

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF
CENTRO DE BIOCÊNCIAS E BIOTECNOLOGIA – CBB
LABORATÓRIO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS – LCA

GUSTAVO VIANA DE FREITAS

ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA RELAÇÃO COM ATRIBUTOS
DO LENHO E DA FOLHA EM UMA FLORESTA ATLÂNTICA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL

CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ
FEVEREIRO – 2020

GUSTAVO VIANA DE FREITAS

**ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA RELAÇÃO COM ATRIBUTOS
DO LENHO E DA FOLHA EM UMA FLORESTA ATLÂNTICA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dr^a Angela Pierre Vitória

CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ

FEVEREIRO - 2020

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

F866

Freitas, Gustavo Viana de.

Abundância de espécies arbóreas e sua relação com atributos do lenho e da folha em uma floresta atlântica estacional semidecidual / Gustavo Viana de Freitas. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2019.

75 f. : il.

Bibliografia: 55 - 75.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2019.

Orientadora: Angela Pierre Vitoria.

1. Mudanças climáticas. 2. Florestas secas. 3. Segurança hidráulica. 4. Isótopos de carbono. 5. Atributos funcionais. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

**ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA RELAÇÃO COM ATRIBUTOS
DO LENHO E DA FOLHA EM FLORESTA ATLÂNTICA ESTACIONAL
SEMIDECIDUAL**

GUSTAVO VIANA DE FREITAS

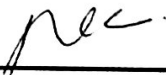
Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em 19 de fevereiro de 2020.

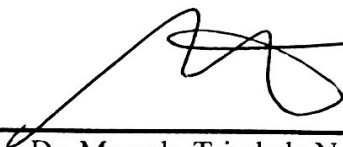
Comissão examinadora:



Dra. Karla Maria Pedra de Abreu – (Laboratório de Botânica/IFES)



Dra. Maura Da Cunha – (LBCT/CBB/UENF)



Dr. Marcelo Trindade Nascimento – (LCA/CBB/UENF)



Dra. Angela Pierre Vitória – (LCA/CBB/UENF) (Orientadora)

DEDICATÓRIA

*Dedico esta dissertação à minha mãe Fabiana, minha avó Marlene e a meu irmão, Gabriel.
Mais uma conquista nossa!*

Dedico às minhas amigas Agatha, Carolina e Queila.

Dedico também a todos os pertencentes da sigla LGBTQIA+ que lutam diariamente por visibilidade, por respeito, por direitos mínimos que deveriam ser de todos os cidadãos brasileiros. Àqueles que estão na linha de frente morrendo a cada 23 horas combatendo a LGBTfobia em todas as suas formas ou por simplesmente serem quem são. Aos LGBTQIA+ que ainda precisam se esconder da sociedade brasileira machista, homofóbica e racista. Aos LGBTQIA+ que virão. Aos LGBTQIA+ na ciência! Aos líderes que lutam por políticas de garantia dos direitos LGBTQIA+. À todas as minorias! À diversidade! À Comunidade Colorida de onde tenho orgulho de ser e pertencer.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço às energias do universo que me trouxeram até este momento.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, CAPES, pela concessão da bolsa de estudos para a realização desse mestrado.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais – PPGERN, ao corpo docente e à secretária Elizabete Costa pelo trabalho e suporte. Agradeço à comissão examinadora pela presença e contribuição dada a esta pesquisa de mestrado.

Agradeço a gestora Vânia Coelho pela permissão, junto ao INEA, em trabalhar nas áreas da EEG e a todos os funcionários (em especial ao guarda-parque Bruno Stellet) que protegem a unidade e fazem de lá um lugar especial. Parabéns pela coragem e profissionalismo diante de um cenário político catastrófico.

Agradeço ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, departamento de Biologia Vegetal, em especial a Dr^a Maura Da Cunha, pela colaboração e permissão em utilizar toda a infraestrutura do laboratório. Aos colegas da Biologia Vegetal pelo suporte. Em especial à Priscila Simioni, com quem troquei conhecimento e compartilhei minha rotina. Muito obrigado pelas contribuições a este trabalho, pelo auxílio no processamento de amostras, pela paciência e pelos conselhos. Agradeço também a Lara Settimi pelo auxílio na confecção de lâminas para as pranchas anatômicas.

Agradeço à minha orientadora, Angela, pela oportunidade concedida em trabalhar no laboratório de ecofisiologia vegetal, pelo conhecimento transferido nesses dois anos, pela paciência, respeito e por acreditar em mim na realização deste trabalho. Muito obrigado!

Agradeço a minha família que sempre torceu por mim e que entende minhas ausências. Especialmente minha mãe, avó e irmão. Essa conquista é nossa!

Agradeço aos amigos iniciais do laboratório de ecofisiologia vegetal: Tati, Douglas e Amanda pela recepção e auxílio no laboratório, pelas risadas, pela paciência em entender meus momentos de dispersão e desespero. Agradeço ao Ramon Rodrigues e Carolina Vilela pelo auxílio no campo.

Agradeço em especial ao Douglas, amigo de campo e laboratório. Muito obrigado pelos ensinamentos de técnicas, contribuições intelectuais, trocas de experiências, respeito, paciência, pelos momentos únicos no campo e pela parceria. Agradeço em especial a Tati, uma amiga maravilhosa, pelas contribuições profissionais e pessoais durante o mestrado, por compartilhar

suas experiências de vida, por transparecer e transmitir calma, gentileza e luz, especialmente na academia. Muito obrigado!

Agradeço aos colegas e amigos da Ecologia Experimental, pelo acolhimento, pelo respeito, pelas risadas e diálogos durante os cafés na cozinha, pelas festinhas de aniversário. Em especial, ao pessoal da ecologia da polinização, Sônia Guimarães, Mariana Scaramussa, Marcelita Marques, Lázaro Carneiro, Fernanda Werneck, Anna Hautequestt, Caíque Barcellos, Carolina Rabelo, Maira Coelho e Wilson Frantine pela troca de experiências dentro e fora do laboratório. À Maria de Fátima (a querida Fatinha) pelo carinho com todos nós da ecologia experimental, pelo profissionalismo e pelos diversos cafezinhos que geraram histórias das quais eu guardarei na memória. Muito obrigado!

Agradeço aos amigos Yasmin e Yuri, por aparecerem na minha vida de uma forma tão bela e necessária, por todo apoio. Agradeço também ao grupo de amigos: Sônia Guimarães, Lázaro Carneiro, Elon Aniceto, Greicy Fernandez, Lucas Carneiro, Queila Costa, Camila Priante e Vitor Cyrino pelas sextas com cervejas, pelas festas mais aleatórias que eu já participei, pelos momentos “psicologia em grupo”, pelas risadas, pelos cafés, pelas discussões sobre a vida, pelo apoio em estatística, pelos almoços sempre divertidos no RU, pelo amor, pelas memórias, por serem transparentes e por fazerem parte da minha história. Agradeço a Camila pelo auxílio na confecção do mapa da EEG. Vocês foram muito importantes para que eu me mantivesse feliz e são em Campos durante esta jornada.

Agradeço em especial a Queila, por ser sempre uma amiga solícita, pela parceria na graduação e no mestrado, pelos conselhos nos momentos mais difíceis e mais alegres, pela importância que tem na minha vida e por todo amor. O mestrado foi muito melhor com sua chegada!

Agradeço ao meu amigo de infância Pedro Ariston por toda ajuda durante minha chegada em Campos, pelas reflexões na estrada para casa, por sempre se esforçar em me deixar confortável na cidade e na UENF. Agradeço aos outros colegas e amigos da graduação e da pós Nilson Berriel, Fernanda Del Penho, Vanessa Xavier e Ershiley Fortunato por toda presença na minha jornada no mestrado, sempre muito solícitos comigo. Agradeço também ao pessoal do Nicho Ecológico pelo acolhimento!

Agradeço a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. Sem dúvida, este mestrado era um cenário distante para mim há alguns anos, mas sua realização foi possível graças as pessoas que sempre me deram forças e torceram por mim.

Muito Obrigado mesmo!

“If there's one thing I've learned over the years it's that it only takes one person...one moment to change your life forever. To change your perspective. Color your thinking. To force you to reevaluate everything you think you know. To make you ask yourself the toughest questions: Do you know who you are? Do you understand what has happened to you? Do you want to live this way?”

Shonda Rhimes, G. A.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES	xii
RESUMO	xiv
ABSTRACT	xv
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Influência dos fatores abióticos e dos atributos funcionais na distribuição de espécies ..	1
1.2 Resistência à seca e anatomia ecológica.....	3
1.3 Eficiência no uso da água	5
1.4 Mudanças climáticas, florestas tropicais e floresta atlântica.....	7
2. OBJETIVO GERAL.....	9
2.1 Objetivos Específicos	9
3. HIPÓTESES	9
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	10
4.1 Área de Estudo	10
4.2 Determinação das espécies estudadas.....	12
4.3 Coleta e processamento de folhas para determinação dos atributos morfológicos e isotópicos de C e N.....	14
4.3.1 Atributos morfológicos foliares.....	14
4.3.2 Isótopos estáveis de C ($\delta^{13}\text{C}$) e N ($\delta^{15}\text{N}$).....	15
4.4 Coleta e processamento das amostras de lenho para densidade da madeira e anatomia	15
4.4.1 Determinação da densidade da madeira	15
4.4.2 Atributos anatômicos do lenho	17
4.5 Análises estatísticas	19
5. RESULTADOS	20
5.1 Atributos morfológicos, fisiológicos da folha e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas.....	20
5.2 Atributos morfológicos, fisiológicos da folha e anatômicos do lenho para seis espécies arbóreas.....	25
6. DISCUSSÃO	42
7. CONCLUSÃO.....	53
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS	54
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Limites e áreas de coleta da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), São Francisco do Itabapoana, RJ..... 11
- Figura 2** - Fitofisionomia da Estação Estadual Ecológica de Guaxindiba. A) Estação Chuvosa (março); B) Final da estação seca (agosto-setembro)..... 11
- Figura 3** - Coleta de amostras do lenho para densidade da madeira em floresta atlântica estacional semidecidual e aplicação do método de deslocamento de água (Princípio de Arquimedes). 16
- Figura 4** - Regressões lineares de atributos da folha, independentes do grupo de abundância de 20 espécies em floresta estacional semidecidual. **A:** $\delta^{13}\text{C}$ e área foliar específica **B:** $\delta^{13}\text{C}$ e espessura foliar **C:** espessura foliar e densidade foliar **D:** espessura foliar e área foliar específica **E:** área foliar específica e razão C:N **F:** área foliar específica e concentração elementar de N. Os símbolos \circ e \bullet representam espécies mais e menos abundantes, respectivamente. 23
- Figura 5** - Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) de indivíduos de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Os parâmetros utilizados foram: $\delta^{13}\text{C}$ foliar, $\delta^{15}\text{N}$ foliar, razão C:N foliar, área foliar específica (AFE), espessura da folha (ESP), densidade foliar (DEN) e densidade da madeira (DM). Símbolos em preto representam indivíduos das espécies mais abundantes e símbolos em vermelho representam indivíduos das espécies menos abundantes, respectivamente. \bullet *M. nigra* \blacksquare *M. princeps* \blacksquare *M. oliviformis* \blacklozenge *P. contorta* \blacktriangle *T. lepidota* \blacktriangledown *A. pickelli* $*$ *P. longifolium* \bullet *T. oblongifolia* \blacktriangledown *P. pterosperma* \blacklozenge *N. alba* \blacktriangle *A. pulcherrimus* \blacksquare *B. guianense* \blacksquare *S. verticillata* --- *A. bracteata* \circ *S. brasiliensis* $+$ *E. candolleana* \triangle *P. peroba* \blacklozenge *H. serratifolius* \square *T. silvatica* $*$ *P. oligospermum*. 24
- Figura 6** - Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) para indivíduos de seis espécies arbóreas mais e menos abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Os parâmetros utilizados foram: área foliar específica (AFE), densidade foliar (DEN), densidade da madeira (DM); frequência (FV), diâmetro tangencial (DTV), área do lúmen dos elementos de vaso (ALV); comprimento (CF), espessura da parede das fibras (EPF) e condutividade hidráulica teórica (Kh). Símbolos em preto representam espécies mais abundantes e símbolos em vermelho representam espécies menos abundantes, respectivamente \bullet *M. nigra* \blacksquare *M. princeps* \blacktriangle *T. lepidota* \blacktriangle *A. pulcherrimus* \blacksquare *B. guianense* \bullet *T. oblongifolia*. 29
- Figura 7** - Anatomia do lenho das espécies mais abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG) evidenciando os principais elementos celulares do xilema. Secções transversal, longitudinal tangencial; longitudinal radial e material macerado em horizontal, respectivamente. A-D: *M. nigra*. E-H: *M. princeps*. I-L: *T. lepidota*. Barras secção transversal e macerado: 100 μm ; secção longitudinal tangencial e radial: 200 μm 32
- Figura 8** - Anatomia do lenho das espécies menos abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG) evidenciando os principais elementos celulares do xilema. Secções transversal, longitudinal tangencial, longitudinal radial e material macerado em horizontal, respectivamente. A-D: *A. pulcherrimus*. E-H: *B. guianense*. I-L: *T. oblongifolia*. Barras secção transversal e macerado: 100 μm ; secção longitudinal tangencial e radial: 200 μm 33

