

**VARIABILIDADE FUNCIONAL DOS ATRIBUTOS DO *CONTINUUM*
FOLHA-CAULE DE ESPÉCIES EM AMBIENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA COM DISPONIBILIDADE HÍDRICA DIVERSA**

GABRIEL SILVA DE OLIVEIRA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2023

**VARIABILIDADE FUNCIONAL DOS ATRIBUTOS DO *CONTINUUM*
FOLHA-CAULE DE ESPÉCIES EM AMBIENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA COM DISPONIBILIDADE HÍDRICA DIVERSA**

GABRIEL SILVA DE OLIVEIRA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Biociências e Biotecnologia.

Orientador: Dra. Maura da Cunha
Coorientador: Dr. Saulo Pireda Fernandes

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2023

**VARIABILIDADE FUNCIONAL DOS ATRIBUTOS DO *CONTINUUM*
FOLHA-CAULE DE ESPÉCIES EM AMBIENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA COM DISPONIBILIDADE HÍDRICA DIVERSA**

GABRIEL SILVA DE OLIVEIRA

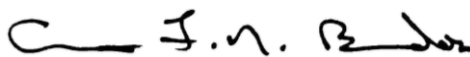
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Biociências e Biotecnologia.

Defesa realizada em: 28 de fevereiro de 2023.

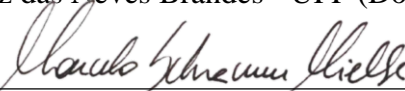
Comissão Examinadora:



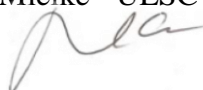
Dr. Warlen Silva da Costa - UENF (Doutor em Biociências e Biotecnologia)



Dr. Arno Fritz das Neves Brandes - UFF (Doutor em Botânica)



Dr. Marcelo Schramm Mielke - UESC (Doutor em Fisiologia Vegetal)



Dra. Maura Da Cunha - UENF (Orientadora)



Dr. Saulo Pireda Fernandes - UENF (Coorientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar ao Deus todo poderoso, que por intermédio da Virgem Maria, concedeu-me graça, força e a capacidade necessária para a realização deste trabalho.

Agradeço aos meus pais Maria e Sebastião, por sempre estarem ao meu lado dando base e apoio em todos os momentos.

Agradeço ao meu irmão e colaborador Dhiego, por toda ajuda prestada neste mestrado, ensinamentos e conselhos que compartilhou.

Agradeço aos irmãos da Comunidade de Aliança Rabi, por todas as orações, convivências e apoio dado neste tempo.

Agradeço à minha orientadora Dra. Maura da Cunha, por todo auxílio e disponibilidade prestada neste mestrado, por me acolher em seu grupo de alunos abrindo as portas do seu laboratório para a realização desta pesquisa.

Agradeço ao meu coorientador Dr. Saulo Pireda pela formação acadêmica recebida por ele, por ter conduzido este trabalho de forma competente, pelas ideias e ensinamentos durante este mestrado.

Agradeço a todos os alunos integrantes do grupo da professora Maura, aos colegas e técnicos do laboratório LBCT-UENF que me ajudaram direta ou indiretamente durante este mestrado.

A chefia do LBCT, na figura do professor Dr. Renato DaMatta por proporcionar as condições necessárias para o desenvolvimento desse estudo.

Agradeço aos membros da banca Dr. Warlen Silva da Costa, Dr. Arno Fritz das Neves Brandes e Dr. Marcelo Scharamm Mielke, por contribuírem no trabalho com seus conhecimentos.

Agradeço à Universidade Estadual do Norte Darcy Ribeiro, aos membros do Programa de Biociências e Biotecnologia pela oportunidade de aprender e crescer profissionalmente.

A CAPES pela concessão da bolsa, a FAPERJ e o CNPq pelo apoio técnico durante este período.

Ao Sr. Gustavo Peixoto e a Sra. Zoraide Soares pelo auxílio na hospedagem da Reserva Biológica de Poço das Antas.

A Sra. Vânia Coelho pelo auxílio na hospedagem da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba.

Ao Sr. Leandro Cardoso e ao Sr. Daniel Nascimento pelo auxílio na hospedagem da Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBIO) e ao Instituto Estadual do Ambiente (INEA) pela concessão das autorizações de pesquisa nas áreas

de estudo.

A todos que de alguma forma contribuíram para a conquista desta etapa, minha gratidão!

Deus abençoe e recompense a todos!

“Deus disse: produza a terra plantas, ervas que contenham semente e árvores frutíferas que deem fruto segundo a sua espécie e o fruto contenha a sua semente. E assim foi feito. Deus viu que isso era bom.” (Gên 1, 11)

“Os que contam com o Senhor renovam suas forças, ele dá-lhes asas de águia. Correm sem se cansar, vão para a frente sem se fatigar.” (Is 40,31)

SUMÁRIO

1. Introdução geral	17
1.1 Mata Atlântica	18
1.2 Reserva Biológica de Poço das Antas – Floresta Ombrófila Densa	22
1.3 Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba – Floresta Estacional Semidecidual.....	23
1.4 Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara- Restinga	25
1.5 Espécies <i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi e <i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.....	27
1.7 Plasticidade e integração fenotípica	30
1.8. Estrutura da dissertação.....	32
2. Objetivo Geral	32
2.1 Objetivos específicos	32
3. Variação estrutural e fotossintética do <i>continuum</i> folha-caule de duas espécies em um gradiente hídrico na Floresta Atlântica	34
RESUMO	34
1. Introdução.....	35
2. Material e métodos	37
2.1 Áreas de estudo e coleta de material botânico.....	37
2.2 Atributos morfológicos das folhas	38
2.3 Atributos anatômicos das folhas	38
2.4 Microscopia óptica	38
2.5 Preparo do material para análises micromorfológicas.....	39
2.6 Trocas gasosas foliares.....	39
2.7 Emissão de Fluorescência da clorofila <i>a</i>	40
2.8 Pigmentos Fotossintéticos	40
2.9 Atributos da madeira	40
3.0 Condutividade hidráulica teórica, índices de vulnerabilidade e mesomorfia ...	41
3.1 Análises estatísticas	42
4. Resultados	42
4.1 Estratégias de armazenamento e restrição hídrica nas folhas em resposta ao gradiente hídrico	42
4.2 Estratégias de segurança e eficiência na condutividade hídrica.....	43
4.3 Desempenho fotossintético em resposta ao gradiente hídrico.....	43
4.4 Análise de componentes principais.....	44

5. Discussão	44
6. Conclusão	49
7. Agradecimentos	50
8. Financiamentos.....	50
9. Referências bibliográficas	50
10. Plasticidade, integração e variação fenotípica explicam a distribuição de duas espécies dominantes ao longo de um gradiente hídrico em florestas neotropicais brasileiras.....	68
RESUMO	68
1. Introdução.....	69
2. Material e métodos	71
2.1 Áreas de estudo, seleção das espécies e coleta de material	71
2.1 Atributos morfoanatômicos das folhas.....	72
2.2 Análises do rendimento fotossintético	73
2.3 Atributos da madeira	74
2.4 Índices de variação, plasticidade e integração fenotípica	74
2.5 Análises estatísticas	75
3. Resultados	75
3.1 Aclimação ao gradiente hídrico envolve uma alta integração fenotípica nos atributos funcionais da folha e da madeira.....	75
3.2 Plasticidade e integração fenotípica apresentaram relações positivas em resposta ao gradiente hídrico	76
3.3 As variações fenotípicas intrapopulacionais se sobrepõem a integração fenotípica.....	76
3.4 Variação fenotípica e integração fenotípica apresentam relações negativas ou de neutralidade	77
4. Discussão	77
4.1 Por que o gradiente hídrico induziu fenótipos mais integrados?	78
4.2 A relação positiva entre plasticidade e integração fenotípica reflete as respostas coordenadas das plantas ao gradiente hídrico.....	79
4.3 A variação fenotípica se contrapõe à integração devido a presença de múltiplas possibilidades fenotípicas presentes em diferentes populações.....	80
5. Conclusão	81
6. Agradecimentos	82

7. Financiamentos.....	82
8. Referências bibliográficas	82
9. Conclusões finais	109
10. Referências bibliográficas	111

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Atlas da distribuição das fitofisionomias da Mata Atlântica.....	20
Figura 2. Degradação da área natural da Mata Atlântica.....	21
Figura 3. Imagem de satélite demonstrando a localização das unidades de conservação no Estado do Rio de Janeiro.	22
Figura 4. Aspecto geral das três fitofisionomias da Mata Atlântica	27
Figura 5. Características gerais de <i>Schinus terebinthifolia</i>	29
Figura 6. Características gerais de <i>Inga laurina</i>	30
Figura 7. Imagem demonstrando o padrão de correlação positiva entre plasticidade e integração fenotípica em condições favoráveis e desfavoráveis.....	32
Lista de figuras referente ao capítulo 1: Variação ecofisiológica e da arquitetura vascular do <i>continuum</i> folha-caule de duas espécies em um gradiente hídrico na Floresta Atlântica	57
Figura 1. Localização das áreas de estudo.....	57
Figura 2. Atributos de armazenamento e restrição hídrica nas folhas.....	58
Figura 3. Anatomia e micromorfologia da lâmina foliar de <i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd e <i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi.....	59
Figura 4. Atributos de translocação hídrica.....	60
Figura 5. Aspectos anatômicos da madeira e do pecíolo de <i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd e <i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi.....	61
Figura 6. Atributos relacionados à eficiência fotossintética das plantas ao longo do gradiente hídrico.....	62
Figura 7. Análise de componentes principais (PCA).....	63
Figura suplementar 1. Diagramas climáticos das áreas de estudo.....	67
Lista de figuras referente ao capítulo 2: Plasticidade, integração e variação fenotípica ajudam a explicar a distribuição de duas espécies dominantes ao longo de um gradiente hídrico em florestas neotropicais brasileiras	89
Figura 1. Características microclimáticas entre as fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico.....	89
Figura 2. Comparação entre plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) de <i>I. laurina</i> e <i>S. terebinthifolia</i> ao longo do gradiente.....	90

Figura 3. Matriz de correlação de Pearson da folha (A) e madeira (C) de <i>I. laurina</i> e folha (B) e madeira (D) de <i>S. terebinthifolia</i> ao longo do gradiente hídrico.....	91
Figura 4. Correlação de Pearson entre plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) de <i>I. laurina</i> e <i>S. terebinthifolia</i> ao longo do gradiente.....	92
Figura 5. Comparação entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de <i>I. laurina</i> por área.....	93
Figura 6. Comparação entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de <i>S. terebinthifolia</i> por área.....	94
Figura 7. Correlação de Pearson entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de <i>I. laurina</i> por área.....	95
Figura 8. Correlação de Pearson entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de <i>S. terebinthifolia</i> por área.....	96
Figura suplementar 1. Localização das áreas de estudo.....	105
Figura suplementar 2. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de <i>I. laurina</i> e <i>S. terebinthifolia</i> na Restinga.....	106
Figura suplementar 3. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de <i>I. laurina</i> e <i>S. terebinthifolia</i> na Floresta Estacional Semidecidual.....	107
Figura suplementar 4. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de <i>I. laurina</i> e <i>S. terebinthifolia</i> na Floresta Ombrófila Densa.....	108

LISTA DE TABELAS

Lista de tabelas referente ao capítulo 1: Variação ecofisiológica e da arquitetura vascular do <i>continuum</i> folha-caule de duas espécies em um gradiente hídrico na Floresta Atlântica	56
Tabela 1. Características microclimáticas das áreas de estudo e dos indivíduos selecionados para cada espécie ao longo do gradiente hídrico.....	56
Tabela suplementar 1. Valores médios (\pm desvio padrão) dos atributos funcionais de <i>I. laurina</i> (Sw.) Willd nas três áreas de estudo. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo.....	64
Tabela suplementar 2. Valores médios (\pm desvio padrão) dos atributos funcionais de <i>S. terebinthifolia</i> Raddi nas três áreas de estudo. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo.....	65
Tabela suplementar 3. Loadings dos principais atributos funcionais das espécies <i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd e <i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi com o componente principal PC1 e PC2.....	66
Lista de tabelas referente ao capítulo 2: Plasticidade, integração e variação fenotípica ajudam a explicar a distribuição de duas espécies dominantes ao longo de um gradiente hídrico em florestas neotropicais brasileiras	97
Tabela suplementar 1. Atributos da folha e da madeira analisados nas duas espécies ao longo das três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico.....	97
Tabela suplementar 2. Análise da plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de <i>Inga laurina</i> e <i>Schinus terebinthifolia</i> ao longo do gradiente hídrico.....	99
Tabela suplementar 3. Análise da variação (PVI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de <i>Inga laurina</i> nas três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico.....	101
Tabela suplementar 4. Análise da variação (PVI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de <i>Schinus terebinthifolia</i> nas três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico.....	103

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CLGI- Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari

DPV- Déficit de Pressão e Vapor do ar

EEEG- Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba

FES- Floresta Estacional Semidecidual

FOM- Floresta Ombrófila Densa

IBDF- Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal

INEA- Instituto Estadual do Ambiente

IPCC- Painel Intergovernamental de mudança do clima

ONU- Organização das Nações Unidas

PSII- Fotossistema II

REBIO- Reserva Biológica

RES- Restinga

RPPN- Reserva Particular do Patrimônio Natural

UNESCO- Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura

RESUMO

A Mata Atlântica é composta por diferentes fitofisionomias com características contrastantes em relação à disponibilidade hídrica. A Floresta Ombrófila Densa (FOM) é caracterizada como um ambiente úmido com altos índices pluviométricos. A Floresta Estacional Semidecidual (FES) apresenta um período de inverno seco marcado pela queda de folhas em uma grande porcentagem de suas espécies, enquanto a Restinga (RES) mostra um ambiente com aspecto xeromórfico, devido à baixa disponibilidade hídrica e solo arenoso. Dessa forma, fica evidente um gradiente hídrico, sendo a FOM o ambiente mais úmido, a FES o ambiente intermediário e a RES o mais seco. Apesar da disponibilidade hídrica heterogênea entre essas fitofisionomias, algumas espécies conseguem se aclimatar e ocorrer nessas áreas, como é o caso de *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae). Sendo assim, esse estudo visa avaliar os atributos morfológicos, anatômicos e fisiológicos do *continuum* folha-caule destas espécies de forma comparativa entre as áreas (RES, FES, FOM), bem como a plasticidade e integração do fenótipo em resposta ao gradiente hídrico. Para isso, foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie nas três áreas de estudo e coletados um galho do dossel, cinco folhas expandidas e duas amostras do caule principal por indivíduo. As amostras foram seccionadas e processadas segundo as técnicas usuais para análises anatômicas. Além disso, foram realizadas análises de pigmentos, emissão de fluorescência da clorofila *a* e de trocas gasosas para avaliar a performance fotossintética. Para todos os atributos foi calculado o índice de plasticidade das distâncias relativas (RDPI), o índice de variação fenotípica (PVI) e a integração fenotípica (PI). A partir destas análises constatamos que as condições abióticas mais favoráveis das áreas florestais (FES e FOM) potencializaram os processos fisiológicos vegetais, tendo os principais ajustes relacionados ao aumento da interceptação da luz, trocas gasosas, eficiência do PSII e hidráulica, como por exemplo, aumento da área foliar, estômatos maiores, maior condutância estomática, assimilação fotossintética, performance do PSII e condutividade hidráulica. Em RES, onde as condições são mais estressantes, as espécies investiram na formação de folhas mais espessas, com maiores parênquimas paliçádico e lacunoso, epidermes e camada subepidérmica, como forma de ampliar os reservatórios foliares de água. Adicionalmente, as folhas apresentaram maior espessamento cuticular e densidade estomática como estratégia para controlar a perda de água, resultando em menores valores de condutância e transpiração foliar. Na madeira de RES foram observadas maiores porcentagem de vasos, parênquimas axial e radial. Esses atributos representam estratégias que minimizam a vulnerabilidade à cavitação e estabelecem rotas alternativas para o fluxo hídrico em casos de embolia. Já nas avaliações de plasticidade e integração, os resultados mostraram que os atributos têm maior tendência a se integrarem do que serem plásticos ao gradiente hídrico. Porém, na análise de cada área individualmente, os indivíduos das espécies mostraram maior variação fenotípica do que integração. Sendo assim, encontramos respostas similares e divergentes em função das especificidades de cada área, o que levou ao fenótipo das espécies expressar características distintas em seus atributos em resposta às condições ambientais. Estudos dessa natureza têm se tornado cada vez mais relevante, pois podem fornecer predições futuras sobre a sobrevivência das plantas às mudanças climáticas, desenvolvimento genético de espécies mais resistentes através da identificação de atributos chaves para a tolerância às altas temperaturas e a seca, contribuir para compreensão da formação florística das fitofisionomias da Mata Atlântica, auxiliar programas de conservação e em processos de restauração de áreas degradadas de seu domínio.

Palavras-chave: anatomia foliar, anatomia do lenho, fisiologia vegetal, plasticidade e integração fenotípica.

ABSTRACT

The Atlantic Forest is composed of different phytophysionomies with contrasting characteristics in terms of water availability. The Dense Ombrophylous Forest (FOM) is characterized by being a humid environment with high rainfall. The Semideciduous Seasonal Forest (FES) has a dry winter period marked by the fall of leaves in a large percentage of its species, while the Restinga (RES) presents an environment with a xeromorphic aspect, due to low water availability and sandy soil. Thus, a water gradient is evident, with FOM being the most humid environment, FES being intermediate and RES being the driest. Despite the heterogeneous water availability between these phytophysionomies, some species manage to acclimatize and occur in these areas, as is the case of *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) and *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae). Therefore, this study aims to evaluate the morphological, anatomical and physiological attributes of the leaf-stem continuum of these species in a comparative way between the areas (RES, FES, FOM), as well as the plasticity and integration of the phenotype in response to the water gradient. For this, five individuals of each species were selected in the three study areas and one branch of the canopy, five expanded leaves and two samples of the main stem were collected per individual. The samples were sectioned and processed according to the usual techniques for anatomical analysis. In addition, analyzes of pigments, chlorophyll a fluorescence emission and gas exchange were performed to evaluate the photosynthetic performance. For all attributes, the relative distance plasticity index (RDPI), the phenotypic variation index (PVI) and the phenotypic integration (PI) were calculated. Based on these analyses, we found that the most favorable abiotic conditions in the forest areas (FES and FOM) potentiated the physiological processes of the plants, with the main adjustments related to the increase in light interception, gas exchange, PSII and hydraulic efficiency, such as, for example, increased leaf area, larger stomata, greater stomatal conductance, photosynthetic assimilation, PSII performance and hydraulic conductivity. In RES, where conditions are more stressful, the species invested in the formation of thicker leaves, with larger palisade and spongy parenchyma, epidermis and subepidermal layer, as a way to increase leaf water reservoirs. Additionally, the leaves showed greater cuticular thickening and stomatal density as a strategy to control water loss, resulting in lower values of conductance and leaf transpiration. In RES wood, a higher percentage of vessels, axial and radial parenchyma was observed. These attributes represent strategies that minimize vulnerability to cavitation and establish alternative routes for water flow in cases of embolism. In the plasticity and integration evaluations, the results showed that the attributes have a greater tendency to integrate than being plastic to the water gradient. However, in the analysis of each area individually, the individuals of the species showed greater phenotypic variation than integration. Thus, we found similar and divergent responses depending on the specificities of each area, which led the phenotype of species to express distinct characteristics in their attributes in response to environmental conditions. Studies of this nature have become increasingly relevant, as they can provide future predictions about plant survival to climate change, genetic development of more resistant species through the identification of key attributes for tolerance to high temperatures and drought, contribute to the understanding of the floristic formation of the phytophysionomies of the Atlantic Forest, to help conservation programs and restoration processes of degraded areas in their domain.

Keywords: leaf anatomy, wood anatomy, plant physiology, plasticity and phenotypic integration.

1. Introdução geral

A água é um recurso fundamental para as plantas, uma vez que todos os nutrientes necessários ao bom funcionamento do metabolismo só podem ser absorvidos e translocados pela planta se estiverem dissolvidos em solução aquosa (Taiz e Zeiger, 2013). No entanto, a água é um recurso temporário nas plantas por estar sempre sendo liberada através do processo de transpiração. Assim, é possível afirmar que a água é um dos fatores limitantes para a sobrevivência e a distribuição das espécies nos ecossistemas do planeta (Diaz e Cabido, 1997). A manutenção do equilíbrio homeostático da água entre a absorção, o transporte e a transpiração representam um grande desafio para as plantas terrestres, uma vez que as condições climáticas estão mudando cada vez mais rápido e acarretando uma crescente pressão abiótica nas plantas (Anderegg, 2015).

De acordo com o último relatório do Painel Intergovernamental de Mudança do Clima da ONU (IPCC), os últimos cinco anos foram os mais quentes desde 1850 por causa do aquecimento global que tem se potencializado no planeta devido às ações antrópicas (IPCC, 2021). Contudo, além da temperatura, a precipitação é outra variável ambiental que tem sido muito atingida. A precipitação em alguns casos tem sido levada a fenômenos extremos como fortes tempestades esporádicas e alagamentos, mas também tem chamado à atenção da comunidade científica o crescimento dos eventos de secas prolongadas (IPCC, 2021). Esse conjunto de mudanças climáticas está diretamente relacionado à disponibilidade hídrica das plantas, pois alguns ambientes têm tido a água como um recurso escasso e a atmosfera pressionando uma maior demanda transpiratória (Dai, 2013).

Dessa forma, para manter um balanço hídrico em boas condições as plantas desenvolvem estratégias para contornar os estresses abióticos, sobretudo no que diz respeito à água que é considerada o fator mais limitante (Boyer, 1982; Valladares et al., 2014). Aos ajustes dos atributos das plantas chamamos de plasticidade e integração fenotípica. Essas adequações do fenótipo explicam a maneira como os indivíduos se aclimatam em seus ambientes (Sultan, 2000; Pigliucci, 2003). Sendo assim, a disponibilidade hídrica pode influenciar em diversas alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas em seu *continuum* folha-caule (Taiz e Zeiger, 2013).

Por consequência de um baixo status hídrico na planta as folhas podem se tornar mais espessas, apresentar uma menor área foliar, aumentar a densidade estomática, a massa foliar específica e a densidade do padrão de venação, para se tornarem mais eficientes no uso da água (Pineda et al., 2019). Ao passo que o lenho pode apresentar uma

estrutura que confira maior resistência à cavitação e embolia, tais como aumento da quantidade de células do parênquima radial e axial, vasos mais frequentes, menores e mais curtos, além de fibras em maiores quantidades e com paredes mais espessas que aumentam a densidade da madeira (Jacobsen et al., 2005; Poorter et al., 2010; Simioni et al., 2021).

Em relação à fisiologia, a escassez hídrica sujeita as espécies a pressões hidrostáticas (Ψ_p) mais negativas no interior dos vasos xilemáticos. Nestas condições as plantas precisam apresentar mecanismos eficientes de tolerância, pois com o aumento das pressões no interior dos vasos algumas microbolhas dissolvidas no fluido xilemático podem ser expandir em maiores e produzir embolia, comprometendo o fluxo hídrico ao longo da planta (Taiz e Zeiger, 2013). Para evitar isso, as plantas investem em vasos de menor calibre e estabelecem mecanismos eficientes de controle da condutância estomática pela redução do turgor das células subsidiárias via sinalização do ácido abscísico (Hsu et al., 2021). O fechamento estomático é uma das primeiras respostas das plantas a condições de seca, pois evita a perda de água através das vias transpiratórias e diminui as pressões hidrostáticas no interior do xilema (Oren et al., 1999). No entanto, com o fechamento dos estômatos a assimilação de CO_2 , as taxas de fluxo de elétrons e a fixação de CO_2 pela RuBisCO são comprometidas (Parry et al., 2002; López et al., 2021).

Dessa forma, buscar compreender os mecanismos fisiológicos e morfoanatômicos desenvolvidos por espécies nativas para suportarem as condições microclimáticas contrastantes entre seus ambientes naturais, principalmente no que se refere às relações hídricas, se mostram necessários para a conservação e manutenção dos biomas, sobretudo a Floresta Atlântica que já se encontra tão degradada. Estudos dessa natureza têm se tornado cada vez mais relevante, pois podem fornecer predições sobre a sobrevivência das plantas às mudanças climáticas. Além de prover o desenvolvimento genético de espécies mais resistentes através da identificação de atributos chaves para a tolerância às altas temperaturas e a seca. Estes estudos, também nos permitem compreender o componente florístico das fitofisionomias da Mata Atlântica e pode auxiliar programas de conservação e restauração de áreas degradadas.

1.1 Mata Atlântica

A Mata Atlântica é um complexo de distintos ecossistemas que está entre as que maiores florestas tropicais pluviais do mundo, sendo considerada um dos domínios biogeográficos mais importantes da América do Sul. A localização da Mata Atlântica

encontra-se isolada dos outros grandes domínios florestais sul-americanos que são a Floresta Amazônica e as Florestas Andinas (Muller, 1973; Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Este isolamento contribuiu consideravelmente na constituição de um bioma singular onde pode ser encontrado cerca de 8% da biodiversidade mundial (Rizzini, 1997; Myers et al., 2000).

O conjunto da biota da Mata Atlântica é extremamente diversificado abrangendo cerca de 60% das espécies existentes no planeta, com aproximadamente 20.000 espécies de plantas, com inúmeras espécies endêmicas (SOS Mata Atlântica, 2020). A distribuição heterogênea dos ecossistemas deste bioma em distintas fitofisionomias é sem dúvidas um dos grandes responsáveis por tamanha taxa de riqueza e endemismo (Ribeiro et al., 2009). Essa heterogeneidade da Mata Atlântica é explicada por três fatores: (i) latitude, visto que seu território se estende por aproximadamente 27 graus no globo terrestre (Vanzolini, 1988); (ii) longitude, que torna os ambientes distantes do litoral significativamente distintos dos próximos a zona litorânea do seu domínio (Rizzini 1997); e a (iii) altitude que apresenta variações dentro de suas áreas que vão do nível do mar a 2.700m de altura (Holt, 1928; Buzzetti 2000). Em conjunto, estes três fatores explicam o fato deste bioma ser dividido em distintas fitofisionomias, possuindo microclimas específicos com variações na precipitação, no solo e nos índices de irradiância (Ribeiro et al., 2009). As diferentes fitofisionomias que compõem a Mata Atlântica são: Florestas Ombrófilas Densas, Florestas Mistas (Mata Araucárias) e Abertas, Florestas Estacionais Deciduais e Semideciduais, Mangues, Restingas, Campos de Altitude, Brejos Interioranos, Encraves Florestais do Nordeste, Ilhas Costeiras e oceânicas, ambientes savânicos e estépicos (Fig. 1) (Câmara, 2003; Ribeiro et al., 2009; SOS Mata Atlântica, 2020).

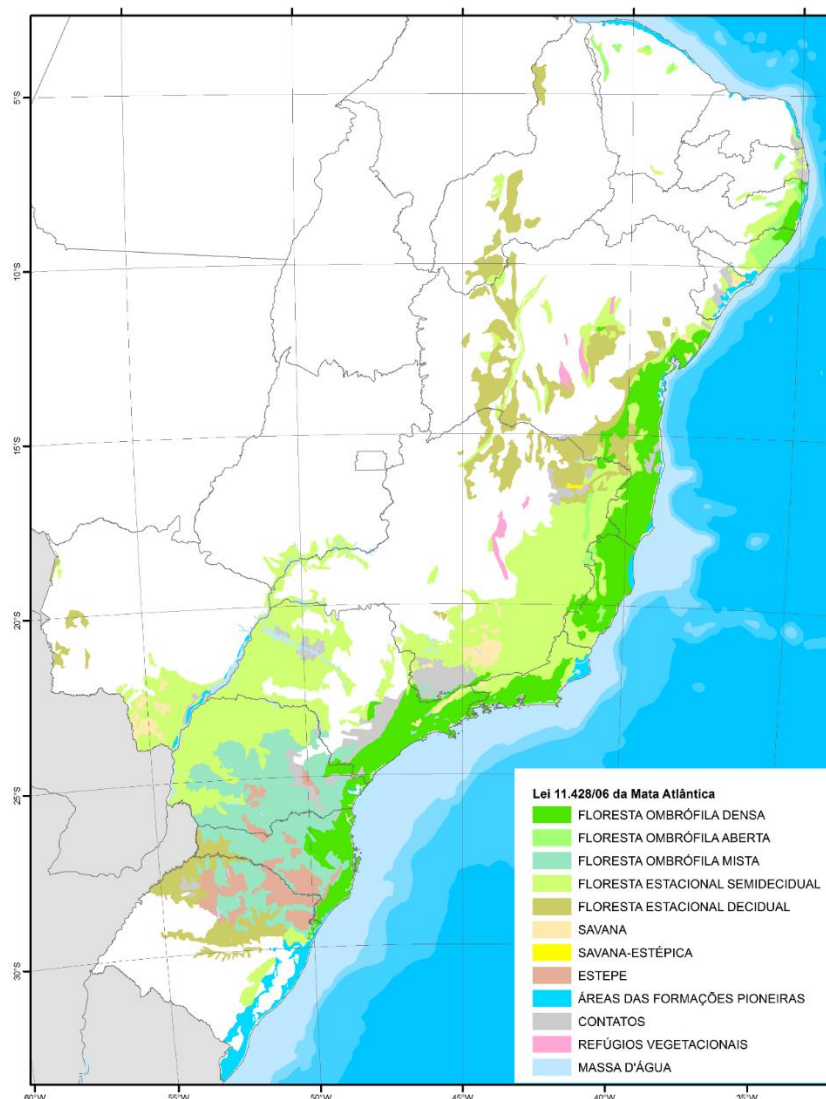


Figura 1. Mapa demonstrando a distribuição das fitofisionomias da Mata Atlântica. (Fonte: SOS Mata Atlântica, 2019).

Toda essa diversidade biológica contida nestas fitofisionomias tem sido colocada em risco pela sequência histórica de destruição antrópica (Kettle e Koh, 2014). Na época da colonização do Brasil, a Mata Atlântica detinha uma área de 1.315.460 km² que se estendia pelo litoral perpassando por 15% do território brasileiro (Fig. 2-A) (SOS Mata Atlântica, 2020). Desde então, a agricultura, a pecuária, a pesca, a extração de madeira, os núcleos industriais, a urbanização e outros ciclos de exploração se concentraram em seus domínios territoriais acarretando uma redução considerável das áreas antes ocupadas por fitofisionomias da Mata Atlântica (Fig. 2B-C) (Rocha e Feldmann, 2006). Atualmente, apenas 12,4% do ambiente original se mantêm conservado, porém, com os progressivos avanços de ações de restauração de áreas degradadas, assim como o desenvolvimento de metodologias de análise com imagens de maior resolução, foram

mapeados cerca de 28% de cobertura vegetal do bioma (Scarano e Ceotto, 2015; Rezende et al., 2018; SOS Mata Atlântica, 2020).

Apesar de estes números acarretarem expectativas, a Mata Atlântica ainda é considerada como uma área em prioridade de conservação sendo incluída como um dos 34 “hotspots” mundiais por ter perdido mais de 70% de sua cobertura vegetal original (Myers et al., 2000; Eisenlohr et al., 2015). De acordo com o último relatório técnico disponibilizado, 10 dos 17 estados que compreendem o domínio da Mata Atlântica se encontram em situação crítica de degradação, dentre estes, vale destacar o Rio de Janeiro que apresentou um aumento de 106% de desmatamento nos últimos anos (Fig. 2-D) (SOS Mata Atlântica, 2020).

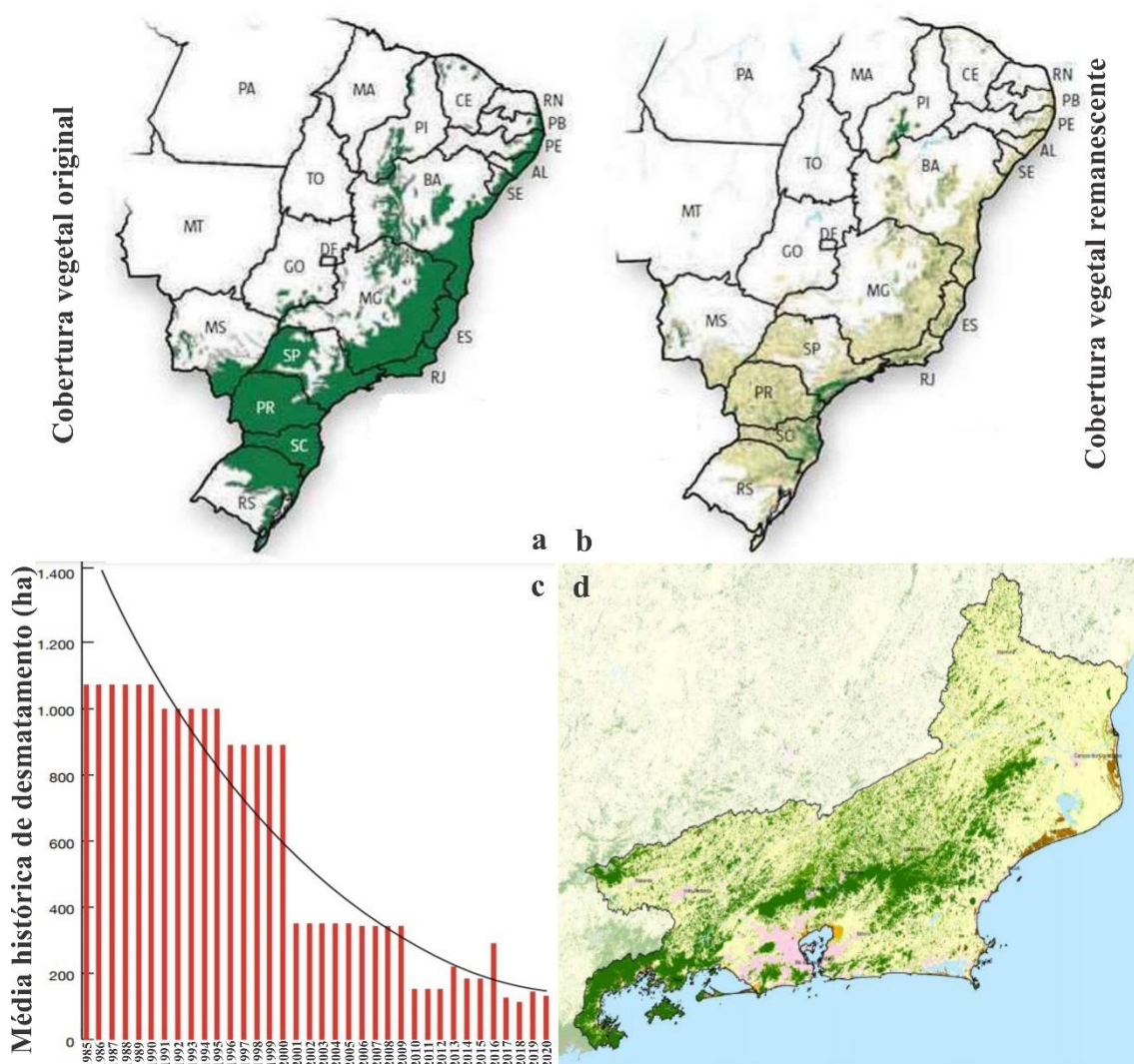


Figura 2. Degradação da área natural da Mata Atlântica. A – Cobertura vegetal original B – Cobertura vegetal remanescente C – Sequência histórica de desmatamento D – Área remanescente no estado do Rio de Janeiro (Fonte: SOS Mata Atlântica, 2020).

Esse resultado chama a atenção e reforça a necessidade de estudos que auxiliem o trabalho das 80 Unidades de Conservação já existentes no estado do Rio de Janeiro. Além de potencializar ações de manutenção, preservação e restauração dos remanescentes restantes (Viana, 2007). Dentre estas Unidades de Conservação que abrigam importantes fragmentos de Mata Atlântica no Rio de Janeiro merecem destaque a Reserva Biológica de Poço das Antas, caracterizadas por apresentar formações de Floresta Ombrófila Densa Aluviais, a Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, reduto da única área de Floresta Estacional Semidecidual de Tabuleiro do estado do Rio de Janeiro e a Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara por abrigar a maior área do ecossistema de restinga do Rio de Janeiro (Fig. 3).

