, D. Y. P. (2015). Floristic variation within seasonally dry tropical forests of the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its conservation implications. *International Forestry Review*, 17(S2), 33–44. <https://doi.org/10.1505/146554815815834840>
- Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D., & Wheeler, E. A. (2004). Evolution of xylem physiology. In *The Evolution of Plant Physiology* (pp. 273–295). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-339552-8.X5000-8>
- Baltzer, J. L., Grégoire, D. M., Bunyavejchewin, S., Noor, N. S. M., & Davies, S. J. (2009). Coordination of foliar and wood anatomical traits contributes to tropical tree distributions and productivity along the Malay-Thai Peninsula. *American Journal of Botany*, 96(12), 2214–2223. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800414>
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change : Climate Benefits of Forests. *Science*,

- 320(June), 1444–1449.
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., ... Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, 2(12), 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Conti, G., & Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2010). A link between plant traits and abundance : evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, 98, 814–821. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01662.x>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3), 681–694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- da Silva, J. M. C., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2018). *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. (José Maria Cardoso Da Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli, Eds.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3>
- de Aguiar-Campos, N., Maia, V. A., da Silva, W. B., de Souza, C. R., & dos Santos, R. M. (2019). Can fine-scale habitats of limestone outcrops be considered litho-refugia for dry forest tree lineages? *Biodiversity and Conservation*, 29(3), 1009–1026. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01923-4>
- de Souza, C. R., Morel, J. D., Santos, A. B. M., da Silva, W. B., Maia, V. A., Coelho, P. A., ... dos Santos, R. M. (2019). Small-scale edaphic heterogeneity as a floristic–structural complexity driver in Seasonally Dry Tropical Forests tree communities. *Journal of Forestry Research*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01013-9>
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., ... Falczuk, V. (2004). The plant traits that drive ecosystems : Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295–304.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., ... Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Díaz, Sandra, Lavorel, S., Bello, F. de, Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments.

- Proceedings of The National Academy of Sciences of the United States Of America*, 104(52), 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos, Eds.). Washington: Island Press.
- Donoghue, M. J. (2009). A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11549–11555. <https://doi.org/10.17226/12501>
- Donovan, L. A., Maherali, H., Caruso, C. M., Huber, H., & de Kroon, H. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(2), 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>
- DRYFLOR, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., ... Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Steege, H., Lopez-gonzalez, G., ... Phillips, O. L. (2017). Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography*, 40, 618–629. <https://doi.org/10.1111/ecog.01904>
- Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., ... Poorter, L. (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1), 191–201. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>
- Garnier, E., Navas, M.-L., & Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity*. *Plant Functional Diversity*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. Le, Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N. J., & Maestre, F. T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution*, 1(5), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0132>
- Hulshof, C. M., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Boyle, B., & Enquist, B. J. (2013). Plant functional trait variation in tropical dry forests: A review and synthesis. In A. Sánchez-Azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes, & M. Quesada (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management* (pp. 129–140). <https://doi.org/10.1201/b15417-9>
- Lambers, H. A. N. S., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between

- higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In *Advances in ecological research* (Vol. 23, pp. 187–261). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)34004-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)34004-8)
- Leal, I. R., Tabarelli, M., & Silva, J. M. C. Da. (2003). *Ecologia e Conservação da Caatinga. Ecologia e Conservação da Caatinga* (Vol. 1). Editora Universitária UFPE.
- Menino, G. C. de O., dos Santos, R. M., Apgaua, D. M. G., Pires, G. G., Pereira, D. G. S., Fontes, M. A. L., & Almeida, H. de S. (2015). Florística e estrutura de florestas tropicais sazonalmente secas. *Cerne*, 21(2), 277–291. <https://doi.org/10.1590/01047760201521021609>
- Miles, L., Newton, A. C., Defries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Mitchard, E. T. A. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559(7715), 527–559. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>
- Moro, M. F., Nic Lughadha, E., De Araújo, F. S., & Martins, F. R. (2016). A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Botanical Review*, 82(2), 91–148. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>
- Moro, M. F., Silva, I. A., De Araújo, F. S., Lughadha, E. N., Meagher, T. R., & Martins, F. R. (2015). The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *PLoS ONE*, 10(3), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119166>
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional traits. *ELS. John Wiley & Sons*, 1–8. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Paula, G. G. P. de, Santos, R. M. dos, Menino, G. C. de O., Apgaua, D. M. G., Pereira, D. G. S., Souza, C. R. de, & Fontes, M. A. L. (2018). Influence of environmental

- variations on the formation of microhabitats within a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest - SDTF, Brazil. *Revista Árvore*, 42(2), e420211.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pennington, R. T., Lehmann, C. E. R., & Rowland, L. M. (2018). Tropical savannas and dry forests. *Current Biology*, 28(9), R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pennington, R. T., Lewis, G. P., & Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In J. A. Pennington, R. T., & Ratter (Ed.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: : Plant Diversity, Biogeography, and Conservation* (pp. 1–29). Oxford, U.K.: CRC Press.
- Pennington, R. T., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261–273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pennington, T. R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261–273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pinho, B. X., Tabarelli, M., Engelbrecht, B. M. J., Sfair, J., & Melo, F. P. L. (2019). Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 40, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.08.002>
- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16922323>
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., ... WRIGHT, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>

- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pèrez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959–970. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>
- Powers, J. S., & Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: Leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>
- Prado-Junior, J. A., Schiavini, I., Vale, V. S., Raymundo, D., Lopes, S. F., & Poorter, L. (2016). Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. *Journal of Plant Ecology*, 1–12. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw103>
- Prado, D. E. (2000). Seasonally Dry Forests of Tropical South America: From Forgotten Ecosystems To a New Phytogeographic Unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(3), 437–461. <https://doi.org/10.1017/s096042860000041x>
- Prado, D. E. (2003). As caatingas da América do Sul. In I. R. Leal, M. Tabarelli, & J. M. C. Silva (Eds.), *Ecologia e conservação da caatinga* (pp. 3–73). Editora Universitária da UFPE.
- Pulla, S., Ramaswami, G., Mondal, N., Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., & Vivek, P. (2015). Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. *International Forestry Review*, 17(s2), 91–113.
- Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F., & Moro, M. F. (2017). Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In José Maria Cardoso da Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* (pp. 23–63). Cham: Springer.
- Queiroz, Luciano P. (2006). The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In R. J. Pennington RT, Lewis GP (Ed.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation* (pp. 113–149). CRC Press. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=AD3MBQAAQBAJ&pgis=1>
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 143–164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Reich, Peter B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits

- manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reis, G. H., Terra, M. D. C. N. S., Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Coelho, P. A., Manoel Dos Santos, R., & Nunes, Y. R. F. (2017). Temporal vegetation changes in a seasonally dry tropical forest enclave in an ecotonal region between savanna and semiarid zones of Brazil. *Australian Journal of Botany*, 65(1), 85–93. <https://doi.org/10.1071/BT16188>
- Ribeiro, K., Sousa-Neto, E. R. de, Carvalho, J. A. de, Lima, J. R. de S., Menezes, R. S. C., Duarte-Neto, P. J., ... Ometto, J. P. H. B. (2016). Land cover changes and greenhouse gas emissions in two different soil covers in the Brazilian Caatinga, Science of The Total Environment. *Science of the Total Environment*, 571, 1048–1057. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.07.095>
- Rito, K. F., Arroyo-Rodriguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105, 828–838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>
- Sampaio, E. S. B. (1995). Overview of the Brazilian caatinga. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 35–58). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x>
- Santos, R. M., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., Queiroz, L. P., Cardoso, D. B. O. S., & Rodal, M. J. N. (2012). Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution*, 2(2), 409–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.91>
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. (R. Gentleman, K. Hornik, & G. Parmigiani, Eds.), *Use R!* New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9542-0>
- Velloso, A. L., Sampaio, E. V. S. B., & Pareyn, F. G. C. (2002). *Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga*. Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil.
- Violle, C., Navas, M.-L. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. I., & Garnier,

- E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), 261–268.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.016>
- Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., ... Wright, S. J. (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99(5), 1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villa, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.

Capítulo 1 – Espécies arbóreas dominantes de Caatinga Arbórea expressam padrões de características funcionais relacionadas às estratégias de evitação e tolerância à seca

Resumo

Um dos principais desafios da ecologia é compreender como as espécies se distribuem ao longo do tempo e espaço e o seu poder adaptativo condicionado pelo ambiente. O uso de características funcionais tem se mostrado eficiente para revelar as estratégias ecológicas expressas pelas plantas, podendo indicar padrões que contribuem para o sucesso das espécies em diferentes ambientes e disponibilidade de recursos. Neste estudo, foram coletadas amostras foliares e da madeira de 25 espécies arbóreas dominantes de Caatinga Arbórea inseridas em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas distribuídas em 8 áreas de estudo. O objetivo deste capítulo foi quantificar seis características funcionais foliares e da madeira buscando identificar se essas características são boas preditoras das estratégias funcionais exibida pelas espécies. Os resultados mostraram que um conjunto de espécies entre as áreas de estudo foram positivamente relacionadas a maior densidade da madeira e conteúdo de matéria seca foliar de um lado do eixo 1 da análise de componente principal, enquanto o outro lado do eixo foi relacionado às espécies com maior espessura foliar. Esse achado sugere que espécies que vivem sob restrição hídrica relacionada a sazonalidade variam ao longo de um eixo principal com estratégia de tolerância à desidratação de um lado e evitação à desidratação do outro. Espécies tolerantes à desidratação combinam maiores DM e CMSF porque essas CF condicionam alta resistência à cavitação, indicando um mecanismo de segurança hidráulica e menor taxa de mortalidade. Por outro lado, maior EF pode indicar maior conteúdo de água foliar relacionada a maior eficiência no uso da água. Esses achados podem contribuir para o conhecimento do funcionamento e estruturação das comunidades de plantas sob disponibilidade hídrica limitada.

Palavras-chave: estratégia ecológica, Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, estratégia hidráulica, densidade da madeira, conteúdo de matéria seca foliar

1.1. Introdução

Um dos principais desafios da ecologia vegetal é compreender como as espécies se distribuem ao longo do tempo e espaço e o seu poder adaptativo condicionado pelo ambiente (Geertsema & Sprangers, 2002; Poorter et al., 2008; Westoby & Wright, 2006; Wright et al., 2007). O uso de CF é útil porque são marcadores consistentes de estratégias ecológicas que mostram resultados importantes acerca da complexa interação entre a vegetação e o seu ambiente (Baltzer et al., 2009; Diaz et al., 2004; Finegan et al., 2015; Garnier et al., 2004; McGill et al., 2006; Lavorel et al., 2011; Wright et al., 2004). Além disso, as CF são boas preditoras de desempenho das plantas (Poorter & Bongers, 2006), assim, determinadas combinações podem indicar padrões específicos que são utilizadas para ajudar a explicar o sucesso das espécies em ambientes diversos (Westoby & Wright, 2006).

Características funcionais de fácil medição e obtenção (“soft traits”) são usadas como “proxies” para avaliar respostas das plantas em função dos fatores ambientais, podendo ser usados em estudos em campo (Belluau & Shipley, 2018; Lavorel & Garnier, 2002). No presente estudo foram selecionadas CF consideradas como boas indicadoras de estratégias funcionais e tolerância à desidratação (Poorter & Garnier, 1999; Reich et al., 1997; Vaieretti et al., 2007; Vile et al., 2005; Wright et al., 2004). Área foliar específica (AFE) tem sido descrita como característica marcadora de posição das espécies ao longo do eixo de conservação e aquisição de recursos, por exemplo, folhas com maiores AFE tendem a maior capacidade fotossintética por unidade de massa foliar relacionada a um rápido crescimento (Garnier et al., 2016; Niinemets, 1999; Reich et al., 1998; Reich, 2014; Wright et al., 2004). Conteúdo de nitrogênio foliar (N) tem importante papel na atividade fotossintética podendo variar conforme a disponibilidade luminosa e de nutriente no ambiente sendo comum uma relação positiva com a AFE (Niinemets, 1997; Reich et al., 1994). Espessura foliar (EF) é relacionada à estratégia de aquisição e

uso de recursos, ou seja, espécies com estratégia de conservação de recursos tendem a investir em folhas mais espessas com mesofilo bem desenvolvido (Rossatto & Kolb, 2013; Vile et al., 2005). Densidade da madeira (DM) é bom preditor de propriedades mecânicas indicando uma relação inversa entre a eficiência e segurança hidráulica (Chave et al., 2009; Hacke et al., 2001). Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) tem sido usado como indicador de esclerofilia e de fertilidade do solo, além de refletir o custo de carbono e o balanço hídrico foliar (Hodgson et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2012; Vaieretti et al., 2007). A taxa de transporte de elétrons (TTE) é sensível às variações relacionadas aos fatores abióticos e indica a atividade fotossintética do fotossistema II (PSII) a partir da fluorescência da clorofila *a*, além disso é útil por ser uma medida não invasiva (Murchie & Lawson, 2013).

Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) são compostas por formações de elevada heterogeneidade florística que ocorrem na região tropical e estão sujeitas à baixa precipitação e altas temperaturas sendo a disponibilidade hídrica o principal fator que limita o estabelecimento e crescimento das plantas (Pennington et al., 2006; Pulla et al., 2015; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Esse fator é decorrente da precipitação distribuída irregularmente ao longo do tempo e associada aos vários meses de seca severa (Pennington et al., 2000, Pennington et al., 2009), e desse modo, estratégias de evitação e tolerância à desidratação são observadas. A deciduidade, por exemplo, é uma estratégia associada à evitação à desidratação impedindo danos ao sistema hidráulico e evitando perda de água pela transpiração (Borchert, 1994; Méndez-Alonzo et al., 2013; Powers & Tiffin, 2010; Reich & Borchert, 1994). Espécies decíduas com altos valores para CMSF, DM e densidade foliar tem sido associadas a CF conservativas com tendência à tolerância à seca (Lohbeck et al., 2015). Deste modo, CF morfológicas e fenológicas são fundamentais para manutenção de maiores taxas de tolerância e sobrevivência à seca

(Poorter & Markesteijn, 2008). Considerando as condições ambientais restritivas, espécies de FTSS vivem sob o conflito de aquisição e uso da água de maneira eficaz e a capacidade em conservar água e tolerar o déficit hídrico e a dessecação dos tecidos (Méndez-Alonzo et al., 2012; Pineda-García et al., 2015; Reich, 2014; Sterck et al., 2011). Espécies de plantas que ocorrem em regiões semiáridas estão sujeitas a alta pressão seletiva em decorrência da elevada sazonalidade e, neste sentido, precisam lidar com o conflito entre o investimento em estruturas relacionadas à segurança hidráulica em contraposição à eficiência hidráulica (Sterck et al., 2011).

Embora apresente importante significado ecológico e entrega de serviços ecossistêmicos, as FTSS estão entre os biomas mais ameaçados do planeta (Hulshof et al., 2013; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Pulla et al., 2015). Assim, o estudo da ecologia funcional baseada no conjunto das CF das plantas é essencial porque os padrões observados podem refletir desempenho, aptidão, história evolutiva e os processos e funcionamento dos ecossistemas (Cadotte et al., 2009; Cavender-Bares et al., 2009; Lavorel & Garnier, 2002; Reich, 2014; Violle et al., 2007; Westoby & Wright, 2006).

Neste cenário, considerando a baixa precipitação ($<1000\text{mm ano}^{-1}$), elevada sazonalidade (cerca de 5 meses secos), segundo Nimer (1989), e solos ricos (calcários) que caracterizam a Caatinga Arbórea no norte de Minas Gerais, uma formação de FTSS (Santos et al., 2012), o objetivo deste capítulo foi quantificar seis características funcionais (taxa de transporte de elétrons – TTE, área foliar específica – AFE, espessura foliar – EF, nitrogênio – N, conteúdo de matéria seca foliar – CMSF e densidade da madeira – DM) de 25 espécies arbóreas dominantes presentes em 8 áreas de estudo, buscando identificar se essas características são boas preditoras das estratégias funcionais exibida pelas espécies.

1.2. Material e Métodos

1.2.1. Área de estudo

As áreas amostradas estão inseridas no Domínio das Caatingas (DC), maior e mais contínuo núcleo de FTSS localizado na região Neotropical (Pennington et al., 2000). A fitofisionomia predominante é conhecida por Caatinga Arbórea (CA) (Santos et al., 2012) composta por vegetação de porte arbóreo mais elevado e apresentando decíduidade acentuada (perda das folhas no período seco) que ocorre em uma região com maiores suprimentos médios anuais de precipitação quando comparada às demais regiões do Domínio e crescendo sob embasamento cristalino e ambientes cársticos (da Silva, Leal et al., 2018; Moro et al., 2016; Moro et al., 2015; Santos et al., 2012). O clima das áreas de estudo é classificado como Tropical de Inverno Seco (As/Aw tipo climático, conforme sistema de classificação de Koppen; Alvares et al., 2013), com precipitação média anual alcançando entre 832 a 1060 mm, concentrados entre os meses de novembro a março, e temperaturas médias anuais variando entre 23,4 a 24,6 °C (Apgaua et al., 2015; Aguiar-Campos, 2019; Maia et al., 2019; Souza et al., 2019; Paula et al., 2018; Reis et al., 2017). Ainda segundo os autores, a heterogeneidade florística e estrutural das comunidades vegetais de CA é decorrente das variações nas condições ambientais em escala local e regional.

O material vegetal foi coletado em oito áreas (AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado) distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05) situados em cinco municípios (Bonito de Minas, Januária, Itacarambi, Montalvânia e Manga) localizados no extremo sul do DC no norte de Minas Gerais, Brasil (Figura 1; mencionada no subitem área de estudo da Introdução geral desta Tese). Dentre os seis fragmentos citados, dois fragmentos, BAH-05 e MON-01, foram subdivididos em duas áreas cada por corresponderem a ambientes

ecologicamente distintos, conforme observado por Aguiar-Campos et al. (2019) e Paula et al., (2018), respectivamente, justificando um total de oito áreas distribuídas em seis fragmentos. Os fragmentos estão inseridos no sistema ForestPlots.net (<https://www.forestplots.net/>) e disponíveis mediante solicitação (Tabela S1– Anexo 1). Os seis fragmentos totalizam 114 unidades amostrais alocadas em 400 m² (10 x 40 m ou 20 x 20 m) em uma área amostral total de 4,56 ha. A quantidade de unidade amostral variou entre 5 a 30 unidades entre as áreas de estudo em função da heterogeneidade ambiental encontrada nesses ambientes. As espécies que compuseram 70% da área basal total de cada uma das áreas listadas foram coletadas resultando em 11 famílias, 25 espécies e 147 indivíduos (Tabela S2 – Anexo 2).

1.2.2. Características funcionais

Para o estudo foram selecionadas seis características funcionais (Tabela 2.1) que são boas indicadoras de estratégia ecológica das plantas que ocorrem em ambientes sob elevada sazonalidade. As medidas das CF foliares foram realizadas em três folhas de cada indivíduos e três indivíduos para cada espécie e foram obtidas de folhas expostas ao sol, completamente expandidas e evitando qualquer sinal de herbivoria, sempre que possível, totalizando nove medidas foliares por espécie. As medidas da CF da madeira foram realizadas em três ramos de cada indivíduo e três indivíduos para cada espécie, totalizando nove medidas da madeira por espécie. Para as análises foram usados os valores por indivíduo das CF para cada espécie (Tabela S3 – Anexo 1).

As características funcionais foram medidas seguindo protocolos consolidados (Chave et al., 2009; Cornelissen et al., 2003; Kirkham, 2005; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). A área foliar (AF) foi obtida a partir de imagens digitalmente capturadas de cada uma das folhas selecionadas usando uma câmera interna de “smartphone” SAMSUNG

5S. Para cada captura, a mesma escala foi fixada e usada para calibração das imagens. Para o cálculo da AF, as imagens obtidas foram analisadas pelo programa ImageJ® (Schneider et al., 2012). Posteriormente, todas as folhas que tiveram suas AF calculadas foram imersas em água por 12h para obtenção da massa fresca saturada foliar (que foram usadas, posteriormente, para obtenção de medidas de conteúdo de massa seca foliar – CMSF), em seguida, as mesmas folhas foram secas em estufa a 60° C até a obtenção da massa seca constante (g). Então, a área foliar específica (AFE) foi calculada como a razão entre AF obtida anteriormente (cm^2) e a massa seca foliar (g) dessa mesma folha. O CMSF foi calculado como a razão entre a massa seca foliar (g) e massa fresca saturada foliar (g). A EF (mm) foi medida na região mediana foliar e em 4 pontos (dois de cada lado da folha) com o auxílio de um paquímetro digital. Nervuras de calibres variados, quando visíveis, foram evitadas. A densidade da madeira (DM) foi calculada como a razão entre a massa seca do ramo (g) e o volume (cm^3) dessa mesma secção. Sempre que possível, os tamanhos dos ramos foram padronizados, cerca de 5 cm, e para cada ramo foi retirada a casca. Para o cálculo da DM, as secções do ramo da madeira foram mergulhadas em água por 72h, a fim de reidratá-los. Após esse período, o excesso de água na parte externa dos ramos foi retirado. Em seguida, cada ramo foi mergulhado em água em Becker graduado (ml), posicionado em balança de precisão, para determinar o volume de água deslocado pelo ramo e o valor obtido anotado como equivalente a cm^3 , pois a água tem densidade de 1g cm^{-3} (Princípio de Arquimedes). Posteriormente, para obtenção da massa seca de cada ramo, os mesmos foram secos em estufa a 60 °C até obtenção da massa seca constante (g). Deste modo foi obtido o volume de cada ramo (cm^3) para determinar a densidade da madeira ($\text{cm}^3 \text{ g}$). Para a análise do conteúdo de N, folhas adicionais foram coletadas de cada indivíduo. Essas folhas foram secas em estufa a 60 °C por três dias e, então, trituradas em moinho de bola até formar um fino pó que,

posteriormente, foram encaminhadas e analisadas no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) – USP, em Piracicaba, SP.

As avaliações da fluorescência da clorofila *a* foram realizadas com auxílio de um fluorômetro portátil “Portable Chlorophyll Fluorometer” (PAM 2100, Hinz Walz, Alemanha) equipado com uma unidade de controle de disparos de pulsos saturantes. As análises foram realizadas segundo as recomendações de Genty et al. (1989), em que a emissão da fluorescência é avaliada na parte superior das folhas. A máxima taxa de transporte de elétrons (TTE) foi obtida em triplicata em cada espécie e local através de aplicação de uma curva de intensidade de luz (LFA, luz fotossinteticamente ativa; 200, 500, 800, 1000, 1200 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e utilizando-se a seguinte equação que o equipamento calcula automaticamente: $\text{TTE} = \phi\text{PSII} * 0,5 * 0,84 * \text{LFA}$. Onde: ϕPSII : eficiência qu\u00e2ntica efetiva do transporte de elétrons pelo PSII; LFA – intensidade de luz; fator 0,5 – coeficiente de correção considerando dois fotossistemas envolvidos; fator 0,84 - 84% dos quanta incidentes s\u00e3o absorvidos pela folha (Marchiori et al., 2019; Waltz, 2003).

Tabela 2.1 – Caracter\u00edsticas funcionais da planta de 25 esp\u00e9cies representativas de Caatinga Arb\u00f3rea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) do presente cap\u00edtulo. \u00c1rea espec\u00edfica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conte\u00fado de mat\u00e9ria seca foliar (CMSF), Nitrog\u00eanio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de El\u00e9trons (TTE).

Carater\u00edsticas funcionais	Abreviatura	Unidade
\u00c1rea espec\u00edfica foliar	AFE	cm g^{-1}
Espessura foliar	EF	mm
Conte\u00fado de mat\u00e9ria seca foliar	CMSF	g g^{-1}
Nitrog\u00eanio	N	g kg^{-1}
Densidade da madeira	DM	g ml^{-1}
Taxa de transporte de el\u00e9trons	TTE	$\mu\text{mols el\u00e9trons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

1.2.3. Análise de dados

Para avaliar como as características funcionais estão associadas e identificar padrões gerais e a ocorrência de gradientes ou agrupamentos entre as espécies estudadas e as diferentes áreas de estudo, foi realizada Análise de Componentes Principais (ACP) utilizando o pacote *PCAmixdata*. Em seguida, os “loadings” do eixo 1 (PC1) foram extraídos e usados para indicar a contribuição e a relação das características funcionais no mapa de calor entre as áreas de estudo e as famílias (Chavent et al., 2014).

Para examinar como os valores brutos das características funcionais estão distribuídos entre as famílias, bem como entre as áreas de estudo, foi utilizado o método de mapa de calor (“heatmap”) com agrupamento hierárquico (árvore binária). O método utiliza matriz de distâncias com a métrica euclidiana. Mapas de calor são gráficos poderosos para visualização eficiente de padrões entre os dados. Assim, o método foi usado para explorar e indicar a variação de padrões das características funcionais. Para atender as premissas da análise, os valores das características foram padronizados (Z-score) para homogeneização da dispersão das variáveis. A implementação do mapa de calor foi realizado pelo pacote *ComplexHeatmap* (Gu et al., 2016). Em complemento, O gráfico de densidade foi utilizado para verificar possíveis padrões de distribuição das características funcionais entre as famílias e áreas de estudo. Os dados foram analisados pelo pacote *ggplot2*. Todas as análises foram conduzidas usando o programa R (R Core Team, 2019).

1.3. Resultados

Os gráficos de densidade mostraram como os valores das características funcionais (CF) foram distribuídos tanto em relação às áreas de estudo quanto em famílias. Em relação às áreas de estudo (Figura 1.1 – **Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo.** Características funcionais: **Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE).** Áreas de estudo: **AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.**), a taxa de transporte de elétrons (TTE) apresenta distribuição homogênea variando próximo aos valores de $150 \mu\text{mols elétrons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e indicando que as espécies apresentam similaridade na capacidade de assimilação de luz para atividade fotossintética. Por outro lado, as demais CF variaram entre as áreas indicando diversidade de valores para cada característica. A área foliar específica (AFE) reflete maior densidade de valores variando entre 100 e $140 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) apresenta dois principais picos com valores entre $0,3$ e $0,45 \text{ g g}^{-1}$, sendo $0,45 \text{ g g}^{-1}$ o maior pico para areia, a densidade da madeira (DM) apresenta dois picos principais sugerindo dois grupos com valores $0,3 \text{ cm}^3 \text{ g}^{-1}$ e $0,75 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, a espessura foliar (EF) apresenta maiores valores em $0,15 \text{ mm}$, aproximadamente, e nitrogênio (N) apresenta variação de valores entre as áreas de estudo.