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista de espécies arbóreas selecionadas a partir do número de indivíduos em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Fonte: ABREU (2013), modificado. +**AB**: mais abundantes, -**AB**: menos abundantes, **SV**: sempre-verde, **DC**: decídua, **SI**: secundária inicial, **ST**: secundária tardia, **NC**: não classificada. * indicam as espécies estudadas em detalhe quanto a anatomia do lenho. 13

Tabela 2 - Parâmetros anatômicos do lenho mensurados para seis espécies em floresta atlântica estacional semidecidual. 18

Tabela 3 - Média \pm desvio-padrão e classificação da densidade da madeira de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). 23

Tabela 4 - Média \pm desvio-padrão para a densidade da madeira de grupos categóricos de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). **DM**: densidade da madeira; +**AB**: mais abundantes; -**AB**: menos abundantes; **SV**: sempre-verde; **DC**: decídua; **SI**: secundária inicial; **ST**: secundária tardia. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos categóricos (teste U: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,001$). 21

Tabela 5 - Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) dos atributos foliares e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Números em itálico no triângulo superior representam espécies de maior abundância. Números no triângulo inferior representam espécies de menor abundância. **C**: carbono elementar foliar; $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de ^{13}C foliar; **N**: nitrogênio elementar foliar; $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de ^{15}N foliar; **C:N**: razão Carbono total/Nitrogênio total foliar; **DM**: densidade da madeira; **ESP**: espessura da folha; **DEN**: densidade da folha; **AFE**: área foliar específica. Em negrito, correlações significativas. Significância: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$ 22

Tabela 6 - Valores ponderados por análise de componentes principais (PCA) para os atributos foliares e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). 25

Tabela 7 - Médias \pm desvio-padrão dos atributos foliares e do lenho para os grupos mais e menos abundantes de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). ** indicam diferenças significativas entre os grupos de abundância (teste U, ** $p \leq 0,01$). 26

Tabela 8 - Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) dos atributos foliares e do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Números em itálico no triângulo superior representam espécies de maior abundância. Números no triângulo inferior representam espécies de menor abundância. **C**: carbono elementar foliar; $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de ^{13}C foliar; **N**: nitrogênio elementar foliar; $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de ^{15}N foliar; **C:N**: razão Carbono total/Nitrogênio total; **AFE**: área foliar específica; **ESP**: espessura da folha; **DEN**: densidade da folha; **DM**: densidade da madeira; **FV**: frequência dos vasos; **CV**: comprimento dos vasos; **DRV**: Diâmetro radial dos vasos; **DTV**: Diâmetro tangencial dos vasos **ALV**: área do lúmen dos vasos; **Kh**: condutividade hidráulica teórica; **EPV**: espessura da parede dos vasos; **PINT**: pontoações intervasculares; **PRV**: pontoações raio-vasculares; **DF**: diâmetro das fibras; **LF**: lúmen das fibras; **CF**: comprimento das fibras; **EPF**: espessura da parede das fibras; **FR**: frequência dos raios; **CR**: comprimento dos raios; **LR**: largura dos raios; **PPV**: pontoações

parênquima-vasculares e **VUL**: índice de vulnerabilidade. Em negrito, correlações significativas. Significância: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $\leq 0,001$27

Tabela 9 - Valores ponderados por análise dos componentes principais (PCA) para os atributos morfológicos, fisiológicos foliares e anatômicos do lenho para seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG)..... 30

Tabela 10 - Caracterização anatômica quantitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Tamanho das pontoações intervasculares, frequência e tamanho dos elementos de vaso. + indicam presença da característica descrita. 34

Tabela 11 - Caracterização anatômica quantitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Tamanho das fibras, frequência e tamanho dos raios. + indicam presença da característica descrita.35

Tabela 12 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Camadas de crescimento, porosidade, arranjo dos elementos de vaso, agrupamento dos elementos de vaso, placas de perfuração e arranjo das pontoações intervasculares. + indicam presença da característica descrita..... 36

Tabela 13 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Pontoações raiovasculares, espessamento helicoidal dos vasos, traqueídes e fibras. + indicam presença da característica descrita.37

Tabela 14 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Parênquima axial apotraqueal, paratraqueal e em faixas. + indicam presença da característica descrita.38

Tabela 15 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Conformação e composição celular dos raios. + indicam presença da característica descrita.39

Tabela 16 - Porcentagem de compartilhamento das características anatômicas das seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).40

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES

- $\delta^{13}\text{C}$ – razão isotópica de ^{13}C
 $\delta^{15}\text{N}$ – razão isotópica de ^{15}N
 μm - micrômetro
AFE – Área foliar específica
ALV – Área do lúmen do vaso
CF – Comprimento das fibras
C:N – Razão Carbono total / Nitrogênio total
 CO_2 – Dióxido de Carbono
CV – Comprimento dos vasos
DAP – Diâmetro à altura do peito
DEN – Densidade foliar
De – Diâmetro equivalente dos vasos
Dh – Diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado
DRV – Diâmetro radial dos vasos
DF – Diâmetro total das fibras
DTV – Diâmetro tangencial dos vasos
EEEG – Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba
EPF – Espessura da parede das fibras
EPV – Espessura da parede dos vasos
ESP – Espessura foliar
FR – Frequência dos raios
FV – Frequência dos vasos
ha – hectare
IAWA – *International Association of Wood Anatomists*
IM – Índice de Mesomorfia
INEA – Instituto Estadual do Ambiente
INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
IPCC – *Intergovernmental Pannel of Climate Change*
IV – Índice de Vulnerabilidade
Kh – Condutividade hidráulica potencial ou teórica
LF – Lúmen das fibras
LR – Largura dos raios

MFA – Massa foliar por área

mm - milímetro

PCA – *Principal Component Analysis*

Pdb – *Pee Dee Belomite*

PINT – Pontoações Intervasculares

PPBio-MA – Programa de Pesquisa em Biodiversidade Mata Atlântica

PPV – Pontoações parênquima-vasculares

PRV – Pontoações raiovasculares

SOSMA – SOS Mata Atlântica

RESUMO

A floresta atlântica é um dos três *hotspots* de biodiversidade mais vulnerável às mudanças climáticas. Predições climáticas indicam a ocorrência de eventos de seca e chuva extremos, acentuação da sazonalidade, altas temperaturas e, conseqüentemente, restrição hídrica sazonal. A restrição hídrica sazonal pode comprometer o metabolismo das espécies vegetais por falhas hidráulicas ou escassez de fotoassimilados, tornando as espécies mais vulneráveis à variação das condições climáticas. Para lidar com essas mudanças, as espécies vegetais devem apresentar configurações funcionais expressas em sua anatomia, morfologia, fisiologia e/ou ecologia, que lhes capacitem tolerar extremos de temperatura e disponibilidade hídrica. As espécies de florestas tropicais decíduas e semidecíduas possuem estratégias para tolerar as condições restritivas do meio abiótico. Este estudo foi conduzido com base nas seguintes hipóteses: 1) Espécies mais abundantes apresentam células do xilema mais reduzidas e de caráter mais conservativo que espécies menos abundantes, conseqüentemente apresentando maior densidade da madeira, 2) Espécies mais abundantes apresentam maior eficiência no uso da água que espécies menos abundantes e 3) Espécies mais abundantes apresentam menor área foliar específica e maior espessura da folha que espécies menos abundantes em função do menor tempo de abertura dos estômatos e do maior investimento em células do xilema de caráter mais conservativo. Através de estudos anatômicos, ecofisiológicos, morfológicos e isotópicos de C em espécies arbóreas, o objetivo deste trabalho foi determinar se atributos do lenho (densidade da madeira e anatomia do xilema) e da folha (morfologia e razão isotópica foliar de C e N) podem ser preditores da abundância de espécies arbóreas em um fragmento de floresta atlântica estacional semidecidual. Vinte espécies arbóreas (sete mais abundantes e 13 menos abundantes) foram avaliadas para os atributos da folha e densidade da madeira. Destas espécies, três de maior e três de menor abundância foram selecionadas para análises da anatomia do lenho e análises dos atributos foliares (área foliar específica, densidade foliar e espessura foliar). Os resultados mostraram diferenças entre os grupos de abundância apenas no comprimento do parênquima radial, não havendo diferenças para outros atributos anatômicos do xilema e atributos foliares. As espécies apresentaram características anatômicas comuns a ambientes secos (florestas estacionais decíduas e semidecíduas, restinga, savanas), como a alta densidade da madeira. As espécies também não apresentaram diferenças quanto a eficiência no uso da água avaliado pela razão isotópica de C ($\delta^{13}\text{C}$). Quando os dados foram explorados a partir do hábito foliar e do estágio sucessional, a densidade da madeira foi significativamente maior nas espécies sempre-verdes e tardias do que nas decíduas e iniciais. Sugere-se que as características anatômicas do lenho, $\delta^{13}\text{C}$ e densidade da madeira são expressas em resposta ao filtro ambiental local, mas não são atributos preditores da abundância das espécies na área de estudo. Estas informações servem de base para o melhor entendimento da funcionalidade de florestas que habitualmente convivem com a restrição hídrica sazonal e poderão auxiliar em seu manejo e conservação, garantindo os serviços ambientais associados a elas.

Palavras-chave: Mudanças climáticas; Florestas secas; Segurança hidráulica; Isótopos de carbono, Atributos funcionais.