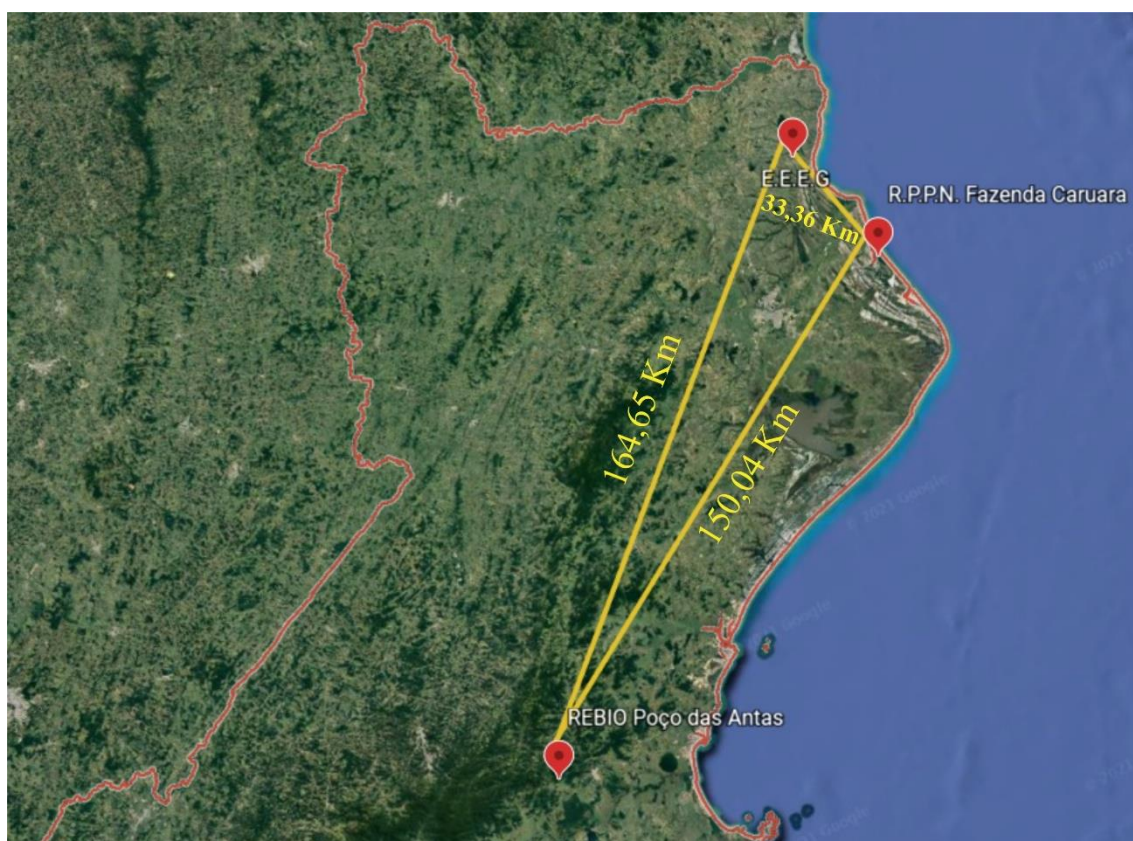


Figura 3. Imagem de satélite mostrando a localização das unidades de conservação e suas proximidades. A linha vermelha indica os limites do Estado do Rio de Janeiro (Fonte: Google Earth).

1.2 Reserva Biológica de Poço das Antas – Floresta Ombrófila Densa

A Reserva Biológica de Poço das Antas se encontra localizada no município de Silva Jardim, região costeira do estado do Rio de Janeiro (Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, 1981). Esta reserva foi criada a partir do decreto n° 73.791 de 11/03/1974 (Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, 1981), possuindo

aproximadamente 5.160 hectares de área total que mantém e conserva um importante remanescente da Floresta Atlântica (Lima et al., 2006). Apesar de tamanha extensão da REBIO, somente cerca de 52% dispõe de cobertura vegetal, pois o restante da área foi desmatado para dar lugar a pastos e lavouras (Cunha 1995; Primo e Volcker, 2003). Além disso, a construção da represa de Juturnaíba teve um papel considerável sobre o sistema de águas da região, fazendo com que áreas fossem alagadas e parte da vegetação exterminada, formando assim uma grande planície de inundação ocupada por poucas espécies resistentes ao alagamento (Pessoa, 2003).

A vegetação restante da REBIO Poço das Antas é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa, onde predominam as formações florestais submontanas, as formações aluviais com distintos níveis de inundação, além de formações pioneiras, capoeiras e campos antrópicos (Veloso et al., 1991; Lima et al., 2006; IBGE, 2012). Embora apresente uma grande variação florística, as árvores frondosas e de dosséis densos se destacam e contribuem para formação de um solo rico em material orgânico pelo acúmulo de serrapilheira e um microclima úmido e sombreado (IBDF/FBCN 1981; Bruijnzeel, 2000).

O clima predominante na região da REBIO Poço das Antas é o tropical chuvoso com média anual de temperatura por volta de 22,8 °C que pode chegar a uma mínima de 8 °C nas estações mais frias do ano (Lima et al., 2006). Além de uma temperatura mais amena, o índice pluviométrico é de mais de 2.000 mm de chuvas abundantes e bem distribuídas ao longo do ano com uma branda estação seca no inverno (Veloso et al., 1991; Lima et al., 2006). A união dessas variáveis climáticas confere a este ambiente um baixo déficit de pressão e vapor do ar (DPV) em torno de 0,31 KPa, o que acarreta uma menor demanda transpiratória nas espécies permitindo-as terem folhas menos esclerófilas em comparação com outras áreas florestais (Rizzini 1979; Lima et al., 2006; Grossiord et al., 2020). Através de características como essas, é possível distinguir a Floresta Ombrófila Densa de uma Floresta Estacional Semidecidual, sendo também uma das principais formações florestais constituintes da Floresta Atlântica (Rizzini, 1979; Veloso et al., 1991). Um dos maiores fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual do Rio de Janeiro encontra-se sob proteção da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba.

1.3 Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba – Floresta Estacional Semidecidual

A Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG) está localizada no norte do estado do Rio de Janeiro, no município de São Francisco do Itabapoana (INEA, 2018).

Esta reserva foi criada no ano de 2002 através do decreto estadual nº. 32.576, hoje a EEEG é um dos maiores e mais importantes remanescente de Matas de Tabuleiros costeiros do norte fluminense, sendo reconhecida como Reserva da Biosfera da Mata Atlântica e como patrimônio da humanidade pelo programa “Homem e Biosfera” da UNESCO (INEA, 2018).

A EEEG possuía originalmente 6.000 hectares de formação florestal quando foi criada, atualmente sua área ocupante é de 3.260 hectares, sendo que somente aproximadamente 1.200 hectares são de cobertura vegetal (INEA 2018). Essa acentuada depreciação territorial e de vegetação provém principalmente do corte seletivo de madeira para produção de carvão e fins comerciais, além da expansão da agricultura e pecuária, que tem sido ao longo dos anos uma ameaça para a biodiversidade que a reserva abriga (Silva e Nascimento, 2001; Abreu et al., 2014).

A vegetação restante da EEEG é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual, onde em sua composição florística predomina uma abundância significativa de Angiospermas com grandes populações de espécies caducifólias e semicaducifólias (Garay et al., 2003). Esta composição florística faz com que essa fitofisionomia seja uma das mais ricas em biodiversidade da Mata Atlântica, abrangendo inclusive espécies ameaçadas de extinção (Stehmann, 2009). Outras características marcantes nesse ambiente é a presença de lagoas e brejos, alterações nos tipos de relevo e padrões altitudinais que podem variar até 200 m (Garay et al., 2003).

O clima que predomina na região da EEEG é caracterizado por apresentar uma média anual de temperatura por volta de 29 °C com estações bem demarcadas, onde destaca-se o verão quente com chuvas intensas e o inverno frio e seco (Alvares et al., 2013; Pireda et al., 2019). Apesar de um período seco no inverno, podendo persistir entre 80 e 160 dias, a média de precipitação anual pode chegar até 1200 mm (Villela et al., 2006). Acompanhando esta variação climática sazonal, em média 50% das espécies vegetais podem perder suas folhas no período seco a fim de reduzir a perda de água (Hawes e Peres, 2016) e, por consequência, carregarem o solo de matéria orgânica tornando-o rico em nutrientes (Garay et al., 2003; Xu et al., 2016).

A alta biodiversidade ecológica contida na EEEG tem sido cada vez mais ameaçada e fragmentada, principalmente pela diminuição da existência de importantes espécies botânicas, reduzindo assim sua área de dossel (Nascimento e Silva, 2003). Outro fator que merece destaque e que atingiu bastante sua área foi a ocupação antrópica, levando a uma intensa urbanização em domínios florestais (Dean, 1996). Além da

Floresta Estacional Semidecidual, existem outras fitofisionomias que vem sofrendo explorações devido ao crescimento populacional e antropização, sobretudo os ecossistemas costeiros, como é o caso das restingas (Ferreira e Silva, 2011).

1.4 Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara- Restinga

As restingas são planícies arenosas que ocorrem próximas ao litoral, essas zonas costeiras são consideradas como ecossistemas associados à Mata Atlântica (Lacerda et al., 1993). Segundo Scarano (2002), a formação desta fitofisionomia ocorreu por volta de 10 mil anos atrás no período Quaternário, resultante de processos de regressões marinhas que teriam deixado grandes faixas de areias desnudas (Pereira e Araujo, 2000; Freitas et al., 2017). Dentre as zonas de restingas brasileiras, vale destacar o Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari (CLGI) devido a sua grande extensão, riqueza biológica e a ausência de dunas que é uma característica comum na maioria desses ambientes (Assumpção e Nascimento, 2000).

O CLGI possui aproximadamente 4,8 mil hectares, localizado no município de São João da Barra na região norte do estado do Rio de Janeiro e contribui com cerca de 46% (552 km²) do total de cobertura vegetal de restinga do estado do Rio de Janeiro (Araujo e Maciel, 1998). O CLGI possui uma ampla zona de praia em que é possível observar um gradiente vegetacional, onde poucas espécies habitam próximo ao mar, mas a medida em que se distancia a linha de maré a vegetação tende a aumentar (Assumpção e Nascimento, 2000). Este gradiente vegetacional abriga 18% do número de espécies identificadas para a flora de restinga do Estado, tendo na Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara (RPPN Fazenda Caruara) o seu fragmento mais preservado (Araújo e Maciel, 1998).

A RPPN Fazenda Caruara é o maior fragmento de restinga do CLGI, tendo sua criação consolidada em 19 de julho de 2012 pela empresa LLX como forma de compensação ambiental devido à implantação do Complexo Portuário do Açu (Ecologus, 2011). Esta RPPN possui uma extensão de aproximadamente 3.845 mil hectares, correspondendo a 60% das áreas de RPPNs criadas pelo Estado e a maior unidade de conservação desse ecossistema do Brasil (Freire et al., 2015; Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017; Brazil Flora Group, 2018; Flora do Brasil, 2020).

A comunidade florística da RPPN Fazenda Caruara constituída por uma grande complexidade de formações vegetais, é diretamente condicionada pelo tipo do solo presente (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017). Sendo assim,

a vegetação da RPPN Fazenda Caruara apresenta principalmente plantas de baixo porte que avançam sobre a areia próxima a linha de maré, espécies de hábito herbáceo entre os cordões arenosos, arbustivo em áreas abertas com moitas e arbóreo com dossel podendo chegar a 20m de altura, dominado por mirtáceas e leguminosas. As áreas de sub-bosque são pouco densas com populações de bromélias e espécies herbáceas (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017).

O clima da região é quente e seco, apresentando uma média anual de precipitação abaixo de 1.000 mm, tendo a água disponibilizada somente em pulsos de precipitação, principalmente no verão (Rosado e Mattos, 2007). A temperatura anual mantém uma média por volta de 33 °C acompanhada por um alto índice de irradiância médio de aproximadamente $1.300 \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, além de uma baixa umidade relativa do ar (Pireda et al., 2019). Esse conjunto de variáveis ambientais eleva o Déficit de Pressão e Vapor (DPV) a valores altos em torno de 2,2 KPa, intensificando a perda de água por transpiração nas plantas (Pireda et al., 2019; Grossiord et al., 2020). Além disso, o solo na restinga é arenoso e salino, com baixa capacidade de retenção hídrica e de nutrientes, reforçando ainda mais o xeromorfismo desse ambiente em comparação com as Florestas Estacionais Semidecíduais e Ombrófilas Densas, conforme pode ser observado na Figura 4 (Schwinning e Ehleringer, 2001; Melo Jr. e Boeger, 2018).

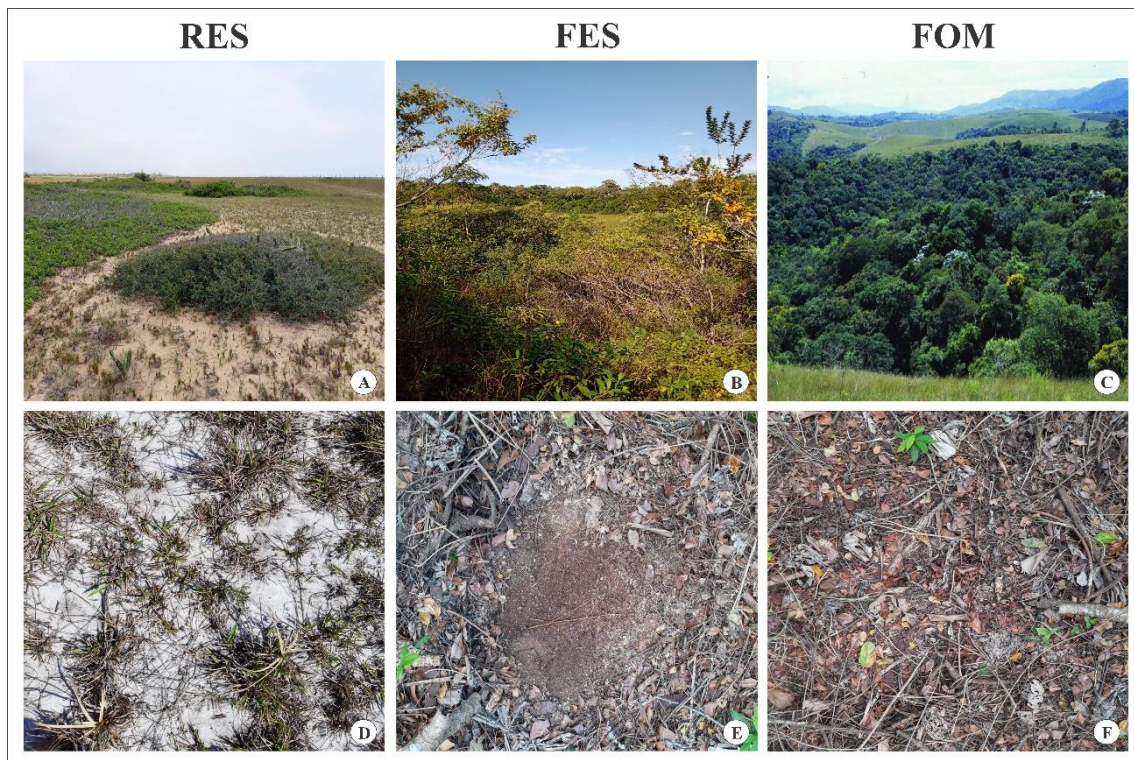


Figura 4. Aspecto geral das três fitofisionomias da Floresta Atlântica supracitadas, restinga (RES) (A e D), Floresta Estacional Semidecidual (FES) (B e E) e Floresta Ombrófila Densa (FOM) (C e F) (Fonte: Acervo pessoal).

Dentre todas as características das fitofisionomias da Mata Atlântica citadas FOM, FES e RES é notório que as condições da restinga submetem as plantas a um grande estresse, sobretudo pelo fato da vegetação da restinga ser oriunda de outras formações florestais com condições mais favoráveis (Santos-Filho et al., 2016; Lima e Almeida Jr., 2018). Além disso, a discrepância hídrica entre essas três áreas demonstra o estabelecimento de um gradiente, onde a água pode ser considerada o fator mais limitante à sobrevivência das espécies (Diaz e Cabido, 1997). Apesar disso, existem algumas espécies que são capazes de tolerar as condições ambientais destas três áreas e habitar concomitantemente nelas, como é o caso de *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae) e *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae).

1.5 Espécies *Schinus terebinthifolia* Raddi e *Inga laurina* (Sw.) Willd

Schinus terebinthifolia Raddi (Anacardiaceae) é uma espécie nativa da América do Sul ocorrendo em vários estados brasileiros com exceção do Amazonas, Roraima, Acre e Rondônia (Lorenzi e Souza, 1998). Popularmente conhecida no Brasil como aroeira-vermelha, aroeira-mansa e aroeira-pimenteira, em alguns outros países da Europa e EUA é reconhecida como “brazilian pepper”, “pimentero del Brasil” e “poivre rose”

devido a utilização do seu fruto como condimento alimentar (pimenta-rosa), muito apreciado por conter sabor suave e ser levemente apimentado (Lenzi e Orth, 2004). Além disso, *S. terebinthifolia* tem sido conhecida mundialmente como uma das 100 piores espécies invasoras do mundo. Este fato ocorre pela capacidade da espécie colonizar grande parte dos continentes (Cuda et al., 2006). Dentre os principais distúrbios catalogados que *S. terebinthifolia* pode causar estão: o deslocamento da vegetação nativa por sombreamento ameaçando inclusive espécies em extinção, perturbação em áreas de nidificação (ninhos) da fauna, liberação de extratos que geram alelopatia, reações alérgicas na pele, problemas respiratórios, toxicidade em sua resina, entre outros (Ferriter, 1997; Hight et al., 2003; Cuda et al., 2006; ISSG, 2013).

No entanto, vale ressaltar também que *Schinus terebinthifolia* apresenta muita relevância nos ramos da saúde, farmacologia e fitoquímica por possuir compostos com propriedades medicinais como terpenoides, óleos essenciais, alcaloides, lectinas, polipeptídios, fenóis simples, ácidos fenólicos, quinonas, flavonas, flavonóis, flavonoides, taninos e cumarinas (Guerra et al, 2000; Amorin e Santos, 2003; Gonçalves et al, 2005). Esta espécie tem recebido destaque também na arborização urbana e em ações de recuperação de ambientes naturais degradados. Este fato ocorre devido seu caráter pioneiro/secundário inicial e sua boa interação biótica que a permite sobreviver desde formações florestais densas e abertas, a ambientes mais estressantes como manguezais e restingas (Kageyama e Gandara, 2000; Sabbi et al., 2010; Luz, 2011).

Os indivíduos de *Schinus terebinthifolia* são comumente encontrados em hábito de vida arbustivo ou arbóreo de copa larga com tronco resistente e tortuoso de 30 a 60 cm de diâmetro com casca grossa fissurada (Lorenzi e Souza, 1998). Fortemente aromáticas, suas folhas são compostas com dois a seis pares de folíolos opostos ou subopostos apresentando pecíolo e raque levemente alados (Cronquist, 1981; Fleig, 1987). As flores são brancas e pequenas, com época de floração entre setembro e janeiro e a frutificação ocorre de janeiro a julho (Luz, 2011). Os frutos são drupas globosas, com coloração vermelho-brilhante na maturidade, muito apreciados pela avifauna contribuindo para eventos de dispersão zoocórica da espécie (Lorenzi e Souza, 1998).



Figura 5. Características gerais de *Schinus terebinthifolia* (Anacardiaceae). A – Visão geral do indivíduo B – Detalhe das flores C – Detalhe das folhas compostas e seus frutos (Lopes 2016 adaptado).

Inga laurina Sw. Willd (Fabaceae) popularmente conhecida como ingá-mirim, ingá branco e ingá de macaco, ocorre em grande parte da América Central e América do Sul, incluindo regiões montanhosas com altitudes aproximadas a 1500 m (Lorenzi, 2002). Em território brasileiro, a espécie é encontrada na maioria dos estados com presença confirmada nos domínios do Cerrado, Floresta Amazônica, Floresta Atlântica e também compondo matas ciliares. Apesar de comumente acompanhar os cursos dos rios onde o solo é mais úmido, a espécie também pode ser muito encontrada em áreas de restinga (Filardil et al, 2007; Matos e Queiroz, 2009).

Os indivíduos de *Inga laurina* geralmente apresentam hábito de vida arbóreo de 7 a 10 m de altura com uma copa ampla e madeira resistente utilizada na construção de caixotes, carvão e lenha (Matos e Queiroz, 2009; Souza, 2013). As folhas são compostas com dois a três pares de folíolos, apresentando um nectário entre os pares na raque que juntamente com o pecíolo são alados (Pireda et al., 2018). O período de floração ocorre de agosto a setembro e a frutificação se inicia a partir de novembro (Lorenzi, 2002). Os frutos da espécie servem não só para consumo humano, mas também é muito apreciado por diversos animais da fauna tendo os mamíferos como principais consumidores e dispersores de sementes (Silva, 2016; Ipê, 2021).

Adicionalmente, reforçando sua importância comercial vários estudos já comprovaram a presença de princípios ativos nas folhas e sementes de *Inga laurina* que

podem ser utilizados no ramo medicinal, como atividades contra o parasita causador da malária (Antoun et al., 2001) e no ramo da agricultura como atividades no controle de pragas (Macedo et al., 2011; Ramos et al., 2012). Além disso, *I. laurina* tem sido muito utilizada em programas de restauração de áreas naturais por ser considerada uma espécie facilitadora de interações ecológicas e apresentar eficiência de sobreviver em diversos ambientes (Ipê, 2021). Este potencial de ocorrer em áreas distintas está muito relacionado com sua capacidade de estabelecer associações simbióticas com bactérias do gênero *Rhizobium* e realizar a fixação biológica do nitrogênio (Willens et al., 2006). Essas bactérias fixam o nitrogênio gasoso para fornecer a planta hospedeira, enquanto recebem aminoácidos e carbono em troca (Heath e Tiffin, 2009). Essa relação simbiótica entre leguminosas e bactérias é muito eficiente para biofertilização do solo, aumento do crescimento e desenvolvimento da planta, da absorção de nutrientes e da fotossíntese, ampliando o potencial adaptativo desta espécie (Hungria et al., 2005; Rothballer et al., 2009).



Figura 6. Características gerais de *Inga laurina* (Fabaceae). A – Visão geral do indivíduo B – Detalhe das flores C – Detalhe das folhas compostas e seus frutos (Rabelo 2012 adaptado).

1.7 Plasticidade e integração fenotípica

A expressão clássica “plasticidade fenotípica” foi designada pela primeira vez por Bradshaw em 1965 e desde então este termo tem sido objeto de estudo de inúmeras

pesquisas científicas por ajudar a entender como as plantas enfrentam as variáveis ambientais ao qual estão expostas (Valladares et al., 2006). Dessa forma, define-se a plasticidade como a capacidade do genótipo de um indivíduo alterar o seu fenótipo em respostas as heterogeneidades impostas pelo ambiente (Valladares et al., 2007). Nessa perspectiva, Gianoli e Valladares (2012) mostraram que apesar dos indivíduos que ocorrem nos ambientes naturais muitas vezes não apresentarem genótipos com parentesco genético, a amplitude plástica ecológica das espécies pode ser legitimamente reconhecida através das respostas adaptativas de seu fenótipo ao habitat (Alpert e Simms, 2002).

É importante ressaltar que nem toda alteração fenotípica encontrada nos atributos funcionais das plantas pode ser considerada como adaptativa. Segundo Schlichting (1986), a alteração de um atributo só é considerada adaptativa quando confere ao organismo maiores chances de sobrevivência. Dessa forma, quando a plasticidade não acrescenta rendimento adaptativo (plasticidade não-adaptativa) ou até mesmo compromete o desempenho do indivíduo (plasticidade desadaptativa), não pode ser considerada como adaptativa (van Kleunen e Fischer, 2005; Sánchez-Gómez et al., 2006; Ghalambor et al., 2007). Além disso, quando uma característica expressa promove algum tipo de vantagem ao organismo, mas traz consequências negativas em outros aspectos, dá-se o nome de “*trade-off*”. Este termo tem sido muito utilizado para representar adaptações em detrimento de outras fragilidades do organismo que funcionam em conjunto como compensações (Tyree et al., 1994).

Com intuito de reduzir os *trade-offs* ambientais e a expressão de atributos que não determinem adaptações vantajosas aos organismos, as espécies podem apresentar um fenótipo mais integrado ao invés de plástico (Gianoli, 2004; van Kleunen e Fischer, 2005; Poot e Lambers, 2008). A integração fenotípica retrata o padrão de correlações funcionais entre os atributos de um determinado indivíduo (Pigliucci, 2003). Por muitos anos, acreditou-se que quanto mais integrado fosse o fenótipo de um indivíduo, menos plástico este seria, uma vez que uma maior ligação entre os atributos limitaria seu intervalo de variação (Schlichting, 1989; Gianoli, 2001; Valladares et al., 2007; Matesanz et al., 2010). No entanto, alguns trabalhos mais recentes demonstram que independentemente das condições ambientais favoráveis ou desfavoráveis, a integração e a plasticidade fenotípica se correlacionam positivamente e contribuem juntas na aclimatação das plantas ao ambiente (Fig. 7) (Godoy et al., 2012; Pireda et al., 2019; Matesanz et al., 2021).

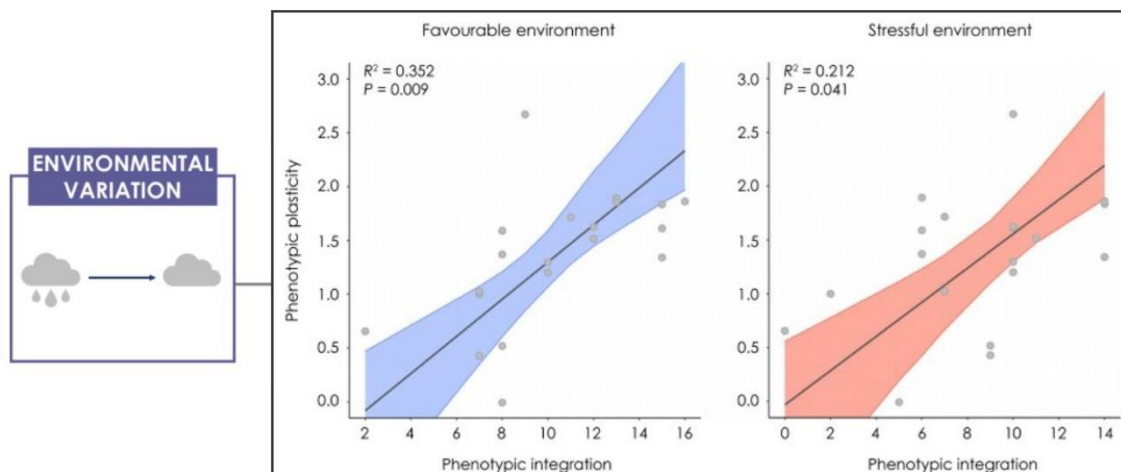


Figura 7. Imagem demonstrando o padrão de resposta que comumente tem sido observado na literatura para correlação positiva entre plasticidade e integração fenotípica, independente se as condições ambientais são favoráveis ou não às espécies (Matesanz et al., 2021, adaptado).

1.8. Estrutura da dissertação

A dissertação foi dividida em dois capítulos:

- **Capítulo 1.** Variação estrutural e fotossintética do *continuum* folha-caule de duas espécies em um gradiente hídrico na Floresta Atlântica. Será publicado na revista *Trees* (Qualis A2 CiteScore 2021: 4.5, 77th percentile, #108/482 na categoria Plant Science).
- **Capítulo 2.** Plasticidade, integração e variação fenotípica ajudam a explicar a distribuição de duas espécies dominantes ao longo de um gradiente hídrico em florestas neotropicais brasileiras. Será publicado na revista *American Journal of Botany* (Qualis A2, CiteScore 2021: 5.5, 84th percentile, #75/482 na categoria Plant Science).

2. Objetivo Geral

Avaliar a variação dos atributos funcionais do *continuum* folha-caule, assim como a plasticidade e integração fenotípica de *Schinus terebinthifolia* Raddi e *Inga laurina* (Sw.) Willd em um gradiente hídrico formado por diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual e Restinga).

2.1 Objetivos específicos

- Caracterizar os fatores microclimáticos predominantes em cada fitofisionomia para evidenciar os principais fatores abióticos e a presença do gradiente hídrico entre as três áreas;

- Analisar características morfológicas e anatômicas das folhas que possam influenciar no armazenamento ou restrição a perda de água;
- Identificar alterações micromorfológicas nas folhas que possam indicar estratégias de restrição a perda de água;
- Avaliar as taxas fotossintéticas líquidas (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração interna de CO_2 (C_i) para compreender se a disponibilidade hídrica influenciará nas trocas gasosas foliares;
- Mensurar o conteúdo de clorofila a , clorofila b e carotenoides nas folhas com intuito de observar se o gradiente hídrico vai influenciar na síntese/degradação dos pigmentos fotossintéticos;
- Analisar a eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII) a partir da emissão de fluorescência da clorofila a para observar se a restrição hídrica diminuirá o rendimento do PSII;
- Analisar as características anatômicas do caule principal, dos galhos e do pecíolo com o intuito de observar se a disponibilidade hídrica influenciará na estrutura do xilema secundário;
- Avaliar se o gradiente hídrico influenciará em estratégias que permitam um transporte mais seguro ou eficiente da água que possam estabelecer *trade-offs*;
- Avaliar se existe uma coordenação entre as respostas das folhas e do caule à disponibilidade hídrica;
- Avaliar se a aclimação das espécies é controlada por mecanismos de plasticidade e/ou integração do fenótipo.

3. Variação estrutural e fotossintética do *continuum* folha-caule de duas espécies em um gradiente hídrico na Floresta Atlântica

Gabriel Silva de Oliveira, Saulo Pireda, Dhiego da Silva Oliveira, Gabriel do Amaral Ferreira, Maura Da Cunha

Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Setor de Biologia Vegetal, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ.

RESUMO

A Floresta Atlântica é composta por fitofisionomias com aspectos microclimáticos distintos, principalmente em relação à disponibilidade hídrica. Por exemplo, a Floresta Ombrófila Densa (FOM) é caracterizada como ambiente com altos índices pluviométricos enquanto a Floresta Estacional Semidecidual (FES) apresenta período seco bem definido durante o inverno e a restinga (RES) apresenta características xeromórficas, especialmente devido à baixa disponibilidade hídrica e por se tratar de uma vegetação aberta submetida a altos índices de irradiâncias. Apesar dessa heterogeneidade, algumas espécies conseguem se aclimatar e ocorrer simultaneamente nessas áreas, como é o caso de *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae). O objetivo do trabalho é avaliar como os atributos funcionais do *continuum* folha-caule respondem de forma comparativa entre ambientes de diferentes disponibilidades hídricas. Para isso, cinco folhas, duas amostras do caule e dos galhos foram coletadas de cinco indivíduos em cada área e processadas segundo as técnicas usuais de anatomia e ecofisiologia vegetal. As espécies com restrição hídrica (RES) investiram na formação de folhas mais espessas, com maior quantidade de parênquimas paliçádico e lacunoso, epiderme e camada subepidérmica, como forma de ampliar os reservatórios de água na folha. Além disso, foi observado um maior espessamento da cutícula na face adaxial e abaxial, e uma maior deposição de cera epicuticular na superfície foliar, tornando as folhas mais resistentes. O espessamento cuticular e a maior densidade de estômatos representam uma estratégia para controlar a perda de água, resultando em menor condutância estomática e transpiração. Na madeira, foi observada nas espécies com restrição hídrica (RES) uma maior porcentagem de vasos, e de parênquimas axial e radial. Esses atributos representam estratégias que minimizam a vulnerabilidade à cavitação e estabelecem rotas alternativas para o fluxo hídrico em casos de embolia. Nas áreas florestais, FES e FOM, os principais ajustes observados nas folhas e caule estavam relacionados ao aumento da interceptação da luz, trocas gasosas, eficiência do PSII e hidráulica, como aumento da área foliar, estômatos maiores, maior condutância estomática e assimilação fotossintética, maior performance do PSII e maior condutividade hidráulica. Ambas as espécies para se aclimatar ao ambiente de RES tiveram que desenvolver estratégias no *continuum* folha-caule para ampliar a capacidade de armazenamento, restrição à perda de água e segurança hidráulica. Já nas áreas florestais, FES e FOM, as espécies investiram na maior eficiência da fotossintética e condutividade hidráulica. Sendo assim, foi possível concluir que as espécies em virtude dos contrastes hídricos entre as três áreas precisam alterar os atributos funcionais do *continuum* folha-caule para se perpetuarem eficientemente ao longo do gradiente hídrico.

Palavras-chave- estresse hídrico, anatomia folha-lenho, *Inga laurina* (Sw.) Willd, *Schinus terebinthifolia* Raddi.

1. Introdução

A disponibilidade hídrica é considerada um dos fatores preponderantes para o desenvolvimento das plantas, uma vez que todos os nutrientes necessários aos processos metabólicos só podem ser absorvidos e translocados em solução aquosa (Pimentel, 2004; Taiz e Zeiger, 2013). Assim, a água é considerada o recurso mais limitante para a sobrevivência e a distribuição das espécies nos ecossistemas do planeta (Diaz e Cabido, 1997). No entanto, equilibrar a homeostase da água entre absorção, transporte e transpiração representa um grande desafio para as plantas, principalmente em um cenário de mudanças climáticas cada vez mais acelerado (Anderegg, 2015).

As últimas projeções do Painel Intergovernamental de mudança do clima da ONU (IPCC) mostram que os últimos cinco anos foram os mais quentes desde 1850 por causa do aquecimento global que se potencializou no planeta devido às ações antrópicas (IPCC, 2021). Contudo, além da temperatura a precipitação é outra variável ambiental que tem sido muito atingida. A precipitação em alguns casos tem sido levada a fenômenos extremos como fortes tempestades esporádicas e alagamentos, mas também tem chamado à atenção da comunidade científica o crescimento de eventos de secas prolongadas (IPCC, 2021). Esse conjunto de mudanças climáticas, está afetando diretamente os ecossistemas naturais e tem influência na relação das plantas com a disponibilidade e o uso da água em seus ambientes naturais (Grossiord et al., 2020). Dentre os efeitos ocasionados pelas alterações climáticas nas plantas, destacamos as altas taxas de mortalidade de espécies, incêndios florestais, desertificações, inundações, tornados, aumento do potencial hídrico atmosférico, do déficit de pressão e vapor do ar, além da irradiância (Allen et al., 2010; Williams et al., 2012; 2013; Breshears et al., 2013; Hartmann et al., 2018; Grossiord et al., 2020; McDowell et al., 2022).

Dessa forma, o conjunto destes distúrbios climáticos atuais e dos que ainda estão por vir levam à perspectiva de que seja um desafio para as plantas sobreviverem as mudanças de clima. Isso ocorre, pelo fato de que a água tem se tornado um recurso escasso e o aquecimento global tem potencializado a atmosfera a pressionar uma maior demanda transpiratória das espécies forçando uma absorção maior e mais rápida de água no sistema solo-planta-atmosfera (Chavarria e Santos, 2012; Dai, 2013). Nesse sentido, trabalhos que analisem a tolerância das plantas em seus ecossistemas naturais, como a Mata Atlântica, são bons modelos de estudo e se mostram necessários a fim de amenizar possíveis danos e fazer previsões futuras sobre alterações nas paisagens causadas pelas mudanças climáticas.

A Floresta Atlântica é composta por um conjunto de distintas fitofisionomias que possuem microclimas específicos com variações consideráveis nos fatores abióticos, como por exemplo, a disponibilidade hídrica anual discrepante entre algumas áreas (Ribeiro et al., 2009). A Floresta Ombrófila Densa (FOM) constitui uma de suas fitofisionomias, caracterizada como um ambiente úmido, com alto e constante índice pluviométrico anual, além de um solo rico em matéria orgânica, sujeito a planícies de alagamentos (Fernandes, 2003; Borges et al., 2022). Já a Floresta Estacional Semidecidual (FES) apresenta um índice pluviométrico regular ao longo do ano, com exceção de uma estação seca no período do inverno que pode persistir entre 80 e 160 dias, onde grande porcentagem de suas espécies podem perder suas folhas e por consequência disto carregam o solo de matéria orgânica tornando-o rico em nutrientes (Villela et al., 2006; Xu et al., 2016). Enquanto a restinga (RES) é um ambiente costeiro com aspecto xeromórfico, principalmente devido às altas temperaturas, baixa precipitação anual dada apenas em pulsos esporádicos no verão, ao solo arenoso e pobre em nutrientes (Pireda et al., 2019).