Em relação às famílias (Figura 1.2 – **Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais nas 11 famílias coletas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo.** Características funcionais: **Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF),**

Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: **AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.**), assim como nas áreas de estudo, a TTE ($\mu\text{mols elétrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) apresenta distribuição mais homogênea, a AFE apresenta maior concentração das espécies variando entre 75 a 250 $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$, CMSF apresenta distribuição dos dados variando entre 0,1 e 0,5 (g g^{-1}), DM apresenta dois grupos distintos com dados variando entre 0,25 e 0,50 ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) e o segundo em torno de 0,57 e 0,85 ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$), aproximadamente. EF apresenta maiores densidade dos valores entre 0,1 e 0,3 (mm). O N apresentou maior variação entre os valores 2 a 4 (g kg^{-1}).

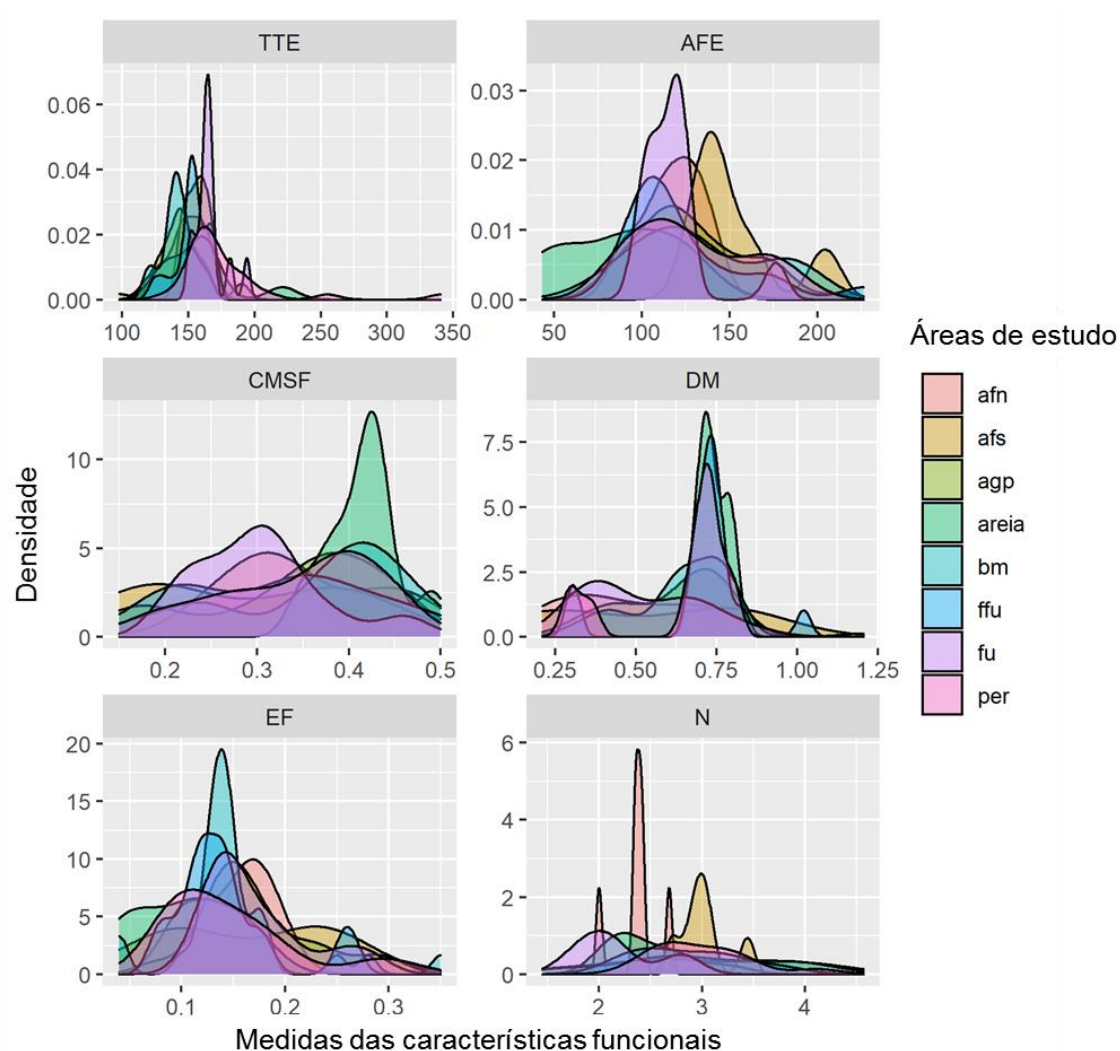


Figura 1.8 – Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo. **Características funcionais:** Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). **Áreas de estudo:** AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.

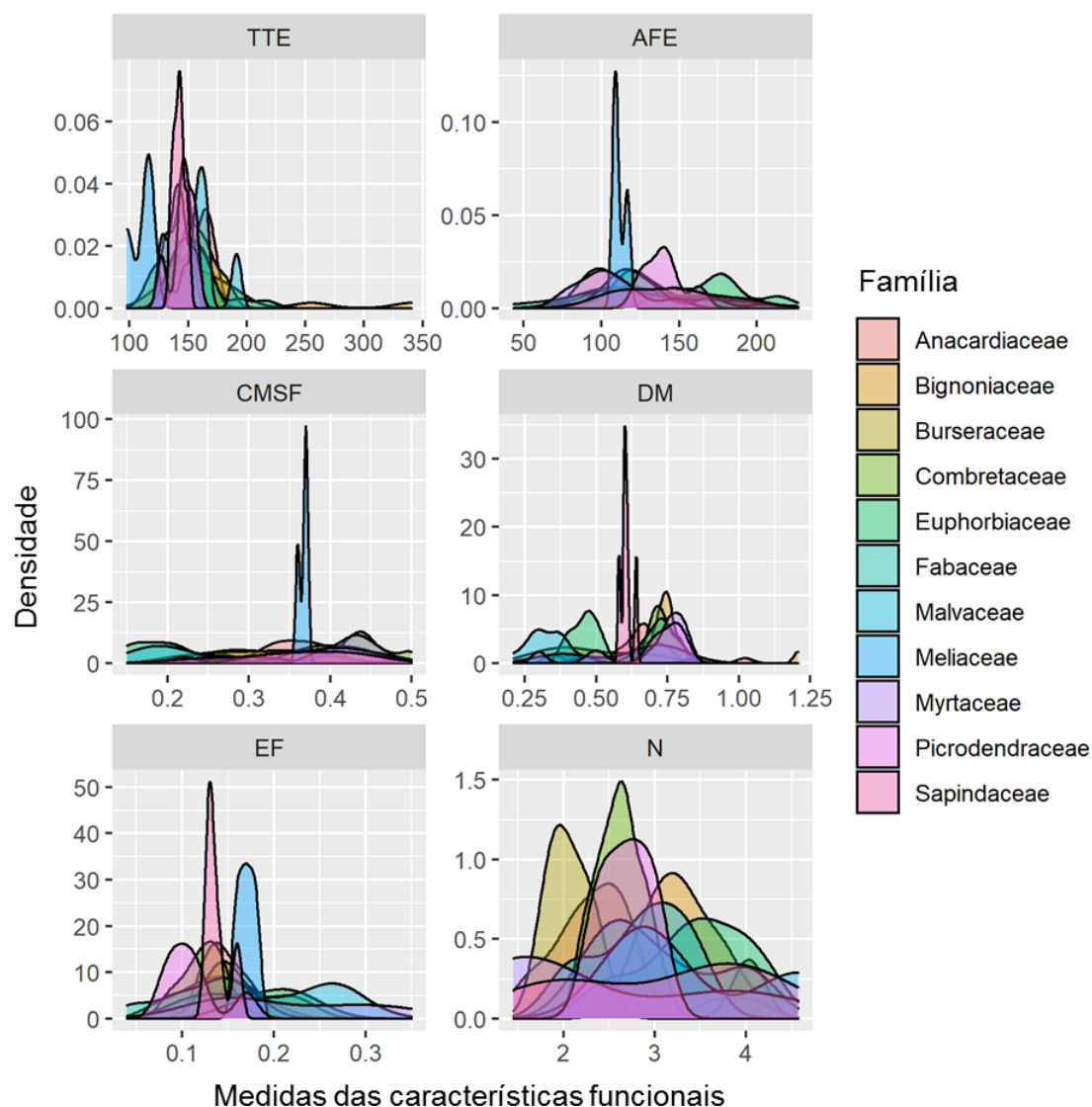


Figura 1.9 – Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais nas 11 famílias coletadas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo. **Características funcionais:** Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). **Áreas de estudo:** AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.

A ACP mostrou que a proporção acumulada dos dois primeiros eixos explica 60% da variabilidade das CF. O eixo 1 explica 36% da variabilidade total dos dados, enquanto o eixo 2 explica 24% (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado.**).

No eixo 1, a densidade da madeira (DM) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) foram correlacionados positivamente, enquanto foram negativamente correlacionados com a espessura foliar (EF). No eixo 2, área foliar específica (AFE) e nitrogênio (N) correlacionaram positivamente (**Erro! Fonte de referência não encontrada. A**). Os resultados sugerem que o eixo 1 foi ordenado em espécies que expressam estratégia de tolerância à seca de um lado (maiores valores para DM e CMSF) e evitação à seca do outro (maiores valores para EF) e enquanto o eixo 2 foi associado a capacidade de assimilação de luz para atividade fotossintética (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu:**

furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A).

Em relação às áreas de estudo, agp, per, bm e ffu mostraram variabilidade dos dados parecidos, já que elas estão bem próximas ao zero na ACP indicando que essas áreas são compostas por espécies com CF semelhantes. Já a areia, foi associada às espécies que expressam CF relacionadas à estratégia de tolerância à seca, enquanto afs foi associada à estratégia de evitação à seca (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A e B).** As áreas de estudo fu e afn se mostraram mais semelhantes associadas às espécies que expressaram menores valores para AFE e N (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos**

(BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A e B).

Em relação às famílias, Euphorbiaceae e Malvaceae foram positivamente relacionadas à EF e negativamente relacionadas à DM e CMSF, indicando que as espécies representadas por essas famílias tendem à estratégia de evitação à seca, e enquanto espécies representadas por Fabaceae, Combretaceae, Picrodendraceae, Anacardiaceae e Myrtaceae tendem à tolerância à seca. Já as famílias Sapindaceae, Meliaceae e Bignoniaceae se agruparam e foram positivamente associadas à AFE e N (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A e C).**

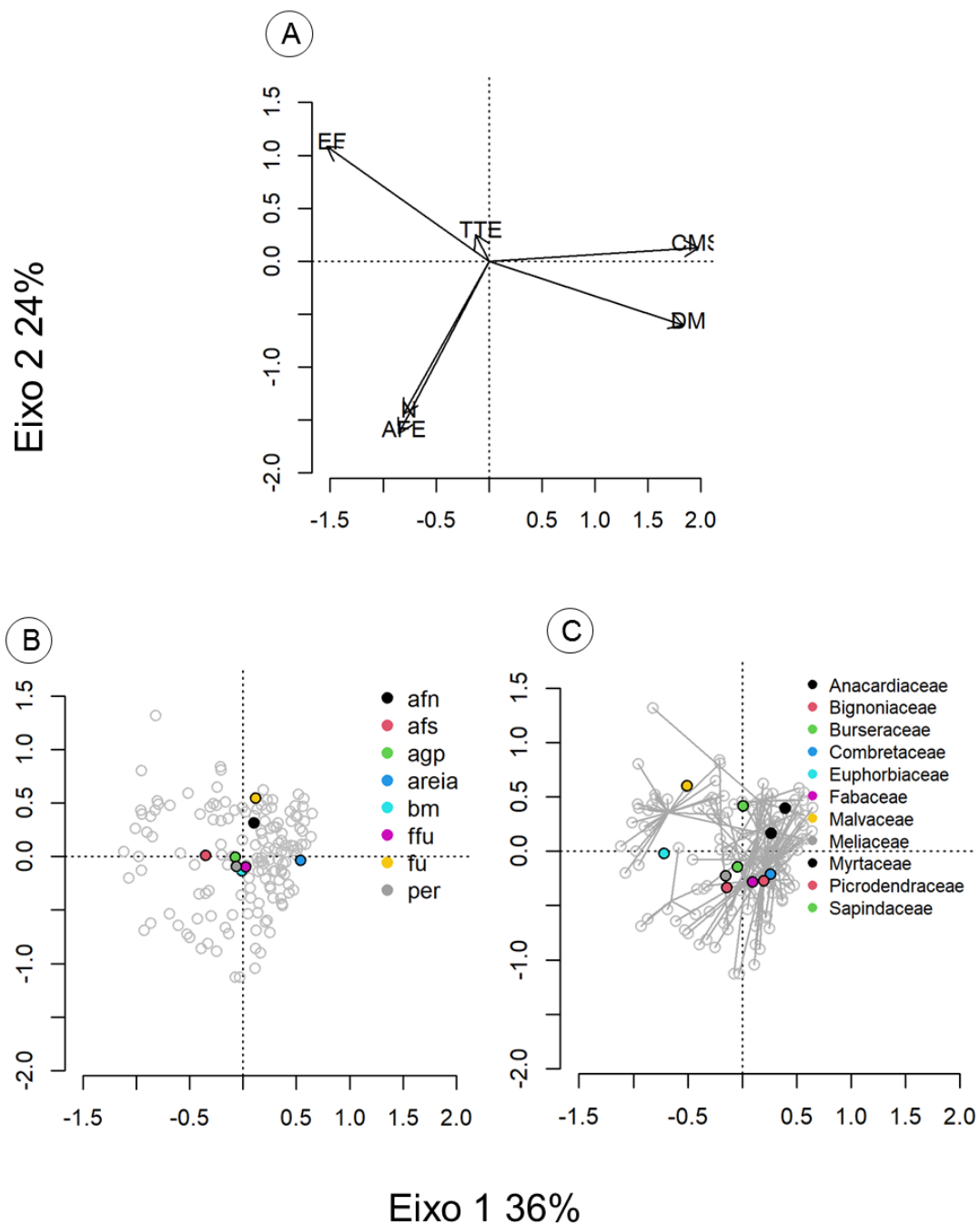


Figura 1.10 – Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruacu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado.

O gráfico de mapa de calor (“heatmap”) foi usado para fornecer informações adicionais sobre possíveis padrões de CF em função das áreas e famílias de estudo. Os dendogramas indicados no topo correspondem aos agrupamentos das CF formando dois grupos principais: o primeiro formado por DM e CMSF e o segundo formado por TTE, EF, N e AFE. Os “loadings” obtidos no eixo 1 (PC1) foram usados para indicar a relevância dos valores neste eixo, ou seja, quanto maior a tonalidade (preto), mais positivo o score indicando maior tendência à estratégia de tolerância à desidratação (maiores valores para DM e CMSF) e, quanto menor a tonalidade (cinza), mais relacionado ao eixo 2. Em relação às áreas de estudo, complementando o que foi observado na APC (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A e B), DM e CMSF foram, mais relevantes, para areia (Figura 1.4 – **Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos****

(BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).). Na APC, as áreas de estudos bm, per, agp e ffu indicaram variabilidade dos dados próximo a zero, sendo associadas à CF semelhantes (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP).**

A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A); no entanto, o mapa de calor indica tendência de essas áreas serem ocupadas por espécies com maiores valores para DM e CMSF. Fu e afs indicaram menores valores para DM e CMSF indicado pela maior tonalidade da cor azul (Figura 1.4 – **Gráfico *heatmap***

Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior

a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).). Por outro lado, quando é analisado em família, é possível visualizar padrões melhor estruturados das famílias em relação às CF. As famílias Fabaceae, Combretaceae, Picrodendraceae, Anacardiaceae e Myrtaceae apresentam maiores valores para DM e CMSF e, associadas, à tolerância à seca, conforme indicado pela APC. Malvaceae apresentou maiores valores para EF com tendência à estratégia de evitação à seca (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. B e Figura 1.5 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).). Já as famílias Sapindaceae, Meliaceae e Bignoniaceae se agruparam e foram positivamente associadas à AFE e N.**

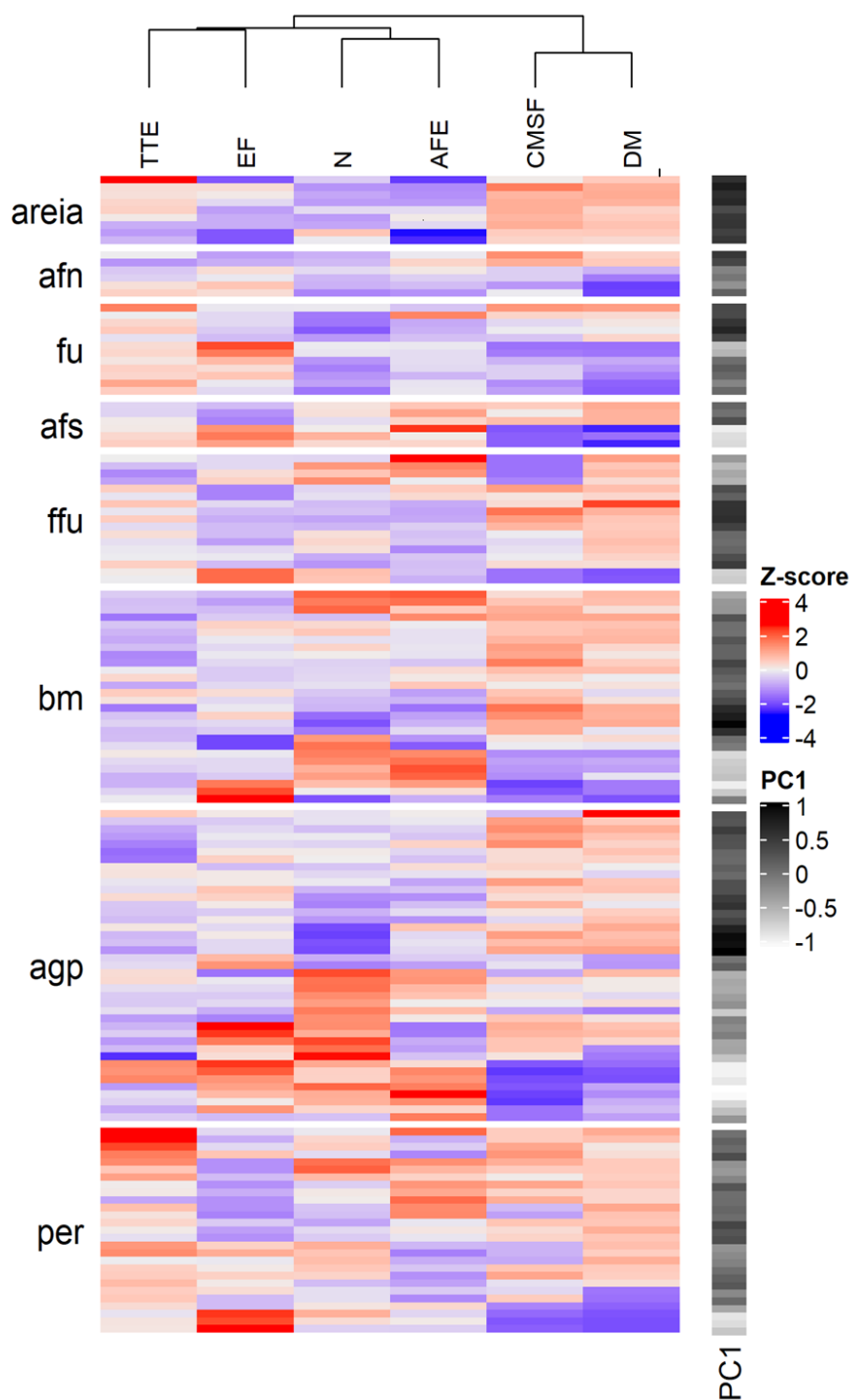


Figura 1.11 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).

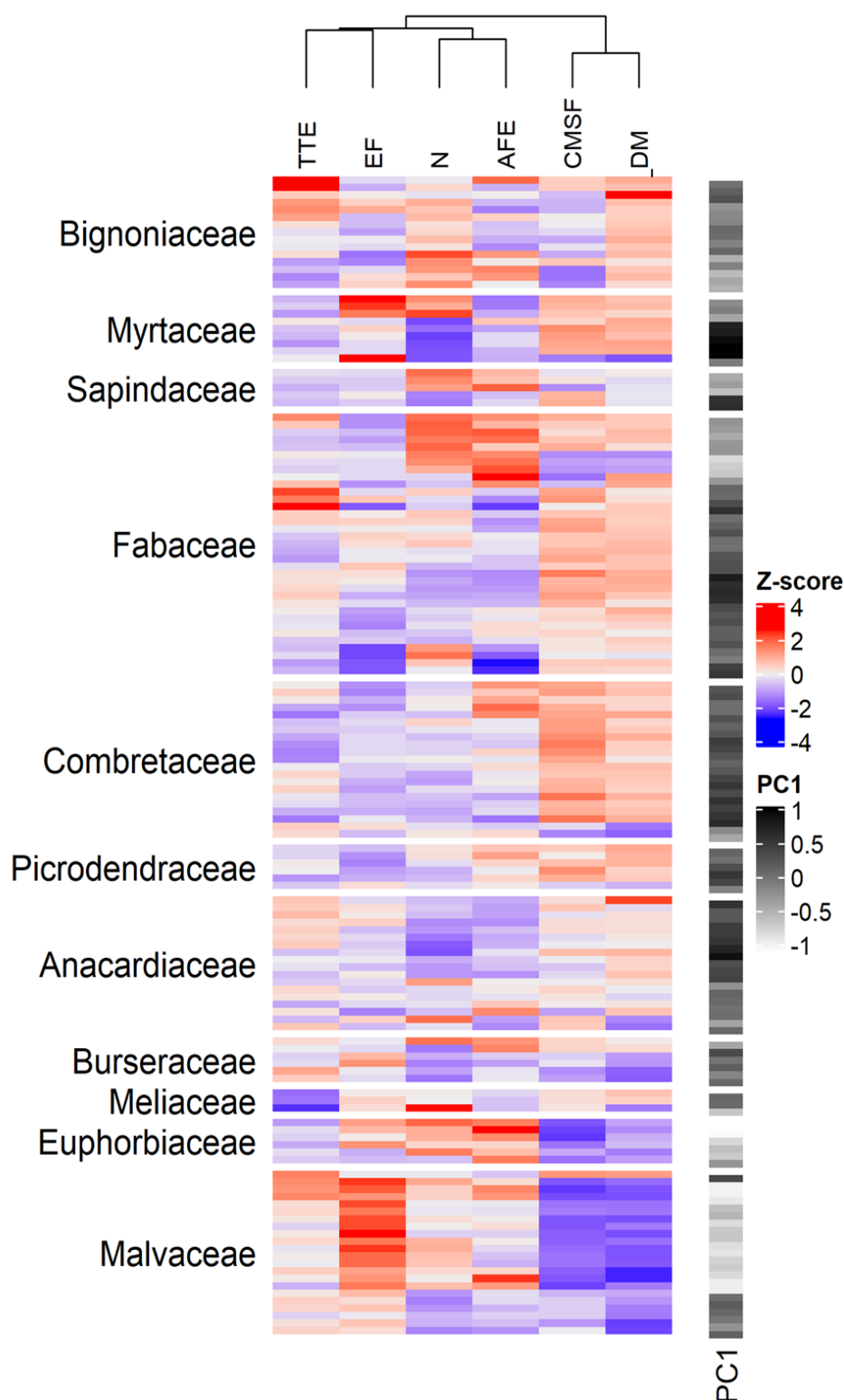


Figura 1.12 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).

1.4. Discussão

De modo mais amplo, as características funcionais das 25 espécies do presente estudo variaram substancialmente, sugerindo uma diversidade de estratégias ecológicas, podendo ser em decorrência de variações ambientais pontuais (Apgaua et al., 2015; de Aguiar-Campos et al., 2019; de Souza et al., 2019; Paula et al., 2018; Reis et al., 2017). Diversidade de estratégias tende a favorecer a coexistência de diferentes espécies dentro dessas comunidades de plantas (Figura 1.1 – **Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo.** Características funcionais: **Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE).** Áreas de estudo: **AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.** e Figura 1.2 – **Gráfico de densidade indicando a distribuição das características funcionais nas 11 famílias coletas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas) coletadas em 8 áreas de estudo.** Características funcionais: **Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE).** Áreas de estudo: **AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado.**). De modo mais restrito, os resultados sugerem que as espécies dominantes de Caatinga Arbórea, que vivem sob restrição hídrica relacionada à sazonalidade, variam ao longo de um eixo principal com estratégia de tolerância à desidratação de um lado e evitação à desidratação do outro (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP).** A. **Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de**

Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado. A; Hacke et al., 2009; Volaire, 2018). Dependendo da intensidade do déficit hídrico e sensibilidade das espécies, em geral, a combinação de evitação e tolerância à desidratação é registrada como a principal estratégia hidráulica entre espécies que vivem sob limitada disponibilidade hídrica (Basu et al., 2016; Gupta et al., 2020; Kursar et al., 2009; Volaire, 2018). A capacidade de competir por água, determinada pelo conflito entre aquisição e conservação, possibilita diferentes respostas adaptativas entre as espécies mesmo dentro dos ecossistemas (Brodribb et al., 2020; Markesteijn et al., 2011; Volaire, 2018).