ABSTRACT

The Atlantic Forest is one of the three biodiversity hotspots most vulnerable to climate change. Climatic predictions indicate the occurrence of extreme drought and rain events, accentuated seasonality, high temperatures and, consequently, seasonal water restriction. Seasonal water restriction can compromise species metabolism due to hydraulic failures or carbon starvation, making species more vulnerable to variations in climatic conditions. Thus, to cope with climate change, plant species must have functional sets expressed in their anatomy, morphology, physiology and/or ecology that enable them to tolerate extremes of temperature and water availability. The deciduous and semideciduous tropical forest species already have strategies to tolerate the restrictive conditions of the abiotic environment. This study was conducted based on the following hypotheses: 1) More abundant species have more reduced xylem cells and more conservative character than less abundant species, consequently showing a higher wood density 2) More abundant species have greater water use efficiency than less abundant species and 3) More abundant species have lower specific leaf area and greater leaf thickness than less abundant species due to the shorter stomata opening time and the greater investment in xylem cells of a more conservative character. Through anatomical, ecophysiological, morphological and C isotopic studies in tree species, the aim of this work was to determine whether traits of wood (wood density and xylem anatomy) and of the leaf (morphology and isotopic ratio of C and N) be predictors of the abundance of tree species in a fragment of seasonal semideciduous atlantic forest. Twenty tree species (seven more abundant and 13 less abundant) were evaluated for leaf traits and wood density. Of these species, three of the highest and three of the lowest abundance were selected for analysis of the wood anatomy and leaf traits (specific leaf area, leaf density and leaf thickness). The results showed differences between the abundance groups only in the length of the radial parenchyma, with no differences for other anatomical traits of the xylem and leaf traits. The species showed anatomical characteristics common to dry environments (seasonal deciduous and semi-deciduous forests, restingas, savannas), such as the high wood density. The species also did not show differences in terms of water use efficiency, evaluated by the C isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$). When the data were explored from the leaf habit and the successional stage, the wood density was significantly higher in evergreen and late species than in deciduous and early species. It is suggested that the anatomical characteristics of the wood, $\delta^{13}\text{C}$ and wood density are expressed in response to the local environmental filter but are not predictive traits of the species abundance in the study area. This information serves as a basis for a better understanding of the functionality of forests that usually live with seasonal water restriction and may assist in their management and conservation, ensuring the environmental services associated with them.

Keywords: Climate change; Dry forests; Hydraulic safety; Carbon isotopes; Functional traits.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Influência dos fatores abióticos e dos atributos funcionais na distribuição de espécies

A complexidade no estabelecimento das espécies e na estruturação de comunidades vegetais, dentro de uma escala espaço-temporal, ocorreu através de um histórico de processos biogeográficos, ecológicos e evolutivos somados às condições ambientais e aos recursos disponíveis necessários à sobrevivência e aptidão das espécies (BARBOSA *et al.*, 2009; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009; PERONI; HERNANDEZ, 2011, SILVA *et al.*, 2017). As condições ambientais de um hábitat funcionam como imposições ecológicas submetendo as espécies a filtros bióticos (e.g. competição, herbivoria) e abióticos (e.g. disponibilidade de recursos). Estes filtros podem agir sob as espécies de forma simultânea e gerar diferentes respostas nas características funcionais de espécies coexistentes, em mudanças nas estratégias ecológicas utilizadas por elas e conseqüentemente, mudanças em sua abundância e distribuição espacial (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; VIOLLE *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2017).

A capacidade de resposta das espécies pode mudar, principalmente, em função da variação das condições abióticas, tais como a disponibilidade de luz, de temperatura, de umidade, de nutrientes e a disponibilidade hídrica. Mudanças nestas condições ocasionadas pela formação de clareiras, manejo florestal, fragmentação ou mudanças climáticas podem promover condições restritivas ao ambiente e ao metabolismo vegetal. As espécies apresentam diferentes respostas às mudanças das condições ambientais (VALLADARES *et al.*, 2000; VIEIRA; MOCHEL FILHO, 2010; FAVARETTO *et al.*, 2011; CAMPBELL; RABELO; DA CUNHA, 2016; RABELO *et al.*, 2013; TEIXEIRA *et al.*, 2015; VIEIRA *et al.*, 2015), seja pela anatomia, morfologia, fisiologia e/ou ecologia, determinando seu estabelecimento e sobrevivência (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.* 2013). Esta capacidade de resposta das espécies varia também de acordo com o hábito foliar e o estágio sucessional quanto ao uso e aquisição de recursos. Espécies sempre-verdes geralmente apresentam características mais conservativas quanto ao uso e aquisição de recursos que espécies decíduas (MEDIAVILLA-ESCUADERO, 2003; WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006). Espécies de estágios iniciais de sucessão apresentam características aquisitivas quanto ao uso de recursos enquanto espécies de estágios tardios de sucessão apresentam características conservativas quanto ao uso de recursos,

especialmente em ambientes onde a luz é um fator limitante. Em ambientes onde o fator limitante é a disponibilidade de água, condição oposta tem sido descrita para os estágios sucessionais (REICH *et al.*, 2003; POORTER *et al.*, 2004; LOHBECK *et al.*, 2013).

Como resposta a um mesmo filtro ambiental, as espécies podem apresentar semelhanças em suas características funcionais estabelecendo padrões ecológicos de convergência ou divergência, evitando a competição pelo investimento em atributos distintos. Estes padrões de integração das características funcionais são importantes no entendimento da ação dos filtros ambientais em diferentes escalas que podem afetar a dinâmica populacional das espécies, definindo se uma espécie se apresenta de forma mais ou menos abundante em determinado ecossistema e quais são as relações entre estas espécies (GRIME, 1998; CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; FRESCHET *et al.*, 2011; MASON *et al.*, 2012; MOUILLOT *et al.*, 2013; REICH, 2014; BISWAS *et al.*, 2015; GARBIN *et al.*, 2016, LAPLANTE; SOUZA, 2018).

As características funcionais podem ser determinantes para o melhor desempenho das espécies sob as diferentes condições ambientais, principalmente de espécies coexistentes. A maior ou menor abundância das espécies tem sido relacionada com o investimento em atributos funcionais ao longo dos anos, evidenciando que a presença ou ausência das espécies é afetada por estes atributos, mas também pela estocasticidade de eventos (KEDDY, 1992; HUBBELL, 2005; MCGILL *et al.*, 2007; MORLON *et al.*, 2009; CORNWELL; ACKERLY, 2009; 2010; GARBIN *et al.*, 2016).

Os distintos investimentos em atributos funcionais pelas espécies como resposta aos filtros ambientais estão conectados a fatores como a capacidade de dispersão, de aclimação ou adaptação, crescimento e persistência no ambiente, especialmente aqueles relacionados a produção de fotoassimilados e manutenção do *status* hídrico (REICH *et al.*, 2003; HÉRAULT, 2007; VIOLLE *et al.*, 2007; ROSSATTO; KOLB, 2013). A alta intensidade luminosa, alta temperatura, baixa pluviosidade e maior déficit de pressão de vapor, por exemplo, ocasionam a restrição hídrica em determinado ambiente e período do ano (FAVARETTO *et al.*, 2011) conduzindo as espécies a diferentes respostas a esta condição. A restrição hídrica poderá comprometer a biodiversidade local, promovendo a mortalidade de espécies por privações de fotoassimilados (redução da fotossíntese) ou por falhas hidráulicas (cavitação do xilema e limitações no transporte de água) (MCDOWELL *et al.*, 2008, MCDOWELL, 2011; CHOAT *et al.*, 2012; ROWLAND *et al.*, 2015).

Para lidar com o déficit hídrico, as espécies vegetais expressam mudanças no hábito foliar, na profundidade das raízes, na assimilação de C, na estrutura anatômica do xilema e da folha e nas características morfológicas foliares (FLEXAS *et al.*, 2006; LENZA; KLINK, 2006; FAROOQ *et al.*, 2009; ANJUM; XIE; WANG, 2011; BHARGAVA; SAWANT, 2013; BRUM *et al.* 2017; SILVA, 2018). Neste contexto, a resistência hidráulica pode evitar a mortalidade das espécies (MCDOWELL *et al.*, 2011; FERNANDES, 2016), evidenciando o importante desempenho da estrutura da madeira como fator determinante da vulnerabilidade destas espécies durante os períodos de restrição hídrica, assim como a altura do indivíduo, a capacidade de armazenamento de água nos tecidos e a eficiência no uso da água (DICKISON, 2000; MORENO-GUTIERREZ *et al.*, 2012; FERNANDES, 2016; ROSADO *et al.*, 2016).

1.2 Resistência à seca e anatomia ecológica

Ao longo dos anos, os vegetais desenvolveram estratégias anatômicas e adaptativas que permitiram uma grande diversidade do xilema. Esta diversidade tem relação direta com o hábitat da planta, as condições atmosféricas e a disponibilidade hídrica no solo (DICKISON, 2000; RIBEIRO; BARROS, 2006). O crescimento, suporte mecânico, transporte de seiva, armazenamento de água, além de outros atributos funcionais da madeira, induzem a uma série de implicações ecológicas que permitem entendê-las como um espectro econômico funcional, assim como acontece com as características foliares (CHAVE *et al.*, 2009; WRIGHT *et al.*, 2004). Estas funções estão intimamente relacionadas umas às outras, conferindo *trade-offs* entre resistência mecânica e condutividade hidráulica (GLEASON *et al.*, 2016). Os atributos funcionais da madeira (xilema secundário) apresentam impacto nos processos evolutivos, biogeográficos e biogeoquímicos, já que a madeira é fonte de C e sua decomposição interfere na dinâmica florestal, podendo tornar as florestas fontes de emissão desse elemento (CHAVE *et al.*, 2009).

A variação das condições ambientais, seja na pluviosidade, gradiente altitudinal, granulometria do solo ou temperatura se expressam através dos elementos celulares do xilema como o comprimento dos elementos de vaso, espessura da parede e comprimento das fibras, altura e largura dos raios, especialmente pela interferência destes fatores ambientais na disponibilidade hídrica (CARLQUIST, 1977; 2001; BAAS, 1982; DICKISON, 2000; CARLQUIST; SCHNEIDER, 2001; TYREE; ZIMMERMANN, 2002; BARROS *et al.*, 2006; SILVA, 2018; TNG *et al.*, 2018). O comprimento e diâmetro dos elementos de vaso do xilema

são os principais determinantes da eficiência e segurança no transporte de água. Características anatômicas e suas implicações no transporte de água têm recebido atenção, especialmente acerca da suscetibilidade ao fenômeno de cavitação (BAAS, 1982; TYREE; ZIMMERMANN, 2002; COSMO, 2008; SCHREIBER; HACKE; HAMANN, 2015; MCDOWELL *et al.*, 2018). Entretanto, estudos têm ressaltado a importância das fibras em assegurar as características dos elementos de vaso e as estratégias de transporte de água (ZIEMINSKA *et al.*, 2013; ZIEMINSKA; WRIGHT; WESTOBY, 2015).

Estudos comparativos entre a variabilidade de características do xilema secundário e fatores climáticos e ambientais permitiram o estabelecimento de tendências ecológicas para a madeira e são utilizados como indicadores de forma a correlacionar características anatômicas e o hábitat das plantas (ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; 2002; MARCATI; ANGYALOSSY-ALFONSO; BENETATI, 2001; CHOAT; SACK, HOLBROOK, 2007; SONSIN *et al.*, 2012; SCHOLZ *et al.*, 2014; DÓRIA *et al.*, 2016; SILVA, 2018).

O conjunto de características do xilema pode apresentar estratégias mais conservativas ou aquisitivas. Condições de baixa disponibilidade de recursos, como a baixa disponibilidade hídrica, favorecem estratégias conservativas quanto ao uso e transporte de água. Em condições com maior disponibilidade de recursos prevalecem estratégias hidráulicas aquisitivas. Em geral, ambientes sem restrição hídrica apresentam espécies que possuem elementos celulares do xilema maiores e com características aquisitivas (menor densidade da madeira, por exemplo), possibilitando maiores taxas de transpiração e fotossíntese por área de xilema. Entretanto, estas espécies estão mais suscetíveis à cavitação. Em ambientes com maior restrição hídrica, as espécies apresentam elementos celulares do xilema mais reduzidos e com características conservativas (maior densidade da madeira) na condução hídrica, conferindo mais resistência à obstrução por gases e transpiração por períodos mais prolongados (WESTOBY *et al.*, 2002; HACKE *et al.*, 2006; CALDERA-JÚNIOR, 2009; DONOVAN *et al.*, 2011; FAN *et al.*, 2011; GLEASON *et al.*, 2016).