Apesar da disponibilidade hídrica heterogênea entre essas fitofisionomias, algumas espécies conseguem se aclimatar e ocorrer simultaneamente nessas áreas, como é o caso de *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae). Plantas submetidas aos ambientes com variabilidade hídrica tendem a desenvolver mecanismos adaptativos para tolerar as condições estressantes (López et al., 2021). Em ambientes secos, os principais ajustes na folha e na madeira costumam ser para restringir a perda de água e evitar o embolismo, tais como o aumento da espessura e da massa foliar específica, a diminuição da área foliar e da condutância estomática, os vasos do xilema tornam-se mais frequentes, curtos e de menor calibre (Nardini et al., 2017; Pireda et al., 2019). Já em ambientes mais úmidos os principais ajustes na folha e na madeira visam potencializar a fotossíntese e a condutividade hidráulica, como aumento área foliar, do diâmetro dos estômatos, da condutância estomática e da assimilação do CO₂, os vasos xilemáticos tornam-se mais compridos e com maior área do lúmen (Rungwattana e Hietz, 2018; Borges et al., 2022).

Considerando os estudos e descobertas recentes sobre mudanças climáticas que destacam os distúrbios na disponibilidade de água nos ecossistemas terrestres (IPCC, 2021), supomos neste estudo que a variação na disponibilidade hídrica deste gradiente vai refletir diretamente na morfologia, anatomia e fisiologia das plantas, acarretando alterações aclimatativas no *continuum* folha-caule das espécies. Portanto, três

questionamentos nortearam este estudo: (i) Quais estratégias as espécies desenvolvem nos atributos da folha e da madeira para tolerar o gradiente hídrico? (ii) A estrutura do xilema ao longo do *continuum* folha-caule será alterada pelo gradiente hídrico? (iii) As variações anatômicas e fisiológicas contra escassez hídrica podem resultar em um *trade-off*? Dessa forma, temos como hipótese que à medida que o gradiente se torne mais seco as espécies invistam em estratégias no *continuum* folha-caule de armazenamento e restrição à perda de água, o que faz com que sejam mais resistentes à escassez hídrica. Além disso, esperamos que tal investimento em mecanismos de segurança hidráulica possam prejudicar parte dos processos relacionados à fotossíntese.

2. Material e métodos

2.1 Áreas de estudo e coleta de material botânico

O estudo foi conduzido em três áreas tendo como critério de escolha a formação de um gradiente hídrico: 1. Floresta Ombrófila Densa – Reserva Biológica de Poço das Antas, localizada em Silva Jardim-RJ, Brazil (22°30' S, 42°15' W) como ambiente mais úmido; 2. Floresta Estacional Semidecidual – Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, localizada em São Francisco do Itabapoana-RJ, Brazil (21°41' S, 41°07' W), como ambiente intermediário; 3. Restinga – Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara, localizada em São João da Barra-RJ, Brazil (21° 79` S e 41° 04` W) como ambiente mais seco. A localização e as características microclimáticas das áreas de estudo e dos indivíduos podem ser observadas na Figura 1 e Tabela 1.

O critério para seleção das espécies foi fundamentado na ocorrência concomitante e na frequência relativa dos indivíduos nas três áreas de estudo baseado nos levantamentos florísticos realizados por: Guedes-Bruni (2006) para Reserva Biológica de Poço das Antas; Abreu (2014) para Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba; e Empresa Prumo para RPPN Fazenda Caruara (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017). Sendo assim, foram selecionadas duas espécies: *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae).

Após a seleção, foram escolhidos cinco indivíduos de cada espécie nas três áreas de estudo. Foi coletada uma amostra de madeira de cada indivíduo a 1.30 m acima do solo por método não destrutivo através da Sonda de Pressler como fragmento do caule principal. Um galho da parte externa do dossel a cerca de 3,5 m de altura dos quais foram coletados ramos de aproximadamente 5 cm de diâmetro como fragmento do galho. O pecíolo e as folhas selecionadas para as análises foram os que estavam inseridos nos ramos coletados, resultando em cinco amostras por indivíduo de espécie e 25 por área.

Todas as coletas e análises fisiológicas foram realizadas na estação seca do inverno no horário entre 12h-14h.

2.2 Atributos morfológicos das folhas

Para obtenção dos atributos morfológicos discos de 0.5 cm de diâmetro foram retirados do terço médio das folhas e colocados em estufa a 55 °C por 72 h para obtenção da massa seca, em seguida foi calculada a massa foliar específica ($LSM \text{ g m}^{-2}$) = Massa seca/Área do disco (Kluge and Ting, 1978). Para a determinação da Área foliar ($LA \text{ cm}^2$), as mesmas folhas que foram retiradas dos discos foram escaneadas (Scanjet 200, HP) e analisadas posteriormente utilizando o programa de processamento de imagem Image J para mensuração.

2.3 Atributos anatômicos das folhas

Para a mensuração das características anatômicas foram utilizadas as mesmas folhas das análises morfológicas. A mensuração dos tecidos foliares foi realizada através de secções transversais à mão livre do terço médio das folhas. Foram avaliados os atributos: espessura da cutícula e epiderme em face adaxial e abaxial; parênquima paliçádico e lacunoso; espessura da lâmina foliar e camada subepidérmica quando presente. A partir da dissociação das epidermes foliares pelo método de Franklin (1945) foram mensurados comprimento, largura, área e densidade/ mm^2 dos estômatos.

Para mensurar os atributos anatômicos do sistema vascular do pecíolo foram realizadas secções transversais à mão livre, em seguida os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio 50%, corados com azul de Astra e Safranina aquosa e montados em lâminas semipermanentes com solução aquosa de glicerina. Dessa forma, foram mensurados os diâmetros e área do pecíolo, diâmetros e área do cilindro vascular, razão pecíolo/cilindro vascular, densidade/ mm^2 dos vasos, parede e área do lúmen dos vasos. Para a obtenção do macerado, os pecíolos foram submetidos à solução de Franklin (Kraus and Arduin, 1997) e colocados em estufa a 60 °C até o material começar a desintegrar. Após esse procedimento, o material foi corado com Safranina aquosa e montado em lâminas semipermanentes com solução aquosa de glicerina para mensuração do comprimento dos elementos de vaso. Todas as aquisições das imagens foram realizadas em microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Germany), acoplado ao sistema de captura de imagem (Moticam Pro 282B, Hong Kong). Os atributos nas imagens foram mensurados utilizando o programa de processamento de imagem Image Pro-Plus.

2.4 Microscopia óptica

Para a identificação dos tecidos foliares das espécies foram utilizadas as mesmas folhas das análises morfológicas. Fragmentos do terço médio das folhas foram fixados em solução aquosa de glutaraldeído 2,5%, formaldeído 4,0% e tampão cacodilato de Sódio 0,05M, em pH 7,2 e lavados neste mesmo tampão. Em seguida, foram pós-fixados em solução aquosa de tetróxido de Ósmio 1 % e tampão cacodilato de Sódio 0,05M, por 2h, em pH 7,2. Posteriormente, foi feita uma nova lavagem com mesmo tampão e os fragmentos foram desidratados em uma série crescente de acetona. Após a desidratação, os fragmentos foram infiltrados com resina epóxi (Epon[®] Leica, Hatfield, PA, USA). Por fim, as amostras embebidas em resina pura foram colocadas em fôrmas próprias e permaneceram na estufa a 60 °C por 48h para a polimerização e obtenção de blocos. A partir dos blocos, secções semifinas de aproximadamente 0,70 µm foram obtidas em ultramicrótomo (Reichert Ultracuts Leica Instruments[®]), usando faca de diamante (Diatome[®]). Os cortes obtidos foram então montados em lâminas e corados com azul de toluidine 1% e tampão borax 1% (Johansen 1940), e posteriormente selados com Entellan[®] (Merck KGaA, Darmstadt, Germany) e lamínula. Todas as aquisições das imagens foram realizadas em microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Germany), acoplado ao sistema de captura de imagem (Moticam Pro 282B, Hong Kong).

2.5 Preparo do material para análises micromorfológicas

Após passar pelo mesmo processo de fixação, pós-fixação e desidratação para microscopia óptica, as amostras de folha foram submetidas ao ponto crítico para substituir toda acetona por CO₂ líquido, com o auxílio do aparelho (Bal-Tec Critical Point Dryer CPD 030). Posteriormente, os fragmentos secos foram fixados com fita adesiva de carbono em suportes próprios e cobertos com uma fina camada de ouro de 20 nm (Bal-Tec Sputer Coater SCD 050). As amostras foram observadas e fotografadas no microscópio eletrônico de varredura ZEISS - EVO 40 a uma voltagem de 25 KV.

2.6 Trocas gasosas foliares

Para análise das trocas gasosas cinco folhas completamente expandidas e maduras foram selecionadas de cada indivíduo para as espécies nas três áreas. Utilizando um analisador de gases infravermelho portátil (LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd., Reino Unido), foram avaliadas a taxa fotossintética líquida (A), concentração interna de CO₂ (ci) taxa de transpiração (E) e condutância estomática (gs) no horário entre 12h-14h. As análises foram realizadas levando em consideração as condições ambientais de temperatura e umidade. O CO₂ foi capturado diretamente do ambiente a aproximadamente 2 m de altura acima da superfície foliar, com auxílio de uma sonda

coletora de ar.

2.7 Emissão de Fluorescência da clorofila *a*

A emissão de fluorescência da clorofila *a* foi mensurada utilizando um fluorímetro portátil (OS5p Opti-Sciences, Reino Unido) nas mesmas folhas selecionadas para análise das trocas gasosas. As folhas das espécies foram submetidas à adaptação ao escuro por 30 minutos e depois expostas à luz vermelha modulada de baixa intensidade a aproximadamente $6 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a 660 nm, seguida pela exposição à luz branca actínica de alta intensidade ($10.000 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) aplicada durante 0,8 segundos (Genty et al., 1989; Van Kooten e Snel, 1990). As análises foram realizadas no horário entre 12h-14h e as variáveis determinadas foram: rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm); índice de performance fotossintético (Pi); e o fluxo de energia dissipada através de processos não-fotoquímicos por PSII ativo (DI0/RC), utilizando o teste OJIP (Stirbet et al., 2018), além do rendimento quântico efetivo do PSII (YII) e da taxa de transporte de elétrons (ETR) pelo teste Y.

2.8 Pigmentos Fotossintéticos

Para análise de pigmentos fotossintéticos, foram retirados discos de 0,5 cm de diâmetro das mesmas folhas utilizadas para análise de emissão da fluorescência da clorofila *a*. Os discos foram mantidos em eppendorffs contendo 1,5 ml de solvente orgânico (dimetilsulfóxido, DMSO) e mantidos protegidos da luz por três dias. O solvente orgânico foi então analisado em espectrofotômetro (TCC-240A, Shimadzu, Japão) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm. Os cálculos utilizados para determinar as concentrações de clorofila *a* e *b*, carotenoides, razão clorofila *a/b* e razão clorofila total/carotenoides, seguiram a metodologia proposta por Wellburn (1994).

2.9 Atributos da madeira

As amostras do tronco principal e dos galhos foram seccionadas em micrótomo de deslize (SM2010 R, Leica, Germany) transversalmente com uma espessura média de 15 μm . O material seccionado foi clarificado em hipoclorito de sódio 50%, desidratado em série crescente de etanol e corados com azul de Astra e Safranina hidroalcoólica (Johansen, 1940). Posteriormente, as secções foram imersas em acetato de butila e montadas em lâminas permanentes com Entellan[®] (Burger and Richter, 1991). Para a obtenção do macerado, os corpos de prova foram submetidos à solução de Franklin (Kraus and Arduin, 1997) e colocados em estufa a 60 °C até o material começar a desintegrar. Após esse procedimento, o material foi corado com Safranina aquosa, e montado em lâminas semipermanentes com solução aquosa de glicerina para mensuração

do comprimento dos elementos de vaso. Todas as mensurações quantitativas realizadas nos corpos de prova foram executadas seguindo as regras estabelecidas pelo IAWA Committee (1989).

A partir desses processamentos foram avaliados os seguintes atributos funcionais da madeira: frequência de vasos / mm²; diâmetro tangencial e radial dos vasos; área do lúmen dos vasos. espessura da parede dos vasos, comprimento dos vasos; porcentagem de vasos; porcentagem de parênquima radial e axial, e porcentagem de fibras. Todas as aquisições das imagens foram realizadas em microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Germany), acoplado ao sistema de captura de imagem (Moticam Pro 282B, Hong Kong). As imagens foram avaliadas pelo programa de processamento de imagem Image Pro-Plus para as análises anatômicas da madeira.

3.0 Condutividade hidráulica teórica, índices de vulnerabilidade e mesomorfia

A condutividade hidráulica teórica (K_h) foi calculada de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille (Sterck et al., 2008) pela seguinte equação:

$$K_h = (\pi\rho_w/128\eta). DV. Dh^4$$

onde K_h é a condutividade hidráulica teórica (kg m MPa⁻¹s⁻¹); ρ_w é a densidade da água a 20 °C (998.2 kg/m⁻³), η é a viscosidade da água a 20 °C (1,002x10⁻³ Pa s), DV é a densidade de vasos (vasos/mm²) e Dh é o diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado (mm).

O diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado (Dh) foi calculado através da seguinte equação:

$$Dh = (\sum d^4/N)^{0,25}$$

onde d é o diâmetro equivalente dos vasos (mm) e N o número de vasos mensurados.

Como os vasos vistos em secção transversal não são círculos perfeitos, utilizamos a área do lúmen dos vasos para calcular o diâmetro equivalente dos vasos (De) (Scholz et al., 2013) utilizando a seguinte equação:

$$De = \sqrt{4A}. \pi$$

onde A é a área do lúmen dos vasos. A área dos vasos foi mensurada em 25 vasos por indivíduo amostrado.

Para calcular os índices de vulnerabilidade (IV) e mesomorfia (IM), foram utilizadas as equações descritas por Carlquist (2001), onde $IV = \text{diâmetro tangencial dos vasos} / \text{frequência dos vasos (mm}^2\text{)}$, enquanto $IM = IV * \text{comprimento dos elementos de vaso}$.

3.1 Análises estatísticas

Para verificação da normalidade dos dados, foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk 1965) quando $n < 30$ e o teste de Kolmogorov-Smirnov (Hollander and Wolfe, 1973) para $n > 30$ utilizando o Software R. Atributos que não apresentavam distribuição normal foram transformados pelo logaritmo de base 10 ou pela raiz quadrada. A homogeneidade dos dados testada pelo teste de Levene (Zar, 2010) e a avaliação da significância das diferenças entre as médias das áreas utilizando o Teste de ANOVA seguido pelo teste de Tukey ($p < 0.05$) (Tukey, 1953) foram realizadas utilizando o Software R. A análise de componentes principais (PCA) foi baseada na comparação das características quantitativas da folha e da madeira entre as espécies e as áreas de estudo (Ludwing and Reynolds, 1988) utilizando o programa Past, Versão 2.16 – Paleontological Statistics (Hammer et al., 2001).

4. Resultados

4.1 Estratégias de armazenamento e restrição hídrica nas folhas em resposta ao gradiente hídrico

As análises anatômicas revelaram que no ambiente mais seco do gradiente (RES) *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* investiram na formação de folhas com maior espessamento epidérmico em ambas as faces (Fig. 2 A e B; Fig. 3 A e D). Em RES, foi observada uma camada subepidérmica maior abaixo da epiderme adaxial na lâmina foliar de *S. terebinthifolia*, enquanto este atributo se mostrou ausente em *I. laurina* (Fig. 2C; Fig. 3A e D). Além disso, foram observadas maiores cutículas com deposição de ceras epicuticulares na superfície foliar das espécies no ambiente de RES (Fig. 2D e E; Fig. 3A.1 e D.1). O parênquima paliçádico apresentou maiores valores de espessura em ambas as espécies no ambiente de RES (Fig. 2F; Fig.3A e D). Já o parênquima lacunoso apresentou maiores valores de espessura não só no ambiente RES, mas também em FOM para *I. laurina* (Fig. 2G; Fig. 3A e C), enquanto para *S. terebinthifolia*, os maiores valores encontrados foram em RES (Fig. 2G; Fig. 3D).

Na RES, as duas espécies mostram uma tendência ao aumento da espessura da lâmina foliar (Fig. 2H; Fig. 3A-F). *Inga laurina* apresentou massa foliar específica (LSM) maior em RES, enquanto para *Schinus terebinthifolia*, os maiores valores de LSM foram

encontrados não só em RES, mas também em FES (Fig. 2I). No ambiente de FES também foi encontrado uma área foliar maior para ambas as espécies (Fig. 2J). Os estômatos são mais frequentes/mm² no ambiente de RES em ambas as espécies (Fig. 2K). No entanto, os estômatos com maior área foram encontrados em FOM para as duas espécies (Fig. 2L).

4.2 Estratégias de segurança e eficiência na condutividade hídrica

As análises da madeira mostram que as espécies investiram em vasos mais frequentes / mm² e agrupados, curtos e de menor calibre no tronco principal (Fig. 4 A-D; Fig. 5 K-M e T-V) e nos galhos em RES (Fig. 4E-H; Fig. 5 H-J e Q-S). Já a parede dos vasos do tronco principal e dos galhos apresentam maior espessamento na área FOM para as duas espécies (Tab. Sup. 2 e 3). A parede dos vasos do pecíolo se mostrou mais espessa na área de FOM somente para *Inga laurina*, enquanto para *Schinus terebinthifolia* não houve diferença entre FES e FOM sendo mais estreita na área de RES (Tab. Sup. 2 e 3). A anatomia do pecíolo revelou que seus vasos são mais frequentes/mm², curtos e estreitos na área de RES (Fig. 4I-K; Fig. 5 E-G e N-P). Além disso, na RES as espécies mostraram que possuem uma área peciolar menor e uma área de cilindro vascular maior (Tab. Sup. 2 e 3; Fig. 5 E-G e N-P), resultando em uma razão de área peciolar/área do cilindro vascular também menor em RES (Fig. 4L).

As análises da porcentagem do xilema secundário revelam que no tronco principal e nos galhos das espécies em RES existe uma porcentagem maior de vasos (Fig. 5A-D). A porcentagem de parênquima radial nos galhos das espécies também se mostrou maior em RES, enquanto para o tronco principal o valor maior de porcentagem de raios em RES foi somente para *Schinus terebinthifolia*, pois *Inga laurina* só mostrou diferença entre RES e FOM (Fig. 5A-D). O parênquima axial se mostrou maior na área de RES para *I. laurina* no tronco principal e nos galhos, mas ausente em *S. terebinthifolia* (Fig. 5A-D). Já a porcentagem de fibras tanto no tronco principal quanto nos galhos foi maior no ambiente de FOM para ambas as espécies (Fig. 5A-D).

As análises dos índices de vulnerabilidade e mesomorfia apresentaram menores valores no ambiente mais seco de RES, evidenciando indivíduos menos propensos à cavitação (Tab. Sup. 2 e 3). No entanto, esse investimento em resistência a cavitação no ambiente de RES resulta em uma menor condutividade hidráulica teórica (Kh) (Tab. Sup. 2 e 3). Já no ambiente de FOM que apresentou maiores valores para os índices de vulnerabilidade e mesomorfia, foi também a área onde as espécies apresentaram condutividade hidráulica teórica maior (Tab. Sup. 2 e 3).

4.3 Desempenho fotossintético em resposta ao gradiente hídrico

As análises das trocas gasosas foliares demonstraram que as duas espécies apresentaram menor condutância estomática (g_s) em RES (Fig. 6A). Essa restrição imposta pela menor abertura estomática levou por consequência a menores valores de assimilação fotossintética (A) e de concentração interna de CO_2 (c_i), além de reduzir a taxa de transpiração (E) (Fig. 6B-D). Por outro lado, nas áreas de FES e FOM, o incremento da condutância estomática potencializou o aumento da assimilação fotossintética e da concentração interna de CO_2 (Fig. 6A-C), assim como a presença de uma taxa de transpiração maior (Fig. 6D).

A análise da fluorescência da clorofila a mostrou que os ambientes de FES e FOM também apresentaram maiores rendimentos no PSII das folhas. Ambas as espécies demonstraram maior rendimento quântico máximo (F_v/F_m) e efetivo (Y_{II}) do PSII, além do índice de performance (P_i) nos indivíduos das áreas de FES e FOM (Fig. 6E-G). Já a taxa de transporte de elétrons (ETR) respondeu de forma diferente, *Inga laurina* apresentou maiores valores de ETR nas áreas de RES e FOM, e menores em FES, enquanto para *Schinus terebinthifolia*, o ETR foi maior em FOM e menor em FES e RES (Fig. 6H). Além disso, as espécies em RES apresentaram maior fluxo de energia dissipada por processos não-fotoquímicos por PSII ativo e investiram em maiores quantidades de carotenoides (Fig. 6I e J). Já o conteúdo de pigmentos de clorofila a , se mostrou maior em RES do que em FES e FOM para as espécies (Fig. 6K). Enquanto a clorofila b apresentou altos valores em RES e FES, mas significativamente menores em FOM para ambas as espécies (Fig. 6L).

4.4 Análise de componentes principais

A análise de componentes principais (PCA) explicou 86,47% do total de variação entre os conjuntos de dados, sendo 61,04% pelo primeiro componente principal (PC1) e 25,43% pelo segundo componente principal (PC2) (Fig. 7). Através da PCA foi possível observar a formação de três grupos para cada espécie em função do gradiente hídrico existente entre as áreas (Fig. 7). Os atributos que mais influenciaram os componentes da PCA foram: as cutículas adaxial e abaxial, epiderme abaxial, lâmina foliar, parênquima paliçádico, clorofila a , área do lúmen dos vasos do pecíolo e do tronco principal, espessura da parede dos vasos do pecíolo, comprimento dos vasos do pecíolo, condutividade hidráulica teórica do pecíolo, densidade e agrupamento de vasos no tronco principal. Os valores referentes aos loadings com os componentes PC1 e PC2 estão apresentados na tabela suplementar 3.

5. Discussão

Esse estudo evidencia que as espécies *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* precisaram desenvolver mecanismos eficientes no *continuum* folha-caule para serem capazes de sobreviver ao longo do gradiente hídrico das fitofisionomias estudadas. Estes ajustes envolveram alterações na morfologia e anatomia foliar, no desempenho fotossintético, assim como na anatomia da madeira para que a aclimatação ocorresse com sucesso em suas respectivas áreas.

Ambas as espécies estudadas apresentaram a lâmina foliar mais espessa no ambiente seco de RES, resultado de um maior espessamento das epidermes e cutículas, assim como dos parênquimas clorofilianos. Essa expansão ocorre com intuito de evitar a perda de água por transpiração e ampliar os reservatórios de estocagem hídrica nas folhas (Marschner, 2011). O espessamento dos tecidos foliares e da cutícula influencia diretamente em maiores valores de massa foliar específica (LSM) (Pireda et al. 2019), pois o LSM representa a quantidade de carbono gasto durante a construção das folhas (Wright et al., 2004). Dessa forma, é possível afirmar que os menores valores de LSM encontrados nos indivíduos na área mais úmida de FOM estejam diretamente relacionados ao menor investimento na construção de folhas mais espessas, uma vez que não são necessárias estratégias restritivas a perda de água neste ambiente (Borges et al. 2022). O alto valor de LSM em *S. terebinthifolia* em FES pode ser explicado pelo fato de que esta área enfrenta um período muito escasso de água no inverno. A espécie em questão é definida como sempre verde, e o investimento em mecanismos restritivos a perda de água passa a ser uma estratégia essencial para sua sobrevivência neste ambiente (Villela et al., 2006). Segundo Rizzini (1979), é característico da FES ter espécies de folhas esclerófilas e atacadas por herbivoria, assim o aumento de LSM auxiliaria na redução da perda de água e de pressões bióticas por insetos.

Os menores valores obtidos para área foliar na RES representam também uma estratégia de conservação de água nas folhas. Em ambientes mais abertos com constante exposição ao pleno sol e altas temperaturas como RES, as espécies investem em folhas menores com maior ornamentação de cera epicuticular. Este fato reduz a superfície de contato com a luz e aumenta sua reflexão, prevenindo o superaquecimento foliar que consequentemente gera o aumento da transpiração (Griffiths e Males, 2017; Pireda et al., 2019). Em contrapartida, ambientes mais fechados como FES e FOM têm amplos adensamentos de dossel que proporcionam distintos níveis de sombreamento às espécies, levando os indivíduos a aumentarem a superfície foliar com intuito de maximizar o alcance da luz (He et al., 2018). Portanto, os maiores valores de transpiração encontrados

em FES e FOM, assim como o baixo valor de transpiração das espécies encontrado no ambiente seco e quente de RES, corrobora que os indivíduos nesta área investem fortemente em mecanismos que restringem a perda excessiva da água, que é um recurso escasso.

Em contrapartida, a prevenção hídrica pela baixa transpiração se dá muito também pela diminuição da g_s , porém, essa estratégia diminui a assimilação fotossintética do CO_2 . Dessa forma, ambientes com maior disponibilidade de água como FES e FOM potencializam as trocas gasosas foliares aumentando a g_s , e conseqüentemente os valores de A e C_i no mesófilo (Zhou et al., 2013). Enquanto isso, o ambiente mais seco de RES limita a absorção de CO_2 por restrição da condutância estomática com intuito de diminuir a transpiração (Pireda et al., 2019). Como forma de agilizar o processo de abertura e fechamento estomático, para tentar equilibrar o fluxo de captação do CO_2 com a restrição à perda de água, as espécies em RES aumentaram a densidade e reduziram a área dos estômatos (Lawson e Blatt, 2014). Enquanto nos ambientes de FES e FOM, os estômatos maiores conduzem um processo de abertura e fechamento mais lento, porém aumentam o desempenho da assimilação de CO_2 fotossintético (Galmes et al., 2007).

Além do melhor rendimento das trocas gasosas, a fluorescência da clorofila *a* evidenciou que a performance fotossintética do PSII foi maior também nos ambientes de FES e FOM e menor em RES. O rendimento quântico máximo (F_v/F_m) quando aponta valores abaixo de 0,75 indica condições de fotoinibição por elevado número de centros de reação fechados, demonstrando que menos de 75% dos fótons de luz absorvidos foram direcionados ao processo fotoquímico (Bolhàr-Nordenkampf et al., 1989). Enquanto o rendimento quântico efetivo (Y_{II}) representa a quantidade luz que foi capturada e direcionada ao processo fotoquímico sem adaptação das folhas ao escuro (Genty et al., 1989; Maxwell e Johnson, 2000). Já o índice de performance (P_i) é considerado um parâmetro consistente para a detecção de estresses na maquinaria fotossintética, uma vez que este dispõe de uma visão que leva em consideração todos os parâmetros relacionados à fotossíntese, como excitação, absorção e transferência de energia pelo PSII (Gonçalves e Santos Jr., 2005; Christen et al., 2007). As condições de estresse hídrico e térmico em RES podem causar um efeito secundário na maquinaria fotossintética, o estresse oxidativo (Chen et al., 2006). Quando plantas submetidas a tais estresses excedem sua capacidade de dissipar o excesso de energia absorvida, desenvolve-se a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Demmig-Adams e Adams, 1996). A presença de ROS nos cloroplastos causa principalmente a oxidação lipídica, danificação das

membranas tilacoidais, inativação de enzima fotossintéticas, deficiência na síntese e degradação das moléculas de clorofila do complexo-antena (Smirnov, 1993). Sendo assim, os valores baixos de P_i , Y_{II} e F_v/F_m das espécies em RES podem ser indicativos de estresse oxidativo, gerado pelas condições de escassez hídrica, de alta irradiância e temperatura, reduzindo a luz aproveitada para o processo fotossintético.

Adicionalmente, a redução da luz não direcionada à fotossíntese pode ser explicada pelos maiores valores do fluxo de energia dissipada para outros processos não-fotoquímicos (D_{i0}/RC) em RES. Segundo Walters (2005), o aumento da quantidade de energia dissipada, que não é direcionada à fotossíntese, visa principalmente proteger o aparato fotossintético contra danos irreversíveis (Osmond et al., 1987). Dessa forma, o aumento nos valores de D_{i0}/RC está diretamente relacionado à maior concentração de carotenoides, pois estes também apresentaram maior quantidade nas espécies em RES. Os carotenoides assim como os outros pigmentos fotossintéticos localizam-se no complexo-antena. Estes participam do ciclo das xantofilas que tem o intuito de drenar a energia em excesso das clorofilas e dissipar na forma de calor evitando possíveis danos oxidativos ao PSII (Demming-Adams et al., 1992; Taiz e Zeiger, 2013). Sendo assim, o maior teor desse pigmento em RES confirma que as espécies precisaram investir em mecanismos de proteção a maquinaria fotossintética.

No entanto, apesar da molécula de clorofila estar suscetível a problemas de síntese e degradação em ambientes de estresse hídrico e luminoso como em RES (Smirnov, 1993), as espécies apresentaram nesta área maiores quantidades de clorofila *a*. Segundo Gitelson e colaboradores (2006), as espécies destes ambientes podem apresentar maiores concentrações de clorofila *a* como resultado do aumento do número de centros de reação e complexos-antena, na tentativa de aproveitar ao máximo a energia absorvida. Já a alta concentração de clorofila *b* em FES pode ser associada com os altos valores de área foliar também encontrados neste ambiente, demonstrando que as espécies nesta área investiram em mecanismos para maximizar o alcance da luz. Em condições de menor intensidade luminosa o aumento da clorofila *b* é importante, pois esta absorve a energia em outro comprimento de onda podendo melhorar o desempenho fotossintético dos indivíduos (Scalon et al., 2002). Adicionalmente, a baixa taxa de transporte de elétrons (ETR) em conjunto com o pequeno teor de carotenoides e as grandes áreas foliares encontradas nas espécies em FES confirmam essa hipótese de que nesta área foi preciso investimento na maximização da captação de energia luminosa.

Além dos ajustes foliares supracitados, a estrutura do xilema ao longo do *continuum* dos indivíduos também demonstrou diversas respostas aclimatativas em função do gradiente existente entre as áreas. A estrutura dos vasos no ambiente mais seco de RES apresentou redução no comprimento e largura dos elementos de vaso, tornando-os menos propensos à cavitação (Jacobsen et al., 2018). Como forma de compensação, os indivíduos nessa área aumentaram a porcentagem de vasos através do acréscimo na frequência / mm² e nos agrupamentos, com intuito de fornecer rotas alternativas em caso de vasos embolizados (Zimmermann, 1983). Este padrão estrutural observado no tronco principal se torna ainda mais evidente à medida que a altura das espécies aumenta para os galhos e os pecíolos, pois com o aumento da altura as células condutoras de água da parte superior da planta sofrem uma pressão mais negativa no xilema (Olson et al., 2018). Sendo assim, Dória e colaboradores (2019) relatam que de baixo para cima no eixo vertical do sistema solo-planta-atmosfera é possível observar que pela resistência hidráulica imposta pela gravidade, às células do xilema aumentam o investimento em características contra a embolia, sendo o ajuste estrutural dos vasos a principal alteração.

De forma geral, esse investimento em segurança hidráulica tornou os vasos menos vulneráveis à formação de bolhas em seu interior, porém prejudicou a eficiência na translocação hídrica pela planta, revelando um *trade-off* funcional (Rungwattana e Hietz, 2018). Dessa forma, a condutividade hidráulica teórica (Kh) menor nas espécies de RES pode ser explicada pela lei de Hagen-Poiseuille, que diz que o diâmetro dos vasos influencia diretamente a sua condutividade (Schuldt et al., 2016). Sendo assim, na FOM onde a disponibilidade hídrica ao longo do ano é maior, o Kh mostrou que elementos de vaso mais compridos e com maior lúmen conferem uma eficiência maior na translocação hidráulica (Poorter et al., 2010). Porém, essa estrutura que potencializa a condutividade, torna os vasos mais vulneráveis à cavitação (Rungwattana e Hietz 2018).

Além disso, na FOM onde o Kh foi maior, foi possível observar também um investimento em sustentação mecânica ao xilema através da maior porcentagem de fibras e da maior espessura da parede dos vasos. Dessa forma, estes ajustes proporcionam ao tecido condutor um suporte mais adequado aos maiores volumes de água translocados (Hacke et al., 2001; Zieminska et al., 2013). Em contrapartida, no ambiente mais seco de RES foi observado uma redução da porcentagem de fibras e aumento dos parênquimas radial e axial. O tecido parenquimático é responsável pelo estoque de parte da água e nutrientes que a planta possui, podendo ser utilizado em momentos de maiores necessidades (Costa et al., 2020). Em ambientes secos e mais propensos à cavitação como

de RES, os parênquimas têm papel crucial na aclimação das espécies. Pois, além da função de armazenamento, estes também estão envolvidos no auxílio da reversão de embolismos e restabelecimento da coluna hídrica (Nardini et al., 2011; Brodersen e McElrone, 2013). Dessa forma, o aumento da porcentagem dos parênquimas radial e axial contribui com o investimento em segurança hidráulica dos indivíduos em RES, sendo fundamentais na sobrevivência das espécies nessa área.

Assim, o ambiente de RES sendo mais seco do gradiente analisado exigiu diversas variações ecofisiológicas e estruturais no *continuum* folha-caule dos indivíduos de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* para se aclimatarem. A análise de componentes principais (PCA) revelou que tais alterações levaram a separação de três grupos em função das particularidades de cada área, sendo que as condições encontradas em RES a distanciaram das áreas de FES e FOM. Portanto, ficou claro que o estabelecimento das espécies em RES depende de estratégias de segurança hidráulica para minimizar a embolia e a perda excessiva de água (Nardini et al., 2017).

6. Conclusão

A partir dos resultados obtidos foi possível verificar como as espécies podem se aclimatar e sobreviver ao longo de um gradiente com distintos níveis de disponibilidade hídrica. Sendo assim, para que as espécies tolerassem as condições impostas pela RES foi preciso diversos ajustes nos atributos do *continuum* folha-caule. Estas alterações acarretaram em estratégias de armazenamento (folhas espessas com maior LSM, maior quantidade de parênquima radial e axial), de restrição hídrica (cutículas espessas, cera epicuticular, estômatos frequentes e menores, área foliar reduzida e baixa transpiração) e segurança hidráulica (vasos mais frequentes, curtos e de menor calibre). No entanto, estas alterações afetaram a eficiência das trocas gasosas (baixo g_s , A e c_i), a performance fotossintética (baixo P_i , Y_{II} , F_v/F_m e alto DI_0/RC) e a translocação hidráulica (baixo K_h). Além disso, a estrutura do *continuum* ao longo do eixo vertical das espécies também varia conforme a escassez hídrica aumenta para diminuir a vulnerabilidade contra a cavitação, uma vez que ambientes mais secos são mais propensos à embolia. Sendo assim, observamos o estabelecimento de um *trade-off* funcional onde em função de expandir os mecanismos de segurança e restrição à perda excessiva de água, as espécies conseqüentemente têm a eficiência reduzida de processos metabólicos vitais para sua sobrevivência. Portanto, no cenário atual de mudanças climáticas onde a tendência é de que cada vez mais o planeta se torne quente e a água um recurso escasso, é essencial explorar e compreender como os indivíduos vegetais podem gerar mecanismos

estratégicos para sobrevivência e perpetuação das espécies nos ambientes naturais, como a Mata Atlântica.

7. Agradecimentos

Agradecemos ao Herik Viana pela classificação taxonômica das espécies. Agradecemos ao Centro Multiusuário de Microscopia Avançada do LBCT/CBB/UENF pela infraestrutura laboratorial e técnica concedida para realização deste trabalho. Agradecemos ao INEA pela licença n° 018/2021, assim como ao SISBIO pela licença n° 78223-3 condida para a coleta de material botânico. Agradecemos aos responsáveis pela Reserva Biológica de Poço das Antas, Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba e da Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara pela colaboração no trabalho. Este estudo é parte da dissertação de mestrado do primeiro autor G.S.O. realizada no Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro-UENF.

8. Financiamentos

Este estudo foi financiado por: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Financial Code 001; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); e Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ).

9. Referências bibliográficas

Abreu, K.M.P., Braga, J.M.A., Nascimento, M.T., 2014. Tree species diversity of coast allow land semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state, Brazil. *Biosc. J.* 30, 1529-1550.

Allen, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* **259**, 660–684 (2010).

Anderegg, William R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, [S. l.], v. 205, n. 3, p. 1008–1014, 2015. DOI: 10.1111/nph.12907.

Bolhàr-Nordenkamp HR, Long SP, Baker NR (1989) Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Funct Ecol* 3:497–514.

Borges, N.L., Pireda, S., Oliveira, D.d. *et al.* The functional variability of the morphoanatomical and physiological traits of native species leaves in a flooded tropical forest. *Trees* (2022).