O eixo principal da ACP resultou em altos scores para DM e CMSF sendo positivamente relacionados, enquanto menores scores para essas CF foram relacionados a maiores scores para EF (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP).** **A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado.,**

Figura 1.4 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score). e Figura 1.5 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).). Espécies sob baixa disponibilidade hídrica expressam CF que as tornam potencialmente aptas a tolerar até certo limite de restrição hídrica: alta DM, baixa capacitância, baixo conteúdo de água do alburno, baixo ponto de perda de turgor e maior segurança operando em potencial hídrico mais negativo (Choat et al., 2012; L. Markesteijn et al., 2011; Santiago et al., 2018; Tyree et al., 1994). A densidade da madeira (DM) normalmente é usada pela facilidade em ser mensurada e por ser preditora de funções hidráulicas da planta e indicadora de tolerância à desidratação em função da resistência à cavitação (Chave et al., 2009; Kursar et al.,

2009; Markesteijn et al., 2011; Poorter et al., 2010; Santiago et al., 2018). As características do vaso e a densidade da madeira são componentes importantes das estratégias de desempenho e história de vida de espécies de árvores tropicais (Chave et al., 2009; Hacke et al., 2000; Poorter et al., 2010, Poorter et al., 2019). Altas taxas de sobrevivência tendem a DM maior, enquanto altas taxas de crescimentos estão relacionadas a menores DM (Poorter et al., 2010; Prado-Junior et al., 2016). O conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) é relacionado ao potencial mínimo sazonal de água foliar, deste modo, bom indicador de potencial hídrico foliar relacionado à capacidade de as espécies persistirem sob condições de seca (Castro-Díez, 2012; Domínguez et al., 2012; Hodgson et al., 2011; Kursar et al., 2009). Espécies tolerantes à desidratação são relacionadas à baixo potencial osmótico celular e maior CMSF que confere maior resistência à herbivoria devido à maior dureza foliar (Blumenthal et al., 2020). Maior rigidez foliar é ocasionada por paredes celulares mais espessas que ajudam evitar implosão celular, além de diminuir o dano permanente do tecido ocasionado pela perda de turgor, assim, podendo ser restauradas funcionalmente em condições de restabelecimento hídrico (Vilagrosa et al., 2012). Espécies tolerantes à desidratação combinam maiores DM e CMSF porque essas CF condicionam alta resistência à cavitação, indicando um mecanismo de segurança hidráulica e menor taxa de mortalidade (Choat et al., 2018; Gleason et al., 2016; Hacke & Sperry, 2001; Markesteijn et al., 2011; Voltaire, 2018). A relação positiva entre DM e CMSF pode estar relacionada ao investimento simultâneo em folhas e caules robustos como proteção mecânica e biofísica contra danos induzidos pelo estresse hídrico (Markesteijn et al., 2011). Portanto, espécies com estas características tendem a uma estratégia mais conservadora com menor captação de carbono, porém operando com maior segurança em relação à falha hidráulica (Brodribb & Cochard, 2009; Kursar et al., 2009; Markesteijn et al., 2011).

Os resultados mostram que espécies da família Malvaceae e Euphorbiaceae tiveram menores scores para DM e CMSF e maiores scores para espessura foliar (EF) (Figura 1.3 – **Análise de componentes principais (ACP). A. Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). B. Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). C. Famílias. Pontos cinzas indicam médias de cada indivíduo coletado.**, Figura 1.4 – **Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).** e Figura 1.5 – **Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de**

Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score). Em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, como nutrientes ou água, as espécies tendem a exibir folhas com maiores EF (Witkowski & Lamont, 1991). Maiores EF podem indicar maior conteúdo de água foliar relacionada a maior eficiência no uso da água (Niinemets, 2001; Pinho et al., 2019). Em geral, espécies com menores CMSF exibem folhas com maiores EF (Wilson et al., 1999). Ou seja, em condições de seca, folha mais espessas podem indicar evitação à desidratação (Blumenthal et al., 2020). Além disso, espécies decíduas com baixa DM conseguem maximizar a capacidade de armazenamento de água no caule durante a estação úmida como meio de compensar o prejuízo pela seca sazonal (Borchert, 1994; Markesteijn et al., 2011) favorecendo baixa resistência à cavitação (Hacke et al., 2001). Assim, alta condutividade hidráulica tem sido associada a menores DM e CMSF (Markesteijn et al., 2011). Deste modo, parece existir uma coordenação funcional entre características foliares e do caule que permitem as espécies tolerar à seca (Gleason et al., 2016; Markesteijn et al., 2011). A estratégia de evitação à desidratação pode estar relacionada à capacitância do alburno coordenada a outras características hidráulicas como resposta às pressões cada vez mais negativas da seiva do xilema durante a seca (Choat et al., 2018; Santiago et al., 2018).

O eixo 2 mostra uma relação positiva entre AFE e N e, de modo geral, essas CF se correlacionam positivamente e são indicadoras de capacidade fotossintética (Reich et al., 1998). No entanto, o resultado do mapa de calor sugere que espécies da família Fabaceae tenham maior influência em relação a esse eixo (Figura 1.4 – **Gráfico heatmap Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga**

Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Áreas de estudo: AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: Agropop, BM: Bonito de Minas, Per: Peruaçu, Areia: Areia, Fu: furado, FFu: floresta furado distribuídas em seis fragmentos (BON-01, DEC-02, PNP-02, MON-01, BAH-04 e BAH-05). Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score). e Figura 1.5 – Gráfico *heatmap* Características funcionais da planta de 25 espécies representativas de Caatinga Arbórea (Florestas Tropicais Sazonalmente Secas). Área específica foliar (AFE), Espessura foliar (EF), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Nitrogênio (N), Densidade da Madeira (DM) e Taxa de Transporte de Elétrons (TTE). Famílias coletadas. Escala em cinza (PC1) indica os valores dos scores no eixo 1. Quanto maior a tonalidade, maiores são os valores dos scores no eixo 1, Escala termométrica (valores de Z-scores: quanto mais próximo ao vermelho, maiores são os valores de Z-score).). Algumas espécies são capazes de manter o ganho de carbono mesmo sob baixos suprimentos hídricos, enquanto outras mantêm altas taxas de exploração de recursos, como a água, favorecendo altas taxas de crescimentos na estação úmida (Pineda-García et al., 2015).

Florestas tropicais Sazonalmente Secas estão entre os biomas mais ameaçados e o aumento da aridez tende a impactar significativamente a dinâmica, distribuição e especialização das espécies dessas florestas (Sánchez-Azofeifa et al., 2005) (Kursar et al., 2009; Trindade et al., 2020). Estudos preveem mudanças climáticas como o principal fator causador de alterações na variabilidade sazonal em regiões tropicais resultando em

vulnerabilidade dos ecossistemas florestais (Allen et al., 2010; Bonal et al., 2008; Feng, Porporato, & Rodriguez-Iturbe, 2013). É esperado que os eventos climáticos extremos causem mortalidade generalizada das plantas e, conseqüentemente, o desequilíbrio no balanço de carbono florestal, perdas significativas no provimento de serviços ecossistêmicos e prejuízos econômicos (Allen et al., 2010; Anderegg et al., 2012; Bonan, 2008; Choat et al., 2018, 2012; Feng et al., 2013; Reichstein et al., 2013). Diferentes locais, histórias de vidas, estratégias funcionais e restrições ambientais contrastantes precisarão ser consideradas para compreender e prever o futuro das florestas tropicais sob os regimes climáticos em rápida mudança (Choat et al., 2018; Santiago et al., 2018).

Conclusão

O estudo mostra que as características funcionais analisadas são boas indicadoras de estratégias adaptativas das plantas mostrando que a disponibilidade hídrica sazonal é um componente-chave para a variação de estratégias funcionais entre espécies de Caatinga Arbórea. As características com maior destaque foram densidade da madeira e conteúdo de matéria seca foliar indicando que as espécies expressam características que lhes conferem tolerância e evitação à desidratação, favorecendo sua permanência sob condições hídricas restritivas. Esses resultados ampliam o conhecimento de como o particionamento de recurso entre as espécies parece possibilitar a coexistência nesses locais. Estudos nesta perspectiva ainda não foram realizados nas áreas do presente estudo, assim, esses achados podem contribuir para o conhecimento do funcionamento e estruturação das comunidades de plantas de Caatinga Arbórea que estão inseridas nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

1.5 Referência

- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., Mcdowell, N., Vennetier, M., ... 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, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., De Moraes Gonçalves, J. L., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderegg, W. R. L., Berry, J. A., Smith, D. D., Sperry, J. S., Anderegg, L. D. L., & Field, C. B. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(1), 233–237. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109>
- Apgaua, D. M. G., Pereira, D. G. S., Santos, R. M., Menino, G. C. O., Pires, G. G., Fontes, M. A. L., & Tng, D. Y. P. (2015). Floristic variation within seasonally dry tropical forests of the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its conservation implications. *International Forestry Review*, 17(S2), 33–44. <https://doi.org/10.1505/146554815815834840>
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5(0), 1–10. <https://doi.org/10.12688/F1000RESEARCH.7678.1>
- Blumenthal, D. M., Mueller, K. E., Kray, J. A., Ocheltree, T. W., Augustine, D. J., & Wilcox, K. R. (2020). Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13454>
- Bonal, D., Bosc, A., Ponton, S., Goret, J. Y., Burban, B. T., Gross, P., ... Granier, A. (2008). Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biology*, 14(8), 1917–1933. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01610.x>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and Climate Change : Climate Benefits of Forests. *Science*, 320(June), 1444–1449.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry orest trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Brodribb, Tim J., & Cochard, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point

- of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149(1), 575–584.
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
- Brodribb, Timothy J., Powers, J., Cochard, H., & Choat, B. (2020). Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368(6488), 261–266.
<https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4(5), e5695.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>
- Castro-Díez, P. (2012). Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level. *Plant and Soil*, 357, 9–12. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1185-8>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chavent, M., V. Kuentz-Simonet, A. Labenne, & J. Saracco, 2014. Multivariate Analysis of Mixed Data: The R Package PCAmixdata. , <http://arxiv.org/abs/1411.4911>.
- Gu, Z., R. Eils, & M. Schlesner, 2016. Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data. *Bioinformatics* .
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531–539.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., ... Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752–756. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Cornelissen, J. H. C. A., Lavorel, S. B., Garnier, E. B., Díaz, S. C., Buchmann, N. D., Gurvich, D. E. C., ... Poorter, H. I. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- da Silva, José M. C., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2018). *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. (José Maria Cardoso Da Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli, Eds.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3>

- de Aguiar-Campos, N., Maia, V. A., da Silva, W. B., de Souza, C. R., & dos Santos, R. M. (2019). Can fine-scale habitats of limestone outcrops be considered litho-refugia for dry forest tree lineages? *Biodiversity and Conservation*, 29(3), 1009–1026. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01923-4>
- de Souza, C. R., Morel, J. D., Santos, A. B. M., da Silva, W. B., Maia, V. A., Coelho, P. A., ... dos Santos, R. M. (2019). Small-scale edaphic heterogeneity as a floristic–structural complexity driver in Seasonally Dry Tropical Forests tree communities. *Journal of Forestry Research*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01013-9>
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., ... Falczuk, V. (2004). The plant traits that drive ecosystems : Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295–304.
- Domínguez, M. T., Aponte, C., Pérez-Ramos, I. M., García, L. V., Villar, R., & Marañón, T. (2012). Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant and Soil*, 357(1), 407–424. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1214-7>
- Feng, X., Porporato, A., & Rodriguez-Iturbe, I. (2013). Changes in rainfall seasonality in the tropics. *Nature Climate Change*, 3(9), 811–815. <https://doi.org/10.1038/nclimate1907>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Geertsema, W., & Sprangers, J. (2002). Plant distribution patterns related to species characteristics and spatial and temporal habitat heterogeneity in a network of ditch banks. *Plant Ecology*, 162, 91–108. <https://doi.org/10.1023/A:1020336908907>
- Genty, B., Briantais, J. M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1), 87–92.
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., ... Zanne, A. E. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., & Caño-Delgado, A. I. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488), 266–269.

- <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Hacke, U. G., Jacobsen, A. L., & Pratt, R. B. (2009). Xylem function of arid-land shrubs from California, USA: An ecological and evolutionary analysis. *Plant, Cell and Environment*, 32(10), 1324–1333. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02000.x>
- Hacke, Uwe G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2), 97–115. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.02.001>
- Hacke, Uwe G., Sperry, J. S., & Pittermann, J. (2000). Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, 1(1), 31–41. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00006>
- Hacke, Uwe G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Hulshof, C. M., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Boyle, B., & Enquist, B. J. (2013). Plant functional trait variation in tropical dry forests: A review and synthesis. In A. Sánchez-Azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes, & M. Quesada (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management* (pp. 129–140). <https://doi.org/10.1201/b15417-9>
- Kirkham, M. B. (2005). *Principles of soil and plant water relations*. Missouri: Elsevier Academic Press.
- Kursar, T. A., Engelbrecht, B. M. J., Burke, A., Tyree, M. T., Omari, B. E. I., & Giraldo, J. P. (2009). Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, 23, 93–102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01483.x>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., 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), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Marchiori, N. M., da Silva, J. G., dos Santos, F. C., Domingues, L. M., de Freitas, H. C., da Rocha, H. R., de Camargo, P. B., & Aida, M. P. M. (2019). Effects of seasonal air temperatures and light on leaf traits at atlantic montane forest, Brazilian southeast. *Cerne*, 25(3), 263–272. Retrieved from <https://doi.org/10.1590/01047760201925032625>
- Markestijn, 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 and Environment*, 34(1), 137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Markestijn, Lars, Iraipi, J., Bongers, F., & Poorter, L. (2010). Seasonal variation in soil and plant water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. *Journal of Tropical*, 26, 497–508. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000271>
- Markestijn, Lars, Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480–495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz Zuluaga, R., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397–2406.
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees - Structure and Function*, 27(3), 745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Moro, M. F., Nic Lughadha, E., De Araújo, F. S., & Martins, F. R. (2016). A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Botanical Review*, 82(2), 91–148. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>
- Moro, M. F., Silva, I. A., De Araújo, F. S., Lughadha, E. N., Meagher, T. R., & Martins, F. R. (2015). The role of edaphic environment and climate in structuring

- phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *PLoS ONE*, 10(3), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119166>
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3983–3998. Retrieved from <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs, 82(2), 453–469. Retrieved from [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0453:GSCCOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0453:GSCCOL]2.0.CO;2)
- Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Paula, G. G. P. de, Santos, R. M. dos, Menino, G. C. de O., Apgaua, D. M. G., Pereira, D. G. S., Souza, C. R. de, & Fontes, M. A. L. (2018). Influence of environmental variations on the formation of microhabitats within a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest - SDTF, Brazil. *Revista Árvore*, 42(2), e420211.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pennington, R. T., Lewis, G. P., & Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In J. A. Pennington, R. T., & Ratter (Ed.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: : Plant Diversity, Biogeography, and Conservation* (pp. 1–29). Oxford, U.K.: CRC Press.
- Pennington, R. T., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261–273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pennington, T. R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261–273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G. (2015). Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical

- dry forest. *Tree Physiology*, 36(2), 208–217.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Pinho, B. X., Tabarelli, M., Engelbrecht, B. M. J., Sfair, J., & Melo, F. P. L. (2019). Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 40, 1–11.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.08.002>
- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16922323>
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., ... WRIGHT, I. J. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908–1920.
<https://doi.org/10.1890/07-0207.1>
- Poorter, Lourens, & Markesteijn, L. (2008). Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica*, 40(3), 321–331.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Poorter, Lourens, McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., ... Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143, 144–155.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Powers, J. S., & Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: Leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>
- Prado-Junior, J. A., Schiavini, I., Vale, V. S., Raymundo, D., Lopes, S. F., & Poorter, L. (2016). Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. *Journal of Plant Ecology*, 1–12.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtw103>
- Pulla, S., Ramaswami, G., Mondal, N., Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., & Vivek, P. (2015). Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. *International Forestry Review*, 17(s2), 91–113.

- R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org>.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., & Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948–958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>
- Reich, P. B. P. B., & Borchert, R. (1994). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72(1), 61–74. <https://doi.org/10.2307/2260006>
- Reich, Peter B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M. D., Seneviratne, S. I., ... Wattenbach, M. (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500(7462), 287–295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>
- Reis, G. H., Terra, M. D. C. N. S., Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Coelho, P. A., Manoel Dos Santos, R., & Nunes, Y. R. F. (2017). Temporal vegetation changes in a seasonally dry tropical forest enclave in an ecotonal region between savanna and semiarid zones of Brazil. *Australian Journal of Botany*, 65(1), 85–93. <https://doi.org/10.1071/BT16188>
- Rossatto, D. R., & Kolb, R. M. (2013). Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, 51(4), 242–251. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2013.795904>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x>
- Santiago, L. S., De Guzman, M. E., Baraloto, C., Vogenberg, J. E., Brodie, M., Hérault, B., ... Bonal, D. (2018). Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist*, 218(3), 1015–1024. <https://doi.org/10.1111/nph.15058>
- Santos, R. M., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., Queiroz, L. P., Cardoso, D. B. O. S., & Rodal, M. J. N. (2012). Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-

- eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution*, 2(2), 409–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.91>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of Image Analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. https://doi.org/10.1007/978-1-84882-087-6_9
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., & Poorter, L. (2011). Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51), 20627–20632. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106950108>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S., & Rebelo, T. (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, 85(6), 1688–1699. <https://doi.org/10.1890/03-0148>
- Trindade, D. P. F., Sfair, J. C., Barros, M. F., & Tabarelli, M. (2020). Water availability mediates functional shifts across ontogenetic stages in a regenerating seasonally dry tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 1–12. <https://doi.org/10.1111/jvs.12896>
- Tyree, M. T., Davis, S. D., & Cochard, H. (1994). Biophysical Perspectives of Xylem Evolution: Is There a Tradeoff of Hydraulic Efficiency for Vulnerability to Dysfunction? *IAWA Journal*, 15(4), 335–360. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001369>
- Vaieretti, M. V., Díaz, S., Vile, D., & Garnier, E. (2007). Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany*, 99(5), 955–958. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm022>
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J. J., Barigah, T. S., Cochard, H., & Gil-Pelegrín, E. (2012). Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. In R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (pp. 63–109). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag GmbH. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_3
- Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.-L., Roumet, C., ... Wright, I. J. (2005). Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Annals of Botany*, 96(6), 1129–1136. <https://doi.org/10.1093/aob/mci264>
- Violle, C., Navas, M.-L. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*, 24(7), 2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Waltz. (2003). *Portable Chlorophyll Fluorometer PAM-2100: Handbook of Operation*. Heinz Walz GmbH, Germany.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.016>
- Witkowski, E. T. F., & Lamont, B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88(4), 486–493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710>
- Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., ... Wright, S. J. (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99(5), 1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villa, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.

Capítulo 2 – Conteúdo de matéria seca foliar e epiderme da superfície adaxial indicam estratégias de adaptação à seca em espécies de Caatinga Arbórea que vivem sob estresse hídrico sazonal

Resumo:

Fatores ambientais atuam como um forte filtro ambiental apresentando importantes implicações nas estratégias funcionais das plantas. Em florestas tropicais sazonais, o principal fator limitante é a água e, para lidar com a disponibilidade hídrica sazonal, as plantas exibem características que conferem estratégias de adaptação à seca como tolerância e evitação à desidratação. A vegetação de Caatinga Arbórea ocorre no extremo sul da região semiárida brasileira, e para explorar as estratégias expressas por 24 espécies dominantes, neste capítulo foram selecionadas 11 características foliares anatômicas, morfológicas e químicas que são importantes indicadoras de estratégias de uso e captura de recursos. O objetivo foi avaliar se as características selecionadas são boas indicadoras de estratégias ecológicas e identificar se esses parâmetros estão relacionados à adaptação à restrição hídrica sazonal. A proporção acumulada dos dois primeiros eixos explicou 62,27% da variabilidade dos dados. Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) e epiderme da superfície adaxial foram as características que melhor contribuíram para a variação dos dados, indicando um eixo para estratégia de tolerância e evitação à desidratação. A família Malvaceae se destacou, sobretudo, com maior espessura da epiderme da superfície adaxial. Algumas espécies desta família são especializadas em secretar mucilagem na epiderme foliar, que tem como função participar da retenção hídrica, redução na transpiração, proteção contra radiação excessiva e proteção contra herbivoria. Alto CMSF em Combretaceae indicam maior custo em investimento de carbono estrutural conferindo às folhas maior resistência aos danos mecânicos e biofísicos ocasionados pela baixa pressão hídrica. Este capítulo complementa e corrobora com os achados do capítulo 1, ou seja, as características escolhidas são boas indicadoras de estratégias adaptativas à seca. Adicionalmente, é necessário também conhecer as implicações dessas estratégias nas relações filogenéticas para melhorar a compreensão no contexto ecológico e filogenético das espécies que compõem a vegetação de Caatinga Arbórea.

Palavras-chave: Floresta Tropical Sazonalmente Seca, Características funcionais foliares, Características foliares morfológicas, Características foliares anatômicas, Características foliares químicas, estratégia funcional

2.1. Introdução

Fatores ambientais atuam como um forte filtro ambiental apresentando importantes implicações nas estratégias funcionais das plantas (Borchert, 1994; Díaz et al., 1999; Fyllas et al., 2009; Ordoñez et al., 2009; Pinho et al., 2019; Wright et al., 2004). Compreender como os “drivers” ambientais induzem as variações nas características funcionais entre as espécies é fundamental para elucidar as estratégias ecológicas adaptativas às restrições ambientais (Westoby et al., 2002). Em florestas tropicais sazonais, o principal fator limitante é a água e, para lidar com a escassez hídrica, as espécies apresentam duas estratégias principais de adaptação à seca: evitação e tolerância à desidratação (Ackerly, 2004; Chaves et al., 2003; Esquivel-Muelbert et al., 2017; Levitt, 1980; Pineda-García et al., 2015; Voltaire, 2018). A evitação à desidratação é relacionada às características que previnem a perda de água foliar por meio da queda foliar na estação seca e maximizam a captação de água por meio do espessamento foliar, por exemplo (Ennajeh et al., 2010; Levitt, 1980; Voltaire, 2018; Wang et al., 2011). Por outro lado, a tolerância à desidratação refere-se às características estruturais, por exemplo, que capacitam a planta a manter suas funções normais mesmo sob baixo potencial hídrico nos tecidos (Levitt, 1980; Vilagrosa et al., 2012; Zhang et al., 2012). Sabe-se que a combinação de adaptações anatômicas, morfológicas e fisiológicas permitem a sobrevivência das plantas mesmo sob baixo status hídrico (Ennajeh et al., 2010; Markesteijn & Poorter, 2009).

As plantas exibem diferentes formas e estruturas foliares para otimizar a eficiência fotossintética, absorção de nutrientes e regulação hídrica em função das diferentes condições ambientais (de la Riva et al., 2018; Domínguez et al., 2012; Givnish &

Montgomery, 2014; He et al., 2008; Reich et al., 1998; Tian et al., 2016; Westoby et al., 2002; Yin et al., 2018). E, para compreender os mecanismos envolvidos no funcionamento foliar, estudos adotam características funcionais foliares como abordagem porque essas características revelam estratégias envolvidas nos mecanismos adaptativos das espécies a diferentes tipos de ambientes e disponibilidade de recursos (Liu et al., 2019; McGill et al., 2006; Tian et al., 2016; Vendramini et al., 2002; Wang et al., 2011).

Wang et al., (2017) examinaram características-chave de folha, caule e raiz de arbustos e descobriram que o componente foliar é um bom “proxy” com potencial em fornecer informações acerca da planta inteira, sendo útil para compreender o espectro econômico da planta. Embora características funcionais específicas sejam preferidas como indicadoras de estratégias das plantas, Hodgson et al., (2011) recomendam o uso de várias CF em análises multivariadas porque algumas características analisadas sozinhas podem não indicar corretamente a sua função ecológica entre as espécies. Ainda, Liu et al., (2019) sugerem que poucos são os estudos que conciliam diferentes combinações de tipos de características foliares. Assim, para o estudo foram escolhidas características foliares anatômicas, morfológicas e químicas que podem contribuir para um eixo de captura, uso e disponibilidade de recursos e são relacionadas ao investimento estrutural foliar e ganho de carbono (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Vendramini et al., 2002; Wang et al., 2017; Wilson et al., 1999).

As plantas sob ampla variação de estresse hídrico tendem a maior plasticidade anatômica e fisiológica foliar, resultando em estratégias adaptativas induzidas pela seca (Wang et al., 2011). Comumente, são observadas maior espessura foliar e cutícula epidérmica, maior razão entre a espessura do parênquima paliçádico e lacunoso e maior espessura da epiderme foliar como resposta à disponibilidade hídrica suprimida (Binks et al., 2016; Boughalleb & Hajlaoui, 2011; Dörken et al., 2020; He et al., 2018). Assim

como as características anatômicas, as características morfológicas e químicas variam conforme as condições ambientais (Cao et al., 2020; Guo et al., 2017; Liu et al., 2019; Tian et al., 2016). A área específica foliar (AFE) indica alocação de biomassa por unidade de área e sua variação é regulada pela disponibilidade de recursos e pela composição dos tecidos anatômicos sendo dependente da densidade (ou conteúdo de matéria seca foliar) e da espessura foliar (Garnier et al., 2016; Hodgson et al., 2011; Poorter & Garnier, 1999; Witkowski & Lamont, 1991). Folhas com menores AFE tendem a ser folhas mais densas ou mais espessas (Reich et al., 1998). Em nível de espécie, AFE, nitrogênio (N) e fósforo (P) são altamente inter-correlacionados (Domínguez et al., 2012). Em florestas decíduas, essa relação pode indicar alta eficiência no uso de recursos porque N e P compõem moléculas de clorofila e enzimas que participam das atividades fotossintéticas, logo estão relacionados à alta produtividade (Poorter, 2009; Somavilla et al., 2014; Zhang et al., 2012). O conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) é bom indicador de nitrogênio foliar e fertilidade do solo e é uma característica menos variável e sua variação não é dependente da espessura foliar como ocorre com a AFE (Hodgson et al., 2011; Wilson et al., 1999). Em ambientes com restrição hídrica, a composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ é usada porque, em geral, correlaciona positivamente com a eficiência do uso da água, podendo ser indicadora de estratégia de uso de recurso, além de representar custo de investimento em carbono foliar (Sandquist & Cordell, 2007; Zhang et al., 2012).

Estudos sobre as adaptações ecológicas funcionais das espécies de Caatinga Arbórea ainda são escassos. A vegetação de Caatinga Arbórea está localizada no extremo sul da região semiárida brasileira em solos consideravelmente férteis derivados de depósitos cársticos e condições climáticas menos severas, favorecendo o desenvolvimento de florestas (Coelho et al., 2013; Queiroz et al., 2017; DRYFLOR et al., 2016; Sánchez-Azofeifa et al., 2013; Santos et al., 2012). Trata-se de uma região

complexa de transição entre os Domínios Cerrado e Mata Atlântica associadas a enclaves calcários (Moro et al., 2016; Santos et al., 2012). Neste capítulo, foram selecionadas 11 características centrais foliares anatômicas, morfológicas e químicas que são importantes indicadoras de estratégias de uso e captura de recursos entre as espécies. O objetivo foi avaliar quais características selecionadas são as melhores indicadoras de estratégias ecológicas (uso de recursos) em 24 espécies dominantes de Caatinga Arbórea distribuídas em 8 locais e identificar se esses parâmetros estão relacionados à adaptação à restrição hídrica sazonal.