Elementos de vaso mais estreitos, paredes celulares mais espessas (fibras e vasos), maior número de elementos de vaso por área, menor diâmetro dos elementos de vaso, menor diâmetro das pontuações intervasculares, raios em maior número são características de espécies arbóreas e lenhosas aptas a ocorrerem em ambientes com maior restrição hídrica, pois estas características minimizam problemas relacionados à cavitação e asseguram o transporte de água (DEN OUTER; VAN VEENENDAAL, 1976; BAAS; CARLQUIST, 1985; BARAJAS-

MORALES, 1985; LUCHI; SILVA; MORAES, 2005; BOSIO; SOFFIATTI; BOEGER, 2010; SONSIN *et al.*, 2012; SCHOLZ *et al.*, 2014; SILVA, 2018).

Os elementos celulares do xilema interferem diretamente na densidade da madeira das espécies, sendo esta influenciada principalmente pelo comprimento, diâmetro e espessura da parede dos elementos de vaso e pela espessura da parede das fibras. Espécies com alta densidade da madeira apresentam maior frequência de elementos de vaso com paredes espessas, dimensões reduzidas e maior área ocupada por fibras, garantindo maior capacidade de suporte mecânico em detrimento do maior potencial de transporte hídrico (HACKE; SPERRY, 2001; SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006; CHAVE *et al.*, 2009; POORTER *et al.*, 2010; ZIEMINSKA *et al.*, 2013; ZIEMINSKA; WRIGHT; WESTOBY, 2015).

A densidade da madeira descreve o investimento ou estocagem de C por unidade de volume no caule, sendo esta característica influente no ciclo de vida, crescimento e sobrevivência das espécies. A densidade da madeira também se apresenta de forma distinta a depender do hábito foliar e estágio sucessional das espécies (MULLER-LANDAU, 2004; CHAVE *et al.*, 2009; MARTÍNEZ-CABRERA *et al.*, 2011; ZHENG; MARTÍNEZ-CABRERA, 2013; KENZO *et al.*, 2017; POORTER *et al.*, 2019). O investimento em elementos celulares do xilema que conferem alta densidade está inversamente proporcional à condutividade hidráulica e ao crescimento da planta. Espécies com crescimento lento e maior longevidade tendem a se apresentar de forma mais abundante no ambiente com restrições hídricas (POORTER *et al.*, 2010). Estes fatores são esperados para as espécies de plantas que se apresentam em condições de restrição hídrica e interferem na maneira como a planta utilizará a água no ambiente.

1.3 Eficiência no uso da água

As adaptações na anatomia do lenho evitam que o sistema de condução hídrica da planta apresente dano permanente e entre em colapso. A finalidade destas adaptações está em maximizar a assimilação de C e minimizar a perda hídrica, garantindo a produção mais eficiente de fotoassimilados que serão utilizados em outros processos fisiológicos da planta (VIEIRA *et al.*, 2010).

As espécies apresentam mecanismos para conter ou minimizar os efeitos do déficit hídrico sazonal, tais como diminuição do tamanho da folha e parte aérea, aumento no sistema radicular, aumento na espessura da folha; redução da condutância estomática e taxa

fotossintética, osmoproteção, defesas antioxidantes, ajuste no tempo de floração e germinação (FAROOQ *et al.*, 2009; ANJUM; XIE; WANG, 2011; BHARGAVA; SAWANT, 2013; MORANDO *et al.*, 2014; SANTOS, 2016). Principalmente ocorrendo na estação seca, o déficit hídrico pode ser evitado através de estratégias como a perda de folhas pelas espécies arbóreas (LENZA; KLINK, 2006; HASSELQUIST; ALLEN; SANTIAGO, 2010). Espécies sempre-verdes geralmente apresentam baixa capacidade fotossintética, massa foliar elevada, maior densidade da madeira e folhas mais longevas que espécies decíduas (MEDIIVILLA-ESCUADERO, 2003; WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006).

A intensidade do estresse hídrico impõe limitações no metabolismo da planta. Dentre as limitações, o fechamento dos estômatos aumenta a resistência de entrada do CO₂ na célula e diminui a taxa fotossintética e a transpiração (SILVA; LEMOS, 2001; FLEXAS *et al.*, 2006). Por englobar o processo de transpiração, a eficiência no uso da água está atrelada à eficiência (capacidade de transporte hídrico) e segurança (resistência a cavitação) hidráulica e estas, por sua vez, estão ligadas às características da madeira. A eficiência no uso da água pode ser abordada através da discriminação isotópica do ¹³C em detrimento do ¹²C, que existe naturalmente em maior quantidade na atmosfera (cerca de 99% do C da atmosfera está na forma de ¹²C). O ¹²C é mais leve e por este fato pode se difundir com maior velocidade para o interior da câmara subestomática, bem como ser assimilado pela Rubisco (KRAMER; BOYER, 1995; DAWSON *et al.*, 2002; PIMENTEL, 2004). Há maior quantidade de ¹³C na atmosfera que na planta, pois há maior discriminação enzimática que determina esta condição, à medida que a concentração de CO₂ aumenta na folha (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982; TEIXEIRA, 2017).

A razão isotópica de C ($\delta^{13}\text{C}$) pode variar de acordo com a intensidade da irradiância, umidade do ar e do solo, temperatura, disponibilidade de água e características morfológicas foliares (DAWSON *et al.*, 2002; MARTINELLI *et al.*, 2009; VITORIA *et al.*, 2016; VITÓRIA *et al.*, 2018). Em situações de baixa restrição hídrica e irradiância, há maior discriminação de ¹³C e, conseqüentemente, menor quantidade desse elemento nas plantas. Já para situações de alta irradiância ou restrição hídrica, os estômatos estão mais tempo fechados, diminuindo sua discriminação isotópica e elevando a quantidade de ¹³C na planta (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982; MARTINELLI *et al.*, 2009; TEIXEIRA *et al.*, 2018).

Nesse sentido, características anatômicas da madeira e dados da $\delta^{13}\text{C}$ promovem registros a longo prazo da forma como as árvores lidam com a restrição hídrica sazonal. A $\delta^{13}\text{C}$ será o registro integrado no tempo das condições ambientais presentes quando a planta fixou C

pela fotossíntese (MORENO-GUTIÉRREZ *et al.*, 2012; PELLIZZARI *et al.*, 2016). Diante disso, as espécies capazes de suportar esta restrição apresentarão vantagens adaptativas quando em comparação com outras espécies (CALDERA-JÚNIOR, 2009), especialmente em situações de eventos ambientais extremos ocasionados, por exemplo, pelas mudanças no clima.

1.4 Mudanças climáticas, florestas tropicais e floresta atlântica

As florestas tropicais têm sido foco de pesquisas no mundo especialmente por razões relacionadas ao desmatamento e ao efeito das mudanças climáticas. A predição é de que estas florestas sejam reduzidas com as mudanças do clima (FEARNSIDE, 2008) em um cenário onde os filtros ambientais se tornarão cada vez mais seletivos, eliminando a ocorrência das espécies mais vulneráveis. As previsões climáticas para as florestas tropicais na América do Sul durante as próximas décadas apontam para a maior intensificação e frequência dos eventos de seca, a ocorrência de precipitações intensas e irregulares e o aumento da temperatura, provocando mudanças nas taxas demográficas das espécies e afetando diretamente a biodiversidade, os serviços ambientais e a dinâmica dos ecossistemas (MALHI *et al.*, 2009; CAMPANILI; SCHAFFER, 2010; BELLARD *et al.*, 2012; MARENGO *et al.*, 2009; CHOU *et al.*, 2014; IPCC, 2014; LYRA, 2015).

Florestas que possuam espécies com maior capacidade adaptativa serão menos vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas. Porém, mesmo que no passado as espécies tivessem se adaptado às mudanças no clima, atualmente se tornam mais vulneráveis devido à intensificação dos estresses adicionais como a fragmentação dos habitats, a introdução de espécies invasoras e as emissões de poluentes (KRUG, 2008), como ocorre no domínio de floresta atlântica. Atualmente, esse domínio possui apenas 12,4% de remanescentes da área original (1.296.446 Km²) e menos de 8% estão bem conservados (PEIXOTO; ROSA; SILVA, 2002; CAMPANILI; SCHAFFER, 2010; SOSMA; INPE, 2018). O quadro de perturbação florestal, acrescido da grande complexidade e biodiversidade de interações ecológicas, confere ao domínio altos níveis de endemismo, a categoria de terceiro *hotspot* mais vulnerável às mudanças climáticas dos 35 *hotspots* mundiais de biodiversidade e uma das associações florestais mais ameaçada de extinção do mundo (MYERS *et al.*, 2000; CRITICAL ECOYSTEM PARTNERSHIP FUND - CEPF, 2001; GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2005; RIBEIRO *et al.*, 2009; CAMPANILI; SCHAFFER, 2010; LINO; SIMÕES, 2011; MITTERMEIER; TURNER; LARSEN, 2011; BELLARD *et al.*, 2014).

A floresta atlântica torna-se um ecossistema ideal na compreensão dos efeitos dos impactos climáticos nas características funcionais e na vulnerabilidade das espécies, especialmente pela presença de diferentes fitofisionomias (florestas estacionais semidecíduais, florestas ombrófilas, restingas, etc) que se distribuem principalmente em função da sazonalidade e da disponibilidade hídrica (CAMPANILI; SCHAFFER, 2010; BELLARD *et al.*, 2014; SOSMA; INPE, 2018). Para as regiões sul e sudeste são previstos o aumento da temperatura, precipitação e sazonalidade, aumentando os eventos extremos de seca e chuva (MARENGO *et al.*, 2009; RANI, 2013) e, conseqüentemente, a restrição hídrica sazonal.

Dentro deste cenário de predições climáticas, encontra-se a floresta estacional semidecidual, caracterizada como uma floresta tropical seca (SCARIOT; SEVILHA, 2005; ESPÍRITO SANTO *et al.*, 2008; MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, 2008) e cujo conhecimento da estrutura florestal permanece insuficiente, dificultando a compreensão dos padrões de distribuição geográfica de seus componentes e das respostas aos fenômenos de alterações climáticas (VIEIRA, 2016). Já é sugerido que especialmente os fenômenos de seca afetarão a distribuição e a capacidade de resposta das espécies em florestas sazonais secas (ALLEN *et al.*, 2017). Portanto, conhecer os atributos hidráulicos das espécies arbóreas e o funcionamento de grupos mais conservativos ou aquisitivos em respostas às condições de seca permite o estabelecimento de padrões entre as espécies de acordo com suas funções ecológicas, como a maior ou menor abundância, especialmente em ambientes onde é previsto limitação por água (BELLARD *et al.*, 2012, 2014; MORENO-GUTIÉRREZ *et al.*, 2012; ABREU; BRAGA; NASCIMENTO, 2014; ROSADO *et al.*, 2016), auxiliando na compreensão dos processos envolvidos na manutenção das florestas.