Breshears, D. D. et al. The critical amplifying role of increasing atmospheric moisture demand on tree mortality and associated regional die-off. *Front. Plant Sci.* 4, 266 (2013).

Brodersen, C.R., & McElrone, A.J. (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, 108, 1-11. doi: 10.3389/fpls.2013.00108

- Burger, L., & Richter, H. G. (1991). Anatomía da madeira Sao Paulo: nobel, 154p.
- Cameron Wagg, Sheldon Hann, Yulia Kupriyanovich, Sheng Li, Timing of short period water stress determines potato plant growth, yield and tuber quality, *Agricultural Water Management*, Volume 247, 2021, 106731, ISSN 0378-3774,
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887-896.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer – Verlaag, Berlin.
- Chavarría G. & Santos H.P. (2012). Plant water relations: absorption, transport and control mechanisms. In: *Advances in selected plant physiology aspects* (eds. by Montanaro G & Dichio B), pp. 105-132. Rijeka: Intech.
- Chen Y., Zhang M., Chen T., Zhang Y., An L. (2006) The relationship between seasonal changes in anti-oxidative system and freezing tolerance in the leaves of evergreen woody plants of Sabina. *South African Journal of Botany* 72: 272-279.
- Christen, D.; Schönmann, S.; Jermini, M.; Strasser, R.J.; Défago, G. 2007. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 504-514.
- Costa. W. S, Maura Da Cunha, Pablo José F. Pena Rodrigues, Mariana de Andrade Iguatemy, Fernando Valladares, Claudia Franca Barros. Intraspecific variation in functional wood anatomy of tropical trees caused by effects of forest edge, *Forest Ecology and Management*, Volume 473. (2020) 118305, ISSN 0378-1127.
- Dai AG. 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3: 52–58.
- Demmig-Adams B.; Adams W. W. 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant Cell Environ* 15 411-419
- Demmig-Adams B., Adams W.W. III. (1996) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21-26.
- Diaz, Sandra; Cabido, Marcelo. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, [S. l.], v. 8, n. 3, p. 463–474, 1997. DOI: 10.1111/j.1654- 1103.1997.tb00842.x.
- Dória, L. C., Podadera, D. S., Lima, R. S., Lens, F., & Marcati, C. R. (2019). Axial sampling height outperforms site as predictor of wood trait variation, *IAWA Journal*, 40(2), 191-S3.
- Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., Prado, J., 2015. The Brazilian Atlantic Forest: new findings, challenges and prospects in a shrinking hotspot. *Biodiversity and Conservation* 24: 2129–2133.
- Fernandes, C.R. *Floresta Atlântica: Reserva da Biosfera*. 20 ed. Curitiba: Tempo Integral, 2003.
- Franklin, G. L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and woodresin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924), 51-5
- Galmes, J.; Flexas, J.; Savé, R. & Medrano, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits.
- 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), pp.87-92.
- Gitelson, A.A., Keydan, G.P. & Merzlyak, M.N., 2006. Three - band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves. *Geophysical research letters*, 33(11).

Gonçalves, J.F.C.; Santos Jr., U.M. 2005. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environments of high irradiance. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 17: 307-313.

Griffiths, H. & Males, J. (2017). Succulent plants. *Current Biology*, 27(17), R890-R896.

Grossiord, C., Buckley, T.N., Cernusak, L.A., Novick, K.A., Poulter, B., Siegwolf, R.T.W., Sperry, J.S. and McDowell, N.G. (2020), Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytol*, 226: 1550-1566

Guedes-Bruni, R. R.; Silva Neto, S. J.; Morim, M. P. & Mantovani, W. 2006. Composição florística e estrutura de trecho de Floresta Atlântica sobre planície aluvial na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, RJ. *Rodriguesia* 57(3): 413-428. Horizonte: CPRM, 112 p.

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

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics.

Hartmann, H. et al. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *N. Phytol.* **218**, 15–28 (2018).

He L, Chen JM, Gonsamo A, Luo X, Wang R, Liu Y, Liu R (2018) Changes in the shadow: the shifting role of shaded leaves in global carbon and water cycles under climate change. *Geophys Res Lett* 45:5052–5061.

Hollander, M. & Wolfe, D.A., 1973. Nonparametric statistical methods, New York: John Wiley & Sons, Inc.

IAWA Committee., 1989. List of microscopic feature of hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10: 219–332.

IPCC, 2021. Climate Change 2021 Mitigation of Climate Change.

Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Venturas, M. D., & Hacke, U. G. (2018). Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *IAWA Journal*, 1(aop), 1-S4.

Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill Book Co. Inc., 523p.

Kluge, M. & Ting, I.P., 1978. Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation. Berlin, Springer-Verlag.

Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). Manual básico de métodos em morfologia vegetal (Vol. 1). Rio de Janeiro: Edur.

Lawson, T., Blatt, M.R., 2014. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiol.* 164, 1556–1570.

Lima, H.C., Pessoa, S.V. A., Guedes-Bruni, R.R., MORAES, L.F.D., Granzotto, S.V., Iwamoto, S.; Ciero, J.D. 2006. Caracterização fisionômico-florística e mapeamento da vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguesia*, v. 57, n. 3, p. 369-389.

Ludwing, J.A., Reynolds, J.F., 1988. Statistical ecology a primer on method and computing. John Wiley and Sons, New York.

Marschner, H., 2011. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic press.

Maxwell, K. & Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.

McDowell, N.G., Sapes, G., Pivovarov, A. et al. Mechanisms of woody-plant mortality under rising drought, CO₂ and vapour pressure deficit. *Nat Rev Earth Environ* **3**, 294–308 (2022). <https://doi.org/10.1038/s43017-022-00272-1>

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S. (2011). Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science*, 180, 604–611. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.12.011

Nardini, A., Savi, T., Trifilò, P., & Gullo, M. A. L. (2017). Drought stress and the recovery from xylem embolism in woody plants. In *Progress in Botany Vol. 79* (pp. 197-231). Springer, Cham.

Olson ME, Soriano D, Rosell JA, Anfodillo T, Donoghue MJ, Edwards EJ, León-Gómez C, Dawson T, Camarero Martínez JJ, Castorena M, Echeverría A, Espinosa CI, Fajardo A, Gazol A, Isnard S, Lima RS, Marcati CR, Méndez-Alonzo R. 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 115: 7551–7556.

Osmond, C.B.; Austin, M.P.; Berry, J.A.; Billings, W.D.; Boyer, J.S.; Dacey, W.H.; Nobel, P.S.; Smith, S.D.; Winner, W.E. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37: 38-48.

Park Williams, A., Allen, C. D., Macalady, A. K., Griffin, D., Woodhouse, C. A., Meko, D. M., ... McDowell, N. G. (2012). Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3, 292–297. <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>

Pimentel C. (2004). Funções da água. In: *A relação da planta com a água* (ed. by Pimentel C), pp. 48- 57. Edur, Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil.

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

Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ. (2017). Porto do Açú, IPF Soluções Florestais. Caderno 1.

Poorter, L., 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.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.M., 2009. Brazilian Atlantic Forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141–1153.

Rizzini, C.T., 1976. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. v.1. Edusp/Hucitec, São Paulo.

Rungwattana, K., & Hietz, P. (2018). Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, 32(2), 260-272.

Scalon, S. De P.Q; Mussury, R. M; Rigoni, M.R; Veraldo, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 26, n. 1, p. 1-5, 202.

Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z., & Jansen, S. (2013). How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, 4, 56.

Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., & Leuschner, C. (2016). How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction?. *New Phytologist*, 210(2), 443-458.

- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B., 1965. "An analysis of variance test for normality (complete samples)". *Biometrika* 52: 591–611
- Smirnov N. (1993) The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125: 27-58.
- Sterck, F. J., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U., & Chowdhury, Q. (2008). Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiology*, 28(4), 529-536.
- Stirbet, A., Lazár, D., Kromdijk, J., & Govindjee, (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*, 56(SPECIAL ISSUE), 86-104. doi: 10.1007/s11099-018-0770-3
- Taiz, L., Zeiger, E., 2013. *Fisiologia vegetal*. 5a ed. Porto Alegre, Artmed. 223 – 224p. *vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências*, 1. Rio de Janeiro: FIBGE. *vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências*, 1. Rio de Janeiro: FIBGE. the C/N ratio of the residues. *Plant Soil* 228: 83-103.
- Tukey, J.W., 1953. The problem of multiple comparisons. Unpublished manuscript. Princeton University.
- Van Kooten, O., Snel, J.F.H., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 25, 147–150.
- Villela, D.M., M.T. Nascimento, L.E.O.C. Aragao, and D.M. Da Gama. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506–516.
- Wagner Romulo Lima Lopes Filho, Flavio Henrique Santos Rodrigues, Izabely Vitória Lucas Ferreira, Lorena Oliveira Correa, Roberto Lisboa Cunha, Hugo Alves Pinheiro, Physiological responses of young oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plants to repetitive water deficit events, *Industrial Crops and Products*, Volume 172, 2021, 114052, ISSN 0926-6690,
- Walters, R.G., 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of experimental botany*, 56(411), pp.435-447.
- Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 144, 307–313.
- Williams, A. P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nat. Clim. Change* 3, 292–297 (2013).
- Wright, I., Reich, P., Westoby, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827 (2004).
- Xu, X., Medvigy, D., Powers, J.S., Becknell, J.M., Guan, K., 2016. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist* 212: 80-95.
- Yan Li, Zhongliang Liu, Qinghua Shi, Fengjuan Yang, Min Wei, Mixed red and blue light promotes tomato seedlings growth by influencing leaf anatomy, photosynthesis, CO₂ assimilation and endogenous hormones, *Scientia Horticulturae*, Volume 290, 2021, 110500, ISSN 0304-4238,
- Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*. third ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Zhou, S., Duursma, R.A., Medlyn, B.E., Kelly, J.W., Prentice, I.C., 2013. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. *Agric. For. Meteorol.* 182, 204–214.
- Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J., Westoby, M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB Plants* 5: 1-14.

Zimmermann, M. H., (1983). Xylem structure and the ascent of sap. SpringerVerlag, Berlin.

Lista de Tabelas

Tabela 1. Características microclimáticas das áreas de estudo e dos indivíduos selecionados para cada espécie ao longo do gradiente hídrico.

Microclimatic and species characteristics	RES		FES		FOM	
Mean annual temperature (°C) ^a	24,8	± 1,60	23,7	± 0,59	22,6	± 2,13
Mean annual irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ^b	1368,8	± 385,94	59,2	± 54,39	53,5	± 12,80
Mean annual precipitation (mm) ^a	831,41	± 186,11	1137,73	± 195,45	1780,15	± 353,6
Humidity (%) ^b	51	± 2,20	65	± 5,54	85	± 24,00
DPV (Kpa) ^b	2,2	± 0,28	1,5	± 0,28	0,31	± 0,45
DAP <i>I. laurina</i> (cm)	25,7	± 4,6	31,3	± 6,19	33,8	± 6,97
Height <i>I. laurina</i> (m)	7,8	± 0,84	9,2	± 1,92	11,2	± 1,92
DAP <i>S. terebinthifolia</i> (cm)	10,1	± 2,33	10,4	± 3,17	21,0	± 3,10
Height <i>S. terebinthifolia</i> (m)	5,6	± 0,55	6,0	± 0,71	9,0	± 0,79

^aCaracterísticas médias entre os anos de 2016-2021 através do Instituto Nacional de Meteorologia para FOM e FES, e para RES utilizando dados meteorológicos cedidos pela Empresa Prumo.

^bDados obtidos para FOM através de Lima 2006 e Borges et al., 2022, e para FES e RES através de Pireda et al., 2019.

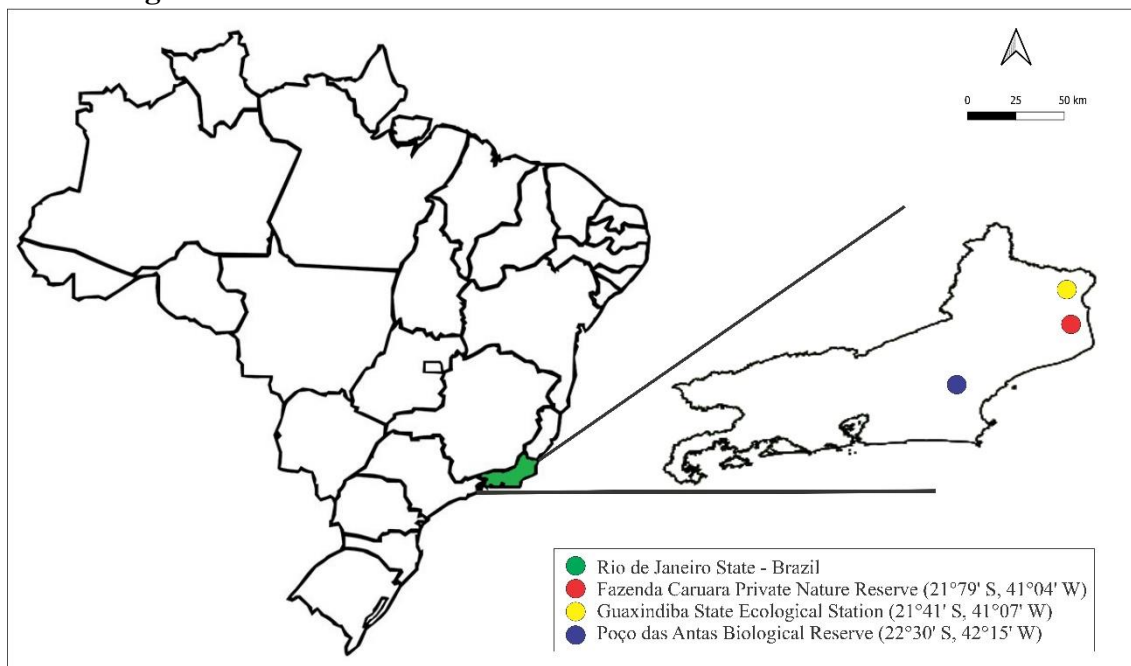
Lista de figuras

Figura 1. Localização das áreas de estudo. Mapa do Brasil destacando o estado do Rio de Janeiro e a localização das três áreas de estudo.

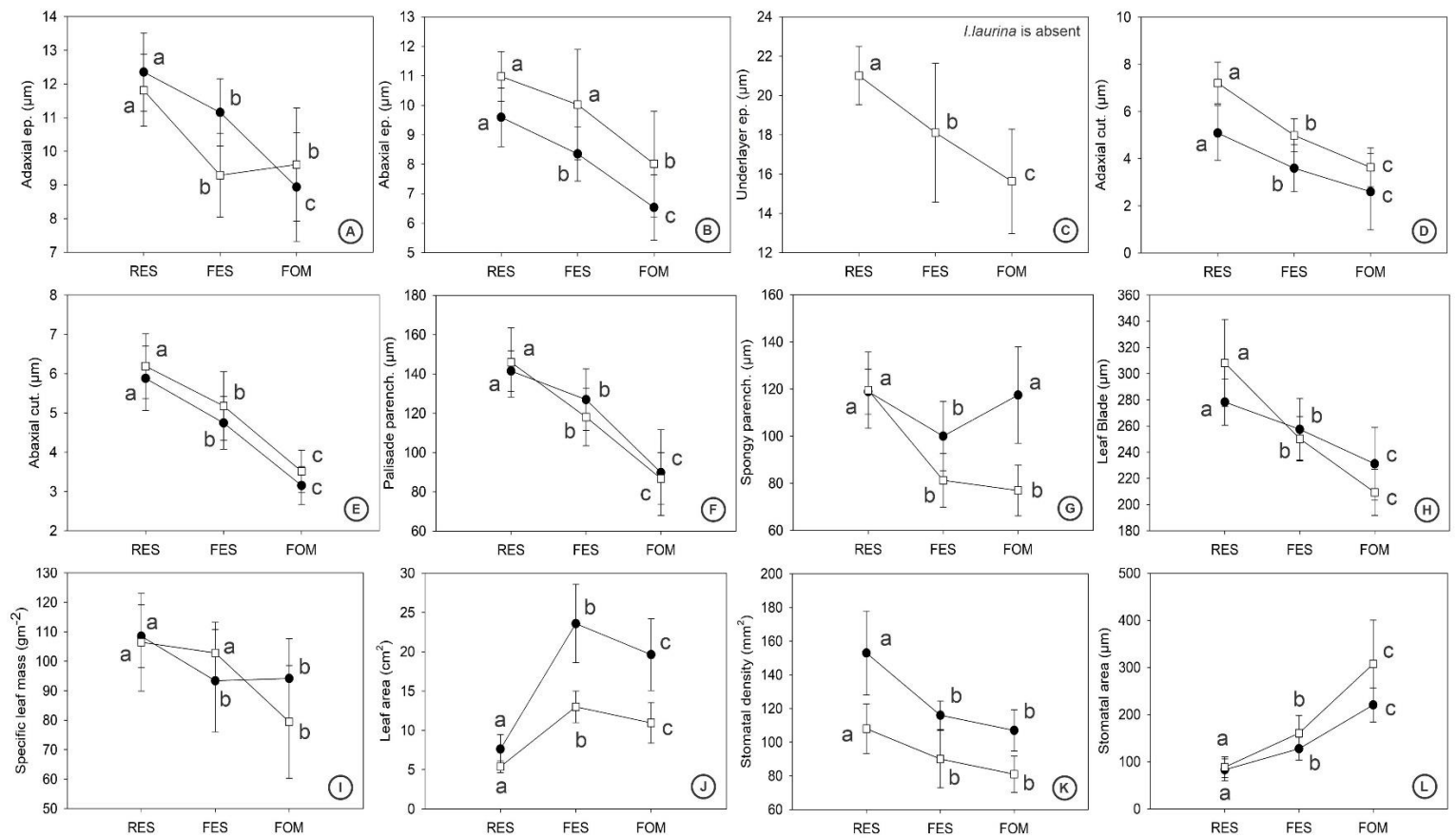


Figura 2. Atributos de armazenamento e restrição hídrica nas folhas. Valores médios e desvio padrão dos atributos foliares de *I. laurina* (Sw.) Willd (círculo preto) e *S. terebinthifolia* Raddi (quadrado branco) nas áreas de Restinga (RES), Floresta Espracional Semidecidual (FES) e Floresta Ombrófila Densa (FOM). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo (One-Way Anova, $p \leq 0.05$).

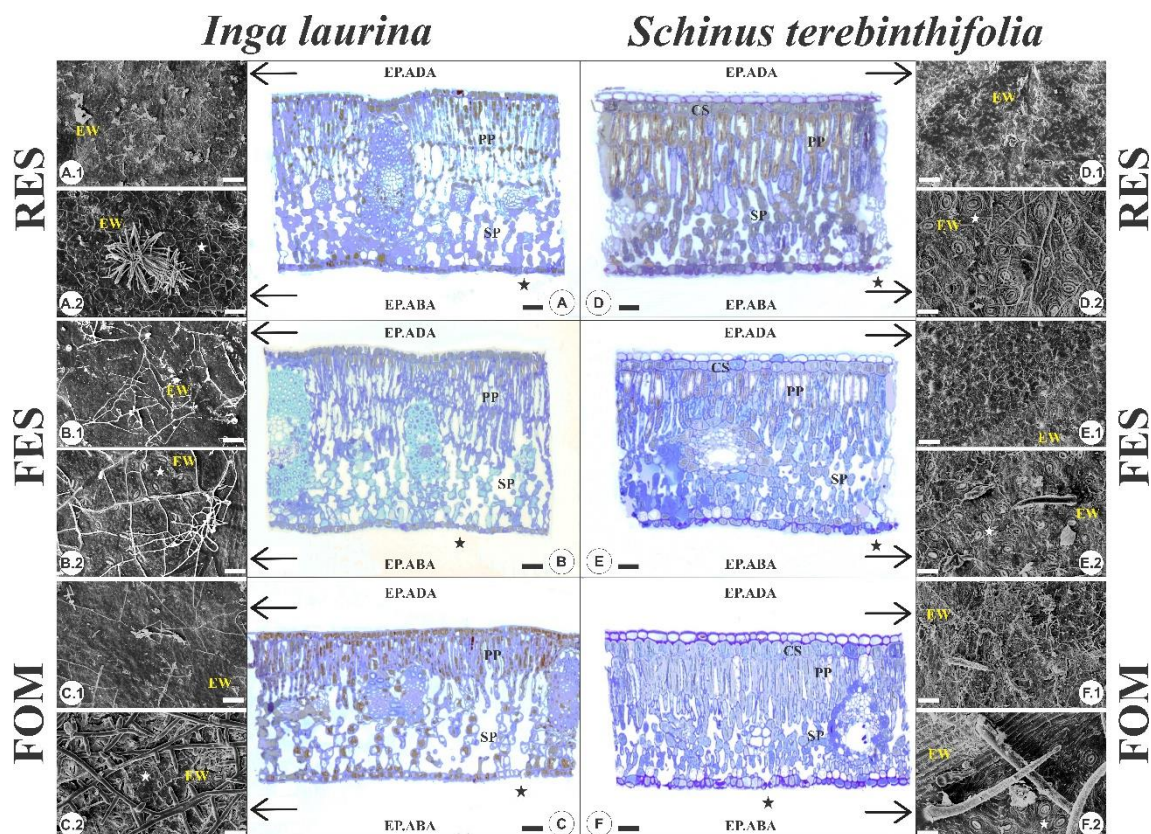


Figura 3. Anatomia e micromorfologia da lâmina foliar de *Inga laurina* (Sw.) Willd e *Schinus terebinthifolia* Raddi. Secção transversal da lâmina foliar em área de restinga (A e D), Floresta Estacional Semidecidual (B e E) e Floresta Ombrófila Densa (C e F). Microscopia eletrônica de varredura da lâmina foliar em restinga de *I. laurina* (A.1 e A.2) e *S. terebinthifolia* (D.1 e D.2), em Floresta Estacional Semidecidual de *I. laurina* (B.1 e B.2) e *S. terebinthifolia* (E.1 e E.2), em Floresta Ombrófila Densa de *I. laurina* (C.1 e C.2) e *S. terebinthifolia* (F.1 e F.2). Legenda: Epiderme adaxial (EP.ADA); Epiderme abaxial (EP.ABA); Camada Subepidérmica (CS); Parênquima paliçádico (PP); Parênquima lacunoso (SP); Cera epicuticular (EW); Estômatos (Estrela). Microscopia óptica (MO) (A-F); Microscopia eletrônica de Varredura (MEV) (A.1-F.2). Barras: 100 μ m.

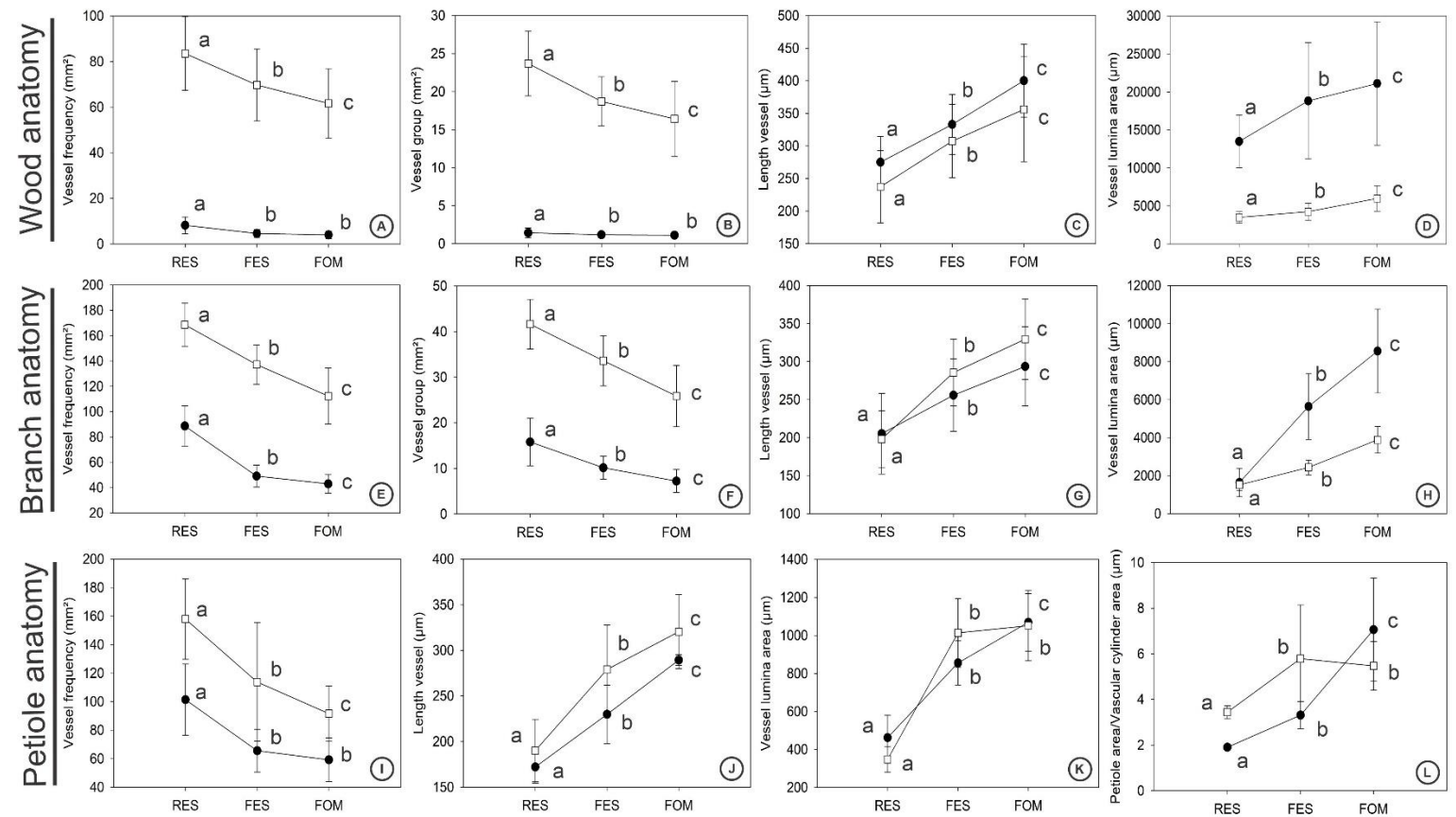


Figura 4. Atributos de condutividade hídrica. Valores médios e desvio padrão dos vasos da madeira, galhos e pecíolo de *I. laurina* (Sw.) Willd (círculo preto) e *S. terebenthifolia* Raddi (quadrado branco) nas áreas de Restinga (RES), Floresta Esracional Semidecidual (FES) e Floresta Ombrófila Densa (FOM). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo (One-Way Anova, $p \leq 0.05$).

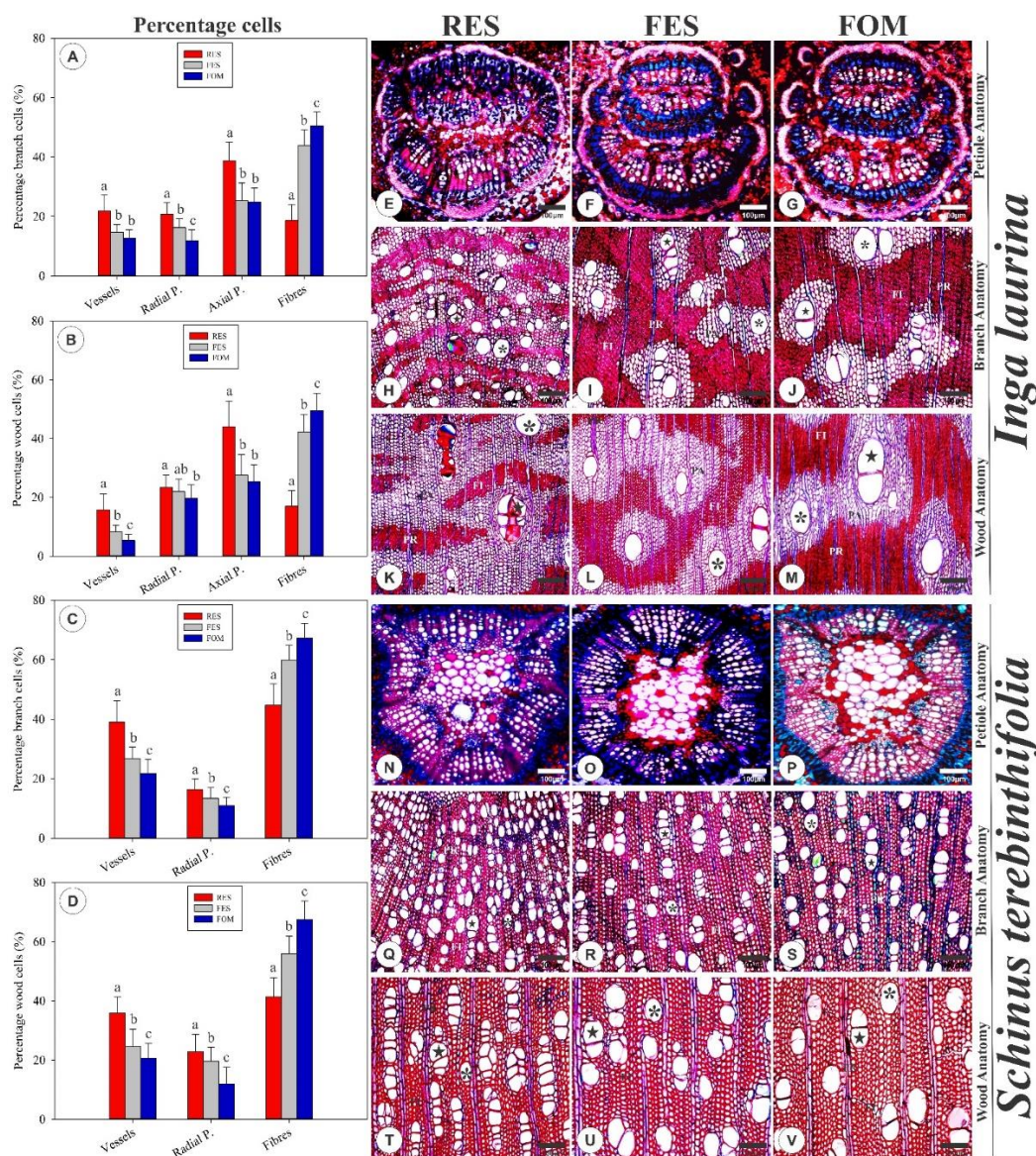


Figura 5. Aspectos anatômicos da madeira e do pecíolo de *Inga laurina* (Sw.) Willd e *Schinus terebinthifolia* Raddi. Porcentagem celular do xilema de *I. laurina* nos galhos (A) e no tronco principal (B), de *S. terebinthifolia* nos galhos (C) e no tronco principal (D) nas áreas de Restinga (RES), Floresta Estacional Semidecidual (FES) e Floresta Ombrófila Densa (FOM). Secção transversal do pecíolo de *I. laurina* mostrando a organização do xilema em Restinga (E), Floresta Estacional Semidecidual (F) e Floresta Ombrófila Densa (G). Secção transversal dos galhos de *I. laurina* mostrando a organização do xilema em Restinga (H), Floresta Estacional Semidecidual (I) e Floresta Ombrófila Densa (J). Secção transversal do tronco principal de *I. laurina* mostrando a organização do xilema em Restinga (K), Floresta Estacional Semidecidual (L) e Floresta Ombrófila Densa (M). Secção transversal do pecíolo de *S. terebinthifolia* mostrando a organização do xilema em Restinga (N), Floresta Estacional Semidecidual (O) e Floresta Ombrófila Densa (P). Secção transversal dos galhos de *S. terebinthifolia* mostrando a organização do xilema em Restinga (Q), Floresta Estacional Semidecidual (R) e Floresta Ombrófila Densa (S). Secção transversal do tronco principal de *S. terebinthifolia* mostrando a organização do xilema em Restinga (T), Floresta Estacional Semidecidual (U) e Floresta Ombrófila Densa (V). Legenda: Parênquima axial (PA); Parênquima radial (PR); Fibras (FI); Vasos solitários (Asterisco); Agrupamentos de vasos (Estrela). Barras: 100 µm.

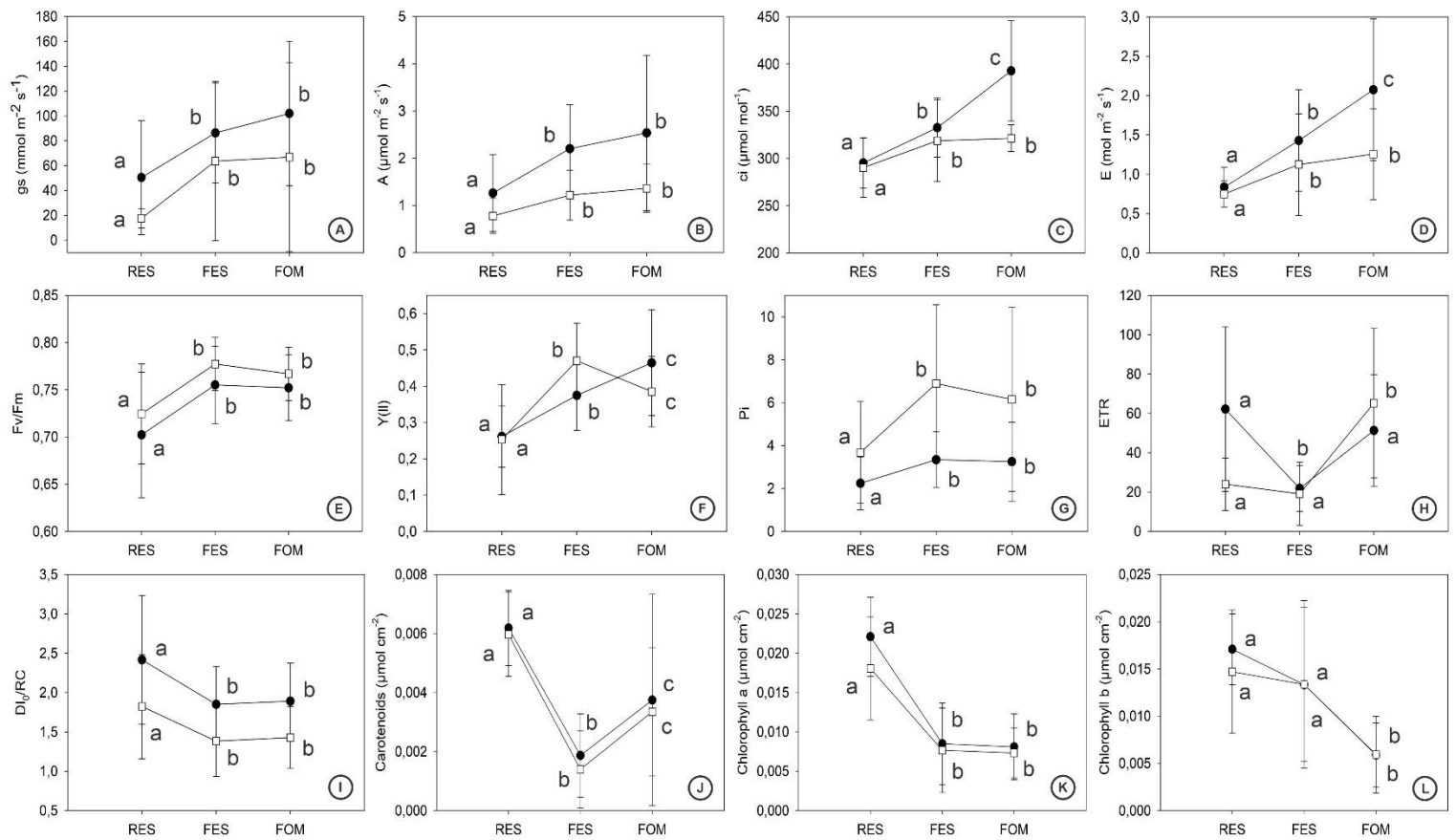


Figura 6. Atributos relacionados à eficiência fotossintética das plantas ao longo do gradiente hídrico. Valores médios e desvio padrão dos atributos fisiológicos de *I. laurina* (Sw.) Willd (círculo preto) e *S. terebenthifolia* Raddi (quadrado branco) nas áreas de Restinga (RES), Floresta Esracional Semidecidual (FES) e Floresta Ombrófila Densa (FOM). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo (One-Way Anova, $p \leq 0.05$).