2.2. Material e Métodos

2.2.1 Áreas de coleta e seleção das espécies

As áreas de estudo e a seleção das espécies foram descritas no item 1.2.1 do Capítulo 1 desta tese.

2.2.3. Medidas das Características funcionais foliares

As medidas das características foliares foram obtidas de folhas expostas ao sol, completamente expandidas e evitando qualquer sinal de herbivoria (Tabela 2.3). Medidas foliares foram obtidas, quando possível, de três indivíduos para cada espécie. Para as medidas morfológicas e anatômicas, as medidas foram realizadas a partir de três folhas para cada indivíduo de cada espécie. Para as análises foram usados os valores médios das CF para cada espécie (Tabela S4– Anexo 1).

Características morfológicas: Para as medidas foliares morfológicas, foram analisadas área foliar específica (AFE: $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) e conteúdo de matéria seca foliar (CMSF: g g^{-1}). As características morfológicas foram analisadas conforme protocolos padronizados (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). A AF foi obtida a partir de imagens digitalmente capturadas de cada uma das folhas selecionadas usando câmera interna de *smartphone* SAMSUNG 5S. Para cada captura, a mesma escala foi fixada e usada para calibração das imagens. Para o cálculo da AF, as imagens obtidas foram analisadas pelo programa ImageJ® (Schneider et al., 2012). Posteriormente, todas as folhas que tiveram suas AF calculadas foram imersas em água por 12h para obtenção da massa fresca saturada (g), em seguida, foram secas em estufa a 60° C até a obtenção da massa seca constante (g). Então, AFE foi calculada como a razão entre AF obtida anteriormente (cm^2) e a massa seca foliar (g) dessa mesma folha. O CMSF foi calculado como a razão entre a massa seca foliar (g) e massa fresca saturada foliar (g).

Características anatômicas: As amostras anatômicas foliares consistiram em secções de 2 x 2 cm da região mediana da lâmina foliar evitando a nervura principal e a margem e fixadas em FAA 70 (Johansen, 1940). Em seguida, o material fixado foi levado à bomba de vácuo e armazenado em etanol 70%. Posteriormente, as amostras foram desidratadas em série etílica até 100%, infiltradas e incluídas em resina plástica (Leica Historesin). Secções transversais de 5 µm foram obtidas em micrótomo semi-automático (Leica, RM2245, Germany) e os cortes obtidos foram corados em azul de toluidina 0,05% (Sakai, 1973) em tampão fosfato e citrato (McLlvaine, 1921) pH 4,5. As lâminas foram observadas e fotografadas sob microscópio Olympus BX53 equipado com câmera de vídeo Olympus Q-Color 5. Espessuras da lâmina foliar (EF, µm), epiderme da superfície adaxial (EAD, µm), epiderme da superfície abaxial (EAB, µm), parênquima paliçádico (PL, µm), parênquima lacunoso (Pl, µm) (Figura 2.1) foram medidas utilizando o programa ImageJ (Schneider et al., 2012) e a razão parênquima paliçádico e lacunoso (PP/PL, µm) também foi calculada. Imagens anatômicas das espécies estudadas constam no Anexo 2 (Figura S1, Figura S2 e Figura S3).

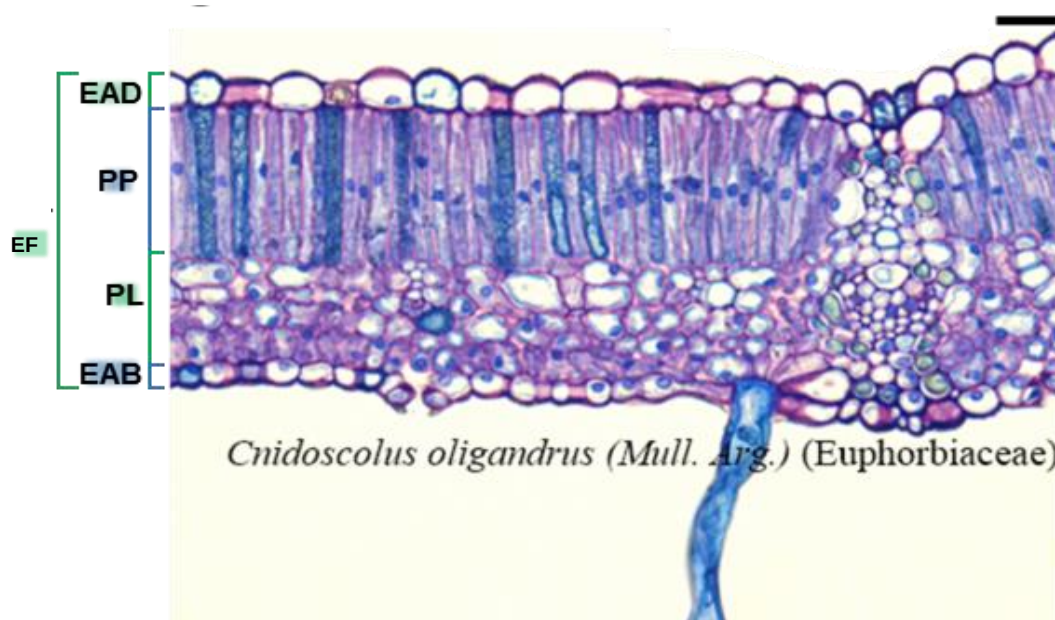


Figura 2.13 – Imagem de microscopia de luz de seção transversal foliar indicando as medidas anatômicas. Espessuras da lâmina foliar (EF, μm), epiderme da superfície adaxial (EAD, μm), epiderme da superfície abaxial (EAB, μm), parênquima paliçádico (PL, μm), parênquima lacunoso (PI, μm). Barra: 25 μm .

Características químicas: Folhas adicionais foram coletadas de cada indivíduo para análises químicas foliares. As lâminas foliares foram secas em estufa a 60 °C por três dias e, então, trituradas em moinho de bola. As análises químicas foram analisadas no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA – USP), em Piracicaba, SP. Os conteúdos foliares de N e C (razão C/N) e a abundância natural do isótopo estável $\delta^{13}\text{C}$ foram determinados por fluxo contínuo em Analisador elementar (Carlo Erba® EA 1110 CHNS, CE Instruments) ligado em rede ao espectrômetro de massas para razões isotópicas (Delta Plus®, ThermoQuest-Finnigan). O teor total de fósforo (P) foi extraído por digestão nitro-perclórica (Stewart et al., 1995).

Tabela 2.3 – Variáveis utilizadas no presente estudo. Características foliares anatômicas, químicas e morfológicas.

Caraterísticas foliares		
<i>Anatômicas</i>	Abreviatura	Unidade de medida
Epiderme da superfície adaxial	EAD	μm
Epiderme da superfície abaxial	EAB	μm
Parênquima paliçádico	PP	μm
Parênquima lacunoso	PL	μm
Razão paliçádico/lacunoso	PP/PL	μm
<i>Químicas</i>		
Fósforo	P	g kg^{-1}
Nitrogênio	N	g kg^{-1}
Razão Carbono nitrogênio	C/N	---
Isótopo de carbono	$\delta^{13}\text{C}$	‰
<i>Morfológicas</i>		
Conteúdo de matéria seca foliar	CMSF	g g^{-1}
Área específica foliar	AFE	cm g^{-1}

2.2.4. Análise de dados

Com base nos valores médios das características foliares anatômicas, morfológicas e químicas das espécies, inicialmente foi realizada Análise de Componentes Principais (APC) para avaliar possível ordenação das espécies e a função das características foliares nesta ordenação. De acordo com os valores dos “loadings”, foram selecionadas as características com valor maior que $|0.6|$, que resultaram na seleção de três variáveis: conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), epiderme da superfície adaxial (EAD) e abaxial (EAB). Como EAD e EAB apresentaram alta correlação (0.85), foi selecionado apenas EAD. As características CMSF e EAD foram, então, utilizadas para o agrupamento de espécies por meio do algoritmo K-means (Kodinariya & Makwana, 2013). Em seguida, foram simulados os valores de k (número de grupos) de 2 a 10

obtendo os valores de % de variação interna explicada em cada caso. Estes valores foram utilizados para a seleção do número ótimo de grupos por meio do chamado "Elbow-method", que seleciona o ponto prévio ao maior decréscimo percentual (Figura S4, Anexo 2). A implementação da ACP e a análise de K-means foram realizadas no programa R (Team, 2019).

2.3. Resultados

Análise de componentes principais (ACP) foi empregada para avaliar a associação das características foliares anatômicas, morfológicas e químicas e identificar em quais estratégias ecológicas esse conjunto de características se aplicam. Os dois primeiros planos da ACP explicaram 62,27% da variabilidade dos dados (Figura 2.2 – **Análise de Componentes Principais. Foram selecionadas 11 características foliares anatômicas (espessura foliar – EF, espessura da epiderme da superfície adaxial, espessura da epiderme da superfície abaxial, espessura do parênquima paliçádico e espessura do parênquima lacunoso e razão paliçádico/lacunoso – PP/PL); morfológicas (área foliar específica $\rightarrow$ AFE e conteúdo de matéria seca foliar $\rightarrow$ CMSF) e químicas (composição isotópica estável de carbono – $\delta^{13}\text{C}$, razão carbono e nitrogênio – C/N, fósforo – P e nitrogênio – N) que são importantes indicadoras de estratégias de uso e captura de recursos entre as espécies.). O primeiro eixo explicou 36,34% da variação total e mostrou fortes “loadings” para características anatômicas (espessura da epiderme das superfícies adaxial e abaxial) e morfológicas (conteúdo de matéria seca foliar) (Tabela 4.2). O eixo 2 explicou 25,93% da variação total e altos “loadings” para características químicas (nitrogênio – N, razão carbono/nitrogênio – C/N e área específica foliar – AFE) (Tabela 4.2). De modo geral, a família Malvaceae foi positivamente ordenadas ao eixo 1 associada às características anatômicas, enquanto Combretaceae foi associada a maiores CMSF; por outro, lado a família Euphorbiaceae foi ordenada ao eixo 2 com altos valores**

para as características AFE, N e $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 2.3 – **Análise de componentes principais indicando a variação entre as famílias. Os pontos indicam as médias de cada espécie estudada. Os números correspondem às espécies que mais contribuíram para a construção dos eixos 1 e 2.**). As áreas de estudo Agropo (agp), Bonito de Minas (bm), Peruaçu (per), Floresta Furado (ffu) e Afloramento sem solo (afn) ficaram mais próximas indicando variações semelhantes, enquanto o Afloramento com solo (afs) foi associado à coordenada positiva do eixo 1, que é associado à variação de características anatômicas, e areia associada à coordenada negativa relacionada ao CMSF (Figura 2.4 – **Análise de componentes principais indicando a variação das espécies (pontos) em relação às áreas de estudo. Ctr: Quanto maior a contribuição (mais vermelho), mais a observação (pontos) contribui para a componente principal. Agp: Agropop, bm: Bonito de Minas, per: Peruaçu, ffu: Floresta Fuurado; fu: Furado, areia: Areia, afs: Afloramento com solo, afn: Afloramento sem solo. Os pontos indicam a média de cada espécie estudada.**).

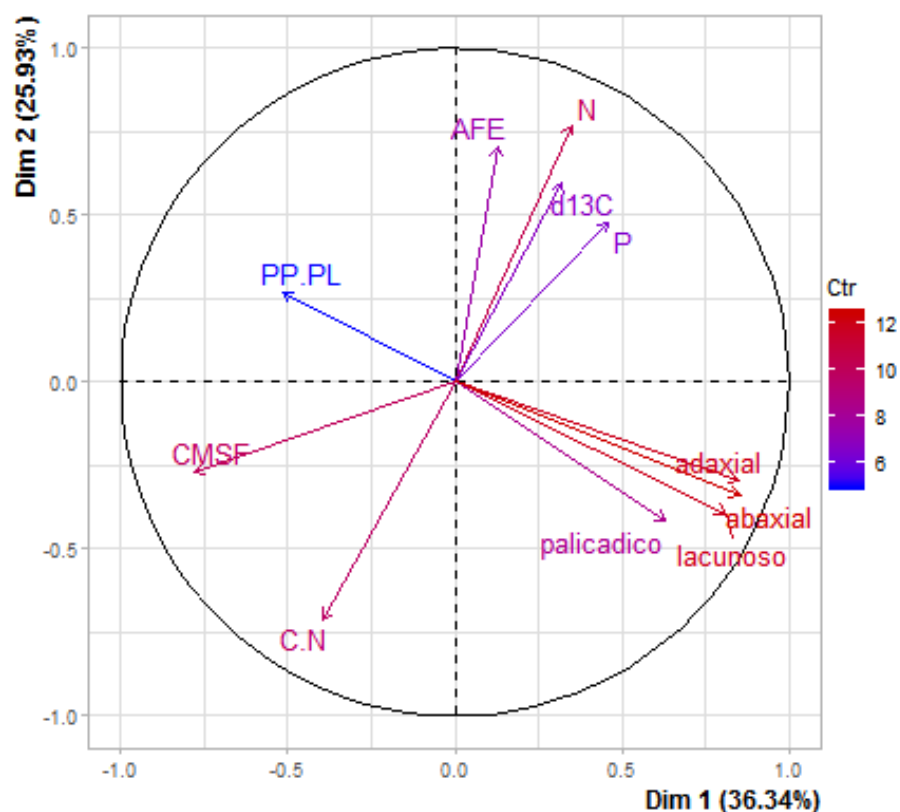


Figura 2.14 – Análise de Componentes Principais. Foram selecionadas 11 características foliares anatômicas (espessura foliar – EF, espessura da epiderme da superfície adaxial, espessura da epiderme da superfície abaxial, espessura do parênquima paliçádico e espessura do parênquima lacunoso e razão paliçádico/lacunoso – PP/PL); morfológicas (área foliar específica – AFE e conteúdo de matéria seca foliar – CMSF) e químicas (composição isotópica estável de carbono – $\delta^{13}\text{C}$, razão carbono e nitrogênio – C/N, fósforo – P e nitrogênio – N) que são importantes indicadoras de estratégias de uso e captura de recursos entre as espécies.

Tabela 4.2 – Resultados dos “loadings” extraídos da análise de componentes principais.

	PC 1	PC 2
AFE	0.12937	0.70467
CMSF	-0.7806	-0.2687
P	0.45949	0.47767
N	0.34796	0.76928
$\delta^{13}\text{C}$	0.32193	0.5976
C/N	-0.3959	-0.7104
adaxial	0.85131	-0.2959
palicadico	0.63099	-0.4146
lacunoso	0.81218	-0.393
abaxial	0.85564	-0.3401
PP/PL	-0.5144	0.26824

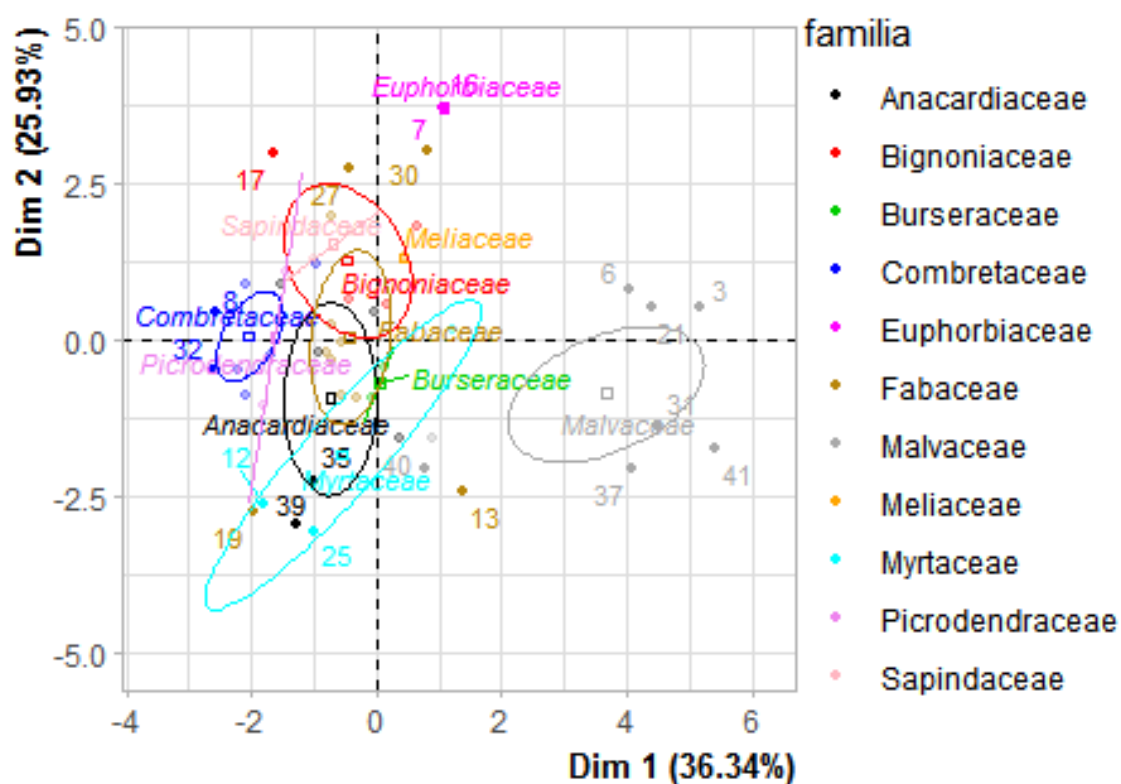


Figura 2.15 – Análise de componentes principais indicando a variação entre as famílias. Os pontos indicam as médias de cada espécie estudada. Os números correspondem às espécies que mais contribuíram para a construção dos eixos 1 e 2.

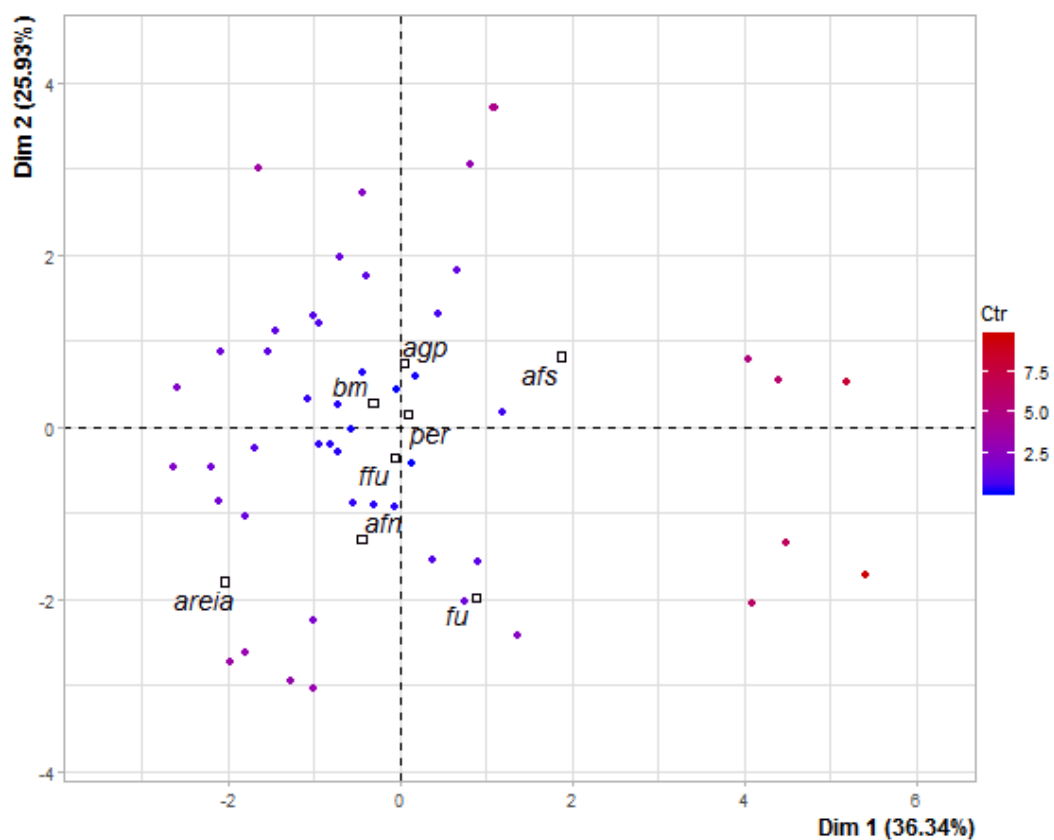


Figura 2.16 – Análise de componentes principais indicando a variação das espécies (pontos) em relação às áreas de estudo. Ctr: Quanto maior a contribuição (mais vermelho), mais a observação (pontos) contribui para a componente principal. Agp: Agropop, bm: Bonito de Minas, per: Peruaçu, ffu: Floresta Fuurado; fu: Furado, areia: Areia, afs: Afloramento com solo, afn: Afloramento sem solo. Os pontos indicam a média de cada espécie estudada.

As 24 espécies estudadas foram melhor agrupadas em 3 clusters de acordo com a análise de k-means (Figura 2.5 – **Resultado da análise de k-means entre as 24 espécies de Caatinga Arbórea distribuídas em 8 áreas no extremo sul do Domínio das Caatingas. A análise separou 3 clusters (grupos) e duas características que mais contribuíram para o estudo. CMSF: conteúdo de matéria seca foliar (g g^{-1}); Adaxial: espessura da epiderme da superfície adaxial (μm). Os pontos indicam a média de cada espécie estudada.**, Tabela 2.5). O cluster 1 foi caracterizado por espécies que exibem maiores médias para a EAD ($44,73 \mu\text{m}$) concordando com o resultado apresentado pela ACP com espécies da família Malvaceae com alta contribuição para as características anatômicas. As espécies no cluster 2 apresentaram menores médias para EAD ($15,37 \mu\text{m}$), enquanto o cluster 2 e 3 foram caracterizados por maiores médias para CMSF ($0,35 \text{ g g}^{-1}$) apresentando valores semelhantes para esta característica.

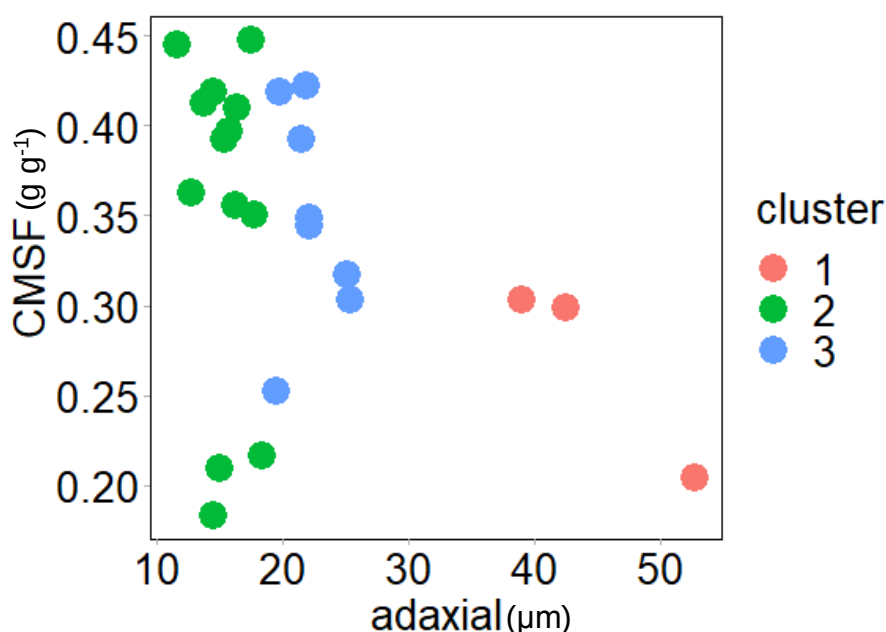


Figura 2.17 – Resultado da análise de k-means entre as 24 espécies de Caatinga Arbórea distribuídas em 8 áreas no extremo sul do Domínio das Caatingas. A análise separou 3 clusters (grupos) e duas características que mais contribuíram para o estudo. CMSF: conteúdo de matéria seca foliar (g g^{-1}); Adaxial: espessura da epiderme da superfície adaxial (μm). Os pontos indicam a média de cada espécie estudada.

Tabela 2.5 – Famílias, espécies, clusters, médias e desvios padrão das características foliares selecionadas na análise de k-means.

Família	Espécie	Cluster (grupos)	CMSF		EAD	
			média	desvio padrão	média	desvio padrão
Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum.	1	0.269	0.056	44.733	7.17706
Malvaceae	<i>Ceiba rubriflora</i> Carv.-Sobr. & L. P. Queiroz					
Malvaceae	<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns					
Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	2	0.354	0.091	15.370	1.98798
Bignoniaceae	<i>Fridericia bahiensis</i> Schauer ex. DC.					
Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess					
Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.					
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus oligandrus</i> (Müll. Arg.)					
Euphorbiaceae	<i>Sapium argutum</i> (Müll. Arg.)					
Fabaceae	<i>Cenostigma gardneriana</i> Benth.					
Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel					
Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz					
Meliaceae	<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.					
Myrtaceae	<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.					
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.					
Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk					
Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	3	0.350	0.059	22.205	2.15435
Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos					
Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry					
Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B.. Gillett					
Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert					
Fabaceae	<i>Machaerium punctatum</i> Pers					

Fabaceae	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby
Picrodendraceae	<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter

2.4. Discussão

O presente estudo mostra a variação das espécies arbóreas em relação às características funcionais foliares anatômicas, morfológicas e químicas. Aqui, as características morfológicas e anatômicas mostram maior relevância para as estratégias funcionais em Caatinga Arbórea que vivem sob limitada disponibilidade hídrica. A ACP separou as espécies em 3 grupos: no eixo 1, um grupo com a maioria das espécies exibindo maiores conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) e razão carbono/nitrogênio (CN) (ordenada negativa), um segundo grupo com espécies da família Malvaceae se destacando com as características anatômicas, ou seja, maiores espessuras para parênquima paliçádico (PP) e lacunoso (PL) e epidermes das superfícies adaxial (EAD) e abaxial (EAB) (ordenada positiva), exceto para a razão parênquima paliçádico/lacunoso (PP/PL). A razão PP/PL pode indicar uma relação entre o parênquima fotossintético associado a maior conteúdo de clorofila, ou seja, a capacidade fotossintética foliar, favorecendo alta produtividade em espécies de florestas secas (Somavilla et al., 2014; Zhang et al., 2012), além de regular a perda de água resultando em maior eficiência no uso da água (He et al., 2018). A variação da PP/PL é influenciada pelas condições climáticas (Tian et al., 2016), e como as espécies deste estudo estão distribuídas ao longo de um clima semelhante, então essa característica anatômica não apresentou um resultado relevante.