Assim, como discutido anteriormente, as espécies que são mais conservativas na aquisição de recursos apresentam crescimento mais lento, maior sobrevivência e resistência ao fenômeno de cavitação e à restrição hídrica sazonal. Espera-se que as espécies mais abundantes apresentem madeiras mais densas e com maior $\delta^{13}\text{C}$ foliar (CHAVE *et al.*, 2009; REICH, 2014; GREENWOOD *et al.*, 2017). Para as espécies que são menos conservativas na aquisição de recursos espera-se uma condição oposta, conferindo menor abundância no ambiente. Visando promover o melhor entendimento das características funcionais dessas espécies, bem como da dinâmica do ecossistema, este trabalho se propôs responder a seguinte questão: a abundância de espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual pode ser explicada a partir dos atributos do lenho e da folha em um ecossistema de restrição hídrica sazonal?

2. OBJETIVO GERAL

Determinar se atributos do lenho e da folha podem ser preditores da abundância de espécies arbóreas em um fragmento de floresta atlântica estacional semidecidual.

2.1 Objetivos Específicos

Em sete espécies de maior e treze de menor abundância foram:

- Determinadas a densidade da madeira.
- Determinadas a $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foliar.
- Identificados os atributos morfológicos da folha (área foliar específica, densidade e espessura foliar)

Em três espécies de maior e três espécies de menor abundância foram:

- Analisados e descritos parâmetros anatômicos quantitativos e qualitativos do lenho.

3. HIPÓTESES

1) Espécies mais abundantes apresentam células do xilema mais reduzidas e de caráter mais conservativo que espécies menos abundantes, consequentemente apresentando maior densidade da madeira.

2) Espécies mais abundantes apresentam maior eficiência no uso da água que espécies menos abundantes.

3) Espécies mais abundantes apresentam menor área foliar específica e maior espessura foliar que espécies menos abundantes em função do menor tempo de abertura dos estômatos e do maior investimento em células do xilema de caráter mais conservativo.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido nas áreas do sistema RAPELD do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), na região Norte do Estado do Rio de Janeiro, inserida no município de São Francisco do Itabapoana, RJ (21°24' S, 41°04' W). As amostragens foram realizadas nos módulos (módulo Guaxindiba) de parcelas permanentes de 250 metros e largura variável com o grupo biológico de estudo, sendo o maior eixo orientado de acordo com a topografia da área (COSTA; MAGNUSSUM, 2010, PPBio, 2012). A EEEG compreende o modelo de Proteção Integral de Unidade de Conservação, criada em 30 de dezembro de 2002, através do Decreto Estadual nº 32.576. A estação abrange uma área de 3.260 ha inserida em propriedades privadas, em que apenas 1.200 ha são constituídos de formações florestais (Figura 1). A EEEG é reconhecida internacionalmente como Zona Núcleo da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (LINS; NASCIMENTO 2010; INEA, 2013).

O clima da região é classificado como Aw (ALVARES *et al.*, 2014), sazonal, com intensa estação seca de maio a setembro, correspondentes ao período do inverno e chuvas concentradas no verão (outubro a abril). As médias anuais pluviométricas giram em torno de 1000 mm e as temperaturas em torno de 23°C (VILLELA *et al.*, 2006; ABREU *et al.*, 2014).

A região fitogeográfica é classificada como floresta estacional semidecidual de tabuleiros, um tipo de formação florestal pertencente ao bioma de floresta atlântica. As florestas de tabuleiros depositam-se sobre planícies sedimentares, com pequenas áreas de brejos e lagoas e relevo relativamente baixo. Esse tipo de formação florestal apresenta solos do tipo argilo-arenosos, pobres ou muito pobres, com baixa retenção de água. As florestas semidecíduais abrigam populações vegetais perenes sempre-verdes, semicaducifólias e caducifólias coexistentes, ocorrendo no período do inverno (maio a setembro) maior intensificação da queda foliar (Figura 2A; 2B) (PEIXOTO; ROSA; SILVA, 2002, GARAY; RIZZINI, 2003, IBGE, 2012; INEA, 2013).

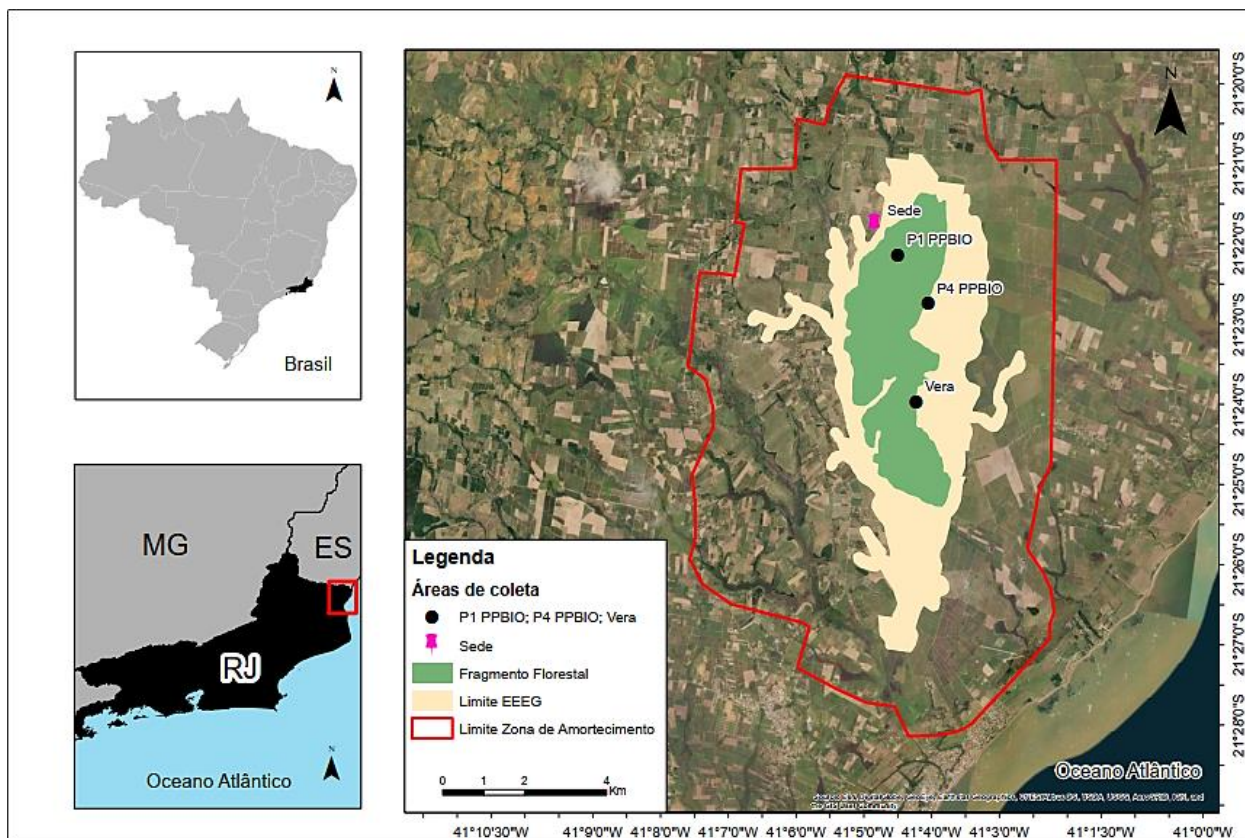


Figura 1 - Limites e áreas de coleta da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), São Francisco do Itabapoana, RJ.

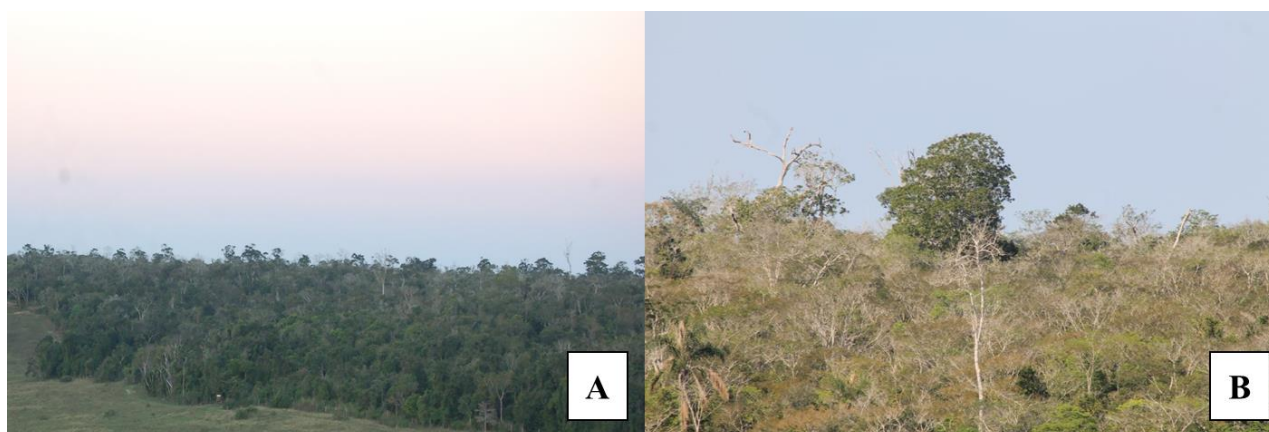


Figura 2 - Fitofisionomia da Estação Estadual Ecológica de Guaxindiba. A) Estação Chuvosa (março); B) Final da estação seca (agosto-setembro)

4.2 Determinação das espécies estudadas

Indivíduos de vinte espécies arbóreas foram selecionadas com base em seus valores de abundância (número de indivíduos) em 0,2 ha. Sete espécies com maiores e treze com menores valores de abundância foram determinadas a partir dos dados de ABREU (2013); ABREU; BRAGA; NASCIMENTO, (2014). Para a escolha das espécies com menores valores de abundância adotou-se $3 \leq n \leq 6$ por 0,2 ha. As espécies *Eriotheca candolleana* (K. Schum.) A. Robyns, *Paratecoma peroba* (Record) Kuhl., *Handroanthus serratifolius* (Vahl) S. O. Grose e *Trichilia silvatica* C. DC. foram complementadas com mais dois indivíduos fora da área de 0,2 ha a fim de atingir o número mínimo amostral para a análise realizada. A seguir, a tabela 1 mostra as espécies estudadas e seus respectivos valores de abundância, hábito foliar e estágio sucessional. As espécies *Melicoccus oliviformis* Kunth e *Trigynaea oblongifolia* Schltdl. representam as antigas espécies *Talisia coriacea* Radlk e *Oxandra nitida* R. E. Fr., respectivamente renomeadas na área de estudo. Três espécies de maior (*Metrodorea nigra* var. *brevifolia* Engl.; *Metternichia princeps* Mikan; *Trichilia lepidota* Mart) e três espécies de menor abundância (*Acanthocladius pulcherrimus* (Kuhl.) J. F. B. Pastore & D. B. O. S. Cardoso; *Brosimum guianense* (Aubl.) Huber; *Trigynaea oblongifolia* Schltdl. foram escolhidas para estudos de caracterização anatômica quantitativa e qualitativa do lenho.

Tabela 1 - Lista de espécies arbóreas selecionadas a partir do número de indivíduos em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Fonte: ABREU (2013), modificado. +**AB**: mais abundantes, -**AB**: menos abundantes, **SV**: sempre-verde, **DC**: decídua, **SI**: secundária inicial, **ST**: secundária tardia, **NC**: não classificada. * indicam as espécies estudadas em detalhe quanto a anatomia do lenho.