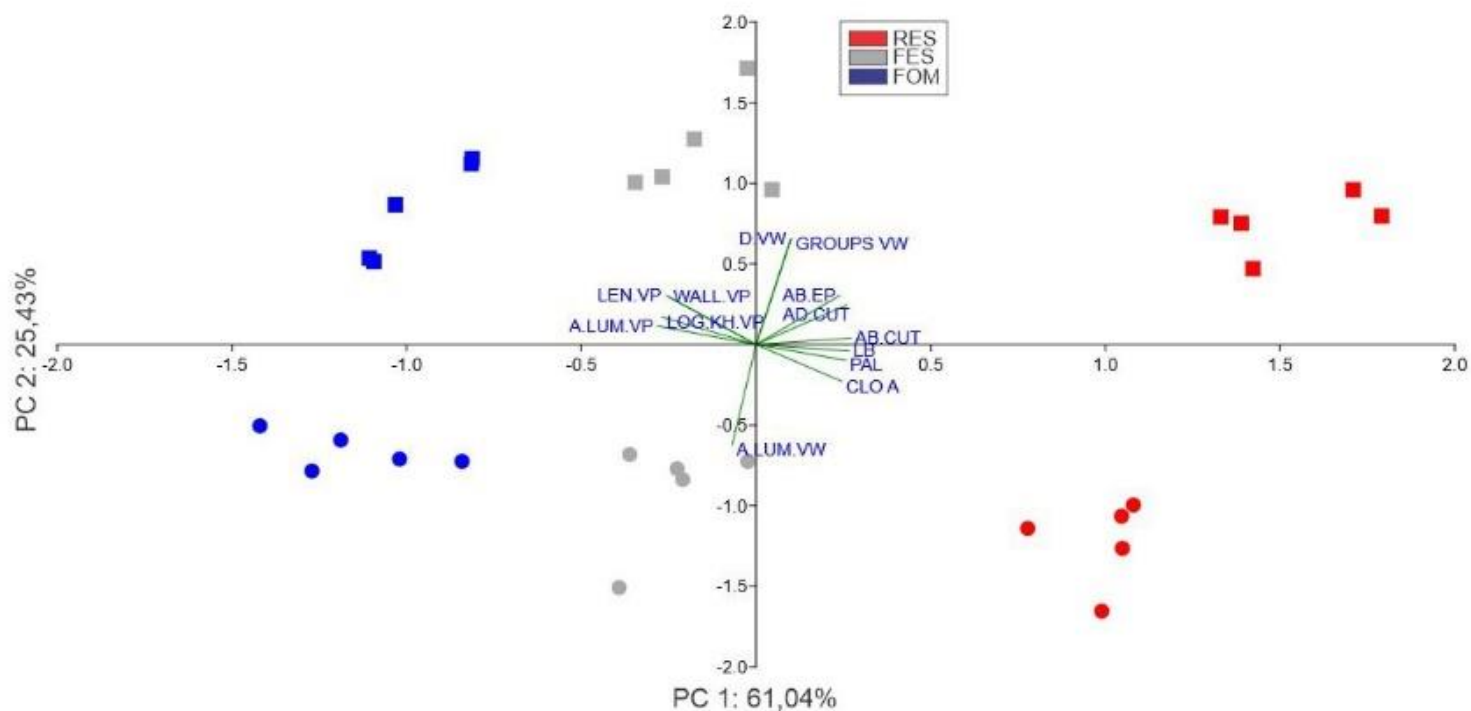


Figura 7. Análise de componentes principais (PCA). Análise de componentes principais dos atributos funcionais mensurados de *I. laurina* (Sw.) Willd (círculo) e *S. terebenthifolia* Raddi (quadrado). A PCA explicou 86,47% do total de variação entre os conjuntos de dados, sendo 61,04% pelo primeiro componente principal (PC1) e 25,43% pelo segundo componente principal (PC2). Legenda: AD.CUT- cutícula adaxial; AB.CUT- cutícula abaxial; AB.EP- epiderme abaxial; LB- lâmina foliar; PAL- parênquima paliçádico; CLO A- clorofila a; A.LUM.VP- área do lúmen dos vasos do pecíolo; WALL.VP- espessura da parede dos vasos do pecíolo; LEN.VP- comprimento dos vasos do pecíolo; LOG.KH.VP- condutividade hidráulica teórica do pecíolo; D.VW- densidade de vasos no tronco principal; GROUPS VW- agrupamento dos vasos no tronco principal; A.LUM.VW- área do lúmen dos vasos do tronco principal.

Material Suplementar

Tabela suplementar 1. Valores médios (\pm desvio padrão) dos atributos funcionais de *I. laurina* (Sw.) Willd nas três áreas de estudo. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo (One-Way Anova, $p \leq 0.05$).

Traits	<i>Inga laurina</i>								
	RES			FES			FOM		
Physiology									
Chlorophyll a/b	1,29	\pm	0,09 a	0,64	\pm	0,2 b	1,51	\pm	0,85 a
Chlorophyll/carotenoids	6,43	\pm	1,2 a	10,91	\pm	11 b	4,18	\pm	8,18 a
Petiole Anatomy									
Petiole area (μm)	1987378,63	\pm	474060,29 a	2351294,94	\pm	314278,17 a	3470651,02	\pm	1053119,48 b
Vascular cylinder area (μm)	1054081,60	\pm	270464,43 a	734847,03	\pm	152874,05 b	508340,35	\pm	97140,23 c
Vessel wall thickness (μm)	2,85	\pm	0,51 a	3,28	\pm	0,43 b	4,00	\pm	0,61 c
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	5,89	\pm	0,1 a	8,72	\pm	0,1 b	8,80	\pm	0,11 c
Vulnerability index	1,06	\pm	0,32 a	2,32	\pm	0,64 b	2,78	\pm	0,67 c
Branch Anatomy									
Vessel wall thickness (μm)	5,23	\pm	0,99 a	6,15	\pm	0,93 b	6,62	\pm	0,74 c
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	8,89	\pm	1,26 a	10,60	\pm	1,83 a	10,89	\pm	1,28 b
Vulnerability index	0,46	\pm	0,18 a	1,62	\pm	0,43 b	2,29	\pm	0,53 c
Mesomorphy index	95,95	\pm	48,25 a	417,68	\pm	153,26 b	673,58	\pm	197,59 c
Wood Anatomy									
Vessel wall thickness (μm)	5,33	\pm	0,96 a	5,96	\pm	0,97 b	6,88	\pm	1,03 c
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	7,82	\pm	1,23 a	9,64	\pm	1,85 a	9,77	\pm	1,22 b
Vulnerability index	18,13	\pm	11,1 a	31,87	\pm	14,9 b	38,04	\pm	16,33 c
Mesomorphy index	4992,62	\pm	3285,28 a	10583,81	\pm	4893,15 b	15196,93	\pm	7002,26 c

Tabela suplementar 2. Valores médios (\pm desvio padrão) dos atributos funcionais de *S. terebinthifolia* Raddi nas três áreas de estudo. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo (One-Way Anova, $p \leq 0.05$).

Traits	<i>Schinus terebinthifolia</i>								
	RES			FES			FOM		
Physiology									
Chlorophyll a/b	1,65	\pm	1,49 a	0,88	\pm	1,2 b	1,40	\pm	1,48 a
Chlorophyll/carotenoids	5,74	\pm	2,23 a	8,27	\pm	15,81 b	2,29	\pm	8,5 a
Petiole Anatomy									
Petiole area (μm)	2445871,19	\pm	282612,19 a	2952646,25	\pm	1080380,38 b	2963073,40	\pm	307679,58 b
Vascular cylinder area (μm)	709974,63	\pm	50150,26 a	535789,73	\pm	196437,18 b	553634,26	\pm	67530,14 b
Vessel wall thickness (μm)	2,83	\pm	0,44 a	3,96	\pm	0,54 b	4,13	\pm	0,6 b
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	6,08	\pm	0,08 a	8,94	\pm	0,17 b	8,99	\pm	0,09 b
Vulnerability index	0,57	\pm	0,14 a	1,33	\pm	0,53 b	1,61	\pm	0,33 c
Branch Anatomy									
Vessel wall thickness (μm)	2,55	\pm	0,4 a	3,28	\pm	0,43 b	5,32	\pm	0,86 c
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	9,16	\pm	1,27 a	11,11	\pm	1,84 b	11,26	\pm	1,24 c
Vulnerability index	0,17	\pm	0,03 a	0,30	\pm	0,06 b	0,51	\pm	0,12 c
Mesomorphy index	33,54	\pm	8,53 a	85,61	\pm	20,45 b	167,03	\pm	46,45 c
Wood Anatomy									
Vessel wall thickness (μm)	3,61	\pm	0,64 a	4,21	\pm	0,53 b	4,65	\pm	0,64 c
Log KH ($\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	8,85	\pm	1,25 a	10,77	\pm	1,86 b	11,01	\pm	1,26 c
Vulnerability index	0,80	\pm	0,25 a	1,01	\pm	0,3 b	1,33	\pm	0,49 c
Mesomorphy index	190,11	\pm	72,83 a	312,18	\pm	116,29 b	456,85	\pm	147,94 c

Tabela suplementar 3. Loadings dos principais atributos funcionais das espécies *Inga laurina* (Sw.) Willd e *Schinus terebinthifolia* Raddi com o componente principal PC1 e PC2 (foram selecionados como principais os valores acima de 0,8). Legenda: AD.CUT- cutícula adaxial; AB.CUT- cutícula abaxial; AB.EP- epiderme abaxial; LB- lâmina foliar; PAL- parênquima paliçádico; CLO A- clorofila a; A.LUM.VP- área do lúmen dos vasos do pecíolo; WALL.VP- espessura da parede dos vasos do pecíolo; LEN.VP- comprimento dos vasos do pecíolo; LOG.KH.VP- condutividade hidráulica teórica do pecíolo; D.VW- densidade de vasos no tronco principal; GROUPS VW- agrupamento dos vasos no tronco principal; A.LUM.VW- área do lúmen dos vasos do tronco principal.

Traits	PC 1	PC 2
AD.CUT	0,8773	0,3448
AB.CUT	0,9147	0,0557
AB.EP	0,8070	0,4266
LB	0,8958	-0,0570
PAL	0,8672	-0,1376
CLO A	0,8273	-0,3209
A.LUM.VP	-0,9504	0,1610
WALL.VP	-0,8344	0,4105
LEN.VP	-0,8653	0,4271
LOG.KH.VP	-0,9008	0,2372
D.VW	0,3356	0,9215
GROUPS VW	0,3373	0,9151
A.LUM.VW	-0,2288	-0,8704

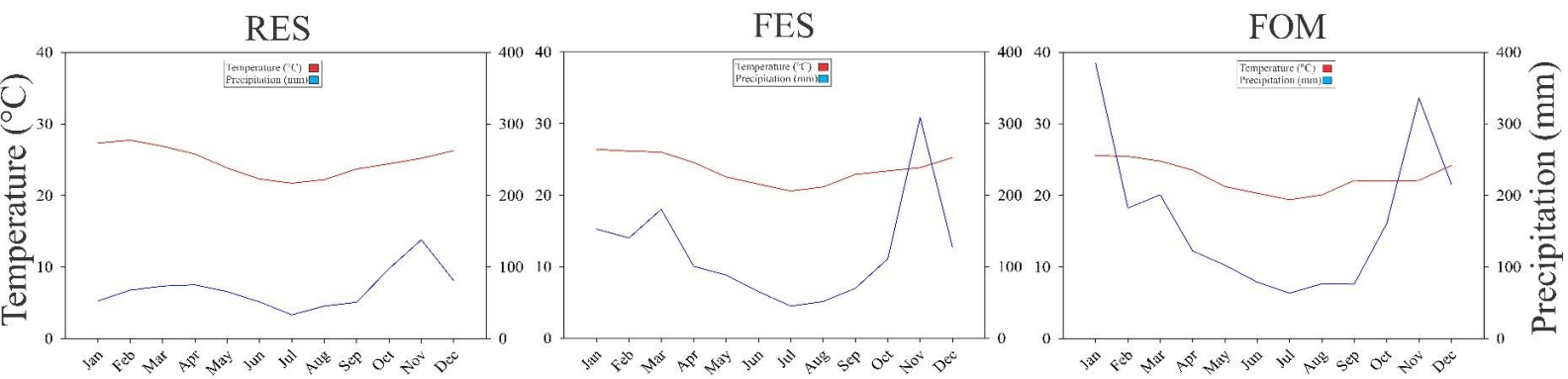


Figura suplementar 1. Diagramas climáticos das áreas de estudo. Diagramas climáticos demonstrando as médias mensais de temperatura e precipitação dos últimos anos nas três áreas de estudo. (Dados médios entre os anos de 2016-2021 obtidos através do Instituto Nacional de Meteorologia para FOM e FES, e dados cedidos pela Empresa Prumo para RES).

10. Plasticidade, integração e variação fenotípica explicam a distribuição de duas espécies dominantes ao longo de um gradiente hídrico em florestas neotropicais brasileiras

Gabriel Silva de Oliveira, Saulo Pireda, Dhiego da Silva Oliveira, Gabriel do Amaral Ferreira, Maura Da Cunha

Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Setor de Biologia Vegetal, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes – RJ.

RESUMO

A Mata Atlântica é um dos domínios mais heterogêneos e biodiversos das regiões neotropicais do planeta, sendo constituída por fitofitofisionomias com características distintas, como as Florestas Ombrófilas Densas (ambientes úmidos), Florestas Estacionais Semidecíduais (ambientes com verão chuvoso e inverno seco) e as restingas (ambientes secos). As heterogeneidades na disponibilidade hídrica entre essas três fitofisionomias da Mata Atlântica constituem um gradiente hídrico natural que podem impor restrições na distribuição das plantas, assim como provocar alteração de padrões fenotípicos nas espécies. No entanto, duas espécies neotropicais, *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae) são capazes de co-ocorrerem ao longo desse gradiente hídrico. Nesse sentido, este estudo tem como objetivo compreender os mecanismos fenotípicos que ajudam a explicar a tolerância dessas espécies às condições hídricas distintas dessas três fitofisionomias. Para isso, foram coletadas amostras de madeira, galhos e cinco folhas de cinco indivíduos em cada área. O material foi processado segundo as técnicas usuais identificação de atributos morfoanatômicos e relacionado ao rendimento fotossintético das plantas. Os dados obtidos a partir dessas análises foram submetidos às equações matemáticas empregadas para a determinação da plasticidade, integração e variação fenotípica. Os resultados demonstram que ambas as espécies apresentam multiplas covariações funcionais entre seus atributos, porém maiores índices de integração foram encontrados entre os atributos foliares. Através da correlação de Pearson foi possível observar uma relação positiva entre a plasticidade e integração fenotípica para ambas as espécies ao longo do gradiente hídrico. Adicionalmente, observamos que altos valores de variação fenotípica intrapopulacional se sobreporam à integração fenotípica em cada área, apresentando relação com “*slopes*” negativos. A partir desse estudo, foi possível concluir que a distribuição de ambas as espécies ao longo do gradiente hídrico é controlada por mecanismos sinérgicos entre plasticidade e integração fenotípica. Além disso, sugerimos que as três populações das espécies podem apresentar níveis de “ruídos de desenvolvimento” que geram flutuações fenotípicas assimétricas, podendo auxiliar na tolerância de mudanças climáticas atuais e futuras.

Palavras-chaves: atributos funcionais; estresse hídrico; Mata Atlântica; aclimação.

1. Introdução

As regiões neotropicais são territórios biogeográficos heterogêneos com alta diversidade (Townsend et al., 2008; Raven et al., 2020). Nessas regiões estão inseridos vários domínios como a Amazônia, Caatinga, Cerrado e a Mata Atlântica e abriga sete dos 35 hotspots de conservação mundial (Williams et al., 2011; Lima et al., 2018). Recentemente, Antonelli (2022) alertou que a biodiversidade neotropical está se desintegrando rapidamente devido a intensificação das ações antrópicas e mudanças climáticas. A Mata Atlântica é um exemplo clássico de domínio neotropical fragilizado, resultado do uso indevido do solo, extrativismo indiscriminado, expansão urbana e eventos de desertificação impulsionados pelas mudanças climáticas (Lira et al., 2012; Lembi et al., 2020; Bohn et al., 2021; Carlucci et al., 2021).

A Mata Atlântica é um ambiente heterogêneo, sendo constituído por várias fitofisionomias com características microambientais e edáficas distintas (Ribeiro et al., 2009). Por exemplo, a Floresta Ombrófila Densa é caracterizada por apresentar altos índices pluviométricos constantes ao longo do ano (~2.000mm anuais), temperaturas amenas (22,6 °C) e solo com alta capacidade de retenção de água e nutrientes (Fernandes, 2003; Borges et al., 2022). Já as Florestas Estacionais Semidecíduais apresentam um verão chuvoso com uma estação muito seca no inverno (~1.200mm anuais), temperaturas moderadas (29 °C), além de um solo úmido e rico em nutrientes (Villela et al., 2006; Xu et al., 2016). Por outro lado, as restingas são ambientes com características mais estressantes, como baixos índices pluviométricos anuais (~800mm anuais), temperaturas elevadas (33 °C) e solo arenoso com baixa capacidade de retenção de água e pobre nutricionalmente (Pireda et al., 2019).

As diferenças ambientais existentes entre estas três fitofisionomias da Mata Atlântica demonstram claramente a presença de um gradiente hídrico que pode impactar diretamente na distribuição e nos padrões fenotípicos das espécies. Alguns estudos têm apontado que a distribuição de espécies lenhosas em florestas tropicais está diretamente relacionada a disponibilidade de chuvas e água no solo (Daws et al., 2002; Engelbrecht et al., 2007; Villa et al., 2019). Além disso, outros estudos têm demonstrado que a tolerância das espécies tropicais em gradientes hídricos está intimamente relacionado à ajustes funcionais dos órgãos vegetativos, principalmente a folha e a madeira (Maharjan et al., 2011; Sterck et al., 2011; Oliveira et al., 2018; Pinho et al., 2019; Chaturvedi et al., 2021; Álvarez-Cansino et al., 2022; Neves et al., 2022).

No entanto, ainda são poucos trabalhos que demonstram os ajustes fenotípicos e/ou integrações funcionais dos atributos da folha e da madeira de espécies tropicais em ambientes com disponibilidade hídrica distinta. Santos e colaboradores (2021) demonstraram que a população de *Maprounea guianensis* (Euphorbiaceae Juss.) em ambiente de Floresta Tropical Estacional seca apresentam índices de plasticidade fenotípica mais elevados quando comparada a população ocorrente em Floresta Tropical Úmida. Recentemente, Simioni et al. (no prelo) encontraram múltiplas integrações funcionais ao analisarem as características anatômicas relacionadas ao funcionamento hidráulico de folhas e ramos em plantas da Savana Amazônica. Porém, é evidente que a quantidade de estudos sobre plasticidade e integração fenotípica em espécies neotropicais ainda são muito escassos.

A plasticidade pode ser definida como um aspecto que um determinado atributo pode assumir em resposta a um estímulo ambiental qualquer (Nicotra et al., 2010). O processo da geração de plasticidade ocorre em quatro etapas: (i). Percepção dos estímulos ambientais; (ii). Indução da cascata de mensageiros secundários; (iii). Regulação de genes específicos; (iv). Expressão de fenótipos funcionais ao estímulo ambiental (Nicotra et al., 2010). No entanto, vale ressaltar a diferença conceitual entre plasticidade fenotípica e variação fenotípica. A variação fenotípica é definida como múltiplas expressões fenotípicas dentro de uma população e ambiente, tendo como origem fatores genéticos e microambientais (Holme e Gregersen, 2019; Arenas et al., 2021; Souza et al., 2021). A variação fenotípica também tem sido compreendida como “ruídos de desenvolvimento”, pois podem gerar flutuações fenotípicas assimétricas em indivíduos da população, além da possibilidade de servir como base fundamental para seleção natural e evolução de fenótipos adaptativos (Draghi, 2019; Zakharov et al., 2022).

Além da variação e da plasticidade, outro mecanismo importante que as plantas podem desenvolver para tolerar os fatores ambientais é a integração fenotípica (Matesanz et al., 2021). A integração fenotípica é compreendida como a rede de covariações funcionais entre os diferentes atributos das plantas (Schlichting, 1986; Pigliucci, 2003). A relação entre integração e plasticidade fenotípica foi por muitos anos vista como antagônica, pois acreditava-se que a maior ligação entre os atributos limitaria seu intervalo de variação (Schlichting, 1989; Gianoli, 2001; Valladares et al., 2007; Gianoli e Palacio-López, 2009; Matesanz et al., 2010). No entanto, sabe-se que a integração e plasticidade fenotípica podem apresentar relações positivas e atuarem conjuntamente para melhorar a performance das plantas (Godoy et al., 2012; Pireda et al., 2019; Matesanz et

al., 2021; Borges et al., 2022). Em contrapartida, recentemente Matesanz e colaboradores (2021) mostraram que a variação fenotípica pode limitar a integração, demonstrando relações negativas.

Em suma, estudos envolvendo as relações entre plasticidade, variação e integração fenotípica com espécies tropicais são essenciais para compreender os mecanismos adaptativos das plantas. Pois, tais relações podem servir como agentes tamponadores, preditores e gerenciadores de alterações nas comunidades provocadas pelos efeitos das mudanças climáticas. A utilização do gradiente hídrico formado naturalmente pelas diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica (Florestas Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual e Restinga), assim como a utilização de espécies dominantes das Florestas Tropicais no Brasil, como *Inga laurina* (Sw.) Willd e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Lorenzi e Souza, 1998; Matos e Queiroz, 2009) permitem uma investigação nessa perspectiva. Baseado nesse contexto, temos como objetivo compreender como as espécies ajustam e/ou integram os atributos da folha e da madeira em resposta ao gradiente hídrico. Sendo assim, esperamos responder os seguintes questionamentos: (i) As espécies investem majoritariamente em ajustes ou correlações funcionais entre seus atributos ao longo do gradiente hídrico? (ii) Existem diferenças entre os mecanismos plásticos e integrativos entre a folha e madeira para as duas espécies ao longo do gradiente hídrico? (iii) A plasticidade e integração fenotípica atuam sinergicamente ou antagonicamente no processo aclimatativo das espécies ao gradiente hídrico? (iv) Existem altos índices de variação fenotípica intrapopulacional entre as fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico? (v) A variação fenotípica pode limitar as correlações funcionais entre os atributos da folha e da madeira das espécies estudadas?

2. Material e métodos

2.1 Áreas de estudo, seleção das espécies e coleta de material

O estudo foi realizado em três fragmentos da Mata Atlântica que apresentavam características heterogêneas na disponibilidade hídrica ao ponto de constituírem um gradiente hídrico (Fig. 1 e Fig. Sup. 1). Partindo desse princípio, foram selecionadas as seguintes fitofisionomias: 1. Floresta Ombrófila Densa – Reserva Biológica de Poço das Antas, localizada em Silva Jardim-RJ, Brazil (22°30' S, 42°15' W) como ambiente mais úmido; 2. Floresta Estacional Semidecidual – Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, localizada em São Francisco do Itabapoana-RJ, Brazil (21°41' S, 41°07' W), como ambiente intermediário; 3. Restinga – Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda

Caruara, localizada em São João da Barra-RJ, Brazil (21° 79` S e 41° 04` W) como ambiente mais seco (Fig. 1 e Fig. Sup. 1).

A seleção das espécies foi baseada na capacidade de co-ocorrência ao longo do gradiente hídrico. Para isso foram realizadas buscas em inventários florísticos e estudos fitossociológicos nas três áreas constituintes do gradiente hídrico (Assumpção e Nascimento, 2000; Carvalho et al., 2006; Guedes-Bruni et al., 2006; Abreu et al., 2014). Além disso, selecionamos espécies que apresentassem uma amplitude de ocorrência em diferentes domínios neotropicais brasileiros. Para isso, foi realizada uma consulta no site REFLORA: Flora e Funga do Brasil do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (<<https://reflora.jbrj.gov.br/>>). A partir dessas buscas, foi selecionada as espécies *Inga laurina* (Sw.) Willd (Fabaceae) e *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae).

Após o delineamento experimental, foram selecionados cinco indivíduos de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* nas três áreas de estudo. Destas espécies foram coletadas cinco folhas completamente expandidas sem sinais de necrose na porção superior do dossel, duas amostras do caule principal coletadas a 1.30m acima do solo por método não destrutivo através da Sonda de Pressler e um galho da parte externa do dossel a cerca de 3,5 m de altura dos quais foram coletados ramos de aproximadamente 5 cm de diâmetro como fragmento do galho.

As coletas das amostras de folhas e madeira, assim como as análises de rendimento fotossintético que serão descritas a seguir, foram realizadas na estação seca (inverno) no período entre 12h-14h.

2.1 Atributos morfoanatômicos das folhas

Para obtenção dos atributos morfológicos discos de 0.5 cm de diâmetro foram retirados do terço médio das folhas e colocados em estufa a 55 °C por 72 h para obtenção da massa seca, em seguida foi calculado a massa foliar específica (LSM g m^{-2}) = Massa seca/Área do disco (Kluge e Ting, 1978). Para a determinação da Área foliar (LA cm^2), utilizou-se as mesmas folhas das quais foram retirados os discos foliares. Para isso, as folhas foram escaneadas (Scanjet 200, HP) e posteriormente analisadas, utilizando o programa de processamento de imagem Image J.

A mensuração das características anatômicas foi realizada nas mesmas folhas utilizadas nas análises morfológicas. Para isso, secções transversais à mão livre do terço mediano foram obtidas para que pudéssemos determinar com precisão as variações na espessura da lâmina foliar, cutículas e epidermes adaxial e abaxial, parênquima paliçádico e lacunoso, além da camada subepidérmica (exclusiva de *S. terebinthifolia*).

Adicionalmente, parte das folhas foram dissociadas pelo método de Franklin (1945) para a determinação da densidade (mm^2) e área (μm^2) dos estômatos. Em seguida, as secções transversais e dissociadas das folhas foram montadas em lâminas e lamínulas com glicerina e observadas através do microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Germany), acoplado ao sistema de captura de imagem (Moticam Pro 282B, Hong Kong). Foram capturadas cinco imagens por campos que posteriormente foram processadas e analisadas através do software de processamento de imagem Image Pro-Plus.

2.2 Análises do rendimento fotossintético

Para as análises de rendimento fotossintético foram padronizadas cinco folhas completamente expandidas, sem sinais de necrose, localizadas próximas as regiões onde as folhas utilizadas para as análises morfoanatômicas foram coletadas.

As análises de trocas gasosas foliares foram realizadas no período entre 12-14 horas utilizando um analisador de gases infravermelho (LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd., Reino Unido), em que a câmara de análise estava configurada seguindo os padrões de temperatura, umidade e radiação fotosinteticamente ativa do ambiente. O CO_2 foi capturado diretamente do ambiente a aproximadamente dois metros de altura acima do solo com auxílio de uma sonda. As variáveis analisadas foram: taxa fotossintética líquida (A), concentração interna de CO_2 (ci), taxa de transpiração (E) e condutância estomática (gs).

A emissão de fluorescência da clorofila *a* foi realizada para avaliar o rendimento quântico dos fotossistemas II. As análises foram realizadas em folhas próximas as selecionadas para as análises de trocas gasosas, e no mesmo horário (12-14h). Para isso foi utilizado um fluorímetro portátil (OS5p Opti-Sciences, Reino Unido). Inicialmente, as folhas foram submetidas à adaptação ao escuro por 30min com auxílio de pinças e depois expostas à luz vermelha modulada de baixa intensidade ($\pm 6 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ a 660 nm), seguida pela exposição à luz branca actínica de alta intensidade ($\pm 10.000 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) aplicada durante 0,8seg (Genty et al., 1989; Van Kooten e Snel, 1990). As variáveis determinadas foram: rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm), índice de performance fotossintético (Pi) e o fluxo de energia dissipada a processos não-fotoquímicos (DI0/RC) (Stirbet et al., 2018) utilizando o teste OJIP, além do rendimento quântico efetivo do PSII (YII) e da taxa de transporte de elétrons (ETR) pelo teste Y.

Para a determinação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos, foram retirados discos de 0,5 cm de diâmetro das mesmas folhas utilizadas para análise de emissão da fluorescência da clorofila *a*. Os discos foram mantidos no escuro em eppendorfs contendo

1,5 ml de solvente orgânico (dimetilsulfóxido, DMSO) por até três dias para evitar a fotoxidação dos pigmentos. O extrato obtido pelo solvente orgânico contendo os pigmentos fotossintéticos foi então analisado em espectrofotômetro (TCC-240A, Shimadzu, Japão) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665nm. Os cálculos utilizados para determinar as concentrações de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides, seguiram a metodologia proposta por Wellburn (1994).

2.3 Atributos da madeira

As amostras do tronco principal a 1.30m do solo e dos galhos do dossel foram seccionadas em micrótomo de deslize (SM2010 R, Leica, Alemanha) na seção transversal com uma espessura média de 15 µm. O material seccionado foi clarificado em hipoclorito de sódio 50 %, desidratado em série crescente de etanol e corado com azul de Astra e Safranina hidroalcoólica (Johansen, 1940). Posteriormente, as seções foram imersas em acetato de butila e montadas em lâminas permanentes com Entellan® (Burger e Richter, 1991). Para a obtenção do macerado, os corpos de prova da madeira foram submetidos à solução de Franklin (Kraus e Arduin, 1997) e colocados em estufa a 60 °C até o material começar a desintegrar. Após esse procedimento, o material foi corado com Safranina aquosa e montado em lâminas semipermanentes com solução aquosa de glicerina.

A partir desse processamento foram avaliados os seguintes atributos em amostras do tronco principal e nos galhos: frequência de vasos/mm², área do lúmen dos vasos, espessura da parede dos vasos, porcentagem / mm² de vasos, porcentagem / mm² de parênquima radial e axial, porcentagem/mm² de fibras e condutividade hidráulica teórica (Kh) (Sterck et al., 2008). Todas as aquisições das imagens foram realizadas em microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Alemanha), acoplado ao sistema de captura de imagem (Moticam Pro 282B, Hong Kong). As imagens foram avaliadas pelo programa de processamento de imagem Image Pro-Plus para as análises da madeira, tendo todas as mensurações quantitativas realizadas nos corpos de prova executadas seguindo as regras estabelecidas pelo IAWA Committee (1989).

2.4 Índices de variação, plasticidade e integração fenotípica

O índice de variação fenotípica (PVI) dos atributos em cada área foi calculado através da equação proposta por Valladares et al. (2006):

$$PVI = \frac{Máximo - Mínimo}{Máximo}$$

onde, Máximo= ao valor médio máximo e Mínimo= ao valor médio mínimo.

O índice de plasticidade das distâncias relativas (RDPI) dos atributos ao longo do gradiente estabelecido entre as três áreas foi calculado através da equação proposta por Valladares et al. (2006):

$$RDPI = \frac{\sum(d_{ij \rightarrow i'j'})}{(x_{i'j'} + x_{ij})} / n$$

onde, i = áreas de estudo; j = número de indivíduos; $d_{ij \rightarrow i'j'}$ = a distância relativa entre os atributos, onde os valores das repetições são subtraídos; $x_{i'j'} + x_{ij}$ = a soma dos valores das repetições; e n = número total de distâncias.

A integração fenotípica (PI) dos atributos foi calculada através da equação proposta por (Schlichting, 1986; Schlichting and Pigliucci, 1998):

$$PI = (N^{\circ} \text{Correlações Significativas} * 100) / N^{\circ} \text{Correlações Total}$$

Onde $N^{\circ} \text{Correlações Significativas}$ = número de correlações significativas e $N^{\circ} \text{Correlações Total}$ = número total de correlações entre os atributos.

O PVI, RDPI e PI foram calculados individualmente para cada atributo avaliado e posteriormente estabelecido o total a partir da média dos valores obtidos para cada atributo. Os valores de PVI, RDPI e PI variam de 0 a 1, onde 0 representa nenhuma variação, plasticidade ou integração, e 1 representa variação, plasticidade ou integração máxima do atributo (Valladares et al., 2006; Godoy et al., 2012).

2.5 Análises estatísticas

Para verificação da normalidade dos dados, foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk 1965) utilizando o Software R. Atributos que não apresentavam distribuição normal foram transformados pelo logaritmo de base 10 ou pela raiz quadrada. A homogeneidade dos dados foi testada pelo teste de Levene (Zar, 2010), as análises da correlação de Pearson e a avaliação da significância das diferenças entre as médias das áreas foram feitas utilizando o Teste de ANOVA seguido pelo teste de Tukey ($p < 0.05$) (Tukey, 1953) utilizando o Software R. Para as análises de regressão foi utilizado o programa Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA).

3. Resultados

3.1 Aclimação ao gradiente hídrico envolve uma alta integração fenotípica nos atributos funcionais da folha e da madeira

Ambas as espécies apresentaram um fenótipo mais integrado do que plástico, considerando o gradiente hídrico formado pelas três fitofisionomias da Mata Atlântica (Fig. 2 A-D). No entanto, as folhas apresentaram uma maior correlação funcional entre seus atributos quando comparadas à madeira, sendo encontrados para *Inga laurina* valores de $PI_{\text{leaf}} = 0,67$ e $PI_{\text{wood}} = 0,34$, e para *Schinus terebinthifolia* valores de $PI_{\text{leaf}} =$

0,64 e $PI_{wood} = 0,33$ (Fig. 2 A-D e Fig. 3 A-D). A maior integração fenotípica foliar foi alavancada pelo fato de ambas as espécies apresentarem atributos com valores de PI oscilando entre 0,5 e 1,0 (p. ex. AD.CUT, D.STO, CLOA), enquanto os atributos do lenho apresentaram valores de PI variando entre 0,3 e 0,6 (p. ex., LEN.VW, A.LUM.VB, WALL.VB) (Tab. Sup. 2).

A plasticidade fenotípica para ambos os órgãos e espécies ao longo do gradiente hídrico apresentaram valores consideravelmente inferiores aos encontrados para integração fenotípica (Fig. 2 A-D). Através da determinação do índice de plasticidade das distâncias relativas (RDPI) foi possível observar que *Inga laurina* apresentou valores de $RDPI_{leaf} = 0,20$ e $RDPI_{wood} = 0,20$, e *Schinus terebinthifolia* $RDPI_{leaf} = 0,21$ e $RDPI_{wood} = 0,16$ (Fig. 2 A-D). Os baixos valores encontrados para plasticidade fenotípica se tornam mais evidentes ao analisar os valores de RDPI individualizados para cada atributo da folha e da madeira das duas espécies, onde foi possível observar uma faixa de oscilação de RDPI entre 0 a 0,5, muito inferior a encontrada para integração fenotípica que foi de PI entre 0,3 a 1,0 (Tab. Sup. 2).

3.2 Plasticidade e integração fenotípica apresentaram relações positivas em resposta ao gradiente hídrico

Através da correlação de Pearson ($p \leq 0,05$) foi possível demonstrar a existência de relações positivas significativas entre a plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) de *Inga laurina* ($r^2 = 0,132$; $p \leq 0,042$) e *Schinus terebinthifolia* ($r^2 = 0,141$; $p \leq 0,021$), quando é levado em consideração as condições heterogêneas impostas pelo gradiente hídrico formado pelas três fitofisionomias da Mata Atlântica (Fig. 4A e B). No entanto, quando essa relação foi aplicada de forma individualizada a nível de órgão, foram observadas correlações positivas significativas entre RDPI e PI apenas para a madeira, tanto de *I. laurina* ($r^2 = 0,122$; $p \leq 0,044$), quanto de *S. terebinthifolia* ($r^2 = 0,113$; $p \leq 0,045$) (Fig.4 C e D). Porém, para as folhas de ambas as espécies não foram detectadas correlações significantivas entre RDPI e PI ao longo do gradiente hídrico (Fig. 4E e F).

3.3 As variações fenotípicas intrapopulacionais se sobrepõem a integração fenotípica

A variação fenotípica (PVI) e a integração fenotípica (PI) foram calculadas separadamente para as populações de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* presentes em cada fitofisionomia constituinte do gradiente hídrico. Os resultados obtidos demonstraram que os valores médios de PVI para os diferentes grupos funcionais de atributos da folha (morfológicos, anatômicos e fisiológicos) e da madeira (anatômico e porcentagem) de ambas as espécies são significativamente superiores aos valores obtidos

para integração fenotípica (PI) (Fig. 5A-F e Fig. 6A-F). A sobreposição da variação fenotípica sobre a integração fenotípica fica nitidamente expressa ao analisar separadamente cada atributo funcional nas três populações de *I. laurina* e *S. terebinthifolia*. Os resultados demonstraram uma grande quantidade de atributos apresentando alta variação fenotípica, com faixa de oscilação de PVI entre 0,2 a 1,0, enquanto a integração fenotípica apresentava valores de PI oscilando entre 0 a 0,4 (Tab. Sup. 3 e Tab. Sup. 4). A baixa integração fenotípica fica evidente através das matrizes de correlação (Pearson, $p \leq 0.05$), que demonstraram poucas correlações significativas entre os atributos funcionais de ambas as espécies nas três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico (Fig. Sup. 3A-D e Fig. Sup. 4A-D).