No eixo 2, o terceiro grupo apresenta espécies com maior área específica foliar (AFE), fósforo (P) e nitrogênio (N) e, neste grupo, espécies da família Euphorbiaceae se destacam com maiores valores para essas características. A covariação entre AFE, N e P indica espécies que investem em folhas com alta produtividade e apresentam estratégias de aquisição de recursos (de la Riva et al., 2018; Osnas et al., 2018; Wright et al., 2004; Zhang et al., 2012).

O eixo 1, deste capítulo 2, concorda com os resultados obtidos no capítulo 1, em outras palavras, as espécies de Caatinga Arbórea exibem características funcionais que correspondem às estratégias de tolerância à desidratação (maiores CMSF que são relacionados ao reforço em parede celular como proteção mecânica para tolerar baixos potenciais hídricos) e evitação à desidratação (maiores espessuras dos tecidos foliares) (Blumenthal et al., 2020). O resultado mostra que a maioria das espécies apresentam maiores CMSF associado positivamente à razão C/N. Essa relação confirma o investimento de carbono foliar em estrutura para tolerância à desidratação às custas da baixa produtividade e crescimento lento (Blumenthal et al., 2020; de la Riva et al., 2016; Sandquist & Cordell, 2007). Espécies tolerantes à desidratação são capazes de prevenir, diminuir ou reparar a injúria ocasionada pelo estresse hídrico, desde que a lesão não seja irreversível (Levitt 1980). Considerando os “loadings” do eixo 1, e seguindo o critério da análise, foram selecionadas as características com “loadings” maiores que $|0,6|$, deste modo, foram selecionadas CMSF e EAD.

Plantas que são tolerantes à desidratação tendem à maior investimento em estrutura foliar (alto CMSF) e capacidade de regulação fisiológica (por exemplo, baixo potencial osmótico foliar) sendo importantes componentes que conferem sobrevivência à seca (Blumenthal et al., 2020; Guo et al., 2017; Liu et al., 2019; Tyree et al., 2003; Wang et al., 2011). Em um estudo com gramíneas, as características foliares estruturais (CMSF) e fisiológicas são intimamente relacionadas podendo atuar sinergicamente para tolerância à desidratação (Blumenthal et al., 2020). CMSF é relacionado à densidade média dos tecidos foliares, portanto, maiores CMSF sugerem maior custo em investimento em carbono estrutural (altas concentrações de celulose) conferindo às folhas maior resistência aos danos mecânicos e biofísicos ocasionados pela baixa pressão hídrica (Cornelissen et al., 2003; Lavorel et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2012; Sandquist & Cordell, 2007;

Yin et al., 2018). A resistência mecânica e biofísica é condicionada à menor taxa de expansão foliar, células menores com maior espessamento de paredes celulares, maior compactação dos tecidos do mesofilo, menores frações de espaços intercelulares aéreos e menores espessuras foliares (EF) (Blumenthal et al., 2020; de la Riva et al., 2016; Villar et al., 2013). Adicionalmente, maiores CMSF tendem a menores teores nutricionais foliares e maior rigidez foliar aumentando, assim, a resistência à herbivoria na estação úmida (Garnier et al., 2016; Onoda et al., 2011).

A evitação à desidratação pode ser uma estratégia alternativa à tolerância à desidratação (Blumenthal et al., 2020; Choat et al., 2018; Méndez-Alonzo et al., 2013; Reich, 2014; Volaire, 2018). Os resultados indicam uma relação negativa entre o CMSF e as espessuras das características anatômicas (PP, PL, EAD e EAB). Folhas mais espessas contribuem para evitar a desidratação (Blumenthal et al., 2020). A espessura foliar (EF) relativamente mais elevada em espécies de regiões secas pode evolutivamente ter favorecido estratégias relativas à eficiência no uso da água porque maiores EF permitem que as plantas mantenham um teor de água foliar relativamente alto nos períodos mais secos (Ennajeh et al., 2010; R. Wang et al., 2011). Embora a variação na EF seja ocasionada, principalmente, em função da variação dos tecidos do mesofilo, outros tecidos foliares anatômicos também podem influenciar na variação da EF (de la Riva et al., 2016). Neste estudo, a espessura das EAD e EAB apresentam maior relevância para a variação das características anatômicas, sobretudo, entre espécies da família Malvaceae.

Espécies decíduas tendem a produzir características relacionadas a alto desempenho em ganho de carbono e economia de água (de la Riva et al., 2016; Rossatto & Kolb, 2013). A epiderme é um tecido de proteção e espécies de regiões secas podem desenvolver folhas mais espessas com tecidos epidérmicos bem desenvolvidos em

resposta ao estresse hídrico (Binks et al., 2016; Boughalleb & Hajlaoui, 2011; Rossatto & Kolb, 2013). Em algumas espécies, as camadas epidérmicas e subepidérmicas funcionam como um compartimento de armazenamento de água que é transportada da epiderme para o mesofilo (Dietz & Hartung, 1996). Em complemento, uma EAD mais espessa associada ao menor espessamento do PL pode ser relacionado à prevenção de danos induzidos pela seca (Binks et al., 2016).

O maior espessamento da EAD de espécies da família Malvaceae, deste estudo, pode estar relacionado à presença de idioblastos mucilaginosos associados à essas células (Figura S2 A-C, Anexo 2) (Pimentel et al., 2011; Somavilla et al., 2014). Algumas espécies desta família são especializadas em secretar mucilagem na epiderme foliar, especialmente na superfície superior (EAD) e, as vezes, se estendendo até o mesofilo (Metcalf & Chalk, 1950). Considerando o ambiente que essas espécies ocupam, essa característica confere uma resposta à seca porque substâncias mucilaginosas desempenham função em retenção hídrica, redução na transpiração, proteção contra radiação excessiva e proteção contra herbivoria (Gregory & Baas, 1989; Pimentel et al., 2011; Rocha et al., 2011). Em espécies de *Ziziphus* (Rhamnaceae) sob estresse hídrico, a mucilagem foliar pode estar relacionada à remobilização de solutos para o ajuste osmótico favorecendo reabsorção mais rápida de água (Clifford et al., 2002). Ou seja, o resultado aqui obtido mostra que as espécies evitam a perda de água e aumentam a retenção hídrica nos tecidos internos por meio da variação das características anatômicas e, possivelmente, associados à regulação fisiológica.

A disponibilidade hídrica é um fator crítico conduzindo variações nas características foliares das plantas e divergências nas estratégias adaptativas das espécies em função do uso dos recursos hídricos (Bartlett et al., 2012; Guo et al., 2017; Olsen et al., 2013; Tian et al., 2016). Em espécies de Caatinga Arbórea, o estresse hídrico tende a

ser o principal regulador dos mecanismos adaptativos em nível de características foliares anatômicas (EAD) e morfológicas (CMSF) indicando que essas características apresentam papel importante na tolerância e evitação à desidratação, consequentemente, na distribuição das espécies. A variação nas características das plantas em resposta às condições do ambiente parece estritamente coordenadas entre a morfologia foliar e as relações hídricas (Binks et al., 2016). Como mostrado no presente estudo, as vegetações são capazes de desenvolver características foliares que melhoram a eficiência no uso da água em resposta ao estresse hídrico ambiental (Boughalleb & Hajlaoui, 2011; Ennajeh et al., 2010).

O impacto das mudanças climáticas tende a modificar os padrões de chuva interferindo na composição e distribuição das espécies e, consequentemente, no conjunto das características funcionais (Pinho et al., 2019). Estudos baseados em características foliares ajudam na compreensão de como os padrões de produtividade e funcionamento das comunidades de plantas podem ser modificadas com o avanço das mudanças ambientais e as estratégias de adaptação das plantas às novas condições ambientais (Liu et al., 2017). O uso de características foliares com poder preditivo para estratégias adaptativas de tolerância e evitação à desidratação de espécies de Caatinga Arbórea sob escassez hídrica são importantes no contexto ecológico, no entanto, é necessário também conhecer as implicações dessas estratégias nas relações filogenéticas para melhorar a compreensão no contexto ecológico e filogenético dessas espécies.

Conclusão

Este é o primeiro estudo que combina características foliares anatômicas, morfológicas e químicas em espécies de Caatinga Arbórea. As características foliares estudadas são relevantes para indicar estratégias ecológicas adaptativas em resposta à seca sazonal. CMSF e EAD mostraram ser bons indicadores de tolerância e evitação à

desidratação refletindo investimento em estratégias que conferem resistência à seca. Este capítulo complementa e corrobora os achados do capítulo 1. Estudos futuros com características fisiológicas também são necessários como complemento para buscar características-chave que confirmem as estratégias adaptativas das plantas de Caatinga Arbórea em resposta à seca. Deste modo, possibilita melhorar a compreensão das estratégias funcionais dessas plantas, além de fornecer “insights” acerca das modificações ambientais causadas pelas mudanças climáticas.

2.5. Referência

- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of Chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25–44. <https://doi.org/10.1890/03-4022>
- 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. *Ecology Letters*, 15, 393–405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- Binks, O., Meir, P., Rowland, L., Da Costa, A. C. L., Vasconcelos, S. S., De Oliveira, A. A. R., ... Mencuccini, M. (2016). Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*, 36(12), 1550–1561. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw078>
- Blumenthal, D. M., Mueller, K. E., Kray, J. A., Ocheltree, T. W., Augustine, D. J., & Wilcox, K. R. (2020). Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13454>
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437–1449. <https://doi.org/10.2307/1937467>
- Boughalleb, F., & Hajlaoui, H. (2011). Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv Zalmati and Chemlali). *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(1), 53–65. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0516-8>
- Cao, X., Shen, Q., Liu, L., & Cheng, J. (2020). Relationships of growth, stable carbon isotope composition and anatomical properties of leaf and xylem in seven mulberry cultivars: a hint towards drought tolerance. *Plant Biology*, 22(2), 287–297. <https://doi.org/10.1111/plb.13067>
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Clifford, S. C., Arndt, S. K., Popp, M., & Jones, H. G. (2002). Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): Localization, composition and physiological roles during drought-stress. *Journal of Experimental Botany*, 53(366), 131–138. <https://doi.org/10.1093/jxb/53.366.131>

- Coelho, M., Fernandes, G. W., & Sánchez-Azofeifa, A. (2013). Brazilian tropical dry forest on basalt and limestone outcrops: status of knowledge and perspectives. In *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management* (pp. 55–68). CRC Press.
- Cornelissen, J. H. C. A., Lavorel, S. B., Garnier, E. B., Díaz, S. C., Buchmann, N. D., Gurvich, D. E. C., ... Poorter, H. I. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- de la Riva, E. G., Villar, R., Pérez-Ramos, I. M., Quero, J. L., Matías, L., Poorter, L., & Marañón, T. (2018). Relationships between leaf mass per area and nutrient concentrations in 98 Mediterranean woody species are determined by phylogeny, habitat and leaf habit. *Trees - Structure and Function*, 32(2), 497–510. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1646-z>
- de la Riva, E. G., Villar, R., Uberta, J. L., Olmo, M., & Poorter, H. (2016). Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient. *Plos One*, 11(2), e0148788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148788>
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1999). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Dietz, K. J., & Hartung, W. (1996). *Progress in Botany/Fortschritte Der Botanik. Journal of Phycology* (Vol. 12). Berlin: Springer. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1976.tb02836.x>
- Domínguez, M. T., Aponte, C., Pérez-Ramos, I. M., García, L. V., Villar, R., & Marañón, T. (2012). Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant and Soil*, 357(1–2), 407–424. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1214-7>
- Dörken, V. M., Ladd, P. G., & Parsons, R. F. (2020). Anatomical aspects of xeromorphy in arid-adapted plants of Australia. *Australian Journal of Botany*, 68(3), 245–266. <https://doi.org/10.1071/BT19073>
- DRYFLOR, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., ... Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Ennajeh, M., Vadel, A. M., Cochard, H., & Khemira, H. (2010). Comparative impacts of

- water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 85(4), 289–294. <https://doi.org/10.1080/14620316.2010.11512670>
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Steege, H., Lopez-gonzalez, G., ... Phillips, O. L. (2017). Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography*, 39(5), 618–629. <https://doi.org/10.1111/ecog.01904>
- Fyllas, N. M., Patino, S., Baker, T. R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L. A., Quesada, C. A., ... Lloyd, J. (2009). Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: Phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6(11), 2677–2708. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009>
- Garnier, E., Navas, M.-L., & Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity. Plant Functional Diversity*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- Givnish, T. J., & Montgomery, R. A. (2014). Common-garden studies on adaptive radiation of photosynthetic physiology among Hawaiian lobeliads. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779), 20132944. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2944>
- Gregory, M., & Baas, P. (1989). A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany*, 38, 125–174. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1989.10677119>
- Guo, C., Ma, L., Yuan, S., & Wang, R. (2017). Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China. *Scientific Reports*, 7, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep40900>
- He, C. X., Li, J. Y., Zhou, P., Guo, M., & Zheng, Q. S. (2008). Changes of leaf morphological, anatomical structure and carbon isotope ratio with the height of the wangtian tree (*Parashorea chinensis*) in Xishuangbanna, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(2), 168–173. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00620.x>
- He, N., Liu, C., Tian, M., Li, M., Yang, H., Yu, G., ... Hou, J. (2018). Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions. *Functional Ecology*, 32(1), 10–19. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12934>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than

- specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337–1345.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Johansen, D. A. (1940). *Plant Microtechnique*. Macgraw-Hill Book Company, New York.
- Kodinariya, T. M., & Makwana, P. R. (2013). Review on Determining of Cluster in K-means Clustering Review on. *International Journal of Advance Research in Computer Science and Management Studies*, 1(6), 90–95.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., ... Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135–147.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses* (Vol. 1). Academic Press.
<https://doi.org/10.2307/3899731>
- Liu, C., Li, Y., Xu, L., Chen, Z., & He, N. (2019). Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests. *Scientific Reports*, 9(5803), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42335-2>
- Liu, M., Wang, Z., Li, S., Lü, X., Wang, X., & Han, X. (2017). Changes in specific leaf area of dominant plants in temperate grasslands along a 2500-km transect in northern China. *Scientific Reports*, 7(1), 10780. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11133-z>
- Markesteijn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311–325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McIlvaine, T. C. (1921). A buffer solution for colorimetric comparison. *Journal of Biological Chemistry*, 49(1), 183–186. Retrieved from <https://www.jbc.org/content/49/1/183.short>
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz Zuluaga, R., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397–2406.
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2013).

- Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees - Structure and Function*, 27(3), 745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Metcalf, C. R., & Chalk, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses. Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses* (Vol. 1).
- Moro, M. F., Nic Lughadha, E., De Araújo, F. S., & Martins, F. R. (2016). A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Botanical Review*, 82(2), 91–148. <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>
- Olsen, J. T., Caudle, K. L., Johnson, L. C., Baer, S. G., & Maricle, B. R. (2013). Environmental and genetic variation in leaf anatomy among populations of *Andropogon gerardii* (Poaceae) along a precipitation gradient. *American Journal of Botany*, 100(10), 1957–1968. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200628>
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P. B., Choong, A. M. F., Clissold, F. J., Cornelissen, J. H. C., ... Yamashita, N. (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14, 301–312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Osnas, J. L. D., Katabuchi, M., Kitajima, K., Joseph Wright, S., Reich, P. B., Van Bael, S. A., ... Lichstein, J. W. (2018). Divergent drivers of leaf trait variation within species, among species, and among functional groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(21), 5480–5485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803989115>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pimentel, R. R., Machado, S. R., & Rocha, J. F. (2011). Secretory structures in *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), an endangered species of extinction. *Rodriguésia*, 62(2), 253–262.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G. (2015). Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical

- dry forest. *Tree Physiology*, 36(2), 208–217.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Pinho, B. X., Tabarelli, M., Engelbrecht, B. M. J., Sfair, J., & Melo, F. P. L. (2019). Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 40, 1–11.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.08.002>
- Poorter, H., & Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In F. I. Pugnaire & F. Valladares (Eds.), *Handbook of functional plant ecology* (pp. 81–120). New York: Marcel Dekker.
- Poorter, L. (2009). Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, 181(4), 890–900.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02715.x>
- Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F., & Moro, M. F. (2017). Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In J. M. C. da Silva, I. R. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* (pp. 23–63). Springer.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., & Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948–958.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>
- Reich, Peter B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rocha, J. F., Pimentel, R. R., & Machado, S. R. (2011). Estruturas secretoras de mucilagem em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): Distribuição, caracterização morfoanatômica e histoquímica. *Acta Botanica Brasilica*, 25(4), 751–763. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000400003>
- Rossatto, D. R., & Kolb, R. M. (2013). Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, 51(4), 242–251. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2013.795904>
- Sakai, W. S. (1973). Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. *Stain Technology*, 48(5), 247–249.
<https://doi.org/10.3109/10520297309116632>
- Sánchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Marcos do Espírito-Santo, M., Fernandes, G.,

- & Powers, J. (2013). *Tropical Dry Forests in the Americas. Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b15417-2>
- Sandquist, D. R., & Cordell, S. (2007). Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *American Journal of Botany*, 94(9), 1459–1469. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.9.1459>
- Santos, R. M., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., Queiroz, L. P., Cardoso, D. B. O. S., & Rodal, M. J. N. (2012). Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution*, 2(2), 409–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.91>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of Image Analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. https://doi.org/10.1007/978-1-84882-087-6_9
- Somavilla, N. S., Kolb, R. M., & Rossatto, D. R. (2014). Leaf anatomical traits corroborate the leaf economic spectrum : a case study with deciduous forest tree species. *Brazilian Journal of Botany*, 37(1), 69–82. <https://doi.org/10.1007/s40415-013-0038-x>
- Stewart, G. R., Turnbull, M. H., Schmidt, S., & Erskine, P. D. (1995). $\delta^{13}\text{C}$ natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Functional Plant Biology*, 22(1), 51–55.
- Team, R. C. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.r-project.org>
- Tian, M., Yu, G., He, N., & Hou, J. (2016). Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. *Scientific Reports*, 6, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep19703>
- Tyree, M. T., Engelbrecht, B. M. J., Vargas, G., & Kursar, T. A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, 132(3), 1439–1447. <https://doi.org/10.1104/pp.102.018937>
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154(1), 147–157. <https://doi.org/10.1046/j.1469->

- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J. J., Barigah, T. S., Cochard, H., & Gil-Pelegrín, E. (2012). Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. In R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (pp. 63–109). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag GmbH. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_3
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Ubera, J. L., & Poorter, H. (2013). Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 100(10), 1969–1980. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200562>
- Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*, 24(7), 2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Wang, M., Wan, P., Guo, J., Xu, J., Chai, Y., & Yue, M. (2017). Relationships among Leaf , Stem and Root Traits of the Dominant Shrubs from Four Vegetation Zones in Shaanxi Province, China. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 63(2), 25–32. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1163/22244662-06301005>
- Wang, R., Huang, W., Chen, L., Ma, L., Guo, C., & Liu, X. (2011). Anatomical and physiological plasticity in *Leymus chinensis* (Poaceae) along large-scale longitudinal gradient in northeast China. *PLoS ONE*, 6(11), e26209. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026209>
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.016>
- Witkowski, E. T. F., & Lamont, B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88(4), 486–493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villa, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.
- Yin, Q., Wang, L., Lei, M., Dang, H., Quan, J., Tian, T., ... Yue, M. (2018). The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend

on water availability. *Science of the Total Environment*, 621, 245–252.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.171>

Zhang, J. L., Poorter, L., & Cao, K. F. (2012). Productive leaf functional traits of Chinese savanna species. *Plant Ecology*, 213(9), 1449–1460.
<https://doi.org/10.1007/s11258-012-0103-8>

Capítulo 3 – Strong phylogenetic signal indicates niche conservatism in the Arboreal Caatinga, Seasonally Dry Tropical Forest, Brazil.

Manuscrito submetido ao periódico Journal of Vegetation Science

(IF 2.944 – Qualis A1)

A formatação do manuscrito conforme exigência da revista foi mantida

Running title: Niche Conservatism in Arboreal Caatinga

Title: Strong phylogenetic signal indicates niche conservatism in the Arboreal Caatinga, Seasonally Dry Tropical Forest, Brazil.

Josiane Valéria Soares Bison ¹, Cleber Rodrigo de Souza ², Vinicius Andrade Maia ², Paola Ferreira Santos ³, Fernanda Moreira Gianasi ³, Marco Aurelio Silva Tiné¹, Tomas Ferreira Domingues ⁴, Rubens Manoel dos Santos ², Marcos Pereira Marinho Aidar ¹

1 Núcleo de Pesquisa em Fisiologia e Bioquímica, Instituto de Botânica, Av. Miguel Stefano 3687, Água Funda, SP, Brazil - 04301-902

2 Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, Av. Doutor Sylvio Menicucci, 1001 - Aqueça Sol, Lavras, MG, Brasil - 37200-000

3 Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Campus Universitário, Caixa Postal 3037, Lavras, MG, 37200-000

4 Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900, Vila Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, 14040-900

Correspondence

Núcleo de Pesquisa em Fisiologia e Bioquímica, Instituto de Botânica, Av. Miguel Stefano 3687, Água Funda, SP, Brazil - 04301-902

Email: bison.josiane@gmail.com

Funding information: This work was funded by the project “NORDESTE: NEW SCIENCE FOR A NEGLECTED BIOME” (15/50488-5) a FAPESP – NERC/UK Scientific cooperation; JVSb was supported by CAPES PhD fellowship.

Abstract

Questions

Which component, environmental or taxonomic, can best explain the variation of functional traits of dominant species occurring in the Arboreal Caatinga, Seasonally Dry Tropical Forests, Brazil?

Location

SDTF, Caatinga Domain, northern Minas Gerais State, Brazil.

Methods

We measured ten functional traits of twenty-seven dominant tree species in the Arboreal Caatinga (a Seasonally Dry Tropical Forest-SDTF). We evaluated the effects of environmental (fixed) and taxonomic (random) variables on functional characteristics through mixed linear models. Since patch, plot, family, genus, species and individual have nested data structure, they were used as random effects. We also analyzed the phylogenetic signals of traits using metrics of Blomberg's K and Pagel's lambda.

Results

Random effects explained most of the variation in nine functional characteristics (leaf area – LA; specific leaf area – SLA; leaf dry matter content – LDMC; wood density – WD; leaf thickness – Lth; nitrogen – N; carbon isotope – $\delta^{13}\text{C}$; carbon – C; carbon-to-nitrogen ratio – C/N), except for nitrogen isotope – $\delta^{15}\text{N}$. Within the random effects, the taxonomic component presented the greatest variation for the different traits with the highest taxonomic level “Family” being the most variable for LDMC, WD, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, “Genus” for LA and C, and “Species” for SLA, LTh, N e C/N. Moreover, in our findings we found a strong phylogenetic signal for the values of traits LDMC, WD and $\delta^{13}\text{C}$.

Conclusions

Taxonomic component plays an important role in the inheritance of traits related to resource use strategies in high seasonality environment. The strong phylogenetic signal observed is evidence for phylogenetic conservatism niche in species of tree Arboreal Caatinga, (a seasonally dry tropical forest). Lineages that maintain conserved traits are probably less resilient to the predicted climate change scenarios. Thus, it is essential to

focus attention on conservation measures of the unique diversity found in these formations.

Key words: Climate Seasonally, Conserved Traits, Drought, Functional Traits, Phylogenetic Niche Conservatism, Phylogenetic Signal, Seasonally Dry Tropical Forests, Tropical Ecosystem.

3.1. Introduction

Tropical ecosystems have been highly modified by human activity (Allen et al., 2010; Powers, Becknell, Irving, & Pérez-Aviles, 2009; Pulla et al., 2015) and a number of studies that also include climate change, have predicted that these alterations could result in increased occurrence of extreme precipitation and temperature events with direct impacts on rainfall and drought (Allen et al., 2010; Chow, Doria, Kramer, Schneider, & Stoike, 2013; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019) interfering in the function and structure of the ecosystems (Allen et al., 2010; Chow et al., 2013; Garnier et al., 2004; Lavorel & Garnier, 2002; Stan & Sanchez-Azofeifa, 2019). Tropical ecosystems play essential roles in the global ecosystem and the maintenance of life, which draws attention to the urgent need for increased knowledge about how it works (Houghton, Byers, & Nassikas, 2015; Mitchard, 2018).

Studies in tropical environments have focused mainly on Forests and Savannas, to the detriment of Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF), despite their ecological and social importance at the regional and global level (Dexter et al., 2018; DRYFLOR et al., 2016; Portillo-Quintero, Sanchez-Azofeifa, Calvo-Alvarado, Quesada, & do Espirito Santo, 2014). In general, SDTF have more severe climate seasonality (4 to 6 months of water deficit) when compared to Rain Forests and a richer soil when compared to Savanna ecosystems, which have marked edaphic restriction and regular fires (Dexter et al., 2018; Murphy & Lugo, 1986). This combination of edaphoclimatic variables and disjunct distribution of species in the neotropical region (DRYFLOR et al., 2016; Pennington, Prado, & Pendry, 2000; Pulla et al., 2015) differentiates the SDTF from other tropical formations and characterizes them as a unique and important biome important for the evolution and biogeography of tropical plant lineages (Dexter et al., 2018; Pennington, Lavin, & Oliveira-Filho, 2009a; Prado, 2000).

In SDTF, the highly restrictive environmental conditions are favorable for the occurrence of ecologically complex vegetation types with high physiognomic heterogeneity (Pennington et al., 2000). The SDTF occur mainly over fertile soils, with

moderate to high pH and nutritional status and low aluminum levels (Pennington et al., 2009a; Pennington et al., 2000). These more favorable edaphic characteristics contribute significantly to the high degree of anthropization currently observed (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Portillo-Quintero et al., 2014). This high threat added to the severe climate change forecasts (Silva, Cruz-Neto, Peres, Tabarelli, & Lopes, 2019) points to the urgent need to adopt measures that prioritize the conservation of these environments and their biodiversity (Miles et al., 2006). In this scenario, studies that seek to better understand the ecological dynamics of this complex set of vegetation types may be useful for preservation strategies (Moro et al., 2015).

Phylogenetic studies have played an important role in addressing the structure and assembly of ecological community, as this approach provides information about the evolutionary history of species (Cavender-Bares, Keen, & Miles, 2006; Webb, Ackerly, McPeck, & Donoghue, 2002). Technological advances, computational and statistical power, and the development of computer tools associated with the availability of phylogenetic databases and functional characteristics have allowed the expansion of studies that address phylogenetic components related to the structuring and composition of ecological communities (Cavender-Bares et al., 2009; Kraft & Ackerly, 2013; Li et al., 2017). Thus, this relationship between phylogeny and ecological strategies of species may provide fundamental insight into the patterns that shape plant communities and how species are distributed (Lavergne, Mouquet, Thuiller, & Ronce, 2010; Li et al., 2017; Münkemüller et al., 2012). Additionally, the idea that closely related species are ecologically similar has become widespread (Losos, 2008).