Família botânica	Espécies	Número de indivíduos (0,2 ha)	Grupo de abundância	Hábito foliar	Estágio sucessional
Rutaceae	<i>Metrodorea nigra</i> var. <i>brevifolia</i> Engl.*	102	+AB	SV	ST
Solanaceae	<i>Metternichia princeps</i> Mikan*	36	+AB	SV	ST
Sapindaceae	<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth	20	+AB	SV	ST
Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima	14	+AB	DC	SI
Meliaceae	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.*	13	+AB	DC	ST
Rubiaceae	<i>Alseis pickelli</i> Pilger et Schmale	12	+AB	DC	ST
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnson.	12	+AB	SV	SI
Annonaceae	<i>Trigynaea oblongifolia</i> Schltldl.*	6	-AB	SV	NC
Fabaceae	<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Bojer) Brenan	5	-AB	DC	SI
Rutaceae	<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich	5	-AB	SV	ST
Polygalaceae	<i>Acanthocladus pulcherrimus</i> (Kuhlm.) J. F. B. Pastore & D. B. O. S. Cardoso*	5	-AB	DC	ST
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber*	5	-AB	SV	SI
Euphorbiaceae	<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell) Croizat	5	-AB	SV	ST
Rutaceae	<i>Angostura bracteata</i> (Nees & Mart.) Kallunki	4	-AB	SV	ST
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	4	-AB	DC	SI
Malvaceae	<i>Eriotheca candolleana</i> (K. Schum.) A. Robyns	3	-AB	DC	SI
Bignoniaceae	<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhlm.	3	-AB	DC	ST
Bignoniaceae	<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S. O. Grose	3	-AB	DC	SI
Meliaceae	<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	3	-AB	DC	ST
Myrtaceae	<i>Psidium oligospermum</i> DC.	3	-AB	SV	NC

Todo o material botânico supracitado está depositado no Herbário da UENF (HUENF_w). Em 20 espécies (Tabela 1), foram coletadas amostras de lenho para determinação da densidade da madeira e de folha para determinação de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e atributos morfológicos (item 4.3.1). Além destas determinações, em três espécies de maior e três espécies de menor abundância (Tabela 1) dentre as 20 espécies foram coletadas amostras para caracterizações anatômicas do lenho. As coletas aconteceram durante a estação seca (junho a agosto) no ano de 2018, caracterizada pela maior abertura de dossel devido à queda foliar das espécies decíduas.

4.3 Coleta e processamento de folhas para determinação dos atributos morfológicos e isotópicos de C e N

4.3.1 Atributos morfológicos foliares

Os atributos área foliar específica, densidade e espessura foliar foram determinados. Para tanto, cinco folhas maduras e completamente expandidas foram coletadas em cinco indivíduos das 20 espécies. As folhas foram hidratadas por um período de 24 horas para a obtenção da massa saturada através de balança analítica (SHIMADZU, modelo AY220, precisão de 0,001g) e para espessura foliar (ESP) (mm) através de paquímetro digital (Worker, $\pm 0,01$ mm). Após esse período, as folhas foram submetidas à estufa por 72 horas à 60°C para obtenção da massa seca (ROSADO; MATTOS, 2007). Para as medidas de área foliar total, as folhas foram fotografadas e as imagens processadas com auxílio do software Image J Pro. A partir destas medições foram calculados:

1) Área Foliar Específica (AFE): a área foliar específica foi determinada a partir da divisão da área foliar total (m^2) pela massa seca foliar (g) (CORNELISSEN *et al.*, 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

2) Densidade foliar (DEN): a densidade foliar foi determinada a partir da divisão da massa foliar por área (MFA) (g.cm^2) pela espessura foliar (mm), sendo a MFA o inverso da AFE (MFA/ESP) (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; CORNELISSEN *et al.*, 2003; ROSADO; MATTOS, 2007).

4.3.2 Isótopos estáveis de C ($\delta^{13}C$) e N ($\delta^{15}N$)

Das 20 espécies (Tabela 1), cinco folhas fotossinteticamente ativas de cinco indivíduos por espécie (n=5) foram coletadas (estação seca) e posteriormente conduzidas à estufa a 50°C pelo período de 48 horas. Após esse procedimento, as folhas passaram pelo processo de moagem em moinho (Marconi, MA048), foram maceradas manualmente em pequenas partículas e acondicionadas em tubos Eppendorf®. Das amostras, 1,5 mg foram pesados em balança analítica (SHIMADZU, modelo AY220, precisão de 0,001g) e inseridas em cápsulas de estanho. As concentrações elementares e isotópicas de C e N foram mensuradas em um analisador elementar Flash 2000 (Thermo Fisher Scientific Germany) acoplado ao espectrômetro de massas (Thermo Finnigan Delta V Advantage). O padrão Pee Dee Belemnite (Pdb) e N atmosférico foram utilizados como valores padrão. A precisão analítica foi de $\pm 0,1\%$ para análise de C e $\pm 0,2\%$ para análise de N (VITÓRIA *et al.*, 2018). O processamento e análise destas amostras de folha foram conduzidos na central analítica do Laboratório de Ciências Ambientais – LCA/UENF.

4.4 Coleta e processamento das amostras de lenho para densidade da madeira e anatomia

4.4.1 Determinação da densidade da madeira

Em 20 espécies selecionadas para esse estudo (Tabela 1), a coleta de lenho foi realizada em árvores com troncos cilíndricos, retos, sem qualquer tipo de deformação aparente. A retirada dos corpos de prova foi realizada através de método não destrutivo (Figura 3, A-C), com o uso de trado Suunto Increment Borer, EUA, em posição transversal a 1,30 m do solo (MUÑIZ, CORADIN, 1992; CAMPBELL; RABELO; DA CUNHA, 2016) e acondicionadas em canudos de papel (Figura 3D). Com o auxílio de fita métrica, foi calculado o diâmetro à altura do peito (DAP), sendo a média de DAP ≥ 6 cm para as árvores utilizadas. Dois corpos de prova de três indivíduos por espécie (n=3) foram retirados, sendo em um destes corpos de prova utilizada uma secção de aproximadamente 1,5 cm referentes ao alburno e acondicionadas em tubos Eppendorf® com água destilada, durante um período de 72 horas em temperatura ambiente (saturação da amostra em água até peso constante). Após saturação, as secções foram imersas em um becker com água posicionado sobre balança analítica (Shimadzu AY220 precisão 0,001g), evitando o contato da amostra com as laterais e o fundo do recipiente para mensuração

da massa de deslocamento (Figura 3E). Dessa forma, a massa mensurada pela balança foi considerada quando a amostra estivesse completamente imersa dentro do recipiente. O volume fresco é igual a massa de deslocamento na água, considerando a densidade da água 1 g/cm^3 (TRUGILHO *et al.*, 1990; ILIC *et al.*, 2000; CHAVE *et al.*, 2006).

Posteriormente a pesagem, as amostras passaram pelo processo de secagem em estufa a $105 \text{ }^\circ\text{C}$ por um período de 72 horas. Ao final do período, novamente as amostras foram pesadas fornecendo o peso seco do material. A relação entre peso seco/volume fresco forneceu os valores de densidade da madeira. Adotou-se como madeiras leves aquelas com densidade menor ou igual a $0,50 \text{ g/cm}^3$, madeiras intermediárias com densidade entre $0,50$ e $0,72 \text{ g/cm}^3$ e madeiras pesadas com densidade da madeira maior que $0,72 \text{ g/cm}^3$ (MUÑIZ; CORADIN, 1992; HACKE; SPERRY; PITTERMANN, 2000, CHAVE *et al.*, 2006).

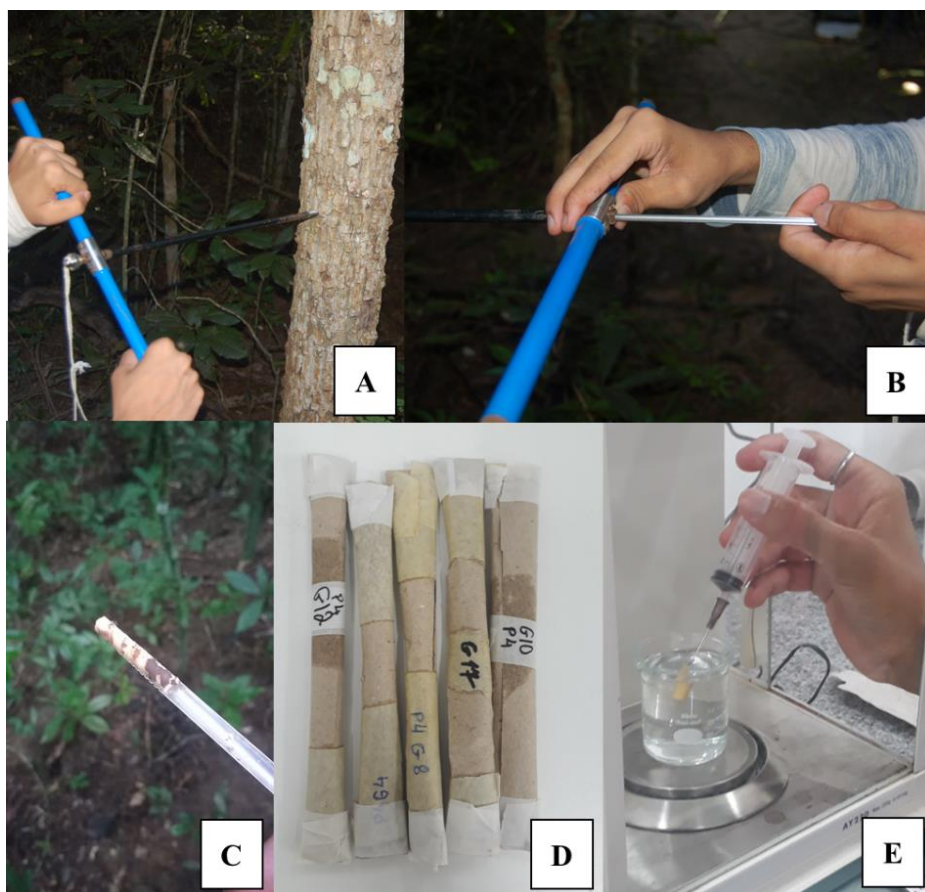


Figura 3 - Coleta de amostras do lenho para densidade da madeira em floresta atlântica estacional semidecidual e aplicação do método de deslocamento de água (Princípio de Arquimedes).

4.4.2 Atributos anatômicos do lenho

Em três indivíduos de seis espécies (n=3) secções de um dos corpos de prova coletados conforme item 4.4.1, foram utilizadas para os cortes anatômicos. Os corpos de prova foram seccionados em micrótomo de deslizamento Jung K e Leica SM2010R nas orientações transversal, longitudinal (radial e tangencial) a uma espessura entre 16 e 20 µm, retirados para cada plano cerca de 20 secções. Após o processo de secção, o material foi clarificado com hipoclorito de sódio 50% e água acidulada (água + ácido acético 50%); corado em azul de Astra e Safranina Hidroalcoólica e desidratado em série etílica ascendente (50% a 100%). As lâminas permanentes foram confeccionadas em resina sintética Entellan® (JOHANSEN, 1940; SASS, 1940; BURGER; RICHTER, 1991). Estas lâminas foram depositadas no acervo permanente da xiloteca do HUENF_w.

Lâminas com amostras de macerado foram confeccionadas para avaliação das fibras e elementos de vaso. Fragmentos dos corpos de prova restantes foram reduzidos a pequenos segmentos de madeira para a realização do procedimento de dissociação e maceração pelo método de Franklin (FRANKLIN, 1945) modificado, consistindo na imersão do macerado em solução de ácido acético glacial. Posteriormente, o material foi corado com Safranina aquosa 1%, montadas em glicerina 50% para confecção de lâminas semipermanentes, seladas com esmalte incolor.