3.4 Variação fenotípica e integração fenotípica apresentam relações negativas ou de neutralidade

A variação fenotípica e a integração fenotípica demonstraram relações diferentes entre as duas espécies. Para *Inga laurina* a relação entre variação e integração fenotípica foi de neutralidade nas populações da Restinga ($r^2 = 0,006$; $p = 0,622$) e Floresta Ombrófila Densa ($r^2 = 0,0009$; $p = 0,995$). No entanto, para a população da Floresta Estacional Semidecidual a relação foi significativamente negativa ($r^2 = -0,177$; $p = 0,041$) (Fig. 7 A-I). Por outro lado, *Schinus terebinthifolia* apresentou relações negativas e significantes entre variação e integração fenotípica nas populações de Restinga ($r^2 = -0,112$; $p = 0,033$) e Floresta Estacional Semidecidual ($r^2 = -0,211$; $p = 0,019$), enquanto para a população da Floresta Ombrófila Densa a relação foi de neutralidade ($r^2 = -0,033$; $p = 0,244$) (Fig. 8A-I).

4. Discussão

A relação entre plasticidade e integração fenotípica ainda não é completamente compreendida. Alguns autores apontam que a relação entre a plasticidade e integração fenotípica podem apresentar correlações com “slopes” negativos (Gianoli e Palacio-López, 2009; Godoy et al., 2012), enquanto outros estudos demonstram que em determinadas condições essa relação pode assumir “slopes” positivos (Pireda et al., 2019; Borges et al., 2022). A fim de tentar esclarecer alguns pontos sobre essa ambiguidade conceitual, nós consideramos analisar como duas espécies nativas (*Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia*) conseguem coocorrer ao longo do gradiente hídrico formado por três diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica. Como demonstrado nos resultados, as duas espécies apresentaram múltiplas integrações funcionais entre os atributos da folha e da madeira, apresentando “slopes” positivos entre a plasticidade e integração fenotípica

quando consideradas as heterogeneidades ambientais do gradiente hídrico. Porém, ao considerarmos as variações fenotípicas intrapopulacionais de cada área separadamente, essa relação assumiu um “slope” negativo ou neutro dependendo da espécie e do ambiente.

4.1 Por que o gradiente hídrico induziu fenótipos mais integrados?

As plantas mediante condições ambientais heterogêneas podem modificar aleatoriamente atributos funcionais individuais, porém as chances de obterem sucesso aclimatativo reduzem consideravelmente, pois nem todas as alterações fenotípicas repercutem positivamente sobre sua performance (Valladares et al., 2007; Kreyling et al., 2019). No entanto, quando as plantas conseguem estabelecer padrões coerentes e complexos de integração entre diferentes caracteres funcionais, as chances de obterem sucesso adaptativo e / ou aclimatativo são muito maiores (Schlichting, 1986; Pigliucci, 2003). Partindo dessa premissa, é aceitável admitir que a habilidade de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* de coocorrerem ao longo do gradiente hídrico esteja relacionado às suas capacidades de estabelecerem fortes integrações entre diferentes atributos, como ficou evidente na matriz de correlação de Pearson.

Os resultados evidenciaram que o gradiente hídrico induziu uma maior integração fenotípica entre os caracteres foliares quando comparado aos da madeira em ambas as espécies estudadas. A maior integração fenotípica foliar pode ser explicada pelo fato de que à medida em que as etapas ontogenéticas das folhas avançam, ocorre uma tendência de canalização dos atributos em direção a mecanismos de variações mais coordenadas e integrativas (Damián et al., 2017). Já as etapas de ontogenia da madeira são demarcadas pelo desenvolvimento de características que por vezes podem se contrapor ou estabelecer covariâncias não funcionais (*trade-offs*) (Rungwattana e Hietz, 2018).

Além disso, é importante considerar as características fenológicas das duas espécies, pois tanto *Inga laurina* quanto *Schinus terebinthifolia* são classificadas como perenes (Lorenzi, 1992; Carvalho, 2003). As espécies perenes apresentam baixas taxa de renovação foliar e precisam estabelecer mecanismos eficazes de integração entre os atributos base do espectro econômico foliar e do uso eficiente da água (Wright et al., 2004). Essa necessidade cresce principalmente quando as plantas estão sujeitas a ambientes onde as disponibilidades de recursos são limitadas (Chabot e Hicks, 1982). Os resultados obtidos nesse estudo vão de encontro a essa premissa, pois foi possível observar que as heterogeneidades na disponibilidade de água ao longo do gradiente hídrico induziram integrações múltiplas entre vários atributos importantes do espectro

econômico foliar (p. ex., LSM, LA, espessura dos parênquimas clorofilianos, A, ci, Fv/Fm, PI e YII) (Wright et al., 2004; Vitória et al., 2019; Guimarães et al., 2022) e do uso eficiente da água (p. ex., espessamento das epidermes e cutículas foliares, gs, E, e densidade estomática) (Guerrieri et al., 2019; Pireda et al., 2019).

A partir desse estudo fica nítido que quanto mais integrado for o fenótipo das plantas, mais eficazes serão suas respostas aclimatativas a ambientes contrastantes, como é o caso do gradiente hídrico formado pelas três fitofisionomias da Mata Atlântica.

4.2 A relação positiva entre plasticidade e integração fenotípica reflete as respostas coordenadas das plantas ao gradiente hídrico

A relação positiva entre a plasticidade e integração fenotípica comprovam que a aclimação ao gradiente hídrico é coordenada por mecanismos coesos entre diferentes atributos da folha e da madeira nas espécies estudadas. Alguns trabalhos têm demonstrado que as relações positivas entre a plasticidade e integração fenotípica favorecem a aclimação das plantas em ambientes estressantes e heterogêneos (Zimmermann et al., 2016; Pireda et al., 2019; Matesanz et al., 2021; Borges et al., 2022). Contudo, vale ressaltar que Gianoli e Palacio-López (2009) encontraram associações negativas entre a plasticidade e integração fenotípica para *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) e *Lippia alba* (Verbenaceae) quando submetidas respectivamente as condições de sombreamento e seca. No entanto, os próprios autores destacam que essa relação pode ser reflexo da pequena quantidade de atributos analisados. Nós destacamos ainda o fato de Gianoli e Palacio-López (2009) terem utilizados apenas atributos morfológicos para avaliar as associações entre a plasticidade e integração fenotípica. Nós defendemos a hipótese de que quanto mais diversa for a natureza dos atributos (p. ex. morfológicos, anatômicos, fisiológicos e bioquímicos) maiores serão as possibilidades do estabelecimento de integrações funcionais entre si. Godoy e colaboradores (2012) destacam que a plasticidade de atributos-chave das plantas pode disparar um efeito cascata, induzindo uma série de respostas plásticas em outros atributos distribuídos em níveis organizacionais distintos. Essa hipótese fica evidente no presente estudo, uma vez que atributos centrais do espectro econômico foliar (LSM, LA e A) (Wright et al., 2004) e do uso eficiente da água (gs e E) (Guerrieri et al., 2019) apresentaram inúmeras covariações funcionais com outros caracteres das folhas, contribuindo para aclimação efetiva das espécies ao gradiente hídrico (Fig. 3).

Schlichting (1986) definiu a integração fenotípica como sendo um mecanismo importante, pois permite que o fenótipo das plantas mude de forma coerente de um

ambiente para outro. Posteriormente, Pigliucci (2003) relata que a integração fenotípica se refere ao estudo de padrões complexos de covariação entre características funcionalmente relacionadas em um determinado organismo. Baseado nessas definições, é intuitivo imaginar que a plasticidade e integração fenotípica apresentem relações positivas e atuem sincronicamente na aclimação das plantas a ambientes com condições heterogêneas, como as observadas para o gradiente hídrico no presente estudo.

4.3 A variação fenotípica se contrapõe à integração devido a presença de múltiplas possibilidades fenotípicas presentes em diferentes populações

A sobreposição da variação fenotípica intrapopulacional, assim como sua relação negativa com a integração fenotípica é um resultado interessante, pois demonstra a existência de múltiplas possibilidades fenotípicas dentro de cada população de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* nas áreas que compõem o gradiente hídrico. Matesanz e colaboradores (2021) também encontraram relações negativas entre a variação fenotípica e a integração, relacionando esses resultados à expressão de múltiplas réplicas de um genótipo no fenótipo. Esta correlação negativa pode ocorrer nas espécies por diferenças genéticas entre indivíduos, efeitos microambientais e instabilidades no desenvolvimento (Matesanz et al., 2021). Zakharov e colaboradores (2020) definem que existe certa estabilidade no desenvolvimento das plantas e que o surgimento das variações fenotípicas intrapopulacionais pode ser considerado como “ruído de desenvolvimento”.

Os ruídos de desenvolvimento são eventos de origem diversificada que ocorrem naturalmente nos sistemas biológicos, onde características fenotípicas são formadas aleatoriamente durante a ontogenia (Kiskowski et al., 2019). Sendo assim, podem gerar flutuações fenotípicas assimétricas que distanciam esses indivíduos dos fenótipos simétricos dominantes na população (Zakharov et al., 2022). Dessa forma, a diminuição na estabilidade do desenvolvimento pode gerar um aumento das flutuações fenotípicas assimétricas (Zakharov et al., 2020). Em geral, os ruídos de desenvolvimento tendem a ser baixos em ambientes mais estáveis para uma determinada espécie, mas podem aumentar em função dos diversos estresses ambientais (Zakharov et al., 2022). De acordo com Draghi (2019), os ruídos de desenvolvimento ampliam as possibilidades de interação dos organismos com as heterogeneidades ambientais e podem propiciar condições favoráveis para a evolução da plasticidade fenotípica. Sendo assim, os ruídos de desenvolvimento podem ajudar os indivíduos fenotipicamente assimétricos a obter sucesso na competição com os simétricos frente às mudanças bruscas das condições ambientais (Draghi, 2019; Graham, 2021; Zakharov et al., 2022). Nesse caso, se os

indivíduos assimétricos obtiverem sucesso, é dado um importante passo de refinamento evolutivo dos atributos para a perpetuação da espécie (Marshall e Burgess, 2014; Klingenberg, 2019; Pélabon et al., 2021).

A alta variabilidade fenotípica intrapopulacional encontrada para as espécies são indicativos de que apresentam níveis de ruídos de desenvolvimento e também pode ajudar a entender a relação negativa observada entre a variação e integração fenotípica. Como as áreas estudadas possuem condições discrepantes, é esperado que os indivíduos das diferentes populações possam apresentar expressões fenotípicas distintas, tendo as integrações funcionais da população mais comprometidas. Damián et al. (2019), ao analisarem a relação entre a variação e a integração fenotípica dos atributos foliares de *Turnera velutina* (Passifloraceae) em uma área de dunas costeiras no México, demonstraram também que as instabilidades ambientais induziram altas variações que limitaram a magnitude da relação entre a variação e integração fenotípica. Sendo assim, a grande variabilidade fenotípica de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* podem torná-las competitivas a enfrentarem as heterogeneidades ambientais das fitofisionomias da Mata Atlântica e possivelmente aptas a tolerarem futuras alterações na paisagem natural provocadas por ações antrópicas e mudanças climáticas.

5. Conclusão

Os resultados demonstraram claramente uma predominância de padrões de integração entre os atributos de ambas as espécies ao longo do gradiente hídrico. No entanto, essas interconexões funcionais foram maiores entre os atributos foliares (~65.5%) quando comparadas aos da madeira (~33%). Embora os resultados tenham evidenciado uma predominância de fenótipo integrativo, ao analisarmos a relação entre integração e plasticidade fenotípica encontramos correlações positivas, demonstrando que ambos os mecanismos fenotípicos atuaram sinergicamente para a aclimação das espécies ao gradiente hídrico. A presença de altos índices de variações fenotípicas entre as três populações de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* permite sugerir a existência de níveis de “ruídos de desenvolvimento” intrapopulacionais que podem estar sendo gerados por fatores genéticos e/ou ambientais de cada respectiva área. Além disso, concluímos que as variações fenotípicas podem estabelecer relações negativas com a integração fenotípica, possivelmente pelo fato desses ruídos do desenvolvimento gerarem uma diversidade de fenótipos assimétricos que podem comprometer o estabelecimento de covariâncias entre os atributos.

Os passos futuros que estimulamos são estudos que forneçam informações sobre as bases moleculares que governam as relações entre plasticidade e integração fenotípica. Além disso, a identificação de padrões de desenvolvimento assimétricos promissores em populações neotropicais que possam ser considerados como evoluções fenotípicas são importantes, uma vez que podem tornar as plantas aptas para enfrentar as mudanças climáticas cada vez mais rápidas do planeta.

6. Agradecimentos

Agradecemos ao Herik Viana pela classificação taxonômica das espécies. Agradecemos ao Centro Multiusuário de Microscopia Avançada do LBCT/CBB/UENF pela infraestrutura laboratorial e técnica concedida para realização deste trabalho. Agradecemos ao INEA pela licença n° 018/2021, assim como ao SISBIO pela licença n° 78223-3 condida para a coleta de material botânico. Agradecemos aos responsáveis pela Reserva Biológica de Poço das Antas, Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba e da Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara pela colaboração no trabalho. Este estudo é parte da dissertação de mestrado do primeiro autor G.S.O. realizada no Programa de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro-UENF.

7. Financiamentos

Este estudo foi financiado por: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Financial Code 001; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); e Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ).

8. Referências bibliográficas

A.B. Nicotra, O.K. Atkin, S.P. Bonser, A.M. Davidson, E.J. Finnegan, U. Mathesius, P. Poot, M.D. Purugganan, C.L. Richards, F. Valladares, M. van Kleunen, Plant phenotypic plasticity in a changing climate, *Trends in Plant Science*, Volume 15, Issue 12, 2010, Pages 684-692, ISSN 1360-1385, <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>.

Abreu, K.M.P., Braga, J.M.A., Nascimento, M.T., 2014. Tree species diversity of coast allow land semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state, Brazil. *Biosc. J.* 30, 1529-1550.

Álvarez-Cansino, L., Comita, L. S., Jones, F. A., Manzané-Pinzón, E., Browne, L., & Engelbrecht, B. M. (2022). Turgor loss point predicts survival responses to experimental and natural drought in tropical tree seedlings.

Antonelli, A. (2022). The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), 8-24.

Arenas, S., Campo, J., Mastretta-Yanes, A., & Jaramillo-Correa, JP (2021). As interações genótipo-solo dentro da população conduzem à variação fenotípica em uma

floresta de abetos em recuperação no centro do México. *Forest Ecology and Management*, 494, 119293.

Assumpção, J.A.N., Nascimento, M.T., 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no Complexo Lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 14, 301–315.

Bohn, L., Lyra, G. B., Oliveira-Júnior, J. F., Zeri, M., & Cunha-Zeri, G. (2021). Desertification susceptibility over Rio de Janeiro, Brazil, based on aridity indices and geoprocessing. *International journal of climatology*, 41, E2600-E2614.

Borges, N.L., Pireda, S., Oliveira, D.d. et al. The functional variability of the morphoanatomical and physiological traits of native species leaves in a flooded tropical forest. *Trees* (2022).

Brodersen, C.R., & McElrone, A.J. (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, 108, 1-11. doi: 10.3389/fpls.2013.00108

Burger, L., & Richter, H. G. (1991). Anatomía da madeira Sao Paulo: nobel, 154p.

Carlucci, M. B., Marcilio-Silva, V., & Torezan, J. M. (2021). The southern Atlantic Forest: use, degradation, and perspectives for conservation. *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*, 91-111.

Carvalho, Paulo Ernani Ramalho. *Espécies Arbóreas Brasileiras / por Paulo Ernani Ramalho Carvalho*. Brasília : Embrapa Informação Tecnológica ; Colombo, PR : Embrapa. Florestas, 2003. 1v. (1.039p.); il; (Coleção Espécies Arbóreas Brasileiras). ISBN 85-7383-167-7.

Carvalho FA, Nascimento MT, Braga JMA, Rodrigues PJFP (2006). Estrutura da comunidade arbórea da Floresta Atlântica de baixada periodicamente inundada na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57:503–518.

Chabot, B. F., & Hicks, D. J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 229-259.

Chaturvedi, R. K., Tripathi, A., Raghubanshi, A. S., & Singh, J. S. (2021). Functional traits indicate a continuum of tree drought strategies across a soil water availability gradient in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 482, 118740.

Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R. *et al.* Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>

Coyle, J.R., Halliday, F.W., Lopez, B.E., Palmquist, K.A., Wilfahrt, P.A., & Hurlbert, A.H., 2014. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress- dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography* 37, 814-826.

Damián, X., Fornoni, J., Domínguez, C. A., & Boege, K. (2018). Ontogenetic changes in the phenotypic integration and modularity of leaf functional traits. *Functional Ecology*, 32(2), 234-246.

Damián, X., Ochoa-López, S., Gaxiola, A., Fornoni, J., Domínguez, C. A., & Boege, K. (2020). Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among functional leaf traits increases plant fitness. *New Phytologist*, 225, 546-557.

Daws, M. I., Mullins, C. E., Burslem, D. F., Paton, S. R., & Dalling, J. W. (2002). Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and soil*, 238, 79-89.

Draghi, J. (2020). Developmental noise and ecological opportunity across space can release constraints on the evolution of plasticity. *Evolution & Development*, 22, 35-46.

Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80-82.

Fernandes, C.R. Floresta Atlântica: Reserva da Biosfera. 20 ed. Curitiba: Tempo Integral, 2003.

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 03 fev. 2023.

Franklin, G. L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and woodresin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155, 51-5

Galmes, J.; Flexas, J.; Savé, R. & Medrano, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits.

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), pp.87-92.

Gianoli E. 2001. Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 1247–1252

Gianoli E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* 165: 825–832.

Gianoli E, Palacio-Lopez K. 2009. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. *Oikos* 118: 1924–1928.

Godoy, O., Valladares, F., Castro-Díez, P., 2012. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytology* 195: 912– 922.

Gong, Y., Rao, L., Yu, D., 2013. Abiotic Stress in Plants. *Agricultural Chemistry*. Capítulo 6. p. 113.

Graham, J. H. (2021). Nature, nurture, and noise: Developmental instability, fluctuating asymmetry, and the causes of phenotypic variation. *Symmetry*, 13(7), 1204.

Guedes-Bruni RR, Silva N, Sebastião J, Morim MP, Mantovani W (2006) Composição forística e estrutura de trecho de Floresta Ombrófila Densa Atlântica aluvial na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57:413–428.

Guerrieri, R., Belmecheri, S., Ollinger, S. V., Asbjornsen, H., Jennings, K., Xiao, J., & Richardson, A. D. (2019). Disentangling the role of photosynthesis and stomatal conductance on rising forest water-use efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(34), 16909-16914.

Guimarães, Z. T. M., dos Santos, V. A. H. F., & Ferreira, M. J. (2022). Chlorophyll a fluorescence parameters are related to the leaf economics spectrum of tropical tree species in a mixed plantation. *Trees*, 36(2), 763-775.

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

He L, Chen JM, Gonsamo A, Luo X, Wang R, Liu Y, Liu R (2018) Changes in the shadow: the shifting role of shaded leaves in global carbon and water cycles under climate change. *Geophys Res Lett* 45:5052–5061.

Hollander, M. & Wolfe, D.A., 1973. Nonparametric statistical methods, New York: John Wiley & Sons, Inc.

Holme, IB, Gregersen, PL e Brinch-Pedersen, H. (2019). Variação genética induzida em plantas cultivadas por mutagênese aleatória ou direcionada: convergências e diferenças. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1468.

IAWA Committee., 1989. List of microscopic feature of hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10: 219–332.

IPCC, 2021. *Climate Change 2021 Mitigation of Climate Change*.

Johansen, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Book Co. Inc., 523p

Kiskowski, M., Glimm, T., Moreno, N., Gamble, T., & Chiari, Y. (2019). Isolating and quantifying the role of developmental noise in generating phenotypic variation. *PLOS Computational Biology*, 15(4), e1006943.

Klingenberg, C. P. (2019). Phenotypic plasticity, developmental instability, and robustness: The concepts and how they are connected. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 56.

Kluge, M. & Ting, I.P., 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Berlin, Springer-Verlag.

Kraus, J. E., & Arduin, M. (1997). *Manual básico de métodos em morfologia vegetal (Vol. 1)*. Rio de Janeiro: Edur.

Kreyling, J., Puechmaille, S. J., Malyshev, A. V., & Valladares, F. (2019). Phenotypic plasticity closely linked to climate at origin and resulting in increased mortality under warming and frost stress in a common grass. *Ecology and Evolution*, 9(3), 1344-1352.

Lacerda, L.D., Araujo, D.S.D. & Maciel N.C., 1993. Dry coastal ecosystems of the tropical Brazilian coast. In Van der Maarel, E. (ed.). *Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia, Oceania*. Amsterdam 477–493p.

Lembi, R. C., Cronemberger, C., Picharillo, C., Koffler, S., Sena, P. H., Felappi, J. F., ... & Mansur, A. V. (2020). Urban expansion in the Atlantic Forest: applying the Nature Futures Framework to develop a conceptual model and future scenarios. *Biota Neotropica*, 20.

Lima, N. E. D., Carvalho, A. A., Lima-Ribeiro, M. S., & Manfrin, M. H. (2018). Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. *Rodriguésia*, 69, 2209-2222.

Lira, P. K., Tambosi, L. R., Ewers, R. M., & Metzger, J. P. (2012). Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 278, 80-89.

López, R., Cano, F.J., Martin-StPaul, N.K., Cochard, H. and Choat, B. (2021), Coordination of stem and leaf traits define different strategies to regulate water loss and tolerance ranges to aridity. *New Phytol*, 230: 497-509.

Lorenzi, H. & Souza, V.C., 1998. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v.1. São Paulo, Ed. Plantarum.

Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil (Vol. 1, p. 196)*. Nova Odessa: Plantarum.

Loretta Gratani, "Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors", *Advances in Botany*, vol. 2014, Artigo ID 208747, 17 páginas, 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>

Maharjan, S. K., Poorter, L., Holmgren, M., Bongers, F., Wieringa, J. J., & Hawthorne, W. D. (2011). Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 43(5), 552-561.

Marschner, H., 2011. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic press.

Marshall, D. J., & Burgess, S. C. (2015). Deconstructing environmental predictability: seasonality, environmental colour and the biogeography of marine life histories. *Ecology letters*, 18(2), 174-181.

Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Year in evolutionary biology. Annals of the New York Academy of Sciences* 1206: 35– 55.

Matesanz, S., Blanco-Sánchez, M., Ramos-Muñoz, M., de la Cruz, M., Benavides, R. and Escudero, A. (2021), Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *New Phytol*, 231: 2359-2370.

Matos, E. & Queiroz, L. P. *Árvores para cidades*. Salvador: Ministério Público do Estado da Bahia, 2009. 340 p.

Neves, S. P. S., dos Santos, M. G. M., Vitória, A. P., Rossatto, D. R., de Miranda, L. D. A. P., & Funch, L. S. (2022). The roles of functional traits in canopy maintenance along a savanna/seasonally dry tropical forest gradient in northeastern Brazil. *Flora*, 292, 152090.

Oliveira, R. S., Costa, F. R., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P. R., Almanza, Y., ... & Poorter, L. (2019). Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*, 221(3), 1457-1465.

Pélabon, C., De Giorgi, F., Opedal, Ø. H., Bolstad, G. H., Raunsgard, A., & Scott Armbruster, W. (2021). Is there more to within-plant variation in seed size than developmental noise?. *Evolutionary Biology*, 48, 366-377.

Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3), 265-272.

Pinho, B. X., Tabarelli, M., Engelbrecht, B. M., Sfair, J., & Melo, F. P. (2019). Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, 40, 1-11.

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

Poorter, L., 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.

Poot, P., Lambers, H., 2008. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist* 178: 371–381.

Raven, P. H., Gereau, R. E., Phillipson, P. B., Chatelain, C., Jenkins, C. N., & Ulloa Ulloa, C. (2020). The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Science Advances*, 6(37), eabc6228.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.M., 2009. Brazilian Atlantic Forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141–1153.

Richter, S., Kipfer, T., Wohlgemuth, T. *et ai*. A plasticidade fenotípica facilita a resistência às mudanças climáticas em um ambiente altamente variável. *Oecologia* **169** , 269-279 (2012). <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2191-x>

Rungwattana, K., & Hietz, P. (2018). Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, 32(2), 260-272.

Santos, M. G. M. D., Sousa, A. D. S., Neves, S. P. S., Rossatto, D. R., Miranda, L. D. A. P. D., & Funch, L. S. (2021). Drought responses and phenotypic plasticity of *Maprounea guianensis* populations in humid and dry tropical forests. *Rodriguésia*, 72.

Scalon, S. De P.Q; Mussury, R. M; Rigoni, M.R; Veraldo, F. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 26, n. 1, p. 1-5, 202.

Scarano, F.R., 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Schlichting, C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu Rev. Ecol. Syst.* 17, 667–693.

Schlichting CD. 1989. Phenotypic integration and environmental change. What are the consequences of differential phenotypic plasticity – of traits. *BioScience* 39: 460–464.

Schlichting, C.D., Pigliucci, M., 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates Incorporated.

Shapiro, S.S. & Wilk, M.B., 1965. "An analysis of variance test for normality (complete samples)". *Biometrika* 52: 591–611

Silvere R.M. Vialet-Chabrand, Jack S.A. Matthews, Lorna McAusland, Michael R. Blatt, Howard Griffiths, Tracy Lawson, Temporal Dynamics of Stomatal Behavior: Modeling and Implications for Photosynthesis and Water Use, *Plant Physiology*, Volume 174, Issue 2, June 2017, Pages 603–613, <https://doi.org/10.1104/pp.17.00125>

Simioni. P., Emilio T., Giles A. L., Freitas G. V., Oliveira R. S., Setime L., Vitória, A.P., Pireda S., Silva I. V., Da Cunha, M. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian 2 savanna plants. *AoB Plants* (no prelo).

Souza, M. L., Garcia, L. E., Lovato, M. B., & Lemos-Filho, J. P. (2021). Leaf trait variation during ontogeny in the endangered Brazilian rosewood tree. *Plant Biology*, 23(6), 1109-1117.

Sterck, F. J., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U., & Chowdhury, Q. (2008). Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiology*, 28(4), 529-536.

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*, 108(51), 20627-20632.

Stirbet, A., Lazár, D., Kromdijk, J., & Govindjee, (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*, 56(SPECIAL ISSUE), 86-104. doi: 10.1007/s11099-018-0770-3

T. D. Price, A. Qvarnstrom, and D. E. Irwin, "The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 270, pp. 1433– 1440, 2003.

Townsend, A. R., Asner, G. P. & Cleveland, C. C. (2008). The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in ecology & evolution*, 23(8), 424-431.

Tukey, J.W., 1953. The problem of multiple comparisons. Unpublished manuscript. Princeton University.

Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749-763.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103–1116.

Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Nicotra, A. B., 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, 17(11), 1351-1364.

van Kleunen, M., Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49–60.

Van Kooten, O., Snel, J.F.H., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 25, 147–150.

Villa, P. M., Martins, S. V., Rodrigues, A. C., Safar, N. V. H., Bonilla, M. A. C., & Ali, A. (2019). Testing species abundance distribution models in tropical forest successions: implications for fine-scale passive restoration. *Ecological Engineering*, 135, 28-35.

Villela, D.M., M.T. Nascimento, L.E.O.C. Aragao, and D.M. Da Gama. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506–516.

Vitasse Y, Bresson CC, Kremer A, Michalet R, Delzon S (2010) Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Funct Ecol* 24:1211–1218. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x

Vitória, A. P., Alves, L. F., & Santiago, L. S. (2019). Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees*, 33, 1535-1547.

Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.*144, 307–313.

Williams K, Ford A, Rosauer D, Silva N, Mittermeier R, Bruce C & Larsen FW, Margules C (2011). Forests of East Australia: The 35th Biodiversity Hotspot. In: Zachos FE & Habel JC (eds.) Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. Springer, New York. Pp. 295-310.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Xu, X., Medvigy, D., Powers, J.S., Becknell, J.M., Guan, K., 2016. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist* 212: 80-95.

Zakharov, V. M., Shadrina, E. G., & Trofimov, I. E. (2020). Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach. *Symmetry*, 12(8), 1376.

Zakharov, V. M., & Trofimov, I. E. (2022). Developmental Noise and Biological System Condition: Prolegomena. *Symmetry*, 14(11), 2380.

Zakharov, V. M., & Trofimov, I. E. (2022). Fluctuating asymmetry as an indicator of stress. *Emerging Topics in Life Sciences*, 6(3), 295-301.

Zar, J.H., 2010. *Biostatistical Analysis*. third ed. Prentice Hall, New Jersey

Zhu, Y., Siegwolf, R.T., Durka, W., & Körner, C. 2010. Phylogenetically balanced evidence for structural and carbon isotope responses in plants along elevational gradients. *Oecologia*, 162, 853-863.

Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J., Westoby, M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB Plants* 5: 1-14.

Zimmermann, T. G., Andrade, A. C., & Richardson, D. M. (2016). Experimental assessment of factors mediating the naturalization of a globally invasive tree on sandy coastal plains: a case study from Brazil. *AoB Plants*, 8, plw042.

Lista de figuras

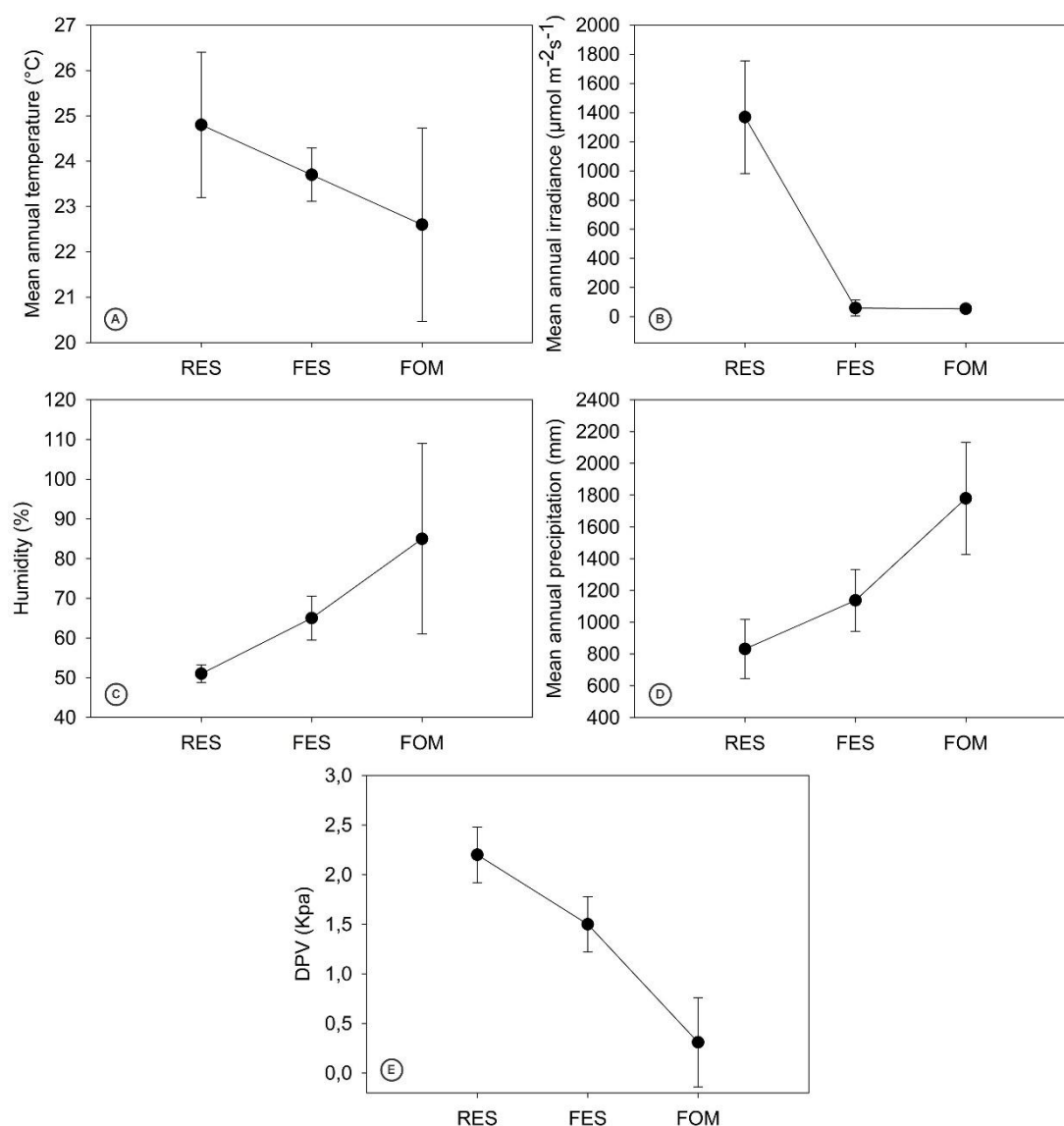


Figura 1. Características microclimáticas entre as fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico. Médias anuais de temperatura (A); irradiância (B); umidade relativa do ar (C); precipitação (D) e déficit de pressão e vapor (DPV) (E). (Dados médios entre os anos de 2016-2021 obtidos através do Instituto Nacional de Meteorologia, Lima (2006) e Borges et al., (2022) para Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual, e para Restinga utilizando dados cedidos pela Empresa Prumo e Pireda et al., (2019)).

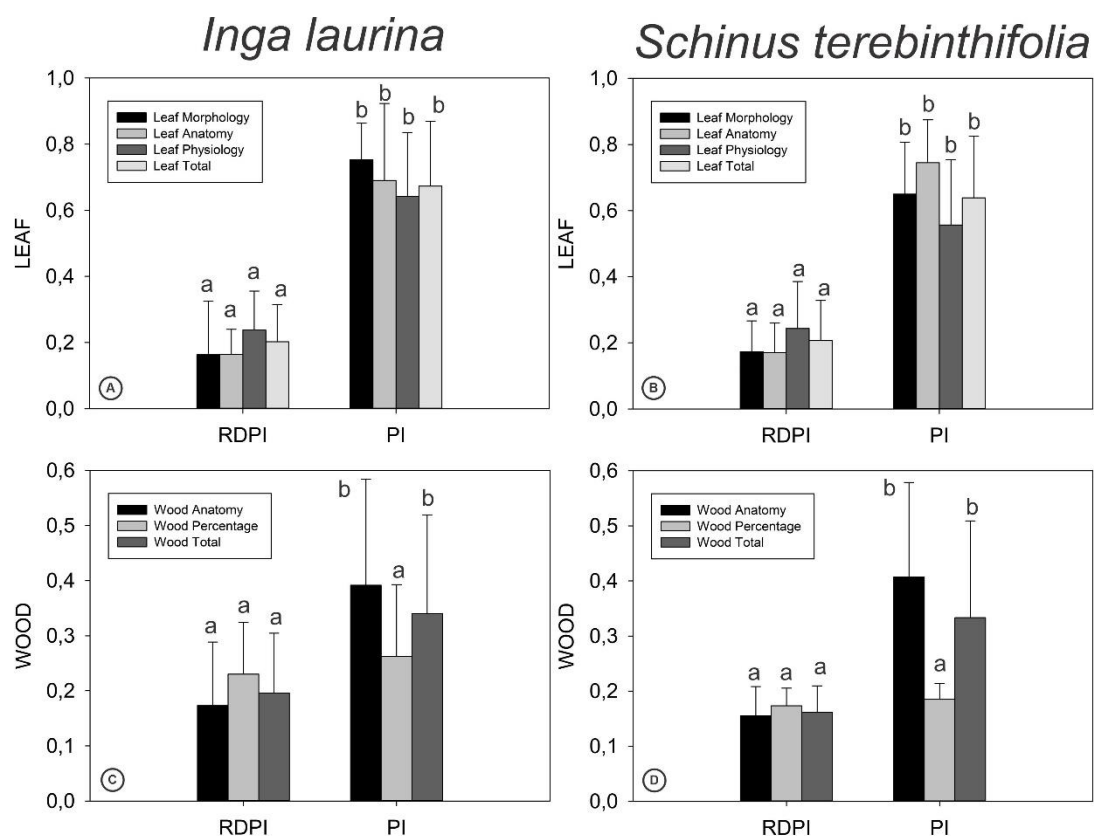


Figura 2. Comparação entre plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) de *I. laurina* e *S. terebinthifolia* ao longo do gradiente. Valores médios \pm desvio padrão obtidos a partir dos índices de plasticidade fenotípica (RDPI) e integração fenotípica (PI) estimados a partir dos atributos funcionais da folha (A) e madeira (C) de *I. laurina* e da folha (B) e madeira (D) de *S. terebinthifolia* ao longo do gradiente hídrico. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo.