Given the shared ancestry between clades, the phylogenetic signal (PS) approach and phylogenetic niche conservatism (PNC) has been one of the main perspectives that deal with phylogenetic non-independence (Harvey & Pagel, 1991). The PS is defined as the tendency of closely related species to have similarities in certain characteristics and is derived from a null model of evolution of traits (Blomberg & Garland, 2002; Pagel, 1999). Wiens & Graham (2005) define niche conservatism as the tendency of species to retain aspects of their fundamental niche over time of their phylogenetic divergence, and a fundamental niche is described as the conditions under which a species is able to persist. Closely related species tend to be ecologically similar as a consequence of PNC (Wiens et al., 2010). Despite this similarity, it is possible that more closely related species may have distinct traits due to evolutionary lability or evolutionary convergence (Losos, 2008, 2011).

Environments with severe water deficit, such as SDTF, are expected to have niche conservatism patterns as a means of offsetting trade-offs in order to protect essential ecophysiological processes. Thus, clades that are confined to SDTF may evidence high niche conservatism (Donoghue, 2009). Understanding the factors that shape species diversity in different environments is a key issue in ecology as it is associated with major ecological patterns and processes in nature (Nathan J.B. Kraft, Godoy, & Levine, 2015).

Functional traits are “any measurable feature of an individual that potentially affects performance or fitness and can be physical, biochemical, behavioral or temporal/phenological” (Cadotte, Carscadden, & Mirotchnick, 2011). This analysis has been shown to be a powerful tool for inferring patterns and predicting the behavior of species that coexist in a given environment and its implications within and between plant communities (Ackerly, 2003; Garnier, Navas, & Grigulis, 2016; McGill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006; Poorter & Bongers, 2006; Violle et al., 2007; Wright et al., 2007).

Traits that allow species adaptation to some environments show a PNC pattern (Cadotte, Cavender-Bares, Tilman, & Oakley, 2009). If these variables are strong enough to drive community composition patterns, then traits associated with tolerance or sensitivity to these environmental variables are likely to affect community composition (Li et al., 2017). Recognizing the ecological traits associated with environmental variables and their associated phylogenetic relationships can make possible to predict species that would best adapt to environments modified by the effects of climate change (Crisp & Cook, 2012).

The aims of this work are: i) to evaluate the role of environmental characteristics and taxonomic identity in defining the behavior of functional traits expressed by the dominant tree species in different SDTF communities studied and; ii) to evaluate if the observed trait patterns are associated with the phylogenetic relatedness between the species (phylogenetic signal). Because traits are related to the success of species in SDTF environments, which tend to have markedly restrictive conditions, it is assumed that traits tend to be conserved and thus mainly explained by taxonomic components.

3.2. Materials and Methods

3.2.1. Study area

The study areas consist of 8 patches of Arboreal Caatinga (Paula et al., 2018; Santos et al., 2012; Silva et al. 2018), a vegetation type in the Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) (Pennington et al., 2009a), located at the southern end of the Brazilian

Caatingas Phytogeographic Domain and in transition with the Cerrado Domain, in the municipalities of Bonito de Minas, Itacarambi, Juvenília and Montalvânia, northern Minas Gerais State (Figure 1; Table 1), Brazil. The climate in the region is classified as Koppen As/Aw (Dry Winter Tropical), with the average monthly temperature ranging from 23.4 to 24.6 ° C and total annual rainfall ranging from 832 to 1060 mm concentrated mainly in the summer (November to March). The relief in the fragments is considered flat, with variations in places near limestone outcrops and waterways. The Arboreal Caatinga vegetation type shows specific floristic variations associated with environmental heterogeneity (Apgaua et al., 2015; Reis et al., 2017; de Souza et al., 2019).

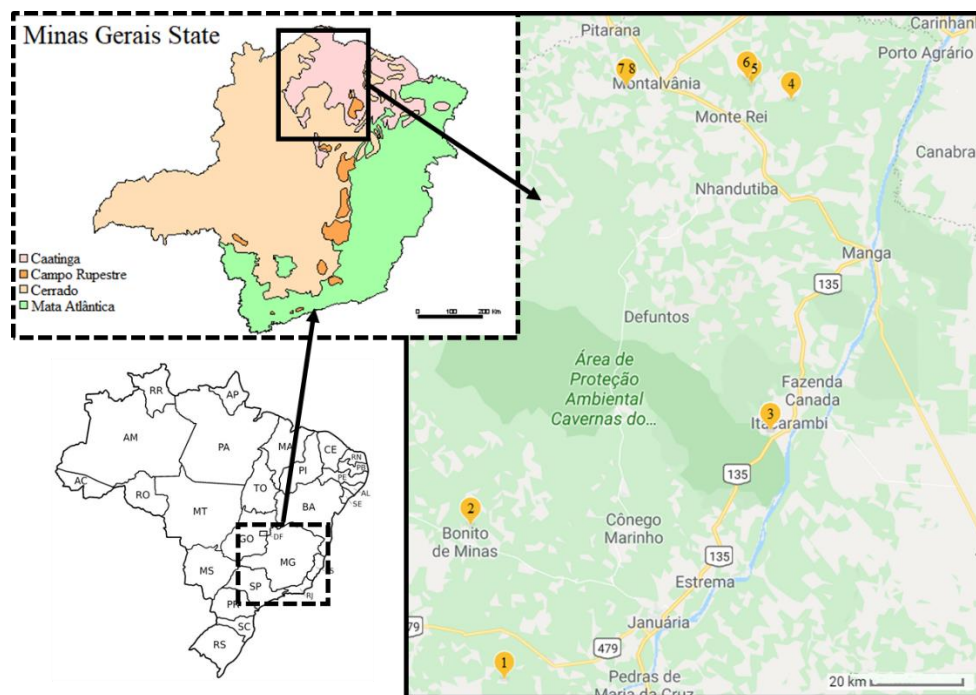


Figure 3.1: Location of Arboreal Caatinga fragments, studied in the Northern Minas Gerais State, Brazil; 1. Bonito de Minas; 2. Agropop; 3. Peruaçu; 4. Sand; 5. Furado; 6. Furado Forest; 7. rocky outcrop and 8. rocky outcrop with soil (for site description see Table 1). (Source: Institute of Applied Geosciences, MG).

3.2.2. Data collection

Species corresponding to 70% of the total basal area were collected from each selected fragment, based on previous floristic surveys whose database is available upon request on the ForestPlots.net platform (<https://www.forestplots.net/>) resulting in a total of 25 species, 22 genera and 11 botanical families (Table S1). In each sampling unit the following edaphic information available on the Forestplot.net platform was also

considered: pH in water; Potassium (K), Phosphorus (P), Calcium (Ca), Magnesium (Mg), Aluminum (Al) and Organic Matter (MO); and Sand, Silt and Clay proportions database is available upon request on the ForestPlots.net platform (<https://www.forestplots.net/>). Bioclimatic variables were also obtained from the WorldClim climate repository (Fick & Hijmans, 2017), adopting measures with spatial resolution of 1 km obtained using the raster packages (Hijmans & Van Etten, 2012) and *sp* (Pebesma & Bivand, 2005) (Table S2).

Table 3.1: Basic information about the Seasonally Dry Tropical Forests sites used in this paper. Here are presented the site code and name, site code in ForestPlots.net system (FP code), latitude (Lat), Longitude (Long) and municipality where study site is located, the number of plots existent in each site (N plots) and reference where more information may be found.

Site code	FP code	Site	Lat	Long	City	Nplots	Reference
1	BON-01	Bonito de Minas	-15.3116	-44.7349	Bonito de Minas	15	Apgaua et al. (2015)
2	DEC-02	Agropop	-15.5502	-44.701	Bonito de Minas	30	Reis et al. (2017)
3	PNP-02	Peruaçu	-15.0583	-44.2069	Itacarambi	25	Apgaua et al. (2015)
4	BAH-04	Sand	-14.3269	-43.9913	Manga	9	Souza et al. (2019)
5	MON-01	Furados open	-14.4401	-44.4246	Montalvânia	16	Paula et al. (2018)
6	MON-01	Furados Forest	-14.4401	-44.4246	Montalvânia	9	Paula et al. (2018)
7	BAH-05	rocky outcrop	-14.3896	-43.9768	Manga	5	Silva (2018)
8	BAH-05	rocky outcrop with soil	-14.3896	-43.9768	Manga	5	Silva (2018)

For each species at each selected site, samples were collected from three different individuals (total of 147 individuals) and for each individual three leaves (sun-exposed and fully expanded) and branches (for wood density). The following morphological and chemical functional characteristics were analyzed: leaf area (LA - cm²) where leaf blade images were digitally captured by SAMSUNG 5S smartphone internal camera and then

analysed in the open access software ImageJ®; Specific leaf area (SLA - $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) was calculated as the ratio between previously obtained LA and the dry mass (g) of respective leaf; Leaf dry matter content (LDMC - g g^{-1}) was calculated as the ratio of dry leaf mass (g) to saturated fresh leaf mass (g); Leaf thickness (Lth - mm) was measured at the leaf median region and at 4 points (two on each side of the leaf) with the aid of a digital caliper, avoiding venation when visible; Wood density (WD - g cm^{-3}) was calculated as the ratio of branch dry mass with bark removed (g) to volume (cm^3 ; estimated by Arquimedes principle) of that same section. For the analysis of leaf total carbon (%C) and nitrogen (%N) content, isotopic composition of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰), as well as the C / N ratio, leaf samples were dried in an oven at 60°C until obtaining constant dry mass, subsequently milled in a ball mill and analyzed by continuous flow on an Elemental Analyzer (Carlo Erba® EA 1110 CHNS, CE Instruments) meshed to the mass spectrometer for isotopic ratios (Delta Plus®, ThermoQuest – Finnigan). Morphological and chemical functional characteristics were analyzed according to standardized protocols consolidados (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

3.2.3. Data Analysis

We evaluated the effects of environmental and taxonomic variables on functional traits from mixed linear models. Environmental variables were treated as fixed effects, while patch, plot, family, gender, species, and individual (for some characteristics, individual was not used as a random factor as there was only one observation per individual) were treated as random effects due to nested data structure. However, taxonomic variables are random effects crossed with fragment and plot. Highly correlated variables (Pearson correlation $\geq |0.85|$) were pre-selected, so that they were maintained in the higher order variable models (eg, mean annual temperature rather than the wettest month average temperature). pH, P, K, Ca, Mg, Al, Bio 1 (Annual Mean Temperature), Bio 5 (Max Temperature of Warmest Month), Bio 7 (Temperature Annual Range), Bio 12 (Annual Precipitation) and Bio 15 (Precipitation Seasonality).

Firstly, a global model containing all environmental variables and all random effects was constructed for each response variable in the model used as disposed of the equation $\text{Trait} \sim \text{ph} + \text{p} + \text{k} + \text{ca} + \text{mg} + \text{al} + \text{mo} + \text{bio1} + \text{bio7} + \text{bio5} + (\text{sand}) * (\text{bio12} + \text{bio15}) + (1 | \text{Site} / \text{Plot}) + (1 | \text{Family} / \text{Genus} / \text{Species} / \text{Individual})$. Then random effects with variance of 0 were removed. In the selected global model, marginal and conditional R^2 (Nakagawa & Schielzeth, 2013) were obtained in order to partition the

variance explained by environmental and random variables. To compare the explanation of random effects, their standard deviation was used as a parameter. To obtain the best set of fixed variables (all scaled to zero), the global model was subjected to selection by the second-order Akaike Information Criterion (AICc) (Burnham, Anderson, & Huyvaert, 2011), so that Pearson correlation variables $\geq |0.6|$ (Dormann et al., 2012) were not contained in the same model and each degree of freedom have experienced at least 15 observations (data not shown). The conditional mean of the coefficients of the best models ($\Delta AICc < 4$) (Burnham et al., 2011) was obtained to perform the inference. In all global models the presence of spatial autocorrelation was tested, all were exempt. The normality of the residuals was evaluated, and when necessary, logarithmic transformation was applied to the response variable. The packages used were: lme4 (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015) and lmerTest (Kuznetsova & Brockhoff, 2016) for mixed linear models, MuMIn package (Bartón, 2009) to obtain R^2 , selection and mean of models; ncf (Bjørnstad, 2016) to test spatial correlation; corrplot (Wei & Simko, 2017) for correlation graphs; ggplot2 (Wickham, 2016) and interactions (Long, 2019) for fixed effects graphs; and merTools (Knowles & Frederick, 2019) for random effect graphs. All analyzes were performed in the R version 3.6.1 environment (R Core Team, 2019), where we adopted the significance level of 5%.

In order to analyze the existence of phylogenetic signal in the evaluated functional traits, an ultrametric phylogenetic tree was initially built for the collected species, using the mega-tree available in the V.PhyloMaker package (Jin & Qian, 2019), which contains all vascular plant families and more and 74,000 species. For situations where genera and species were not present in the database, the approach recommended by Qian & Jin (2016) was adopted, in which the tips of these genera and species are determined by the midpoint of the genus branch or of the family. The tree obtained was analyzed together with the average values of each species for each functional characteristic in order to evaluate the existence of phylogenetic signal. Blomberg et al. (2003) approach where: K values = 1 indicates that trait evolution is predicted by phylogenetic tree structure under a Brownian motion model; values of $k < 1$ indicating phylogenetic overdispersion, e.g. closely related species are much more different between itself than expected under a Brownian motion model; and $k > 1$ values indicating phylogenetic clustering, e.g. that closely related species are more similar to each other than expected under Brownian motion, and in this case, strong phylogenetic signal is observed (Blomberg et al., 2003; Freckleton, Harvey, &

Pagel, 2002). Thus, a null result indicates that character is totally independent of phylogeny (Sébastien Lavergne et al., 2010).

The results obtained Pagel's (1999) lambda are similar to Blomberg's et al. (2003) K, where values <1 indicates that traits are less similar between species than expected for their phylogenetic relationships and values > 1 , the opposite and indicates that traits are more similar between species. Both approaches result in values related to signal strength and p value are related to the probability of observation occurrence in relation to values randomization in the phylogenetic tree.

3.3. Results

Random effects (phylogenetic) explained most of the variation in nine functional traits, being less explanatory than the fixed effects that represent environmental factors. Only the variable N isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$) was best explained by the fixed effect (Figure 2). Within the random effects, the most varied taxonomic level was different between different functional characteristics, with “Family” being more variable for LDMC, WD, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, “Gender” for LA and C and “Species” for SLA, LTh, N and C / N (Table 2).

Among the evaluated functional characteristics, LDMC (Figure 3), WD (Figure 4) and $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 5) presented significant phylogenetic signal (clustered; K and Lambda values greater than 0.6) (Table 3). Thus, the taxonomic component proved to be the main conditioning factor of most traits associated with the functioning of the SDTF.

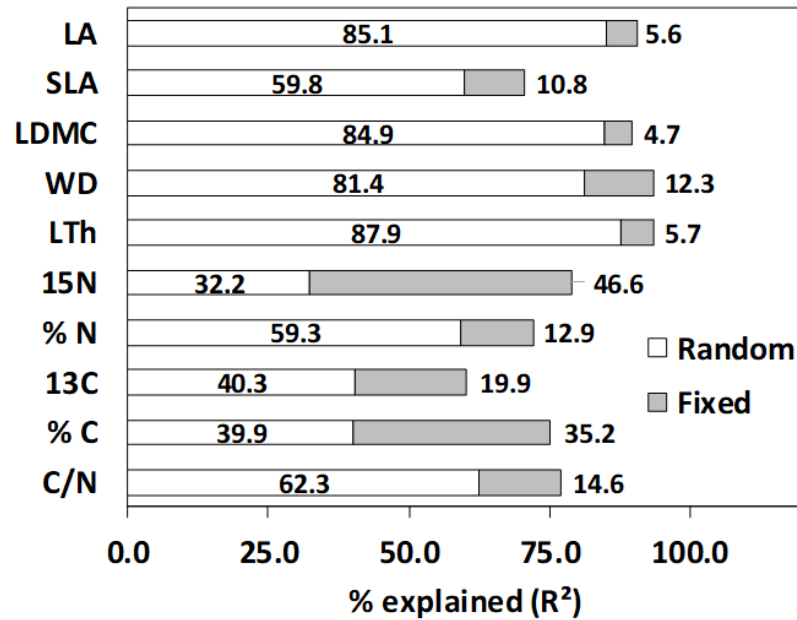


Figure 3.2: Comparison between the coefficients of determination (R^2) observed for fixed effects (environmental variables) and random effects (taxonomic and plot levels) for each of the evaluated functional characteristics for the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest collected. Note: LA: Leaf Area (cm^2); SLA: Specific Leaf area ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g^{-1}); WD: Wood Density (g cm^{-3}); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$ (‰); %N; $\delta^{13}\text{C}$ (‰); %C; C/N.

Table 3.2: Standard Deviation for the factors related to the random effects evaluated in the GLMM analysis for each of the functional characteristics evaluated in the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest sampled. LA: Leaf Area (cm^2); SLA: Specific Leaf area ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g^{-1}); WD: Wood Density (g cm^{-3}); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$: N isotopic composition (‰); %N Leaf N content; $\delta^{13}\text{C}$: C isotopic composition (‰); %C: leaf C content; C/N: leaf ratio carbon:nitrogen.

Functional trait	Individual	Species	Genus	Family	Plot	Site	Residual
LA (cm^2)	0.437		0.628	0.381			0.283
SLA (cm^2/g)	0.145	0.202	0.001				0.174
LDMC (g/g)	0.047		0.045	0.060			0.031
WD (g/cm^3)	0.178			0.262			0.088
LTh (mm)	0.027	0.037		0.026			0.014
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		0.548	0.498	0.917			0.954
N (‰)		0.474		0.124	0.2384		0.373
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			0.556	0.750			0.929
C (‰)		0.546	0.885	0.778			1.024
C/N		2.986		1.513	1.272		2.179

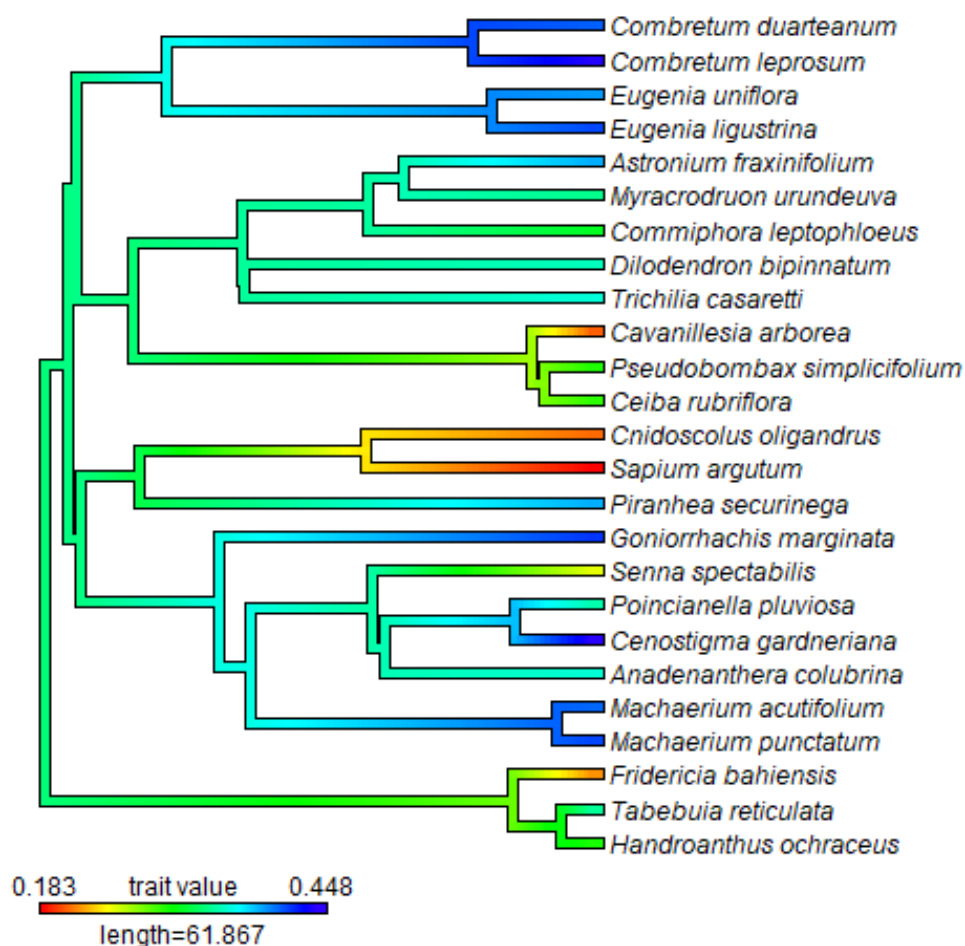


Figure 3.3: Phylogenetic tree of 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for the Leaf Dry Mass Content (LDMC g g⁻¹). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in both analyzed perspectives ($K = 0.659$ and $\lambda = 0.743$).

Table 3.3: Results obtained by the phylogenetic signal in the approaches of Blomberg et al. (2003) and Pagel (1999) for the 25 tree species of Seasonally Dry Tropical Forest collected. LA: Leaf Area (cm²); SLA: Specific Leaf area (cm² g⁻¹); LDMC: Leaf Dry Mass Content (g g⁻¹); WD: Wood Density (g cm⁻³); LTh: Leaf thickness (mm); $\delta^{15}\text{N}$: N isotopic composition (‰); %N Leaf N content; $\delta^{13}\text{C}$: C isotopic composition (‰); %C: leaf C content; C/N: leaf ratio carbon:nitrogen; K= phylogenetic signal value by Blomberg et al. (2003); Lambda: phylogenetic signal value by Pagel (1999); p: significance value.

Functional traits	K	P	Lambda	P
LA (cm ²)	0.466	0.132	0.404	0.180
SLA (cm ² /g)	0.321	0.490	0.000	1.000
LDMC (g/g)	0.659	0.018	0.743	0.027
WD (g/cm³)	1.057	0.001	0.971	0.001
LTh (mm)	0.475	0.131	0.379	0.231

$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	0.405	0.184	0.324	0.435
N (%)	0.275	0.691	0.000	1.000
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	0.666	0.009	1.074	0.006
C (%)	0.540	0.080	0.516	0.090
C/N	0.309	0.528	0.000	1.000

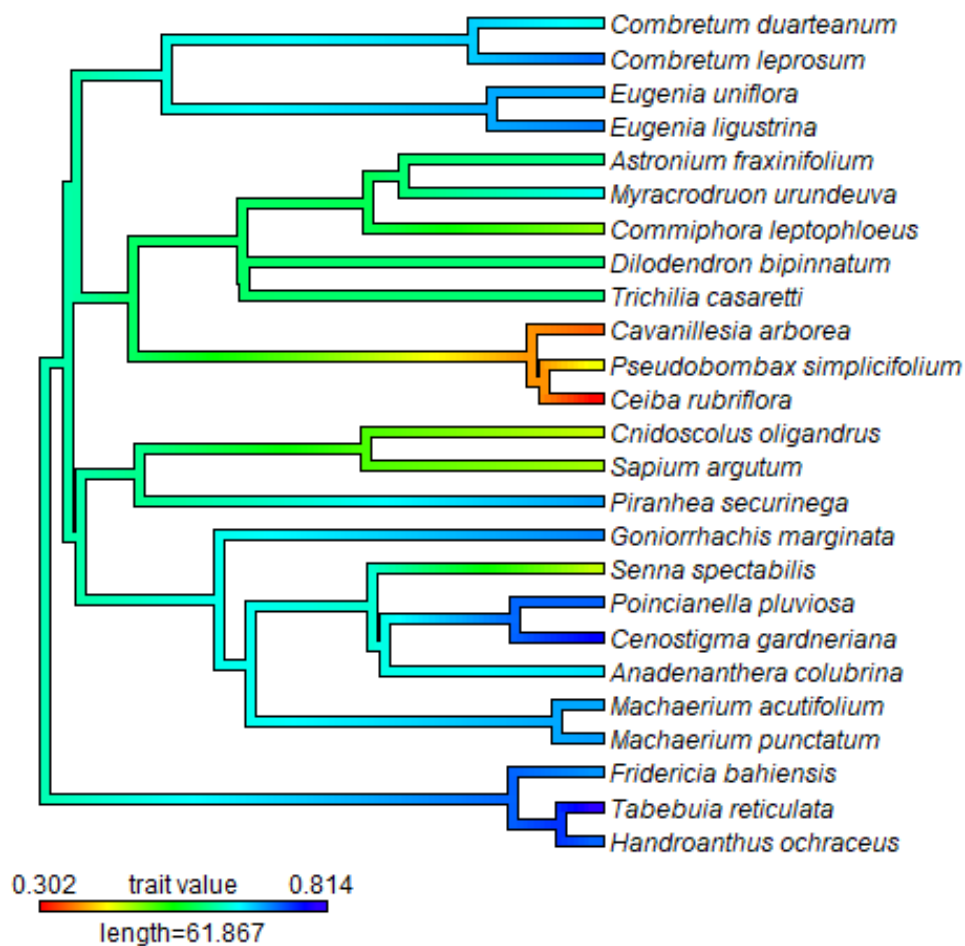


Figure 3.4: Phylogenetic tree of 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for the Wood Density (g cm⁻³). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in both analyzed perspectives ($K = 1.057$ and $\lambda = 0.971$).