Entre 10 e 15 lâminas permanentes foram confeccionadas para cada indivíduo (n=3) por espécie. Foram mensurados 16 parâmetros dos três planos de secção (Tabela 2). Para cada parâmetro foram realizadas 25 medições. A espessura da parede das fibras foi determinada pela fórmula: $EPF = (DF - LF) / 2$ (MELO *et al.*, 2013; CAMPBELL; RABELO; DA CUNHA, 2016; ARAGÃO; LISI, 2019).

Tabela 2 - Parâmetros anatômicos do lenho mensurados para seis espécies em floresta atlântica estacional semidecidual.

Parâmetros	Símbolo	Unidade de medida
Frequência dos elementos de vaso	FV	mm ²
Comprimento dos elementos de vaso	CV	µm
Diâmetro radial dos elementos de vaso	DRV	µm
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso	DTV	µm
Espessura da parede dos elementos de vaso	EPV	µm
Área do lúmen dos elementos de vaso	ALV	µm ²
Frequência dos raios	FR	mm
Comprimento dos raios	CR	µm
Largura dos raios	LR	µm
Comprimento das fibras	CF	µm
Diâmetro total das fibras	DF	µm
Lúmen das fibras	LF	µm
Espessura da parede das fibras	EPF	µm
Comprimento das pontoções intervasculares	PINT	µm
Comprimento das pontoções raiovasculares	PRV	µm
Comprimento das pontoções parênquima-vasculares	PPV	µm

A partir destas medições foram calculados o diâmetro equivalente dos vasos (De), visto que os elementos de vaso não formam círculos perfeitos (equação 1); o diâmetro do elemento de vaso hidraulicamente ponderado (Dh) (equação 2); o índice de vulnerabilidade (IV) e mesomorfia (IM) com a finalidade de observar a suscetibilidade e eficiência a problemas hídricos em resposta ao ambiente (equações 3 e 4) e a condutividade hidráulica teórica ou potencial (Kh) utilizando a equação de Hagen-Poiseuille (equação 5) (CARLQUIST, 1977; CARLQUIST; SCHNEIDER, 2001; SCHOLZ *et al.*, 2014; POORTER *et al.*, 2010; SILVA, 2018):

$$(1) De = \sqrt{4ALV \cdot \pi},$$

$$(2) Dh = (\sum De^4 / N)^{0.25}, \text{ em que } N \text{ é o número de elementos de vaso mensurados.}$$

$$(3) IV = DTV/FV$$

$$(4) IM = IV \cdot CV$$

(5) $Kh = (\pi p_w / 128n) \cdot FV \cdot Dh^4$, em que p_w corresponde a densidade da água a 20°C (998,2 Kg.m⁻³), n é a viscosidade da água a 20°C (1.002 x 10⁻⁹ Mpa). A Kh é dada em Kg.m⁻¹ MPa^{-1s-1}

A observação e a captura das imagens foram realizadas com o auxílio de microscópio óptico nos aumentos de 5x, 10x e 40x (Axioplan, ZEISS, EUA) com câmera acoplada (Power Shot A640, CANON, EUA) ao microscópio. A quantificação dos atributos do lenho foi realizada através do Software Image Pro Plus versão 4.5.0.29 para Windows, obedecendo as normas da *Association of Wood Anatomists Committee* (IAWA Committee, 1989) e de Muñiz; Coradin (1992). Todo o processamento das amostras do lenho foi conduzido no Laboratório de Biologia Celular e Tecidual – LBCT/UENF.

4.5 Análises estatísticas

Para análise dos dados, as estatísticas descritivas foram calculadas (média, mediana, desvio-padrão). A normalidade dos dados foi testada através do teste de Shapiro-Wilk. Os dados foram submetidos a teste U de Mann-Whitney para comparação entre os grupos de abundância, hábito foliar e estágio sucessional, assumindo erro de 5% ($\alpha = 0,05$). Uma análise de frequências relativas dos elementos celulares do xilema foi realizada para observação daqueles mais compartilhados entre as espécies. Matrizes com os coeficientes de correlação de Spearman foram utilizadas para avaliação das associações entre variáveis do lenho e da folha, visto que algumas variáveis não apresentam distribuição normal. Modelos de regressões lineares também foram aplicados para mostrar as associações de algumas variáveis, importantes ecologicamente.

Os dados foram escalonados por desvios das médias em unidades de desvio-padrão para realização de uma análise multivariada por componentes principais (PCA). A PCA foi realizada para determinar se ocorreu a formação de grupos baseados na abundância em função dos parâmetros avaliados e quais variáveis apresentaram mais peso entre os grupos. Todas as análises foram realizadas através do programa Past 3.2.5 (HAMMER, 2001).

5. RESULTADOS

5.1 Atributos morfológicos, fisiológicos da folha e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas

As espécies apresentaram madeiras de densidade média a alta (0,51 a 0,92 g/cm³) (Tabela 3). A única exceção foi a espécie *Eriotheca candolleana*, que apresentou madeira de baixa densidade (0,32 g/cm³). A densidade da madeira das 20 espécies não diferiu significativamente entre os grupos de abundância (Tabelas 3 e 4). Como não foi encontrada correlação entre os grupos de abundância, a densidade da madeira foi explorada a partir do hábito foliar e do estágio sucessional, pois estas características influenciam no desempenho das espécies. Quando agrupadas a partir do hábito foliar, o valor médio da densidade da madeira de espécies sempre-verdes (0,73 ± 0,10 g/cm³) foi significativamente maior que o das espécies decíduas (0,63 ± 0,15 g/cm³). Do mesmo modo, o valor da densidade da madeira de espécies de estágio secundário tardio (0,73 ± 0,10 g/cm³) foi significativamente maior que o das espécies de estágio secundário inicial (0,61 ± 0,16 g/cm³) (Tabela 4).

A matriz de correlação realizada com os atributos morfológicos, fisiológicos foliares e densidade da madeira para as 20 espécies mostram que: 1) espécies com menor $\delta^{13}\text{C}$ apresentaram menor área foliar específica e maior espessura foliar (Tabela 5, Figura 4A e 4B) 2) espécies com maior espessura foliar apresentaram menor densidade foliar e menor área foliar específica (Tabela 5, Figura 4C e 4D) e 3) espécies com menor área foliar específica apresentaram maior razão C:N e menor concentração elementar de N, independentemente da abundância (Tabela 5, Figura 4E e 4F). Quando observados os grupos de abundância separadamente, as correlações revelaram que espécies mais abundantes apresentaram correlações negativas entre: 1) área foliar específica e densidade da madeira 2) densidade foliar e concentração elementar de N 3) espessura foliar e concentração elementar de C e correlação positiva entre densidade foliar e razão C:N (Tabela 5). Para espécies menos abundantes, a maioria das correlações foram compartilhadas com as espécies mais abundantes (Tabela 5).

Tabela 3 – Média \pm desvio-padrão e classificação da densidade da madeira de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).

Espécies	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classificação*	Hábito foliar	Grupo de abundância
<i>Acanthocladus pulcherrimus</i>	0.73 \pm 0.04	Alta	DC	-AB
<i>Alseis pickelli</i>	0.59 \pm 0.03	Média	DC	+AB
<i>Angostura bracteata</i>	0.92 \pm 0.03	Alta	SV	-AB
<i>Brosimum guianense</i>	0.63 \pm 0.03	Média	SV	-AB
<i>Eriotheca candolleana</i>	0.32 \pm 0.02	Baixa	DC	-AB
<i>Handroanthus serratifolius</i>	0.75 \pm 0.10	Alta	DC	-AB
<i>Melicoccus oliviformis</i>	0.81 \pm 0.06	Alta	SV	+AB
<i>Metrodorea nigra</i>	0.73 \pm 0.03	Alta	SV	+AB
<i>Metternichia princeps</i>	0.68 \pm 0.06	Média	SV	+AB
<i>Neoraputia alba</i>	0.62 \pm 0.02	Média	SV	-AB
<i>Pachystroma longifolium</i>	0.78 \pm 0.02	Alta	SV	+AB
<i>Parapiptadenia pterosperma</i>	0.58 \pm 0.05	Média	DC	-AB
<i>Paratecoma peroba</i>	0.74 \pm 0.05	Alta	DC	-AB
<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	0.59 \pm 0.03	Média	DC	+AB
<i>Psidium oligospermum</i>	0.71 \pm 0.02	Média	SV	-AB
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	0.51 \pm 0.22	Média	DC	-AB
<i>Senefeldera verticillata</i>	0.72 \pm 0.02	Média	SV	-AB
<i>Trichilia lepidota</i>	0.60 \pm 0.06	Média	DC	+AB
<i>Trichilia silvatica</i>	0.79 \pm 0.06	Alta	DC	-AB
<i>Trigyneae oblongifolia</i>	0.61 \pm 0.01	Média	SV	-AB

*segundo Muñiz; Coradin (1992).

Tabela 4 - Média \pm desvio-padrão para a densidade da madeira de grupos categóricos de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). **DM**: densidade da madeira; **+AB**: mais abundantes; **-AB**: menos abundantes; **SV**: sempre-verde; **DC**: decídua; **SI**: secundária inicial; **ST**: secundária tardia. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos categóricos (teste U: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,001$).

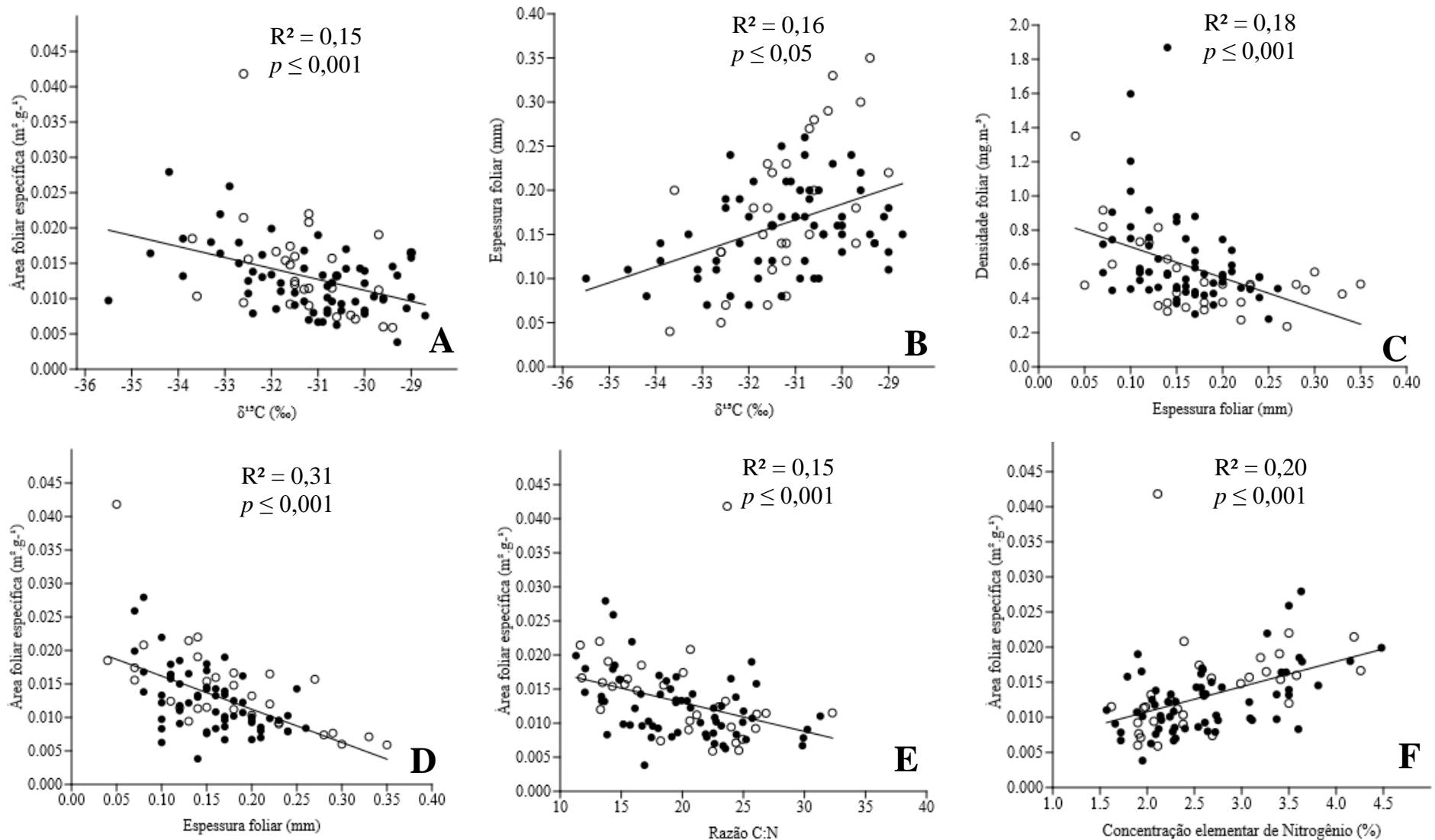
Grupos Categóricos	DM (média \pm desvio-padrão)	Valor de p
+AB	0,68 \pm 0,09	$\geq 0,05$
-AB	0,66 \pm 0,02	-
SV	0,73 \pm 0,10*	$\leq 0,05$
DC	0,63 \pm 0,15*	-
SI	0,61 \pm 0,16**	$\leq 0,001$
ST	0,73 \pm 0,10**	-