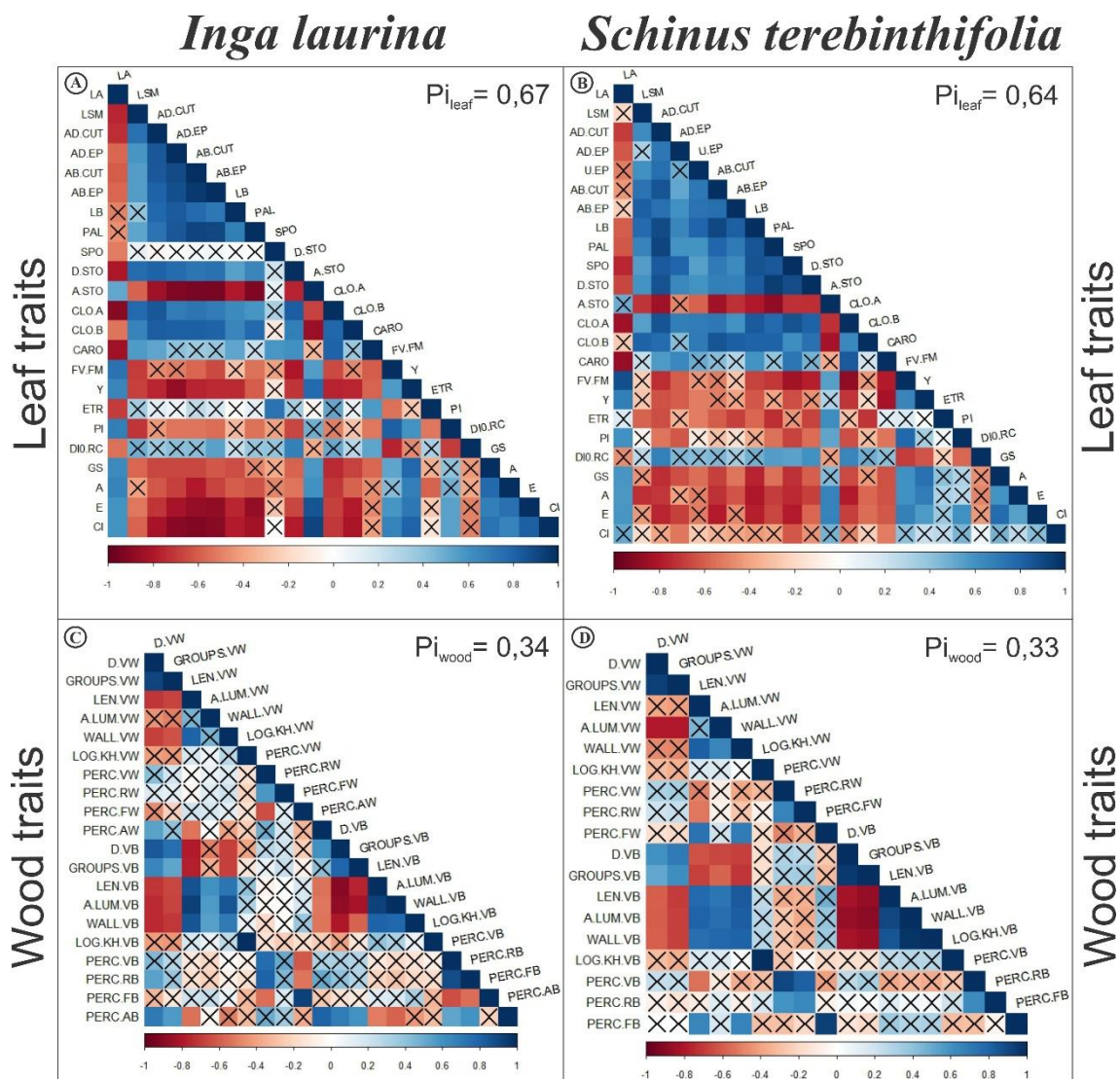


Figura 3. Matriz de correlação de Pearson da folha (A) e madeira (C) de *I. laurina* e folha (B) e madeira (D) de *S. terebinthifolia* ao longo do gradiente hídrico. Valores do coeficiente de correlação podem ser identificados pela escala de cores. As correlações não significativas estão marcadas em “X”, enquanto as significativas ($p \leq 0.05$) não estão assinaladas com “X”.

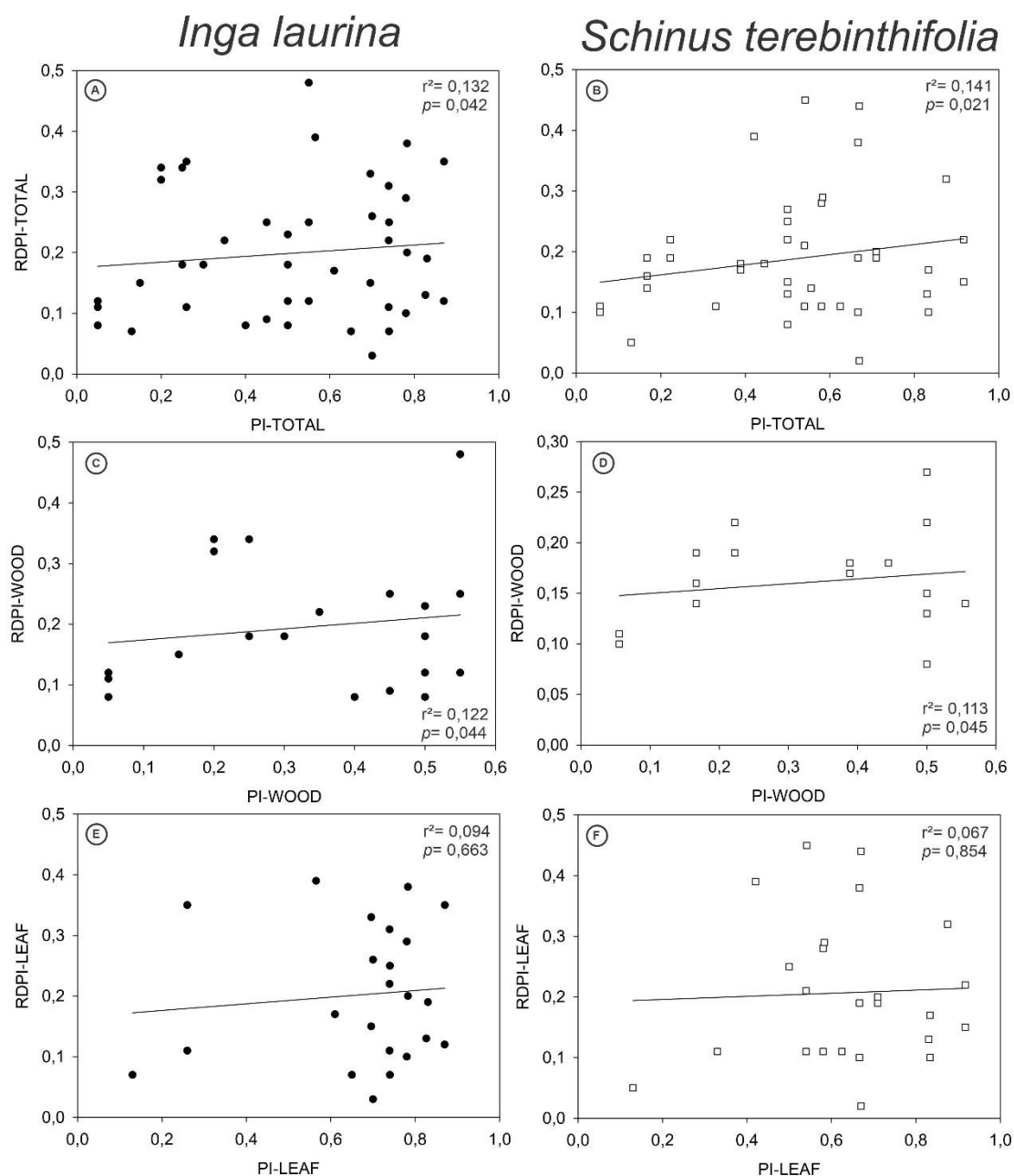


Figura 4. Correlação de Pearson entre plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) de *I. laurina* e *S. terebinthifolia* ao longo do gradiente. Análise de correlação de Pearson ($p \leq 0.05$) entre a plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) ao longo do gradiente hídrico. Relações entre RDPI e PI totais (A e B), da madeira (C e D) e da folha (E e F) de *I. laurina* e *S. terebinthifolia*. Valores de r^2 e p indicados nas imagens.

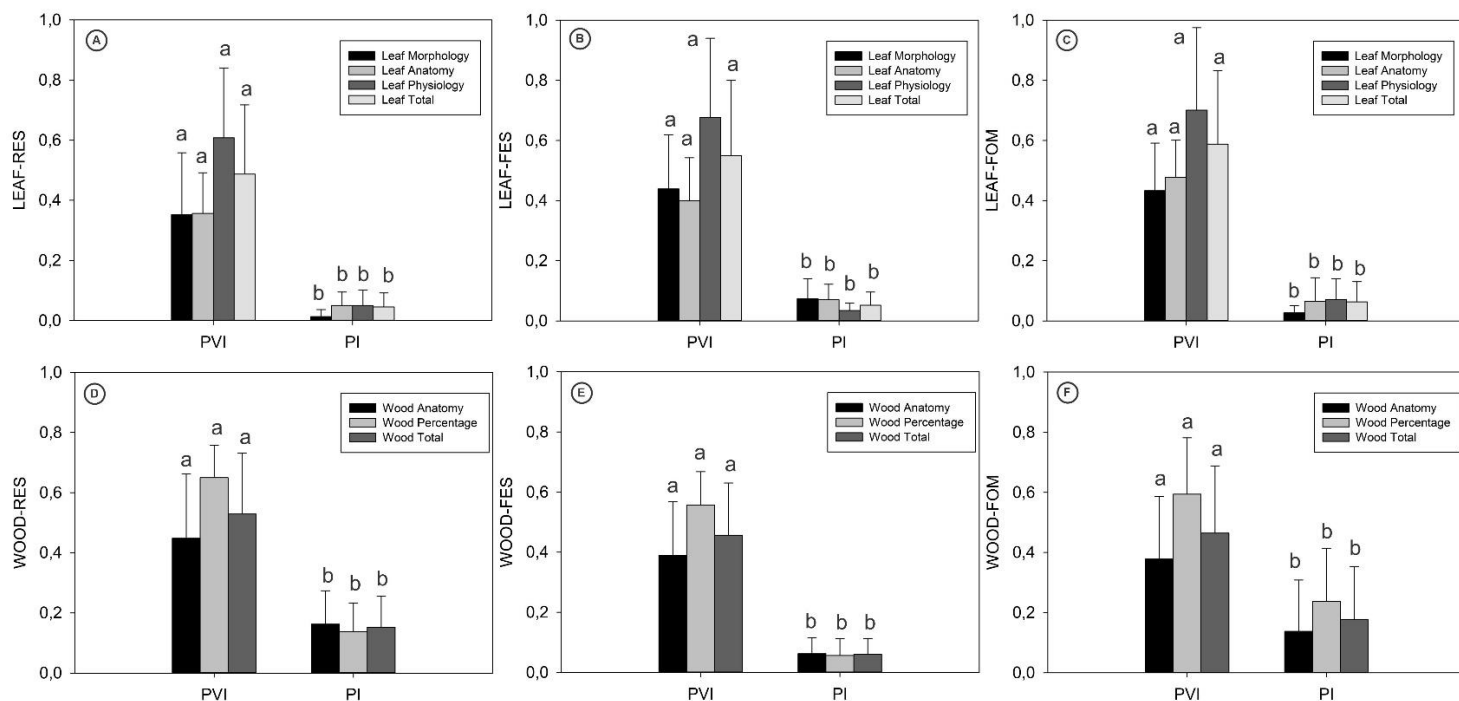


Figura 5. Comparação entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de *I. laurina* por área. Valores médios \pm desvio padrão obtidos a partir dos índices de variação fenotípica (PVI) e integração fenotípica (PI) estimados a partir dos atributos funcionais da folha e madeira de *I. laurina* em RES (A e D), em FES (B e E) e FOM (C e F). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo.

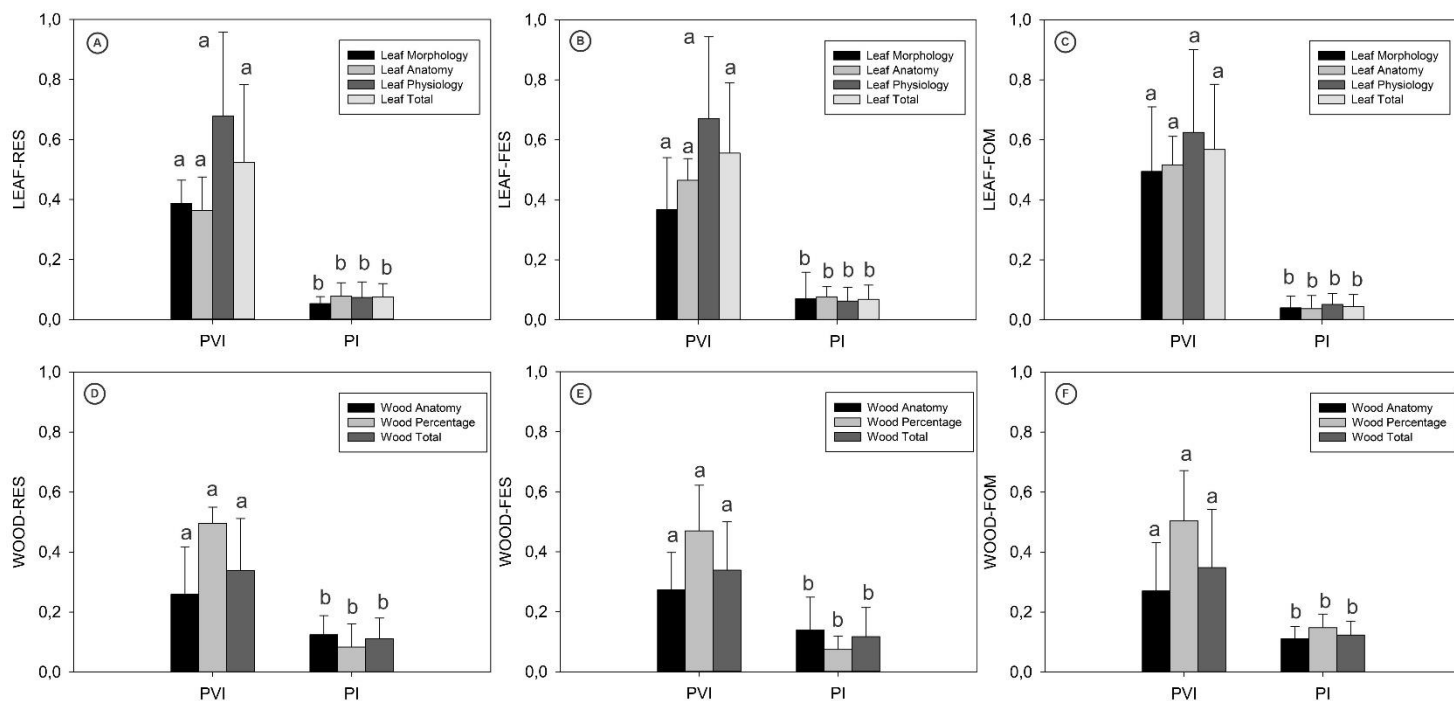


Figura 6. Comparação entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de *S. terebinthifolia* por área. Valores médios \pm desvio padrão obtidos a partir dos índices de variação fenotípica (PVI) e integração fenotípica (PI) estimados a partir dos atributos funcionais da folha e madeira de *S. terebinthifolia* em RES (A e D), em FES (B e E) e FOM (C e F). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as áreas de estudo.

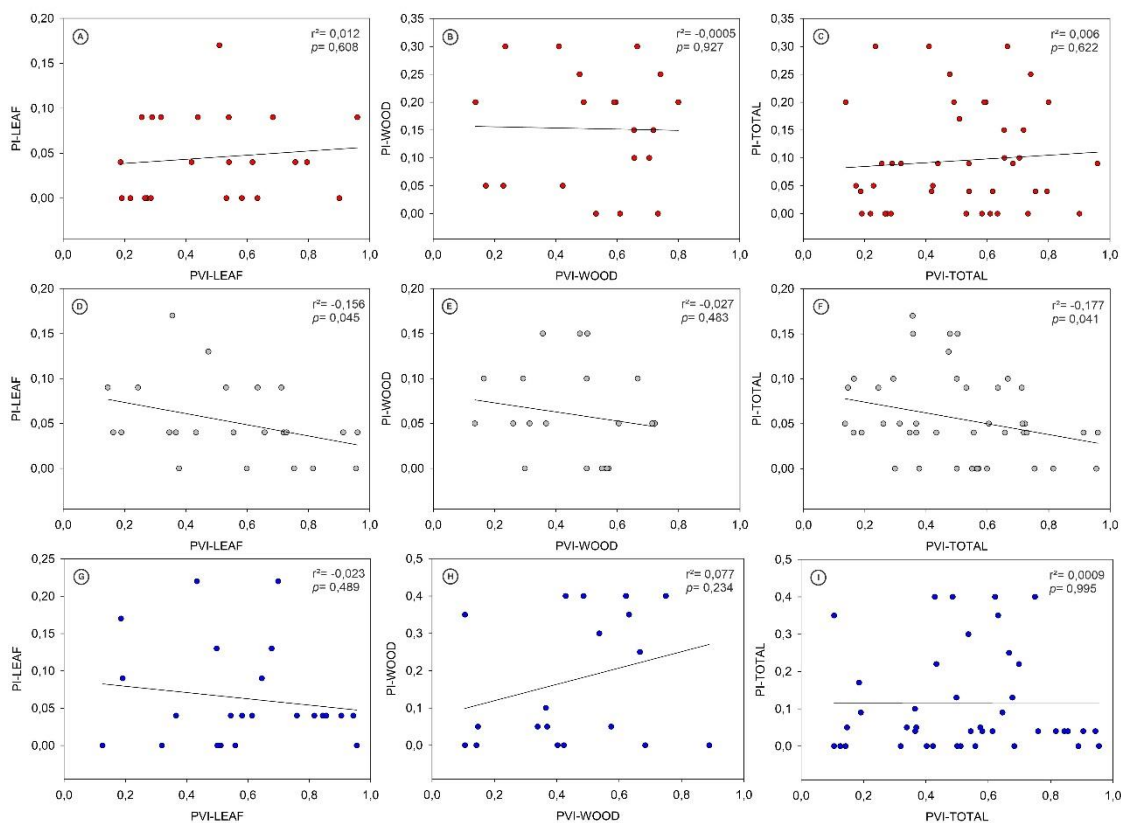


Figura 7. Correlação de Pearson entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de *I. laurina* por área. Análise de correlação de Pearson ($p \leq 0.05$) entre variação fenotípica (PVI) e integração fenotípica (PI) para a três populações de *I. laurina* distribuídas ao longo das fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico. Valores referentes às respostas de variação e integração da folha e da madeira nas áreas de RES (A-C), FES (D-F) e FOM (G-I). Valores de r^2 e p indicados nas imagens.

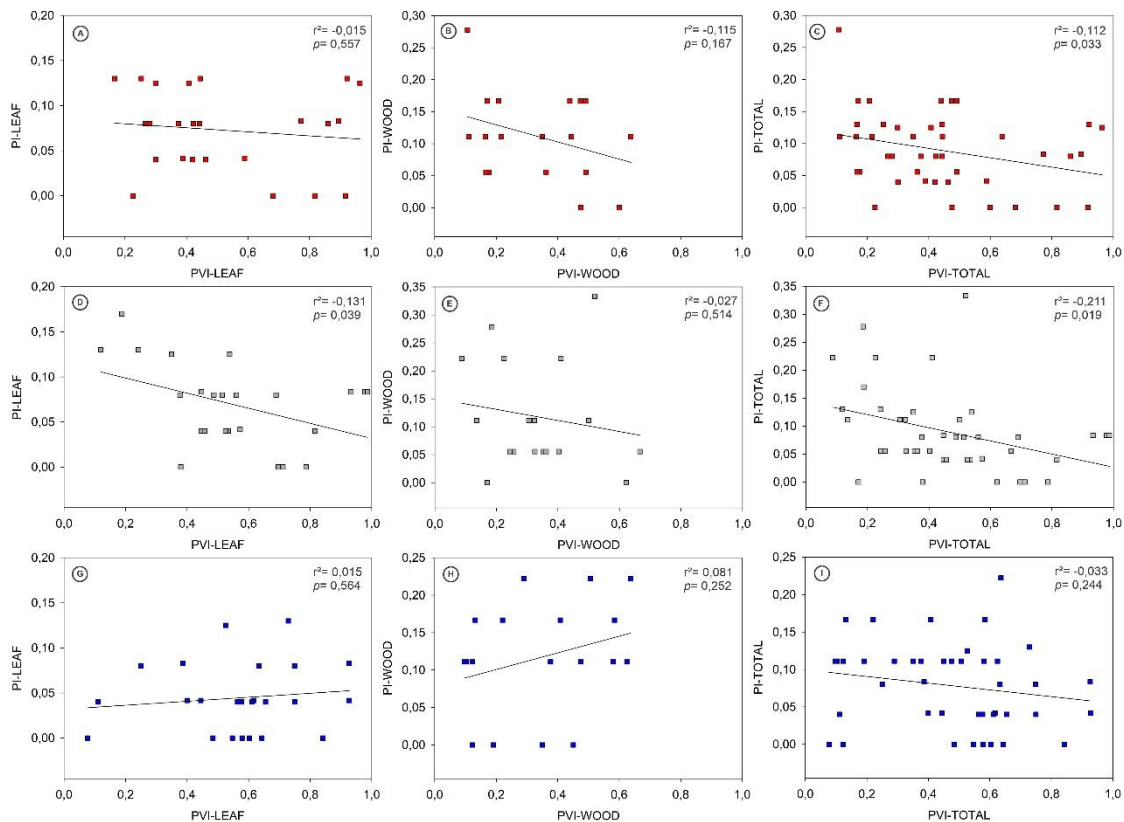


Figura 8. Correlação de Pearson entre variação (PVI) e integração fenotípica (PI) de *S. terebinthifolia* por área. Análise de correlação de Pearson ($p \leq 0.05$) entre variação fenotípica (PVI) e integração fenotípica (PI) para a três populações de *S. terebinthifolia* distribuídas ao longo das fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico. Valores referentes às respostas de variação e integração da folha e da madeira nas áreas de RES (A-C), FES (D-F) e FOM (G-I). Valores de r^2 e p indicados nas imagens.

Material suplementar**Tabela suplementar 1.** Atributos da folha e da madeira analisados nas duas espécies ao longo das três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico.

Abbreviation	Units	Definition
Leaf Morphology		
LSM	gm ⁻²	Specific leaf mass
LB	µm	Leaf Blade
LA	cm ²	Leaf area
Leaf Anatomy		
PAL	µm	Palisade parenchyma
SPO	µm	Spongy parenchyma
U.EP	µm	Underlayer epidermis
AD.EP	µm	Adaxial epidermis
AB.EP	µm	Abaxial epidermis
AD.CUT	µm	Adaxial cuticle
AB.CUT	µm	Abaxial cuticle
D.STO	mm ²	Stomatal density
A.STO	µm	Stomatal area
Physiology		
gs	mmol m ⁻² s ⁻¹	Stomatal conductance
A	µmol m ⁻² s ⁻¹	Liquid photosynthetic rate
Ci	µmol mol ⁻¹	Internal concentration of co2
E	mol m ⁻² s ⁻¹	Transpiration rate
FV/FM		Maximum quantum yield of PSII
Y		Effective quantum yield of PSII
PI		Photosynthetic performance index
ETR		Rate of electron transport
DI ₀ /RC		The flow of energy dissipated in other non-photochemical processes
CLO A	µmol cm ⁻²	Chlorophyll a
CLO B	µmol cm ⁻²	Chlorophyll b
CARO	µmol cm ⁻²	Carotenoids
Wood Anatomy		
D.VW	mm ²	Vessel density
GROUPS VW	mm ²	Vessels groups
LEN.VW	µm	Length vessel
A.LUM.VW	µm	Vessel lumina area
WALL.VW	µm	Vessel wall thickness
PERC.VW	%	Vessels percentage
PERC.RW	%	Rays percentage
PERC.AW	%	Axial parenchyma percentage
PERC.FW	%	Fibres percentage
LOG.KH.VW	Kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	Log theoretical hydraulic conductivity
D.VB	mm ²	Vessel density branch
GROUPS VB	mm ²	Vessels groups branch

LEN.VB	μm	Length vessel branch
A.LUM.VB	μm	Vessel lumina area branch
WALL.VB	μm	Vessel wall thickness branch
PERC.VB	%	Vessels percentage branch
PERC.RB	%	Rays percentage branch
PERC.AB	%	Axial parenchyma percentage branch
PERC.FB	%	Fibres percentage branch
LOG.KH.VB	$\text{Kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$	Log theoretical hydraulic conductivity branch

Tabela suplementar 2. Análise da plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de *Inga laurina* e *Schinus terebinthifolia* ao longo do gradiente hídrico. Valores em vermelho destacam o padrão do fenótipo que preponderou no atributo.

Traits	<i>Inga laurina</i>		<i>Schinus terebinthifolia</i>	
	RDPI	PI	RDPI	PI
AD.CUT	0,22	0,74	0,22	0,92
AD.EP	0,11	0,74	0,10	0,67
AB.CUT	0,20	0,78	0,19	0,67
AB.EP	0,13	0,83	0,11	0,63
PAL	0,15	0,70	0,17	0,83
SPO	0,07	0,13	0,15	0,92
D.STO	0,12	0,87	0,10	0,83
A.STO	0,31	0,74	0,38	0,67
U.EP	-	-	0,11	0,58
LSM	0,07	0,74	0,11	0,54
LA	0,35	0,87	0,28	0,58
LB	0,07	0,65	0,13	0,83
CI	0,10	0,78	0,05	0,13
E	0,29	0,78	0,19	0,71
GS	0,25	0,74	0,44	0,67
A	0,26	0,70	0,20	0,71
Y	0,19	0,83	0,21	0,54
ETR	0,35	0,26	0,39	0,42
FV/FM	0,03	0,70	0,02	0,67
PI	0,17	0,61	0,25	0,50
DI0/RC	0,11	0,26	0,11	0,33
CLOA	0,38	0,78	0,32	0,88
CLOB	0,33	0,70	0,29	0,58
CARO	0,39	0,57	0,45	0,54
D.VW	0,25	0,55	0,17	0,39
GROUPS.VW	0,09	0,45	0,18	0,39
LEN.VW	0,12	0,50	0,14	0,56
A.LUM.VW	0,15	0,15	0,18	0,44
WALL.VW	0,08	0,40	0,08	0,50
LOG.KH.VW	0,12	0,05	0,11	0,06
D.VB	0,23	0,50	0,13	0,50
GROUPS.VB	0,25	0,45	0,15	0,50
LEN.VB	0,12	0,55	0,13	0,50
A.LUM.VB	0,48	0,55	0,27	0,50
WALL.VB	0,08	0,50	0,22	0,50
LOG.KH.VB	0,11	0,05	0,10	0,06
PERC.VW	0,34	0,25	0,19	0,17
PERC.RW	0,08	0,05	0,22	0,22

PERC.FW	0,34	0,20	0,16	0,17
PERC.AW	0,22	0,35	-	-
PERC.VB	0,18	0,25	0,19	0,22
PERC.RB	0,18	0,30	0,14	0,17
PERC.FB	0,32	0,20	0,14	0,17
PERC.AB	0,18	0,50	-	-

Tabela suplementar 3. Análise da variação (PVI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de *Inga laurina* nas três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico. Valores em vermelho destacam o padrão do fenótipo que preponderou no atributo.

Traits	<i>Inga laurina</i>					
	RES		FES		FOM	
	PVI	PI	PVI	PI	PVI	PI
AD.CUT	0,44	0,09	0,35	0,04	0,43	0,22
AD.EP	0,27	0,00	0,37	0,04	0,54	0,04
AB.CUT	0,42	0,04	0,53	0,09	0,56	0,00
AB.EP	0,32	0,09	0,36	0,17	0,51	0,00
PAL	0,26	0,09	0,38	0,00	0,58	0,04
SPO	0,29	0,09	0,43	0,04	0,50	0,13
D.STO	0,22	0,00	0,15	0,09	0,19	0,09
A.STO	0,63	0,00	0,63	0,09	0,50	0,00
U.EP	–	–	–	–	–	–
LSM	0,29	0,00	0,47	0,13	0,37	0,04
LA	0,58	0,00	0,60	0,00	0,61	0,04
LB	0,19	0,04	0,24	0,09	0,32	0,00
CI	0,19	0,00	0,16	0,04	0,19	0,17
E	0,62	0,04	0,81	0,00	0,84	0,04
GS	0,76	0,04	0,66	0,04	0,70	0,22
A	0,90	0,00	0,56	0,04	0,65	0,09
Y	0,80	0,04	0,71	0,09	0,82	0,04
ETR	0,53	0,00	0,72	0,04	0,76	0,04
FV/FM	0,27	0,00	0,19	0,04	0,13	0,00
PI	0,96	0,09	0,75	0,00	0,86	0,04
DI0/RC	0,68	0,09	0,73	0,04	0,68	0,13
CLOA	0,51	0,17	0,96	0,04	0,94	0,04
CLOB	0,54	0,09	0,91	0,04	0,90	0,04
CARO	0,54	0,04	0,96	0,00	0,96	0,00
D.VW	0,71	0,10	0,72	0,05	0,68	0,00
GROUPS.VW	0,42	0,05	0,29	0,10	0,42	0,00
LEN.VW	0,48	0,25	0,48	0,15	0,43	0,40
A.LUM.VW	0,14	0,20	0,16	0,10	0,14	0,00
WALL.VW	0,67	0,30	0,57	0,00	0,57	0,05
LOG.KH.VW	0,23	0,05	0,31	0,05	0,15	0,05
D.VB	0,41	0,30	0,30	0,00	0,36	0,10
GROUPS.VB	0,61	0,00	0,37	0,05	0,62	0,40
LEN.VB	0,72	0,15	0,56	0,00	0,54	0,30
A.LUM.VB	0,24	0,30	0,14	0,05	0,11	0,35
WALL.VB	0,60	0,20	0,50	0,15	0,40	0,00
LOG.KH.VB	0,17	0,05	0,26	0,05	0,11	0,00

PERC.VW	0,73	0,00	0,71	0,05	0,89	0,00
PERC.RW	0,53	0,00	0,57	0,00	0,67	0,25
PERC.FW	0,80	0,20	0,50	0,00	0,34	0,05
PERC.AW	0,59	0,20	0,60	0,05	0,62	0,40
PERC.VB	0,66	0,10	0,55	0,00	0,63	0,35
PERC.RB	0,66	0,15	0,50	0,10	0,75	0,40
PERC.FB	0,74	0,25	0,36	0,15	0,37	0,05
PERC.AB	0,49	0,20	0,67	0,10	0,49	0,40

Tabela suplementar 4. Análise da variação (PVI) e integração fenotípica (PI) dos atributos funcionais da folha e da madeira de *Schinus terebinthifolia* nas três fitofisionomias constituintes do gradiente hídrico. Valores em vermelho destacam o padrão do fenótipo que preponderou no atributo.

Traits	<i>Schinus terebinthifolia</i>					
	RES		FES		FOM	
	PVI	PI	PVI	PI	PVI	PI
AD.CUT	0,37	0,08	0,45	0,04	0,62	0,04
AD.EP	0,28	0,08	0,38	0,08	0,53	0,13
AB.CUT	0,44	0,13	0,49	0,08	0,48	0,00
AB.EP	0,27	0,08	0,46	0,04	0,60	0,00
PAL	0,30	0,13	0,35	0,13	0,44	0,04
SPO	0,39	0,04	0,45	0,08	0,39	0,08
D.STO	0,41	0,13	0,54	0,13	0,40	0,04
A.STO	0,59	0,04	0,57	0,04	0,64	0,00
U.EP	0,23	0,00	0,51	0,08	0,55	0,00
LSM	0,42	0,04	0,38	0,00	0,66	0,04
LA	0,44	0,08	0,53	0,04	0,58	0,00
LB	0,30	0,04	0,19	0,17	0,25	0,08
CI	0,17	0,13	0,24	0,13	0,08	0,00
E	0,46	0,04	0,70	0,00	0,58	0,04
GS	0,42	0,08	0,79	0,00	0,75	0,04
A	0,92	0,13	0,82	0,04	0,75	0,08
Y	0,89	0,08	0,56	0,08	0,63	0,08
ETR	0,68	0,00	0,69	0,08	0,56	0,04
FV/FM	0,25	0,13	0,12	0,13	0,11	0,04
PI	0,92	0,00	0,53	0,04	0,61	0,04
DIO/RC	0,86	0,08	0,71	0,00	0,73	0,13
CLOA	0,77	0,08	0,98	0,08	0,84	0,00
CLOB	0,96	0,13	0,99	0,08	0,93	0,08
CARO	0,82	0,00	0,93	0,08	0,93	0,04
D.VW	0,35	0,11	0,35	0,06	0,45	0,11
GROUPS.VW	0,44	0,17	0,36	0,06	0,47	0,11
LEN.VW	0,21	0,17	0,19	0,28	0,19	0,11
A.LUM.VW	0,11	0,11	0,17	0,00	0,13	0,17
WALL.VW	0,36	0,06	0,33	0,06	0,29	0,11
LOG.KH.VW	0,18	0,06	0,26	0,06	0,10	0,11
D.VB	0,17	0,17	0,23	0,22	0,35	0,11
GROUPS VB	0,22	0,11	0,41	0,22	0,41	0,17
LEN.VB	0,16	0,11	0,14	0,11	0,12	0,00
A.LUM.VB	0,11	0,28	0,09	0,22	0,12	0,11
WALL.VB	0,64	0,11	0,52	0,33	0,51	0,11
LOG.KH.VB	0,17	0,06	0,24	0,06	0,10	0,11
PERC.VW	0,44	0,11	0,62	0,00	0,64	0,22

PERC.RW	0,48	0,00	0,40	0,06	0,58	0,17
PERC.FW	0,47	0,17	0,32	0,11	0,38	0,11
PERC.AW	—	—	—	—	—	—
PERC.VB	0,49	0,17	0,50	0,11	0,58	0,11
PERC.RB	0,60	0,00	0,67	0,06	0,63	0,11
PERC.FB	0,49	0,06	0,31	0,11	0,22	0,17
PERC.AB	—	—	—	—	—	—

State of Rio de Janeiro- Brazil

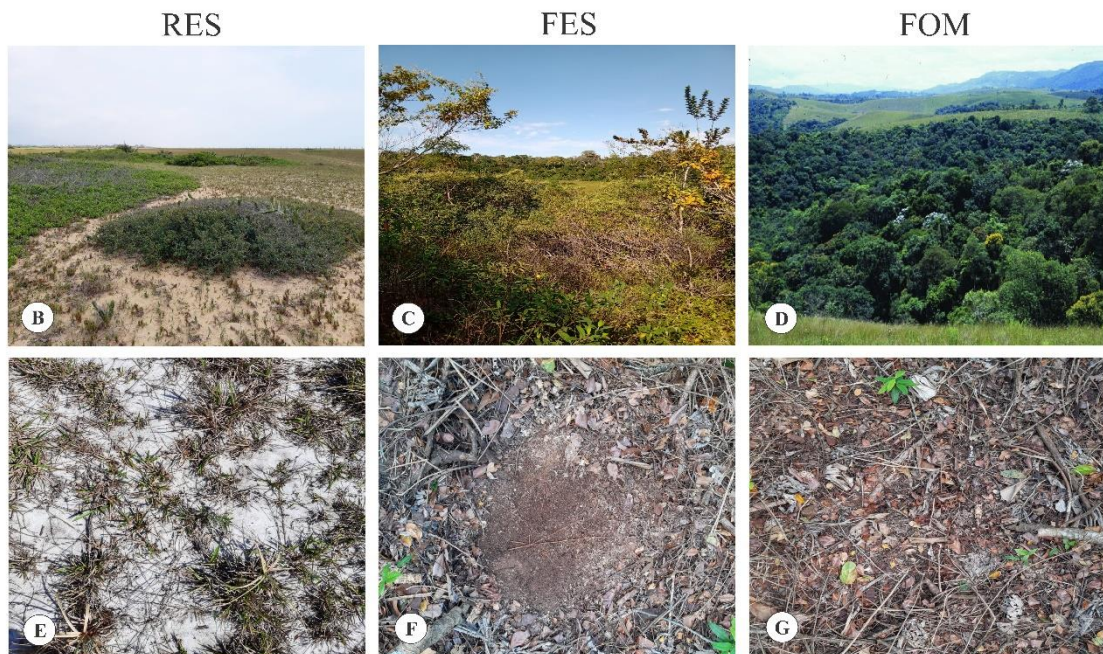


Figura suplementar 1. Localização das áreas de estudo. A - Mapa do Brasil destacando o estado do Rio de Janeiro e a localização das três áreas de estudo (Fonte: Google Earth). Aspectos vegetacionais e do solo da Restinga (B e E), Floresta Estacional Semidecidual (C e F) e Floresta Ombrófila Densa (D e G) (Acervo pessoal).