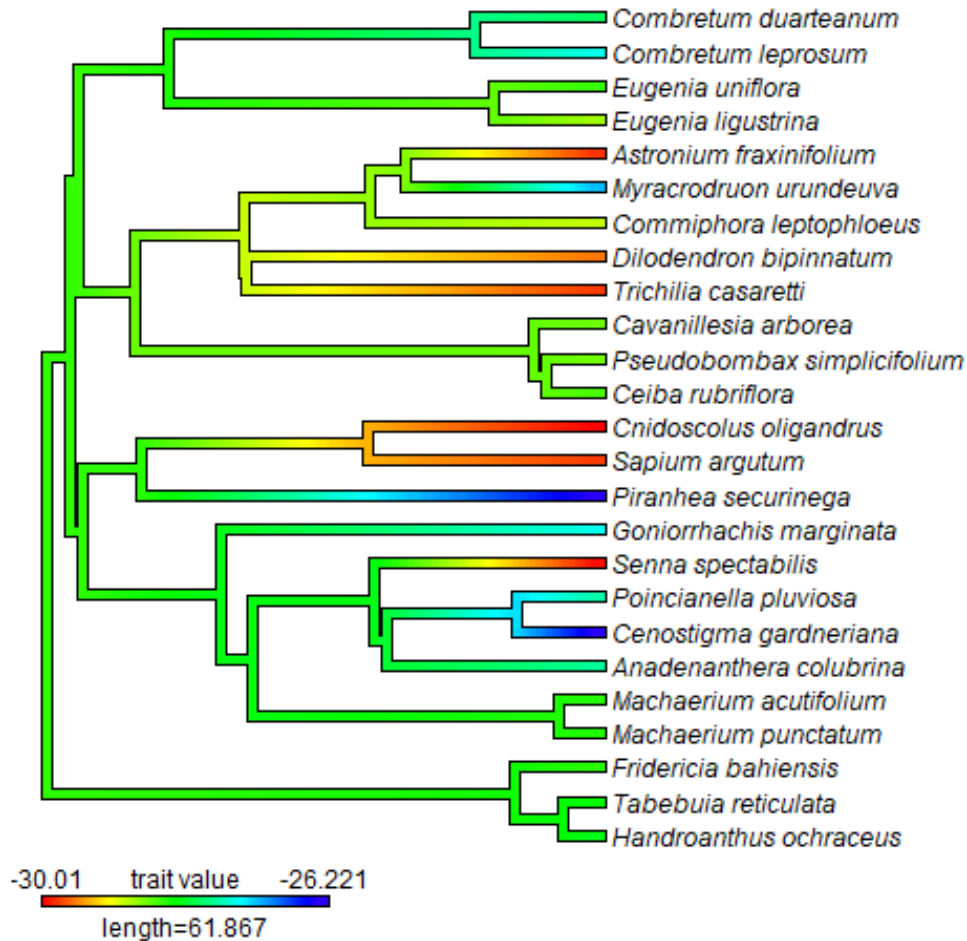


Figure 3.5: Phylogenetic tree of the 25 SDTF tree species, differentiated in color according to their values for leaf $\delta^{13}\text{C}$ (‰). This functional characteristic presented phylogenetic signal ($p < 0.05$) in the two perspectives analyzed ($K = 0.666$ and $\lambda = 1.074$).

3.4. Discussion

Our results indicate that the taxonomic component best explained the variations of traits for tree species present in the Arboreal Caatinga. Also, a strong phylogenetic signal was observed for the traits LDMC, WD and $\delta^{13}\text{C}$ (Table 3). This set of traits has been correlated to ecological strategies for drought avoidance and tolerance (Cernusak, Arthur, Pate, & Farquhar, 2003; Chave et al., 2009; Lohbeck et al., 2015).

We interpret the strong phylogenetic signal for this set of traits as evidence of the occurrence of phylogenetic niche conservatism (PNC) (Donoghue, 2009; Freckleton et al., 2002). PNC emerges as lineages retain their niche-related ancestral ecological traits through speciation events and under macroevolutionary time (Crisp & Cook, 2012; Pagel, 1999; Wiens & Graham, 2005). This result suggests that traits related to hydraulic safety strategies were conserved along evolutionary lineages playing a fundamental role in

ecosystem processes and community structuring allowing evolutionary success in face of the high seasonality that is characteristic of SDTF.

The patterns of diversity, endemism and phylogeny found in SDTF reinforce the idea of a stable system with geologically old monophyletic clades confined to this vegetation complex are reflected in occurrence of PNC (Pennington et al., 2009b). These patterns may be a consequence of environmental conditions that result in species selection based on similarities or functional and phylogenetic differences reflecting the establishment and maintenance of ecological (Cavender-Bares et al., 2009; Chai et al., 2016; Chun & Lee, 2018; Li et al., 2017). For example, Chai et al. (2016) indicate that environmental heterogeneity acted significantly at the phylogenetic level with no effect on taxonomic diversity patterns. In our results, the taxonomic composition strongly influenced the variation of traits that enable this set of species to occupy these very restrictive environments (Figure 2).

Due to the remarkable seasonal characteristics, many clades are found only in SDTF nuclei, which shows the existence of a PNC pattern and indicative of a high degree of phylogenetic geographical structure (Donoghue, 2009; Pennington et al., 2009b). In the study areas, seasonal and limited water availability is the main factor affecting species diversity reflecting in a mosaic of vegetation types with traits that favor the permanence and survival of these species under these extreme conditions (Moro et al., 2015b; Pennington et al., 2009b; Queiroz, 2006) where strategies related to drought tolerance and avoidance are mandatory (Lohbeck et al., 2015, 2013; Moreno-Gutierrez, Dawson, Nicolas, & Querejeta, 2012; Reich et al., 2003). Moreover, this driver increases the tendency for ecological similarity of species within communities and may even lead to trait convergence (Cavender-Bares, Ackerly, Baum, & Bazzaz, 2004).

These traits that are essential for life maintenance are conserved at the highest studied taxonomic level for long periods and across lineages (Crisp & Cook, 2012). Consequently, tree species occurring in SDTF are more likely to migrate to SDTF nuclei farther from their origin than adjacent biome lineages (with unadopted ancestors) can develop the adaptations necessary to settle in SDTF (Pennington et al., 2009a).

Oliveira-Filho et al. (2013), indicate that the PNC pattern found in legumes occurring in SDTF can be extended to other woody plant lineages suggesting that legume biodiversity may serve as a proxy for ecological and biogeographic analyzes. In a study conducted by (Shivaprakash, Ramesh, Umashaanker, & Dayanandan, 2018), the significant PS has been considered evidence of conservative traits evolution, being

responsible for the structuring of tree communities between moist and dry tropical forests. Our results indicate significant family-level results for the LDMC, WD, and $\delta^{13}\text{C}$ traits, which also show strong PS suggesting conserved traits along the lineages (Figure 3, 4 and 5) (Donoghue, 2009; Freckleton et al., 2002; Prinzing, Durka, Klotz, & Brandl, 2001; Webb et al., 2002).

Our results of functional traits corroborate previous studies carried out in SDTF, because in general, tree species from dry forests have higher LDMC values (Lohbeck et al., 2015). The increase in structural investment is related to the resistance and hydraulic safety of leaf tissues (De Bello, Buchmann, Casals, Lepš, & Sebastià, 2009) thus leaves are maintained for a longer period even under low water potential (Pineda-García et al., 2015). In addition, LDMC has been used as a predictor of resource use strategy for plants experiencing water deficit (Hodgson et al., 2011).

Higher WD values indicate higher hydraulic resistance and higher construction cost (Baas, Ewers, Davis, & Wheeler, 2004; Chave et al., 2009) with smaller conductive vessel diameter and associated thicker cell walls that better resist low potential, thus avoiding cavitation (Hacke, Sperry, Pockman, Davis, & McCulloh, 2001). In this sense, a trade-off between resource acquisition and conservation is expected, where hydraulic safety and increased support are counteracted by rapid environmental resource acquisition (Chave et al., 2009; Niklas, 1995; Sperry, 2003). Cernusak et al. (2003) suggests $\delta^{13}\text{C}$ as an indicator of plant stress caused by water deficit. The set of ecological strategies selected show clearly adaptive characteristics to cope with pronounced precipitation seasonality (Prado-Junior et al., 2016).

If ecological strategies are evolutionarily conserved, then closely related species are expected to share similar ecological strategies (Losos, 2008). However, some traits are highly labile, meaning they are likely to evolve rapidly. Thus, Donoghue (2009) points out the importance that some traits are less likely to evolve rapidly, conserved traits, with consequences for functional and phylogenetic diversity. Lavergne et al. (2013) observed that families prone to decline had a history of slower evolution of climate niches. Thus, lineages characterized by a history of rapid niche evolution may be more resilient to current global changes than lineages that have experienced a slower evolution of niche conservatism (Lavergne et al., 2013). Ackerly (2004) found that subtropical (more basal) lineages retained their ancestral traits that preceded the Mediterranean climate, while temperate (more derived) lineages exhibited more recent evolutionary changes, predictably representing adaptations to changes in climatic conditions. Thus, it is possible

to notice that lineages that keep conserved traits are less resilient to the forecasted climate changes. FTSS occur in regions with severe environmental conditions, being targets of high human exploitation with consequent threat of loss of species diversity and little attention to conservation strategies (Miles et al., 2006; Moro et al., 2015; Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Thus, it is essential to focus attention on conservation measures for the unique diversity found in these formations. Our findings give evidence of niche conservatism, as already indicated in the literature, with the participation of functional traits essential for the maintenance and survival of species in environments with high seasonality as occurs in SDTF.

3.5. Conclusion

In our findings we interpret that the taxonomic component plays an important role in the inheritance of traits related to resource use strategies in high seasonality environment. The strong phylogenetic signal observed is evidence for phylogenetic conservatism niche in species of tree Arboreal Caatinga, SDTF. Lineages that maintain conserved traits are probably less resilient to the predicted climate change scenarios. Thus, it is essential to focus attention on conservation measures of the unique diversity found in these formations.

3.6. References

- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 164–184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Ackerly, D. D. (2004). Adaptation , Niche Conservatism , and Convergence : Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist*, 163, 654–671.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... 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, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D., & Wheeler, E. A. (2004). Evolution of xylem physiology. In *The Evolution of Plant Physiology* (pp. 273–295). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-339552-8.X5000-8>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-

- effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Blomberg, S. P., & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Blomberg, Simon P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4(5), e5695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823–841.
- Cavender-Bares, Jeannine, Keen, A., & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecological Society of America*, 109–122.
- Cavender-Bares, Jeannine, Kozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- Cernusak, L. A., Arthur, D. J., Pate, J. S., & Farquhar, G. D. (2003). Water relations link carbon and oxygen isotope discrimination to phloem sap sugar concentration in *Eucalyptus globulus*. *Plant Physiology*, 131, 1544–1554. <https://doi.org/10.1104/pp.102.016303.1544>
- Chai, Y., Yue, M., Liu, X., Guo, Y., Wang, M., Xu, J., & Zhang, C. (2016). Patterns of

- taxonomic , phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau , China : insights into assembly process. *Scientific Reports*, 6, 27087. <https://doi.org/10.1038/srep27087>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chow, J., Doria, G., Kramer, R., Schneider, T., & Stoike, J. (2013). Tropical forests under a changing climate and innovations in tropical forest management. *Tropical Conservation Science*, 6(3), 315–324. <https://doi.org/10.1177/194008291300600302>
- Chun, J., & Lee, C.-B. (2018). Partitioning the regional and local drivers of phylogenetic and functional diversity along temperate elevational gradients on an East Asian peninsula. *Scientific Reports*, 8(1), 2853. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21266-4>
- Cornelissen, J. H. C. A., Lavorel, S. B., Garnier, E. B., Díaz, S. C., Buchmann, N. D., Gurvich, D. E. C., ... Poorter, H. I. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3), 681–694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- De Bello, F., Buchmann, N., Casals, P., Lepš, J., & Sebastià, M. T. (2009). Relating plant species and functional diversity to community $\delta^{13}\text{C}$ in NE Spain pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 131(3–4), 303–307. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.02.002>
- Dexter, K. G., Pennington, R. T., Oliveira-filho, A. T., Bueno, M. L., Miranda, P. L. S. De, Neves, D. M., & Osborne, C. (2018). Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1–7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- Donoghue, M. J. (2009). A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11549–11555. <https://doi.org/10.17226/12501>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... Lautenbach, S. (2012). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study

- evaluating their performance. *Ecography*, 35(1), 1–20.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- DRYFLOR, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., ... Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic Analysis and Comparative Data. *The American Naturalist*, 160(6), 712–726.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier, E., Navas, M.-L., & Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity*. *Plant Functional Diversity*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461.
<https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Harvey, P., & Pagel, M. (1991). The Comparative Method in Evolutionary Biology (pp. 68–69). Oxford: Oxford university press. Retrieved from <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Avoiding+Phylogenetic+Bias#0%5Cnhttp://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Avoiding+phylogenetic+bias%230>
- Hijmans, R. J., & Van Etten, J. (2012). raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=raster>
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7), 1337–1345.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Houghton, R. A., Byers, B., & Nassikas, A. A. (2015). A role for tropical forests in stabilizing atmospheric CO₂. *Nature Climate Change*, 5(12), 1022–1023.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2869>
- Jin, Y., & Qian, H. (2019). V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, ecog.04434.

- <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Kraft, N.J.B., & Ackerly, D. D. (2013). The Assembly of Plant Communities. In R. K. Monson (Ed.), *Ecology and the Environment* (pp. 67–88). New York: Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9>
- Kraft, Nathan J.B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(3), 797–802.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Lavergne, Sebastien, Evans, M. E. K., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013). Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1610), 20120091.
- Lavergne, Sébastien, Mouquet, N., Thuiller, W., & Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 321–350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Li, D., Ives, A. R., & Waller, D. M. (2017). Can functional traits account for phylogenetic signal in community composition? *New Phytologist*, 214, 607–618.
<https://doi.org/10.1111/nph.14397>
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., 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), 1–15.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martinez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., ... Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211–1216.
[https://doi.org/10.1016/0021-9797\(67\)90004-5](https://doi.org/10.1016/0021-9797(67)90004-5)
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>

- Losos, J. B. (2011). Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution*, 65(7), 1827–1840. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Miles, L., Newton, A. C., Defries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Mitchard, E. T. A. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559(7715), 527–559. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>
- Moreno-Gutierrez, C., Dawson, T. E., Nicolas, E., & Querejeta, J. I. (2012). Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a Mediterranean ecosystem. *New Phytologist*, 196, 489–496.
- Moro, M. F., Silva, I. A., De Araújo, F. S., Lughadha, E. N., Meagher, T. R., & Martins, F. R. (2015). The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *PLoS ONE*, 10(3), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119166>
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Niklas, K. J. (1995). Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper. *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1015>
- Oliveira-Filho, A. T., Cardoso, D., Schrire, B. D., Lewis, G. P., Pennington, R. T., Brummer, T. J., ... Lavin, M. (2013). Stability structures tropical woody plant diversity more than seasonality: Insights into the ecology of high legume-succulent-plant biodiversity. *South African Journal of Botany*, 89, 42–57.

- <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.010>
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884. <https://doi.org/10.1038/44766>
- Paula, G. G. P. de, Santos, R. M. dos, Menino, G. C. de O., Apgaua, D. M. G., Pereira, D. G. S., Souza, C. R. de, & Fontes, M. A. L. (2018). Influence of environmental variations on the formation of microhabitats within a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest - SDTF, Brazil. *Revista Árvore*, 42(2), e420211.
- Pebesma, E. J., & Bivand, R. S. (2005). Classes and methods for spatial data in R. *R News*, 5(2). Retrieved from <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pennington, T. R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261–273. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16922323>
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143, 144–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Portillo-Quintero, C., Sanchez-Azofeifa, A., Calvo-Alvarado, J., Quesada, M., & do Espírito Santo, M. M. (2014). The role of tropical dry forests for biodiversity, carbon and water conservation in the neotropics: lessons learned and opportunities for its sustainable management. *Regional Environmental Change*, 15(6), 1039–1049. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0689-6>
- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pèrez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959–970. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>

- Prado-Junior, J. A., Schiavini, I., Vale, V. S., Raymundo, D., Lopes, S. F., & Poorter, L. (2016). Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. *Journal of Plant Ecology*, 1–12. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw103>
- Prado, D. E. (2000). Seasonally Dry Forests of Tropical South America: From Forgotten Ecosystems To a New Phytogeographic Unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(3), 437–461. <https://doi.org/10.1017/s096042860000041x>
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(148), 2383–2389. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1801>
- Pulla, S., Ramaswami, G., Mondal, N., Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., & Vivek, P. (2015). Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. *International Forestry Review*, 17(s2), 91–113.
- Qian, H., & Jin, Y. (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal Plant Ecology*, 9, 233–239. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv047>
- Queiroz, L. P. (2006). The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In R. J. Pennington RT, Lewis GP (Ed.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation* (pp. 113–149). CRC Press. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=AD3MBQAAQBAJ&pgis=1>
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 143–164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00066.x>
- Santos, R. M., Oliveira-Filho, A. T., Eisenlohr, P. V., Queiroz, L. P., Cardoso, D. B. O. S., & Rodal, M. J. N. (2012). Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution*, 2(2), 409–428. <https://doi.org/10.1002/ece3.91>

- Shivaprakash, K. N., Ramesh, B. R., Umashaanker, R., & Dayanandan, S. (2018). Functional trait and community phylogenetic analyses reveal environmental filtering as the major determinant of assembly of tropical forest tree communities in the Western Ghats biodiversity hotspot in India. *Forest Ecosystems*, 5(25), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0144-0>
- Silva, J. L. S. E., Cruz-Neto, O., Peres, C. A., Tabarelli, M., & Lopes, A. V. (2019). Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. *PLoS ONE*, 14(5), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217028>
- Sperry, J. S. (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 115–127. <https://doi.org/10.1086/368398>
- Stan, K., & Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Tropical Dry Forest Diversity , Climatic Response , and Resilience in a Changing Climate. *Forests*, 10(5), 443.
- Violle, C., Navas, M.-L. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(December), 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., ... Wright, S. J. (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99(5), 1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>

Conclusões gerais

O presente estudo mostra que espécies dominantes de Caatinga Arbórea, reconhecida como uma formação de Floresta Tropical Sazonalmente Seca, expressam características funcionais que são boas indicadoras de estratégias adaptativas das plantas à seca sazonal. Este é o primeiro estudo que combina diferentes características funcionais foliares, da madeira e as relações filogenéticas entre essas espécies. O conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), a epiderme da superfície adaxial (EAD) e a densidade da madeira (DM) parecem características-chave que favorecem o uso, a aquisição e a conservação de recursos. O forte sinal filogenético encontrado em CMSF e DM sugere que as características, que são relacionadas à segurança hidráulica, portanto, que indicam estratégias de tolerância e evitação à desidratação, foram conservadas evolutivamente conferindo a essas espécies mecanismos de resistência à seca e sucesso evolutivo. Assim, esse padrão dessas características é determinado pela filogenia. Deste modo, as características, desse conjunto de espécies, evoluíram conforme a filogenia evoluía. Esses resultados ampliam o conhecimento de como o particionamento de recurso entre as espécies parece possibilitar a coexistência em ambientes sob restrição hídrica. Esses achados podem contribuir para o conhecimento do funcionamento e estruturação das comunidades de plantas de Caatinga Arbórea, além de fornecer “insights” para estudos futuros acerca das respostas dessas plantas em decorrência de modificações ambientais e mudanças climáticas.

Anexo 1

Tabela S1 – Informações básicas das oito áreas do presente estudo situadas no Domínio das Caatingas, núcleo representativo de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. São apresentados os códigos dos fragmentos segundo ForestPlots.net system (FP code), as áreas, informações espaciais: latitude e longitude, municípios os quais as áreas estão inseridas (City), número de parcelas por área (N plot), e referências (Reference) de cada uma das áreas no qual mais informações podem ser encontradas, respectivamente.

FP code	Áreas	Latitude	Longitude	Município	N unidades amostrais	Referência
BAH-05	<i>Afloramento com solo</i>	-14.3896	-43.9768	Manga	5	de Aguiar-Campos et al., 2019
BAH-05	<i>Afloramento sem solo</i>	-14.3896	-43.9768	Manga	5	de Aguiar-Campos et al., 2019
DEC-02	<i>Agropop</i>	-15.5502	-44.701	Januária	30	(Reis et al., 2017)
BON-01	<i>Bonito de Minas</i>	-15.3116	-44.7349	Bonito de Minas	15	(Apgaua et al., 2015)
MON-01	<i>Furados</i>	-14.4401	-44.4246	Montalvânia	16	(Paula et al., 2018)
MON-01	<i>Furados Forest</i>	-14.4401	-44.4246	Montalvânia	9	(Paula et al., 2018)
BAH-04	<i>Juv Areia</i>	-14.3269	-43.9913	Manga	9	(de Souza et al., 2019)
PNP-02	<i>Peruaçu CA</i>	-15.0583	-44.2069	Itacarambi	25	(Apgaua et al., 2015)

Tabela S2 – Informação taxonômica das 25 espécies representativas que compreende Florestas Tropicais Sazonalmente Secas presentes no Domínio das Caatingas, norte de Minas Gerais – Brasil, coletadas para o estudo das características funcionais.

Família	Gênero	Espécies
Anacardiaceae	Astronium	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott
Anacardiaceae	Myracrodruon	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão
Bignoniaceae	Fridericia	<i>Fridericia bahiensis</i> Schauer ex. DC.
Bignoniaceae	Handroanthus	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos
Bignoniaceae	Tabebuia	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry
Burseraceae	Commiphora	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B. Gillett
Combretaceae	Combretum	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess
Combretaceae	Combretum	<i>Combretum leprosum</i> Mart.
Euphorbiaceae	Cnidoscolus	<i>Cnidoscolus oligandrus</i> (Müll. Arg.)
Euphorbiaceae	Sapium	<i>Sapium argutum</i> (Müll. Arg.)
Fabaceae	Anadenanthera	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan
Fabaceae	Cenostigma	<i>Cenostigma gardneriana</i> Benth.

Fabaceae	Goniorrhachis	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert
Fabaceae	Machaerium	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel
Fabaceae	Machaerium	<i>Machaerium punctatum</i> Pers
Fabaceae	Poincianella	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz
Fabaceae	Senna	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby
Malvaceae	Cavanillesia	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum.
Malvaceae	Ceiba	<i>Ceiba rubriflora</i> Carv.-Sobr. & L. P. Queiroz
Malvaceae	Pseudobombax	<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns
Meliaceae	Trichilia	<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.
Myrtaceae	Eugenia	<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.
Myrtaceae	Eugenia	<i>Eugenia uniflora</i> L.
Picrodendraceae	Piranhea	<i>Piranhea securinaga</i> Radcl.-Sm.& Ratter
Sapindaceae	Dilodendron	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk

Tabela S3 – Valores médios e desvios padrão por espécies das características funcionais analisadas. AF: área foliar, AFE: área foliar específica, CMSF: conteúdo de matéria seca foliar, DM: densidade da madeira, EF: espessura foliar, N: nitrogênio. AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: agropop, BM: bonito de minas, FLOFUR: floresta furado, FUR: furado, PER: Peruaçu.

Área	Família	Espécie	Município	AF cm ²		AFE cm ² g ⁻¹		CMSF g g ⁻¹		DM g cm ⁻³		EF mm		N	
				média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão
afn	Malvaceae	<i>Ceiba rubriflora</i> Carvalho-Sobr. & L.P.Queiroz	Manga	35.50	7.15	103.61	12.16	0.30	0.04	0.30	0.06	0.17	0.02	2.25	0.19
afn	Picrodendraceae	<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Manga	99.50	121.56	130.96	14.52	0.40	0.08	0.64	0.11	0.13	0.03	2.48	0.15
afs	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Manga	205.71	145.36	157.21	65.79	0.18	0.01	0.26	0.08	0.23	0.02	3.13	0.25
afs	Picrodendraceae	<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Manga	30.41	9.02	149.34	21.33	0.38	0.04	0.79	0.01	0.10	0.02	2.90	0.14
agp	Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Januaria	198.16	149.67	101.57	18.53	0.39	0.03	0.61	0.18	0.16	0.02	2.57	1.14
agp	Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	Januaria	164.95	110.84	141.71	23.90	0.32	0.07	0.88	0.29	0.11	0.04	3.62	0.70
agp	Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B.. Gillett	Januaria	47.26	19.46	125.81	36.51	0.34	0.04	0.51	0.10	0.19	0.04	2.77	0.96

agp	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess	Januaria	36.01	14.18	126.17	15.07	0.46	0.04	0.74	0.04	0.14	0.01	2.61	0.13
agp	Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus oligandrus</i> (M ³ ll. Arg.)	Januaria	214.53	114.60	167.92	37.30	0.21	0.07	0.45	0.05	0.13	0.02	3.30	0.64
agp	Euphorbiaceae	<i>Sapium argutum</i> (M ³ ll. Arg.)	Januaria	45.66	16.92	177.05	33.51	0.18	0.02	0.47	0.05	0.22	0.01	3.58	0.45
agp	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Januaria	29.31	11.54	105.38	7.85	0.43	0.03	0.74	0.02	0.17	0.02	2.66	0.21
agp	Fabaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Januaria	207.09	54.95	117.66	19.91	0.36	0.03	0.56	0.07	0.16	0.02	2.67	0.71
agp	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Januaria	92.78	36.63	129.87	19.67	0.37	0.02	0.71	0.06	0.13	0.01	2.48	0.09
agp	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Januaria	170.83	68.46	159.72	20.84	0.17	0.02	0.31	0.04	0.26	0.03	3.28	0.20
agp	Meliaceae	<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	Januaria	67.65	29.67	111.48	7.85	0.36	0.01	0.60	0.18	0.17	0.01	3.44	0.84
agp	Myrtaceae	<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd	Januaria	18.36	3.53	86.28	11.10	0.42	0.02	0.73	0.03	0.28	0.03	3.88	0.37
agp	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Januaria	13.29	3.08	127.52	30.95	0.42	0.06	0.79	0.03	0.15	0.02	1.51	0.04
agp	Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Januaria	68.20	22.86	135.91	26.84	0.37	0.07	0.61	0.03	0.14	0.02	3.28	0.99
areia	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Juvenlia	23.35	2.99	121.64	23.31	0.43	0.02	0.72	0.04	0.11	0.01	2.37	0.24

areia	Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Manga	24.38	12.31	49.99	23.65	0.37	0.04	0.71	0.02	0.05	0.00	2.88	0.30
areia	Fabaceae	<i>Cenostigma gardneriana</i> Benth.	Manga	61.66	14.45	89.76	9.33	0.45	0.05	0.79	0.02	0.16	0.01	2.19	0.07
bm	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Bonito de Minas	104.19	34.37	123.32	25.07	0.38	0.02	0.62	0.04	0.15	0.02	2.64	0.09
bm	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Bonito de Minas	35.65	10.07	122.80	16.80	0.45	0.04	0.72	0.04	0.14	0.01	2.79	0.25
bm	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Bonito de Minas	26.43	11.73	124.35	49.78	0.46	0.04	0.75	0.08	0.14	0.01	2.58	0.23
bm	Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Bonito de Minas	27.83	18.36	79.42	14.14	0.35	0.07	0.64	0.05	0.04	0.00	3.85	0.19
bm	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Bonito de Minas	21.29	5.60	122.89	3.63	0.40	0.01	0.75	0.02	0.18	0.00	3.16	0.09
bm	Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Bonito de Minas	40.62	17.83	174.07	26.41	0.40	0.04	0.73	0.06	0.11	0.01	4.08	0.10
bm	Fabaceae	<i>Machaerium punctatum</i> Pers	Bonito de Minas	26.74	10.26	112.02	46.43	0.42	0.03	0.72	0.06	0.15	0.01	2.58	0.16
bm	Fabaceae	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby	Bonito de Minas	103.33	44.85	184.66	21.83	0.25	0.02	0.45	0.03	0.14	0.01	3.74	0.21
bm	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Bonito de Minas	83.05	28.02	150.41	26.71	0.17	0.02	0.38	0.01	0.26	0.02	3.10	0.25
bm	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Bonito de Minas	32.60	31.46	99.74	5.73	0.37	0.12	0.63	0.24	0.22	0.10	1.66	0.10

bm	Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Bonito de Minas	81.04	26.86	153.86	41.59	0.34	0.11	0.60	0.02	0.13	0.01	2.77	0.95
florfur	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Montalvania	135.38	40.14	105.85	9.62	0.36	0.02	0.80	0.38	0.14	0.02	2.29	0.13
florfur	Bignoniaceae	<i>Fridericia bahiensis</i> Schauer ex. DC.	Montalvania	213.45	52.21	156.29	25.13	0.22	0.02	0.72	0.17	0.16	0.02	3.59	0.25
florfur	Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Montalvania	187.46	36.87	101.90	12.68	0.33	0.02	0.73	0.01	0.12	0.02	3.03	0.04
florfur	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Montalvania	31.16	14.71	118.25	22.92	0.46	0.04	0.75	0.03	0.11	0.02	2.51	0.11
florfur	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Montalvania	192.25	172.25	154.05	64.79	0.34	0.12	0.75	0.07	0.11	0.03	2.55	0.22
fur	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Montalvania	86.82	26.94	102.89	6.28	0.32	0.02	0.65	0.03	0.13	0.01	1.89	0.22
fur	Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B.. Gillett	Montalvania	49.76	7.43	140.46	36.31	0.29	0.07	0.45	0.18	0.14	0.02	2.00	0.17
fur	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Montalvania	96.49	44.25	112.69	10.15	0.26	0.10	0.44	0.21	0.24	0.05	3.00	0.25
fur	Malvaceae	<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns	Montalvania	11.65	2.08	113.63	11.38	0.30	0.02	0.43	0.06	0.18	0.04	2.06	0.08

per	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Itacarambi	144.39	47.75	119.06	42.87	0.33	0.08	0.59	0.18	0.12	0.04	2.55	0.13
per	Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Itacarambi	196.15	80.59	95.66	16.56	0.28	0.04	0.75	0.08	0.18	0.03	3.36	0.09
per	Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	Itacarambi	55.85	22.85	143.23	52.15	0.38	0.03	0.75	0.04	0.13	0.01	3.09	0.25
per	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Itacarambi	36.62	8.74	136.64	27.48	0.31	0.07	0.47	0.17	0.14	0.03	2.86	0.11
per	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Itacarambi	33.47	11.99	159.18	38.10	0.42	0.03	0.72	0.02	0.10	0.02	2.57	0.27
per	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Itacarambi	31.60	14.40	94.92	13.73	0.43	0.04	0.70	0.03	0.18	0.02	3.02	0.25
per	Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Itacarambi	48.43	21.96	146.24	38.46	0.42	0.03	0.70	0.04	0.11	0.03	3.80	0.47
per	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Itacarambi	79.04	17.77	142.34	39.94	0.35	0.05	0.78	0.04	0.09	0.01	2.59	0.07
per	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Itacarambi	119.80	27.13	119.84	12.64	0.19	0.01	0.29	0.01	0.30	0.03	3.04	0.37