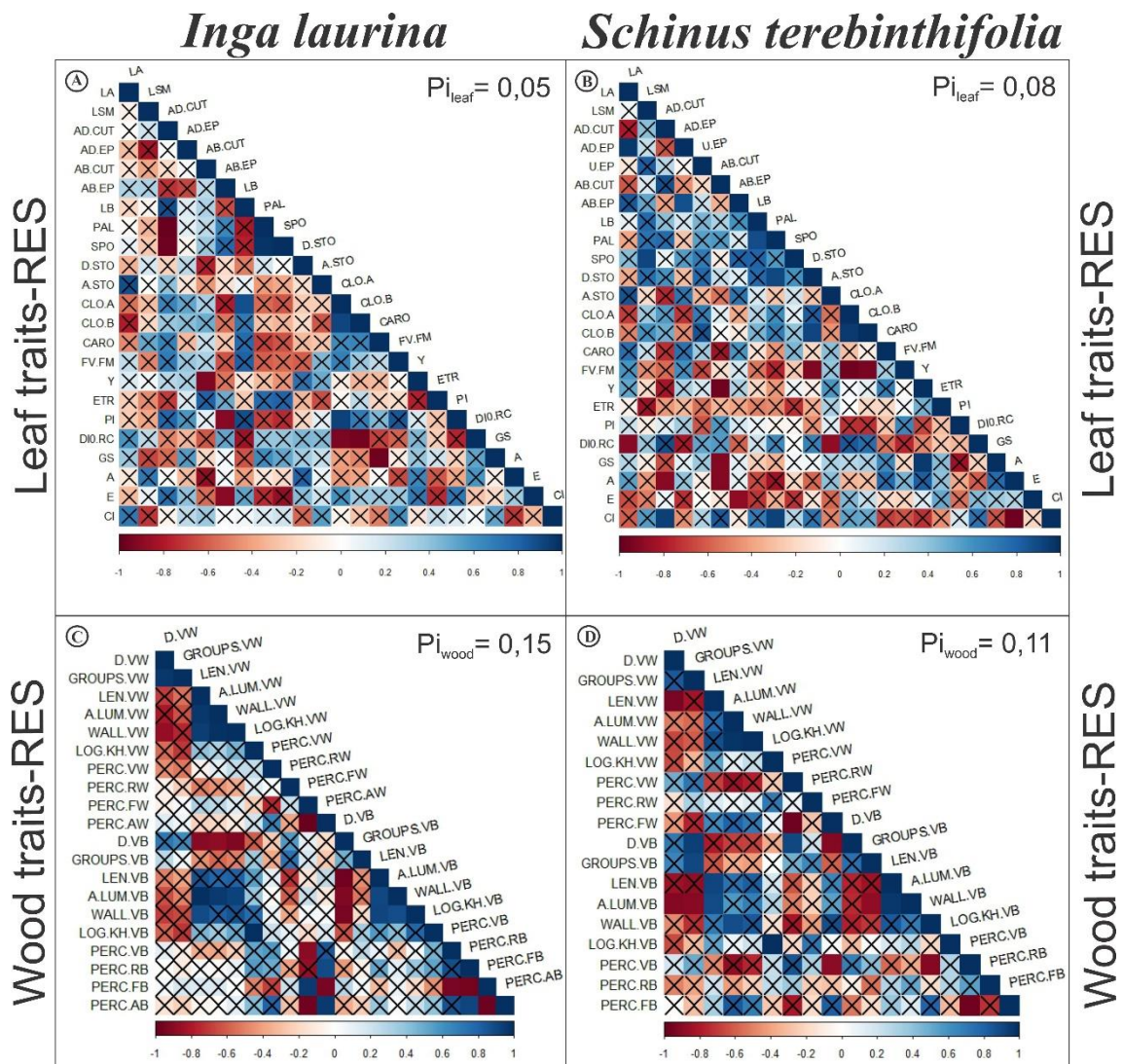


Figura suplementar 2. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de *I. laurina* e *S. terebinthifolia* na Restinga. Valores do coeficiente de correlação podem ser identificados pela escala de cores. As correlações não significativas estão marcadas em “X”, enquanto as significativas ($p \leq 0.05$) não estão assinaladas com “X”.

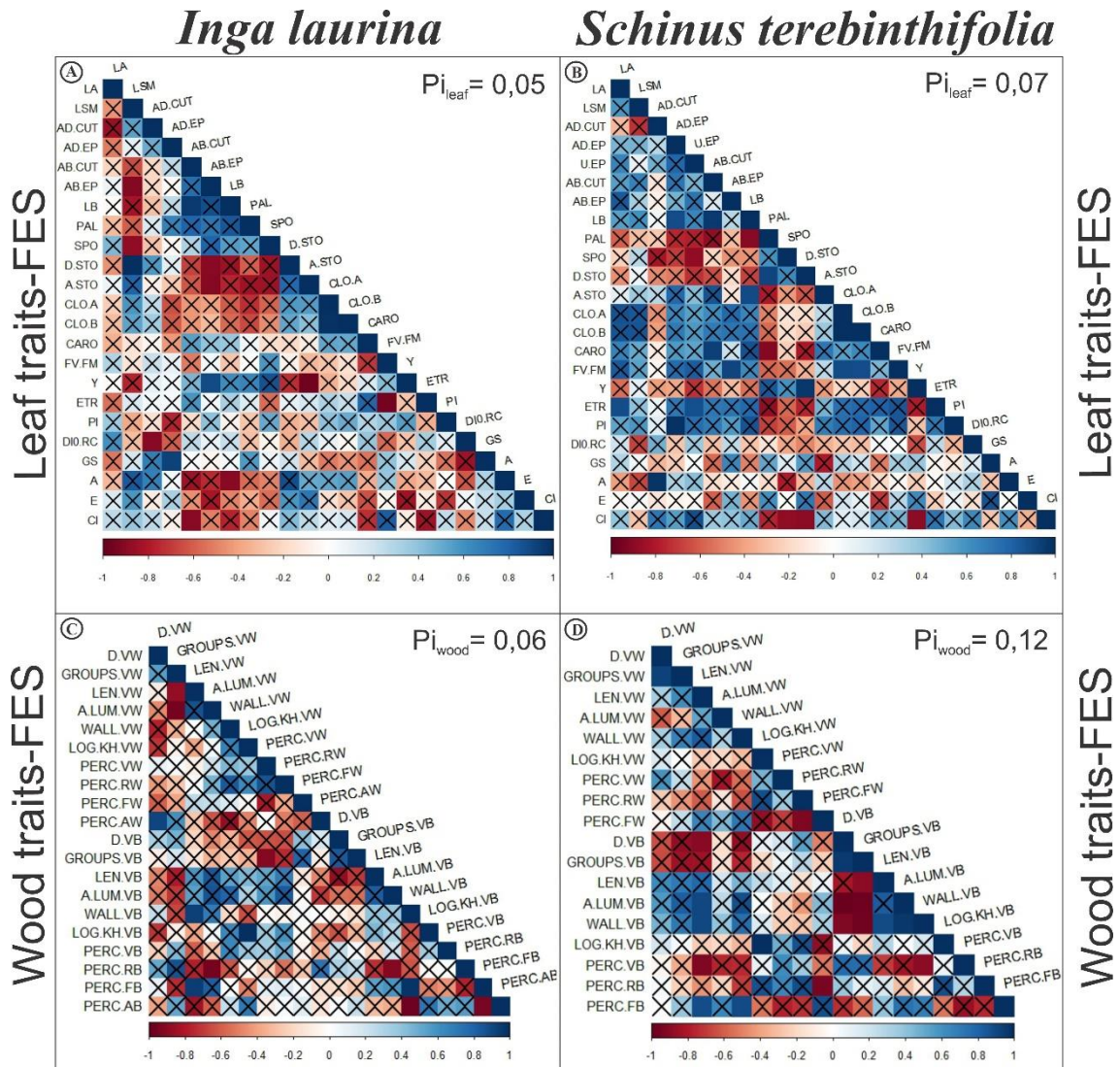


Figura suplementar 3. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de *I. laurina* e *S. terebinthifolia* na Floresta Estacional Semidecidual. Valores do coeficiente de correlação podem ser identificados pela escala de cores. As correlações não significativas estão marcadas em “X”, enquanto as significativas ($p \leq 0.05$) não estão assinaladas com “X”.

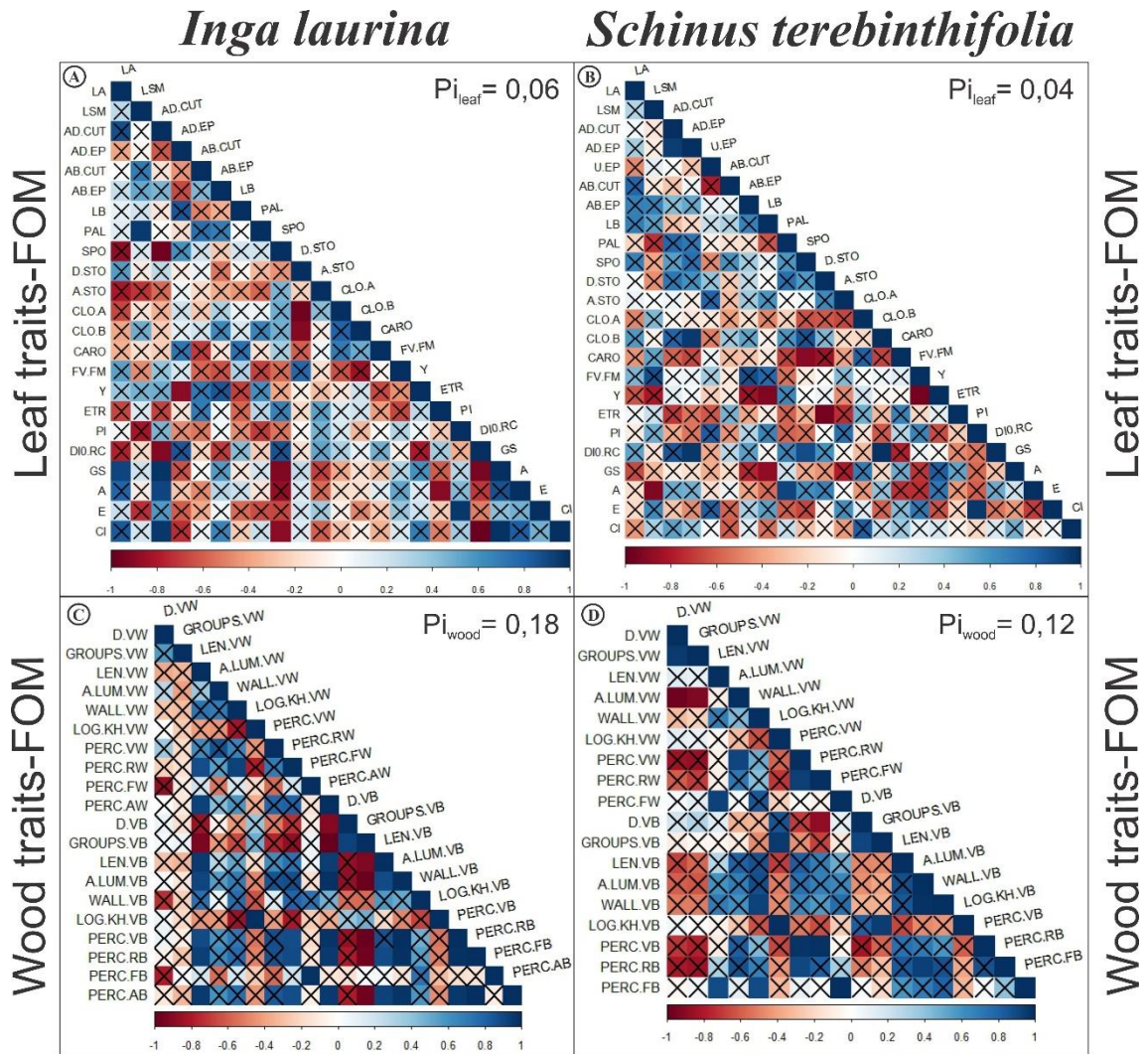


Figura suplementar 4. Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais da folha e madeira de *I. laurina* e *S. terebinthifolia* na Floresta Ombrófila Densa. Valores do coeficiente de correlação podem ser identificados pela escala de cores. As correlações não significativas estão marcadas em “X”, enquanto as significativas ($p \leq 0.05$) não estão assinaladas com “X”.

9. Conclusões finais

A água é um recurso essencial para a manutenção da vida de qualquer ser, inclusive as plantas. Com a crescente perspectiva de que as mudanças climáticas alterem a distribuição da água no planeta, é possível que organismos sésseis como as plantas sejam afetados diretamente podendo chegar à extinção de várias espécies vegetais. Nesse sentido, conhecer como as plantas podem gerar mecanismos fenotípicos de aclimação em ambientes com distintos níveis hídricos se mostram necessários.

Os resultados encontrados em nossas análises do gradiente mostram que as plantas modelam as características estruturais e fisiológicas do *continuum* folha-caule em resposta a condição hídrica em que está submetida. As folhas e a madeira ampliaram os reservatórios de armazenamento, investiram em ajustes que impeçam a perda excessiva de água e que minimizem a ocorrência de embolia no ambiente mais seco de RES. No entanto, essas estratégias de segurança hidráulica comprometeram parte do desempenho fotossintético das espécies, estabelecendo uma relação de *trade-off* funcional. Em contrapartida, nos ambientes mais úmidos de FES e FOM houve baixa precaução com a perda de água, visto que as condições são de maior disponibilidade hídrica anual. No entanto, não investir demasiadamente em mecanismos de restrição hídrica, possibilitou maximizar os processos relacionado a fotossíntese das espécies.

As alterações encontradas nos atributos do *continuum* folha-caule das espécies mostraram uma tendência maior à integração fenotípica do que à plasticidade para ocorrerem ao longo do gradiente. No entanto, essa sobreposição da integração sobre a plasticidade não influenciou em correlação negativa entre ambas, demonstrando que atuam em sinergia. Em contrapartida, as análises intrapopulacionais das espécies revelaram que as condições específicas de cada área exigiram maior variação fenotípica do que integração. Dessa forma, a maior tendência a variação fenotípica induziu a correlações negativas e de neutralidade, mas nenhuma positiva entre as espécies. Na área de FOM, as espécies mostraram correlação entre variação e integração fenotípica neutra, enquanto em FES as duas espécies apresentaram correlação negativa, já em RES *Inga laurina* teve uma correlação de neutralidade e *Schinus terebinthifolia* demonstrou correlação negativa.

Em conclusão, constatamos que a presença ou déficit de água para as plantas pode tornar sua existência desafiadora. Em função disso, nos últimos anos têm crescido as pesquisas em ambientes com atmosfera controlada para analisar a resposta das plantas na resistência ao calor e tolerância à seca, visando possíveis manejos adequados e

melhoramentos genéticos que gerem boa produção mesmo em um cenário futuro de escassez. No entanto, nosso trabalho sugere uma lacuna que também precisa ser mais explorada: a relação hídrica das espécies em seus ecossistemas naturais. Neste sentido, incentivamos estudos mais amplos utilizando ambientes naturais com distintas características microclimáticas para que possam fornecer informações sobre a sobrevivência das plantas, assim como permitirem fazer predições futuras sobre possíveis alterações na paisagem em detrimento das mudanças climáticas.

10. Referências bibliográficas

Abreu, K.M.P., Braga, J.M.A., Nascimento, M.T., 2014. Tree species diversity of coast allow land semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state, Brazil. *Biosc. J.* 30, 1529-1550.

Adams, M. A. et al. Woody legumes: a (re)view from the South. *Tree Physiology*, v. 30, p. 1072-1082, 2010. DOI: 10.1093/treephys/tpq061.

Alpert, P. & Simms, E., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297.

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

Amorim MMR, Santos LC 2003. Tratamento de vaginose bacteriana com gel vaginal de Aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi): ensaio clínico randomizado. *Rev Bras Ginec Obstetr* 25: 95-102.

Anderegg, William R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, [S. l.], v. 205, n. 3, p. 1008–1014, 2015. DOI: 10.1111/nph.12907.

Anna L. Jacobsen, Frank W. Ewers, R. Brandon Pratt, William A. Paddock, III, Stephen D. Davis, Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance?, *Plant Physiology*, Volume 139, Issue 1, September 2005, Pages 546–556, <https://doi.org/10.1104/pp.104.058404>

Antoun MD, Ramos Z, Vazques J, Oquendo I, Proctor GR, Gerena L, Franzblau SG. 2001. Evaluation of the flora of Puerto Rico for in vitro antiplasmodial and antimycobacterial activities. *Phytother Res.* 15(7):638–642.

Araujo, D.S D. & Maciel, N.C., 1998. Restingas fluminenses: biodiversidade e preservação. *Boletim FBCN* 25: 27–51.

Assumpção, J.A.N. & Nascimento, M.T., 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, R.J, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14: 301-315.

BFG - The Brazil Flora Group (2018) Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69: 1513-1527.

Boyer, J. S. (1982) Plant productivity and environment. *Science* 218: 443-448.

Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in genetics* (Vol. 13, pp. 115-155). Academic Press.

Bruijnzeel, L.A. Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. 2000. In *Proceedings of the Second International Colloquium* (J.S. Gladwell, ed.). UNESCO, Paris, p. 353-383.

Buzzetti, D. R. C. 2000. Distribuição altitudinal de aves em Angra dos Reis e Parati, sul do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. In: Alves, M. A. S., Silva, J. M. C., Van Sluys, M., Bergallo, H. G. e Rocha, C. F. D. (eds.). *A ornitologia no Brasil: pesquisa atual e perspectivas*. pp. 131–148. Rio de Janeiro: Editora da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Câmara, I.G. 2003. Brief history of conservation in the Atlantic forest. In: C. Galindo-Leal & G. Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. pp. 31-42. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington. D.C.

Chaer, G. M. et al. Nitrogen-fixing legume tree species for the reclamation of severely degraded lands in Brazil. *Tree Physiology*, v. 31, p. 139-149, 2011. DOI: 10.1093/treephys/tpq116.

Correia, S.J., David, J.P., David, J.M., 2006. Metabólitos secundários de espécies secundárias Anacardiaceae. *Química Nova* 29: 1287-1300.

Crönquist, A., 1981. Na integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New Yourk, USA, 519p.

Cuda, J. P., A. P. Ferriter, V. Manrique, and J.C. Medal, (Editors) 2006. J.P. Cuda, Brazilian Peppertree Task Force Chair. Interagency Brazilian Peppertree (*Schinus terebinthifolius*) Management Plan for Florida 2nd Edition. Recommendations from the Brazilian Peppertree Task Force Florida Exotic Pest Plant Council April 2006

Cunha, S. B. 1995. Impactos das obras de engenharia sobre o ambiente biofísico da Bacia do rio São João (Rio de Janeiro – Brasil). Instituto de Geociências UFRJ, Rio de Janeiro, 380p.

Dai AG. 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3: 52–58.

Dean, W. 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo.

Diaz, Sandra; Cabido, Marcelo. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, [S. l.], v. 8, n. 3, p. 463–474, 1997. DOI: 10.1111/j.1654-1103.1997.tb00842.x.

Ecologus Engenharia Consultiva, 2011. RIMA - Relatório de impacto ambiental - Infraestruturas do distrito industrial de São João da Barra. LLX, 41p.

Eisenlohr, P.V., Oliveira-Filho, A.T., Prado, J., 2015. The Brazilian Atlantic Forest: new findings, challenges and prospects in a shrinking hotspot. *Biodiversity and Conservation* 24: 2129–2133.

Ernesto Gianoli, Fernando Valladares, Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach, *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 105, Issue 1, January 2012, Pages 1–7.

Feliciano, R.; Mata, A.; Bruno, R. L. A. Florada Paraíba, Brasil: Inga Miller (Leguminosae-Mimosoideae). *Revista Brasileira de Biociências*, v. 5, n. 2, p. 135-137, 2007.

Ferreira, P.F. e Silva, A.G. 2011. A história da degradação da cobertura vegetal da região costeira do estado do Espírito Santo, Sudeste do Brasil. *Natureza online* 9(1): 10-18.

Ferriter, A. (Ed.) 1997 Brazilian Pepper Management for Florida, Recommendations from the Brazilian Pepper Task Force Florida Exotic Pest Plant Council The Florida Exotic Pest Plant Councils Brazilian Pepper Task Force: Florida.

Filardil, F.L.R.; Garcia, P. C. F.; Carvalho-Okano, R. M. e Rodrigues, C. M. 2007. Padrões de distribuição geográfica de espécies arbóreas de Leguminosae ocorrentes no Cerrado. *Revista Brasileira de Biociências* 5(2): 1116-1118.

Fleig, M., 1987. Anacardiaceae. *Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul*. Boletim do Instituto de Biociências 18:77p.

Flora do Brasil 2020 em construção. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 22/09/2021.

Freire, M. G. M., Mussi-Dias, V., de Siqueira, G. M. B., do Nascimento, D. F. (2015). O Tempo e a Restinga. Campos dos Goytacazes, RJ: M. G. M. Freire, 349.

Freitas, A. S., Barreto, C. F., Bastos, A. C., Neto, J. A. P., 2017. Paleoenvironmental records influenced by sea level variations during the Holocene in the Vitória bay region, Espírito Santo state, Brazil. *Radiocarbon* 59, 1087–1102.

Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 2019. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica.

Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 2020. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica.

Garay, I., Rizzini, C.M., Kindel, A., Agarez, F.V., Louzada, M.A.P., Santos, R.D. dos, Vincens, R.S., 2003. A Floresta Atlântica de Tabuleiros-Diversidade Funcional da Cobertura Arbórea, Editora Vozes Ltda. Petrópolis.

Ghalambor CK, Mckay JK, Carroll SP, Reznick DN. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* 21: 394–407.

Gianoli E. 2001. Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 1247–1252.

Gianoli, E., 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* 165: 825–832.

Godoy, O., Valladares, F., Castro-Díez, P., 2012. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytology* 195: 912–922.

Gonçalves, A.L.; Alves Filho, A.; Menezes, H. .Estudo comparativo da atividade antimicrobiana de extratos de algumas árvores nativas. *Arquivo do Instituto Biológico, São Paulo*. v.72, n.3, p.353-358, 2005.

Grossiord, C., Buckley, T.N., Cernusak, L.A., Novick, K.A., Poulter, B., Siegwolf, R.T.W., Sperry, J.S. and McDowell, N.G. (2020), Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytol*, 226: 1550-1566.

Guerra, B.; Laconcha, I.; Soto, S.M.; González-Hevia, M.A.; Mendoza, M.C. Molecular characterization of emerged multiresistant *Salmonella enterica*. *FEMS Microbiology Letters*, v.190, n.2, p.341-347, 2000.

Hawes, J.E., Peres, C.A., 2016. Patterns of plant phenology in Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Biotropica* 48: 465-475.

Heath, K. D.; Tiffin, P. Stabilizing mechanisms in a legume–rhizobium mutualism. *Evolution*, v.63, n.3, pp. 652–662, 2009.

Hight, Stephen D.; Horiuchi, Ivan; Vitorino, Marcelo D.; Wikler, Charles; Pedrosa-Macedo, Jose H., 2003. Biology, host specificity tests, and risk assessment of the sawfly *Heteroperreyia hubrichi*, a potential biological control agent of *Schinus terebinthifolius* in Hawaii. *BioControl* (Dordrecht). 48(4). August 2003. 461-476.

Holt, E. G. 1928. An ornithological survey of the Serra do Itatiaya, Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 57: 251–326.

Hsu, P.-K., Dubeaux, G., Takahashi, Y. and Schroeder, J.I. (2021), Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *Plant J*, 105: 307-321. <https://doi.org/10.1111/tbj.15067>

Hungria, M.; Franchini, J. C.; Campo, R. J. The importance of nitrogen fixation to soybean cropping in south America. *Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology, and the Environment Nitrogen Fixation: Origins, Applications, and Research Progress*, v.4, p.25-42, 2005.

IBDF/FBCN. 1981. Plano de Manejo da Reserva Biológica de Poço das Antas. Brasília. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal/Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza. 95 p.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2012). Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e

campestres, técnicas e manejos de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos. IBGE, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 2a ed. Rio de Janeiro, 276.

INEA – Instituto Estadual do Ambiente, 2018. Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba [WWW Document]. URL http://www.inea.rj.gov.br/Portal/Agendas/BIODIVERSIDADEEAREASPROTEGIDAS/UnidadesdeConservacao/INEA_008607. Acesso em: 22/09/2021.

Invasive species specialist group. Global invasive species database: Hundreds of World's worst invasive alien species. 2013. Disponível em: <http://www.issg.org/database/species>. Acesso: janeiro de 2023.

IPCC, 2021. Climate Change 2021 Mitigation of Climate Change.

Ipê (2021) Flora Regional. A base de dados das espécies nativas da Mata Atlântica. Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F.; Donoghue, M.J. 2009. Sistemática vegetal: um enfoque filoge-nético. 3ª ed., Porto Alegre, Artmed, 632 p.

Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. Donoghue, M.J. Plants systematics: a phylogenetic approach. 3 ed. Sunderland: Sinauer Associates. 2008. 611p.

Kageyama, P., Gandara, F.B., 2000. Revegetação de áreas ciliares. In: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. de F. (eds): Matas ciliares: conservação e recuperação. Editora Universidade de São Paulo-USP, São Paulo, Brasil, 1-40p.

Kettle, C. J., & Koh, L. P. (2014). Global forest fragmentation. CABI.

Lacerda, L.D., Araujo, D.S.D. & Maciel N.C., 1993. Dry coastal ecosystems of the tropical Brazilian coast. In Van der Maarel, E. (ed.). Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia, Oceania. Amsterdam 477–493p.

Lenzi, M. & Orth, A.I., 2004. Caracterização funcional do sistema reprodutivo da aroeiravermelha (*Schinus terebinthifolius* Raddi), em Florianópolis-SC, Brasil. Revista Brasileira de Fruticultura 26: 198-201.

Lima, G. P., & de Almeida Jr, E. B. (2018). Diversidade e similaridade florística de uma restinga ecotonal no Maranhão, Nordeste do Brasil. Interciencia, 43(4), 275-282.

Lima, H.C., Pessoa, S.V. A., Guedes-Bruni, R.R., MORAES, L.F.D., Granzotto, S.V., Iwamoto, S.; Ciero, J.D. 2006. Caracterização fisionômico-florística e mapeamento da vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. Rodriguésia, v. 57, n. 3, p. 369-389.

Lopes G. L. *Schinus terebinthifolia* a Raddi – aroeira-vermelha, 2016. Disponível em: [Compêndio Online Gerson Luiz Lopes \(unicentro.br\)](http://www.unicentro.br/CompendioOnlineGersonLuizLopes). Acesso em: 17/09/2021.

López, R., Cano, F.J., Martin-StPaul, N.K., Cochard, H. and Choat, B. (2021), Coordination of stem and leaf traits define different strategies to regulate water loss and tolerance ranges to aridity. *New Phytol*, 230: 497-509.

Lorenzi, H. & Souza, V.C., 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v.1. SãoPaulo, Ed. Plantarum.

Lorenzi, H. 1998. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. Vol. 2. Nova Odessa, SP, Editora Plantarum.

Lorenzi, H. Árvores Brasileiras – Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. V.2. 2ª Ed. Editora Plantarum. Nova Odessa – SP. 368 p. 2002.

Luz, C.L.S., 2011. Anacardiaceae R. Br. Na Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Botânica) – São Paulo – Instituto de Biociência da Universidade de São Paulo – USP.

Macedo, M.L.R.; Freire, M.G.M.; Franco, O.L.; Migliolo, L.; Oliveira, C.F.R. Practical and theoretical characterization of *Inga laurina* Kunitz inhibitor on the control

of *Homalinotus coriaceus*. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2011, 158, 164–172.

Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Year in evolutionary biology. Annals of the New York Academy of Sciences* 1206: 35–55.

Matesanz, S., Blanco-Sánchez, M., Ramos-Muñoz, M., de la Cruz, M., Benavides, R. and Escudero, A. (2021), Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *New Phytol*, 231: 2359-2370.

Matos, E. & Queiroz, L. P. *Árvores para cidades*. Salvador: Ministério Público do Estado da Bahia, 2009. 340 p.

Melo Jr, J.C.F., Boeger, M.R.T. 2018. Riqueza e estrutura de uma comunidade vegetal de dunas na planície costeira de Santa Catarina. *Iheringia. Série Botânica* 73, 290-297.

Müller, P. 1973. Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. *Biogeographica* 2: 1–244.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Nascimento, M.T., Silva, F.L., 2003. Avaliação da taxa de desmatamento no período de 1986 a 2002 na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (Mata do Carvão), São Francisco do Itabapoana, RJ, in: *Anais Do VI Congresso de Ecologia Do Brasil*. Fortaleza, pp. 127–128.

Oliveira, D.M.T.; Beltrati, C.M. Aspectos anatômicos de frutos e sementes em *Inga fagifolia* Willd. (Fabaceae:Mimosoideae). *Revista Brasileira de Biologia*, v.53, n.4, p.625-636, 1993.

Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate 1. *Biotropica*, 32(4b), 793-810.

Oren, R.; Sperry, J.S.; Katul, G.G.; Pataki, D.E.; Ewers, B.E.; Phillips, N.; Schafer, K.V.R. 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 22(12): 1515-1526.

Parry, M. A. J. et al. Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany*, v, 89, n. 3, p. 833-839, Mar. 2002.

Pereira, O.J., Araujo, D.S.D., 2000. Análise florística das restingas dos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*, 25-63.

Pessoa, S. V. A. 2003. Aspectos da fragmentação em remanescentes florestais da planície costeira do estado do Rio de Janeiro. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Rural.

Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6(3), 265-272

Pireda, S., de Castro Miguel, E., Xavier, V. and Da Cunha, M. (2018), Morpho-anatomical and ultrastructural analysis of extrafloral nectaries in *Inga edulis* (Vell.) Mart. (Leguminosae). *Nordic Journal of Botany*, 36: e01665. <https://doi.org/10.1111/njb.01665>

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

Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ. (2017). Porto do Açú, IPF Soluções Florestais. Caderno 1. Acesso: janeiro de 2023.

Poncy, O. Graines, germination et plantules dans le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoideae); étude morphologique chez quelques espèces de Guyane française. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, Toulouse. v.120, p.35-42. 1984.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., & SassKlaassen, 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

Poot, P., Lambers, H., 2008. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist* 178: 371–381.

Primo, P. B. S. & Völcker, C. M. 2003. Bacias Hidrográficas dos rios São João e das Ostras: águas, terras e conservação ambiental. Rio de Janeiro. Consórcio Intermunicipal para Gestão das Bacias Hidrográficas da região dos Lagos, Rio São João e Zona Costeira – CILSJ, 170p.

Priscila Simioni, Glaziele Campbell, Victor Diniz Pinto, João Victor de Souza Castelar, Marcos José Gomes Pessoa, Ivone Vieira da Silva & Maura Da Cunha (2021) Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savannah?, *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 155:3, 498-509, DOI: 10.1080/11263504.2020.1762782

Rabelo A. Frutas nativas de Amazônia, 2012. Disponível em: (frutasnativasdaamazonia.blogspot.com). Acesso em: 17/09/2021.

Ramos, V.S.; Cabrera, O.G.; Camargo, E.L.; Ambrósio, A.B.; Vidal, R.O.; Silva, D.S.; Guimarães, L.C.; Marangoni, S.; Parra, J.R.; Pereira, G.A.; et al. Molecular cloning and insecticidal effect of *Inga* laurina trypsin inhibitor on *Diatraea saccharalis* and *Heliothis virescens*. *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 2012, 156, 148–158.

Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., ... & Mittermeier, R. A. (2018). From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in ecology and conservation*, 16(4), 208-214.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.M., 2009. Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141–1153.

Rizzini, C. T. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil. Rio de Janeiro: Editora Âmbito Cultural.

Rocha, Ana Augusta e Feldmann, Fábio. A Mata Atlântica é aqui, E daí?. São Paulo: Terra Virgem, 2006.

Rosado, B.H.P. & de Mattos, E.A., 2007. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 741–752.

Rothballer, M.; Schmid, M.; Hartmann, A. Diazotrophic Bacterial Endophytes in Gramineae and Other Plants. *Microbiol Monogr.*,v.8,pp. 273– 302, 2009.

Sabbi, L.De B., Ângelo, A.C., Boeger, M.R., (2010). Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia, Sér. Bot.*, Porto Alegre, 65 171-181p.

Sánchez-Gómez D, Valladares F, Zavala MA. 2006. Functional traits and plasticity underlying shade tolerance in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26: 1425– 1433.

Santos-Filho, F. S., de Almeida Jr, E. B., Bezerra, L. F. M., Lima, L. F. & Zickel, C. S. (2016). Magnoliophyta, restinga vegetation, state of Ceará, Brazil. *Check List*, 7(4), 478-485.

Scarano, F.R., 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

Scarano, F.R., Ceotto, P., 2015. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation* 24: 2319–2331.

Schlichting CD. 1989. Phenotypic integration and environmental change. What are the consequences of differential phenotypic plasticity – of traits. *BioScience* 39: 460–464.

Schlichting, C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu Rev. Ecol. Syst.* 17, 667–693.

Schwinning, S., & Ehleringer, J. R. (2001). Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 89(3), 464-480.

Silva, C. Conservação de sementes de *Ingá laurina* (Sw.) Willd, 2016. Universidade Federal da Paraíba. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br/jspui/handle/123456789/12085>. Acesso em: 22/09/2021.

Silva, G.C., Nascimento, M.T., 2001. Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Rev. Bras. Botânica* 24, 51–62. doi:10.1590/S0100-84042001000100006.

Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2012. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III*. 3ª ed., Nova Odessa, Instituto Plantarum, 768 p.

Souza, L.. Manual de adequação ambiental em fazendas de café na região da Mata Atlântica, 2013. Instituto Terra & illycaffè, p. 82. Disponível em: <https://www.linainglez.com.br/biblioteca/Lina-Ingles-Manual-Mata-Atlantica.pdf>. Acesso em: 22/09/2021.

Stehmann, J.R. 2009. *Plantas da floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009. 516 p.

Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.

Taiz, L., Zeiger, E., 2013. *Fisiologia vegetal*. 5a ed. Porto Alegre, Artmed. 223 – 224p.

Tyree M. , Davis S. & Cochard H. (1994) *Perspectivas biofísicas da evolução do xilema - há uma troca de eficiência hidráulica para vulnerabilidade à disfunção?* *IAWA Journal* 15 , 335 – 360.

Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749-763.

Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Nicotra, A. B., 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, 17(11), 1351-1364.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. A. V. I. D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103-1116.

van Kleunen, M., Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49–60.

Vanzolini, P. E. 1988. Distributional patterns of South American lizards. In: Vanzolini, P. E. e Heyer, W. R. (eds.). Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns. pp. 317– 342. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro, 124.

Viana, D.P.C. Gestão participativa em unidades de conservação no estado do Rio de Janeiro. Monografia (Graduação em Engenharia Florestal)- Universidade Federal Rural do Rios de Janeiro (UFRRJ). Instituto de Florestas, 2007.

Villela, D.M., M.T. Nascimento, L.E.O.C. Aragao, and D.M. Da Gama. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506–516. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2005.01453.x>.

Willens, A. The taxonomy of rhizobia: an overview. *Plant and Soil*, v.287, pp.3–14, 2006.

Xu, X., Medvigy, D., Powers, J.S., Becknell, J.M., Guan, K., 2016. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist* 212: 80-95.