Tabela S4 – Valores médios e desvio padrão por espécies das características funcionais foliares anatômicas analisadas. Espessuras: EAD: epiderme da superfície adaxial, EAB: epiderme da superfície abaxial, PL: parênquima lacunoso, PP: parênquima paliçádico. AFN: afloramento sem solo, AFS: afloramento com solo, AGP: agropop, BM: bonito de minas, FLOFUR: floresta furado, FUR: furado, PER: Peruaçu.

Área	Família	Espécies	Município	EAD		EAB		PL		PP		ET	
				média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão	média	desvio padrão
afn	Malvaceae	<i>Ceiba rubriflora</i> Carvalho-Sobr. & L.P.Queiroz	Manga	42.46	11.23	64.96	14.92	70.22	14.80	17.93	4.88	195.21	22.66
afn	Picrodendraceae	<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Manga	23.21	2.37	48.15	16.37	41.06	11.43	11.22	1.72	123.13	8.98
afs	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Manga	54.10	8.69	86.60	14.66	139.59	23.95	27.50	5.07	306.99	32.60
afs	Picrodendraceae	<i>Piranhea securinega</i> Radcl.-Sm. & Ratter	Manga	19.89	3.09	56.85	7.16	31.39	9.84	10.22	1.43	118.10	16.25
areia	Fabaceae	<i>Cenostigma gardneriana</i> Benth.	Manga	17.56	2.60	71.65	8.47	50.29	8.41	14.67	2.23	153.96	12.78
areia	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Manga	12.95	2.00	57.24	17.36	44.97	11.63	10.54	1.45	125.31	20.77
bm	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Bonito de Minas	54.16	5.40	81.15	10.79	109.47	16.24	20.78	3.95	260.62	28.62
bm	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Bonito de Minas	12.64	2.06	67.06	17.37	51.03	10.84	9.90	1.47	140.33	17.32
bm	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Bonito de Minas	11.28	2.01	68.08	15.80	43.19	11.87	9.35	1.39	131.86	27.46
bm	Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Bonito de Minas	17.36	3.40	67.05	13.50	36.25	16.59	12.96	2.80	133.33	13.35
bm	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Bonito de Minas	16.74	2.90	53.41	9.44	113.80	11.93	12.88	2.98	196.70	17.55
bm	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Bonito de Minas	18.54	1.81	78.62	8.69	52.50	11.69	14.59	1.46	163.94	14.12

bm	Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Bonito de Minas	14.86	2.30	29.14	3.15	38.63	4.60	12.08	1.83	94.64	6.53
bm	Fabaceae	<i>Machaerium punctatum</i> Pers	Bonito de Minas	19.79	2.76	53.98	13.98	78.78	14.62	14.54	2.09	166.95	22.00
bm	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Bonito de Minas	20.32	3.29	71.97	12.30	45.59	6.45	12.90	2.48	150.48	15.98
bm	Fabaceae	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby	Bonito de Minas	18.61	1.77	42.30	15.72	45.82	7.49	12.60	2.14	119.17	17.97
agp	Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Januária	15.36	1.84	52.35	10.56	29.05	6.27	8.11	1.43	104.48	13.24
agp	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Januária	42.21	6.10	90.02	11.10	139.52	21.99	21.31	4.03	292.17	30.87
agp	Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus oligandrus</i> (Müll. Arg.)	Januária	15.03	2.35	59.04	12.54	47.42	9.84	9.42	1.75	130.64	21.60
agp	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Januária	11.44	1.96	49.02	12.68	25.43	9.04	9.70	1.60	108.99	21.56
agp	Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B. Gillett	Januária	22.38	4.10	69.63	19.22	66.04	12.78	15.11	3.30	180.87	28.84
agp	Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Januária	15.47	3.29	57.74	13.20	43.06	11.45	11.67	1.95	127.54	21.58
agp	Myrtaceae	<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	Januária	14.60	3.14	75.47	12.81	137.31	19.68	13.10	2.05	239.25	27.14
agp	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Januária	20.10	8.66	56.07	30.44	112.18	31.74	14.63	7.00	202.44	73.88
agp	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Januária	24.55	9.73	113.25	16.40	101.55	44.73	19.09	7.21	257.71	62.05
agp	Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Januária	15.27	3.50	48.71	19.33	54.26	10.80	12.22	2.67	130.03	19.58
agp	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Januária	20.40	3.70	78.31	8.93	56.71	10.48	11.82	2.16	166.92	19.12
agp	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P. Queiroz	Januária	16.68	2.67	47.30	9.51	50.86	7.65	14.63	2.48	128.92	15.46

agp	Euphorbiaceae	<i>Sapium argutum</i> (M ³ ll. Arg.)	Januária	14.49	1.90	48.42	8.21	59.88	11.32	9.07	2.05	131.43	13.76
agp	Fabaceae	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) H.S. Irwin & Barneby	Januária	19.92	3.07	84.68	8.67	50.27	8.45	13.99	3.07	168.28	11.42
agp	Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	Januária	14.68	2.69	45.36	9.53	16.49	2.80	9.60	1.65	95.97	9.58
agp	Meliaceae	<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	Januária	12.75	1.21	42.41	5.79	96.92	17.96	11.65	2.04	163.29	18.05
floflur	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Montalvânia	41.10	9.81	89.01	10.71	165.75	14.49	28.73	4.40	323.69	14.09
floflur	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Montalvânia	12.45	4.44	61.62	28.46	30.58	13.16	10.30	1.78	130.98	38.34
floflur	Bignoniaceae	<i>Fridericia bahiensis</i> Schauer ex. DC.	Montalvânia	18.43	3.97	65.39	18.81	61.29	15.91	12.15	2.85	156.80	33.12
floflur	Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Montalvânia	23.33	4.74	66.39	11.31	35.52	9.42	9.55	1.64	145.58	21.61
floflur	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Montalvânia	22.69	3.05	77.33	10.56	66.05	10.73	12.22	2.39	176.42	20.49
floflur	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Montalvânia	18.95	3.30	52.35	10.88	51.43	10.71	14.48	3.05	136.72	19.25
fu	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Montalvânia	55.99	11.29	135.35	14.13	105.05	14.20	29.34	6.93	325.08	30.57
fu	Burseraceae	<i>Commiphora leptophloeus</i> (Mart.) J. B.. Gillett	Montalvânia	26.62	7.85	78.67	21.74	62.68	22.08	14.30	4.67	181.70	40.55
fu	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemao	Montalvânia	20.28	2.58	74.46	13.85	67.80	12.10	11.61	2.09	173.54	23.43
fu	Malvaceae	<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A.Robyns	Montalvânia	38.97	8.85	73.28	10.95	90.25	14.04	15.50	3.94	217.46	24.79
per	Malvaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum	Itacarambi	69.17	7.13	97.17	11.44	146.89	16.97	30.34	5.91	342.66	19.77
per	Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	Itacarambi	17.93	3.53	40.52	5.82	38.20	8.31	9.55	1.99	105.65	15.05
per	Combretaceae	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Itacarambi	11.11	2.57	45.86	19.47	34.58	9.19	9.13	1.81	100.20	27.52

per	Fabaceae	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taubert	Itacarambi	16.80	2.27	85.55	11.32	71.21	13.13	12.58	2.01	185.51	22.15
per	Bignoniaceae	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Itacarambi	27.56	6.14	70.27	13.94	53.06	16.75	9.94	1.72	160.30	31.33
per	Fabaceae	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Itacarambi	17.32	3.82	48.02	20.50	41.88	16.13	12.32	3.58	119.22	40.25
per	Anacardiaceae	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Itacarambi	27.78	13.49	100.05	43.55	74.82	28.54	15.24	5.29	217.16	86.61
per	Fabaceae	<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	Itacarambi	17.22	2.67	44.32	5.97	48.47	7.71	15.09	2.36	124.70	9.34
per	Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	Itacarambi	29.65	6.05	52.71	5.43	35.83	7.71	16.71	3.27	150.30	16.54

Anexo 2

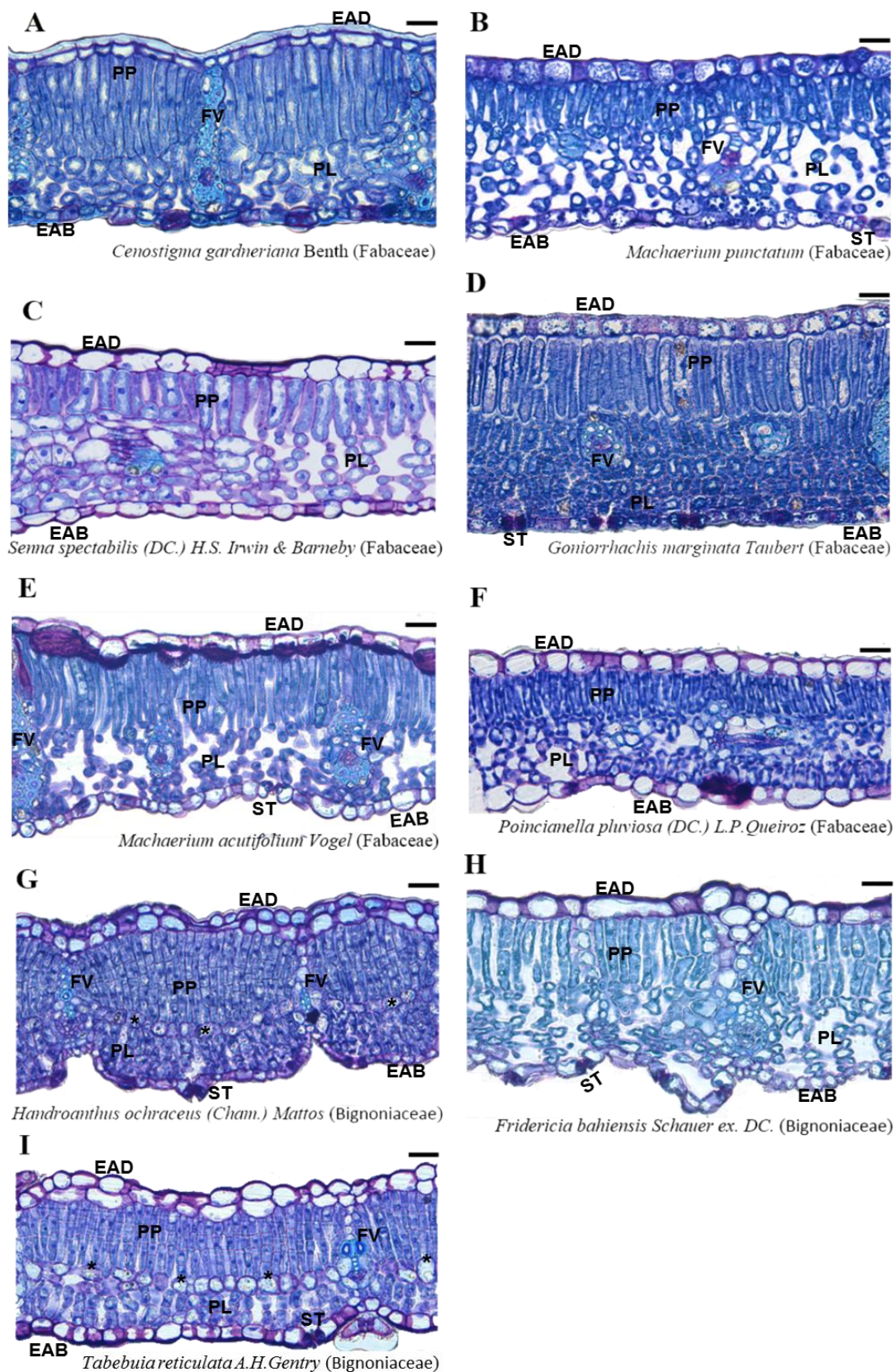


Figura S1 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliádico (PL), parênquima lacunoso (PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). Os asteriscos (*) indicam parênquima paravenal. Barra: 25µm.

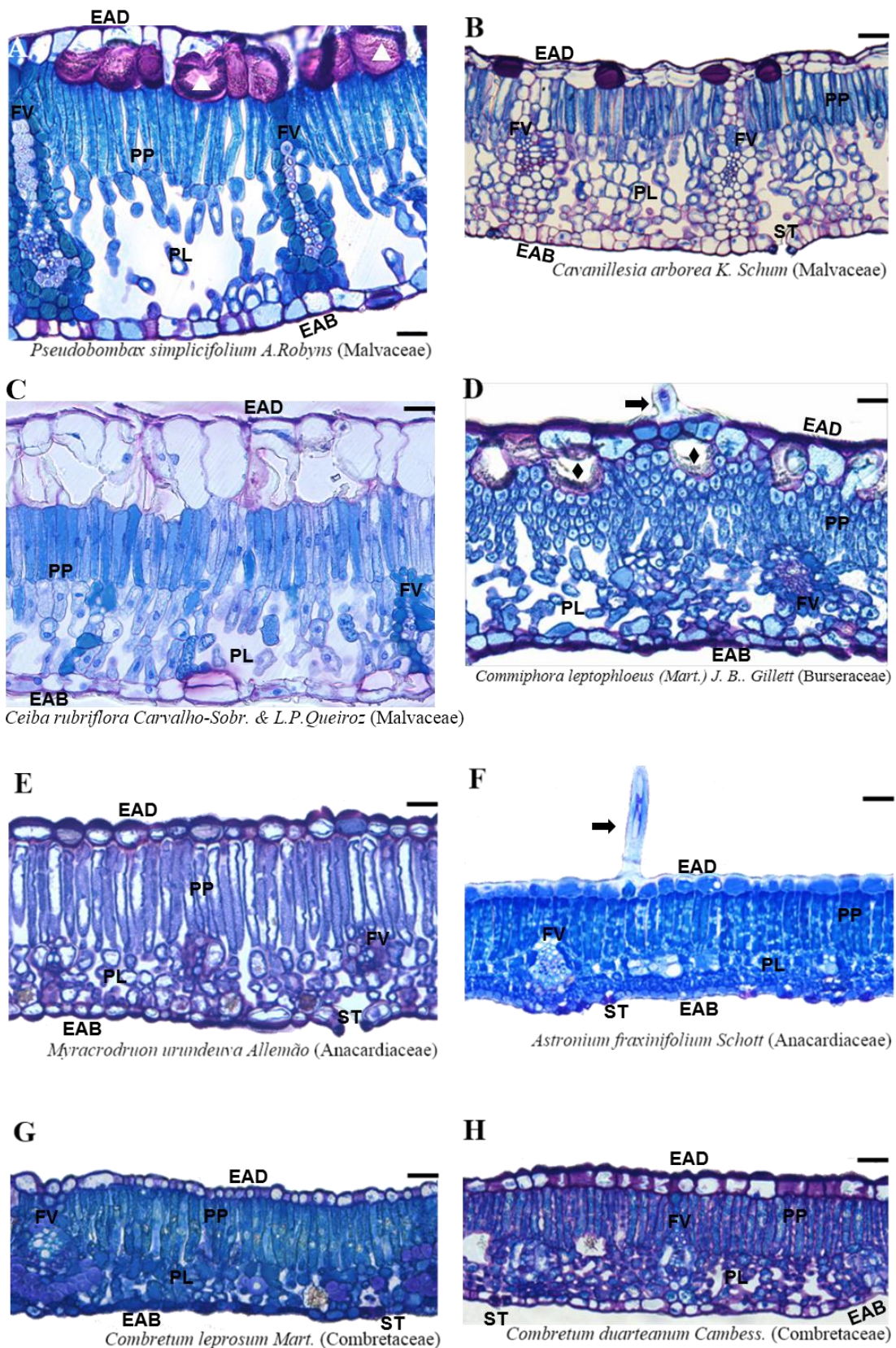


Figura S2 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliádico (PL), parênquima lacunoso (PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). As setas indicam tricomas. Barra: 25μm.

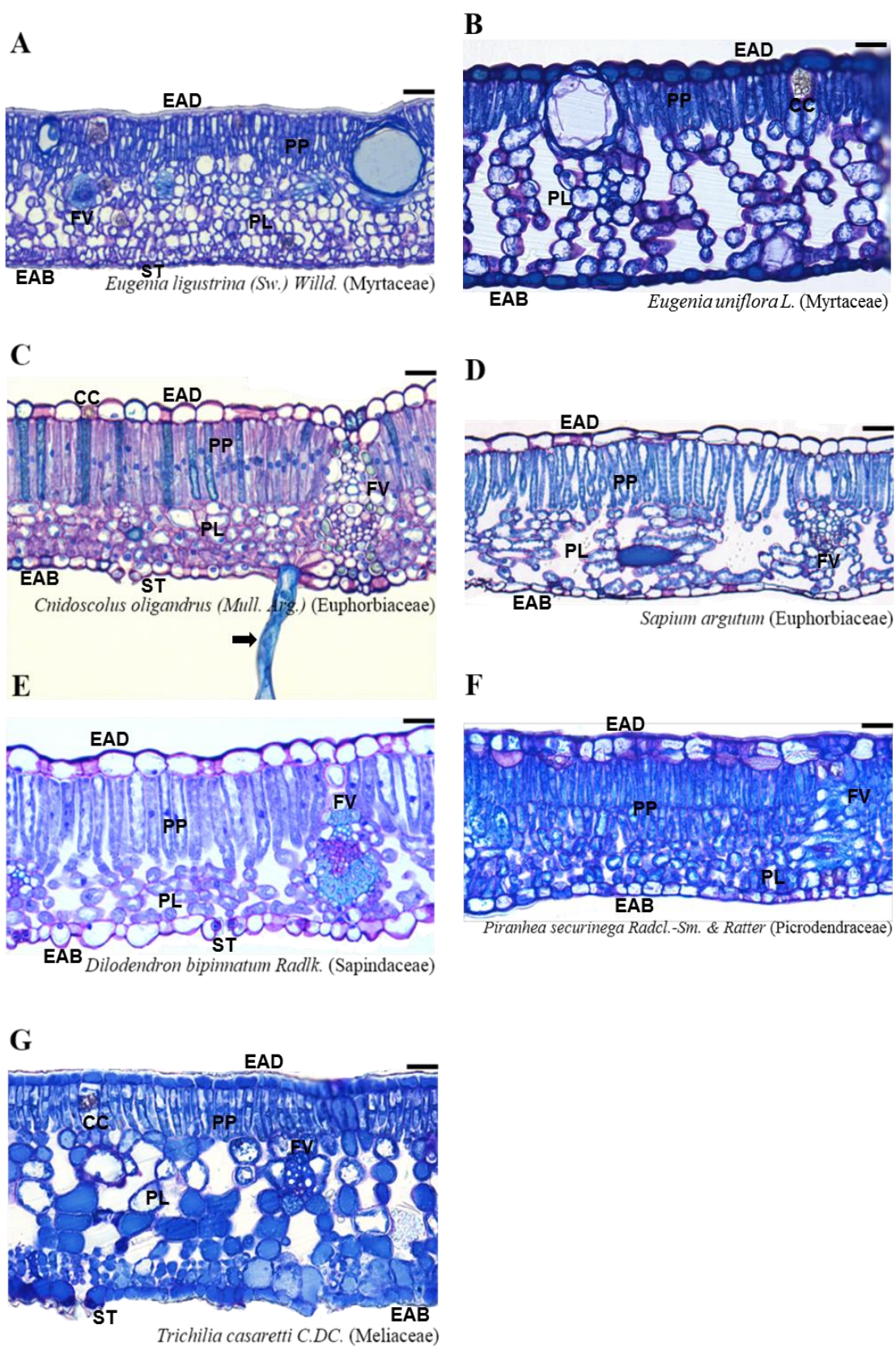


Figura S3 – Espessuras da lâmina foliar (EF), epiderme da superfície adaxial (EAD), epiderme da superfície abaxial (EAB), parênquima paliçádico (PL), parênquima lacunoso (PL), estômato (ST), cristais (CC), feixe vascular (FV). As setas indicam tricomas. Barra: 25µm.

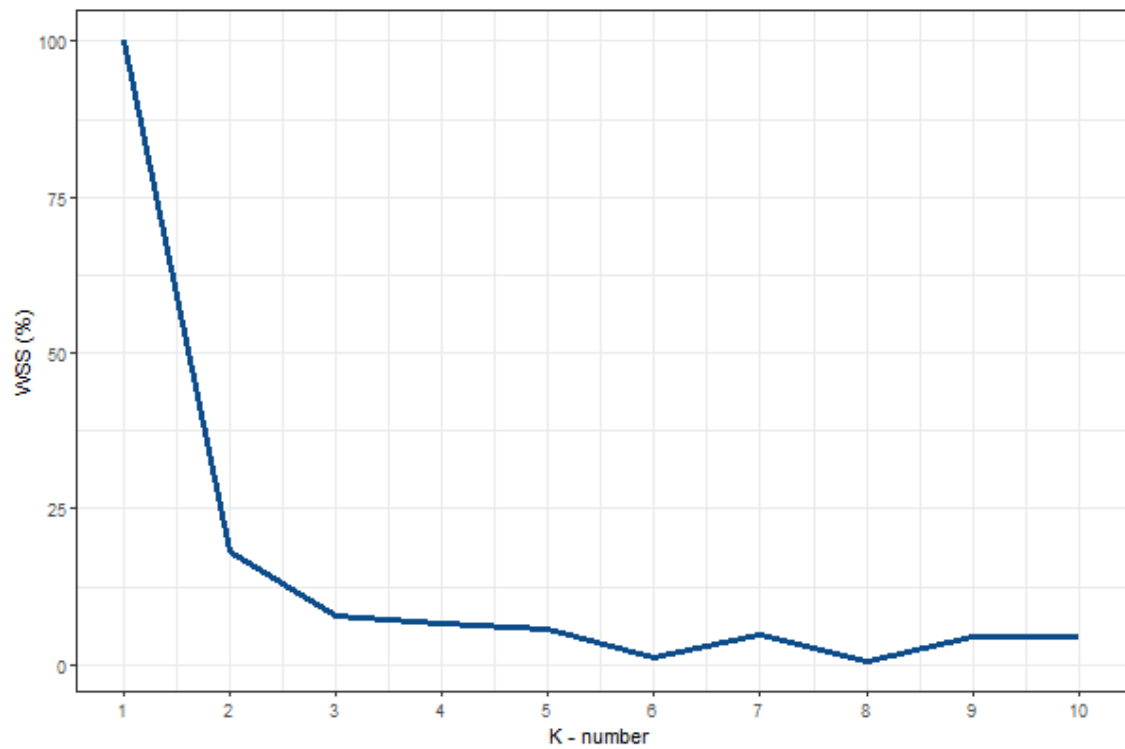


Figura S4 – Gráfico “elbow”. Gráfico utilizado para a seleção do número ótimo de grupos (análise de K – means) que seleciona o ponto prévio ao maior decréscimo percentual. O modelo selecionou 3 grupos ideais.