Tabela 5 - Coeficientes de correlação de Spearman (rs) dos atributos foliares e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Números em itálico no triângulo superior representam espécies de maior abundância. Números no triângulo inferior representam espécies de menor abundância. **C**: carbono elementar foliar; $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de ^{13}C foliar; **N**: nitrogênio elementar foliar; $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de ^{15}N foliar; **C:N**: razão Carbono total/Nitrogênio total foliar; **DM**: densidade da madeira; **ESP**: espessura da folha; **DEN**: densidade da folha; **AFE**: área foliar específica. Em negrito, correlações significativas. Significância: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $\leq 0,001$.

	C	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	C:N	DM	ESP	DEN	AFE
C		<i>-0,14</i>	<i>-0,32</i>	<i>0,05</i>	0,49**	<i>-0,21</i>	-0,54***	0,68***	<i>-0,02</i>
$\delta^{13}\text{C}$	-0,58***		<i>-0,31</i>	-0,34*	<i>0,29</i>	<i>0,41</i>	0,52**	<i>-0,06</i>	-0,49**
N	<i>0,15</i>	-0,32*		<i>0,16</i>	-0,97***	-0,44*	<i>-0,13</i>	-0,54***	0,67***
$\delta^{15}\text{N}$	<i>0,17</i>	<i>-0,02</i>	0,47***		<i>-0,16</i>	-0,64**	<i>-0,24</i>	<i>-0,09</i>	0,42*
C:N	<i>0,08</i>	<i>0,19</i>	-0,94***	-0,40**		<i>0,39</i>	<i>0,01</i>	0,63***	-0,63***
DM	<i>0,17</i>	<i>0,14</i>	<i>0,18</i>	<i>0,21</i>	<i>-0,02</i>		0,50*	<i>0,19</i>	-0,69***
ESP	<i>-0,16</i>	0,32*	<i>-0,22</i>	<i>0,05</i>	<i>0,21</i>	<i>-0,19</i>		-0,46**	-0,61***
DEN	0,28*	<i>-0,01</i>	<i>-0,20</i>	<i>-0,04</i>	<i>0,21</i>	<i>0,25</i>	-0,46***		-0,36*
AFE	<i>0,01</i>	-0,34**	0,36**	<i>-0,03</i>	-0,33*	<i>-0,08</i>	-0,53***	-0,42**	

A análise multivariada por componentes principais (PCA) (Figura 5) realizada com parâmetros foliares (morfológicos e fisiológicos) e densidade da madeira para 20 espécies mostrou a distribuição aleatória das espécies, sem formação de um gradiente ou de agrupamentos em função da abundância. A análise de dois componentes principais desta PCA explicou 52,97% da variação total dos dados. O primeiro componente principal (PC1) explicou 31,63 % da variação sendo os parâmetros área foliar específica, $\delta^{13}\text{C}$, espessura da folha e razão C:N os que mais contribuíram para a distribuição das espécies. O segundo componente principal (PC2) explicou 21,34% da variação dos dados e foi ordenado principalmente em função da densidade da folha (Figura 5, Tabela 6).

Figura 4 - Regressões lineares de atributos da folha, independentes do grupo de abundância de 20 espécies em floresta estacional semidecidual. **A:** $\delta^{13}\text{C}$ e área foliar específica **B:** $\delta^{13}\text{C}$ e espessura foliar **C:** espessura foliar e densidade foliar **D:** espessura foliar e área foliar específica **E:** área foliar específica e razão C:N **F:** área foliar específica e concentração elementar de N. Os símbolos \circ e \bullet representam espécies mais e menos abundantes, respectivamente.



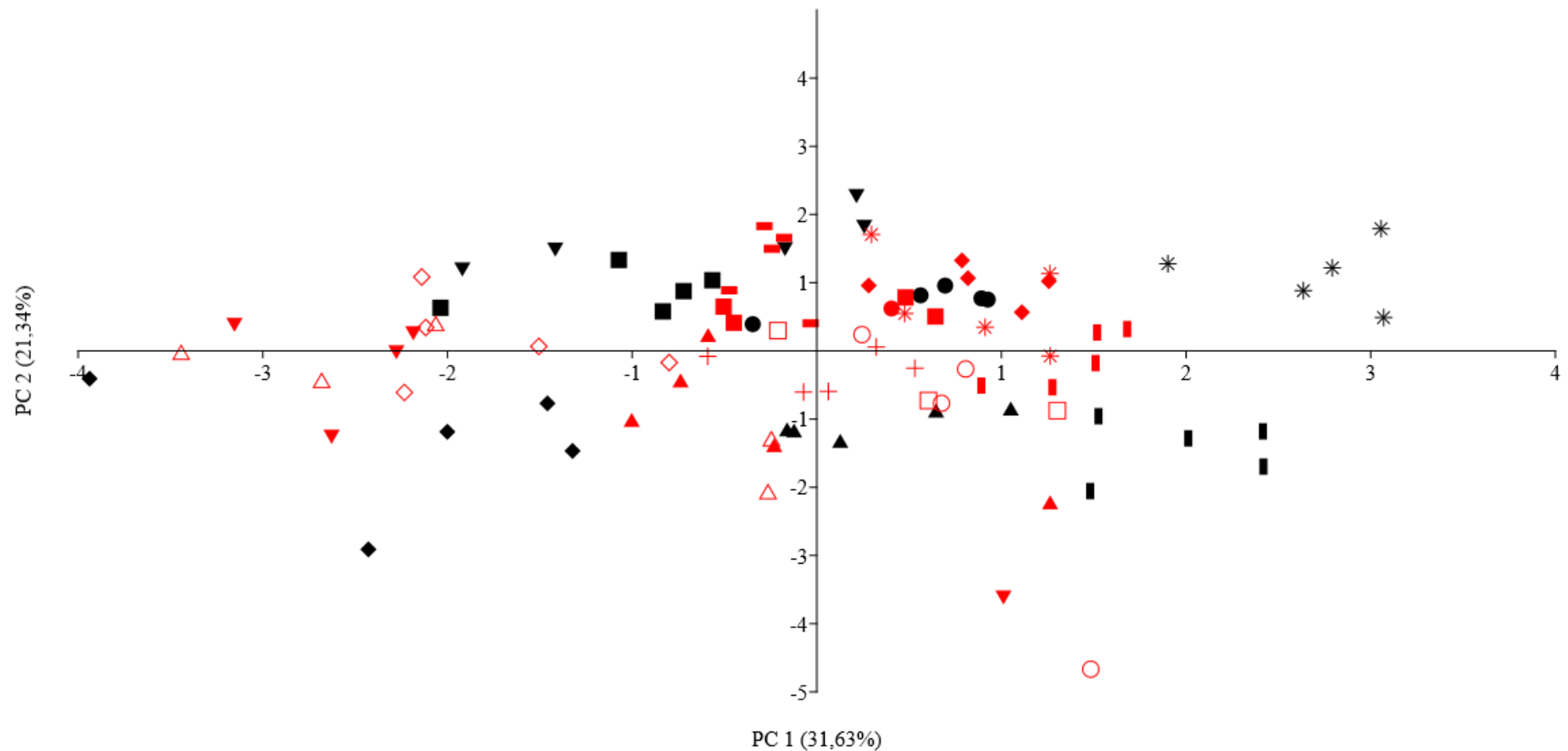


Figura 5 - Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) de indivíduos de 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Os parâmetros utilizados foram: $\delta^{13}\text{C}$ foliar, $\delta^{15}\text{N}$ foliar, razão C:N foliar, área foliar específica (AFE), espessura da folha (ESP), densidade foliar (DEN) e densidade da madeira (DM). Símbolos em preto representam indivíduos das espécies mais abundantes e símbolos em vermelho representam indivíduos das espécies menos abundantes, respectivamente. ● *M. nigra* ■ *M. princeps* ▩ *M. oliviformis* ◆ *P. contorta* ▲ *T. lepidota* ▼ *A. pickelli* * *P. longifolium* ● *T. oblongifolia* ▼ *P. pterosperma* ◆ *N. alba* ▲ *A. pulcherrimus* ■ *B. guianense* ▩ *S. verticillata* — *A. bracteata* ○ *S. brasiliensis* + *E. candolleana* △ *P. peroba* ◇ *H. serratifolius* □ *T. silvatica* * *P. oligospermum*.

Tabela 6 - Valores ponderados por análise de componentes principais (PCA) para os atributos foliares e densidade da madeira para 20 espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).

Atributos	PC 1 (31,63%)	PC 2 (21,34%)
AFE	-0.542	0.085
$\delta^{13}\text{C}$	0.480	0.112
ESP	0.461	0.489
C:N	0.407	-0.346
DEN	0.057	-0.714
$\delta^{15}\text{N}$	-0.286	0.258
DM	0.108	0.208

5.2 Atributos morfológicos, fisiológicos da folha e anatômicos do lenho para seis espécies arbóreas

Quando comparadas as diferenças de média entre os grupos de abundância, o comprimento dos raios foi o único parâmetro a apresentar diferença significativa, com espécies mais abundantes apresentando raios menores ($271,98 \pm 103,74 \mu\text{m}$) em comparação com as espécies menos abundantes ($436,06 \pm 124,81 \mu\text{m}$) (Tabela 7).

A matriz de correlação realizada com todos os parâmetros anatômicos do lenho, morfológicos e fisiológicos da folha para as seis espécies mostraram: 1) espécies com alta densidade da madeira apresentando maior comprimento das fibras; 2) espécies com maior frequência dos elementos de vaso apresentando menor índice de vulnerabilidade, independente do grupo de abundância (Tabela 8). Quando observados os grupos de abundância separadamente, as correlações revelaram que espécies mais abundantes apresentaram correlações negativas entre: 1) área foliar específica e razão C:N 2) condutividade hidráulica teórica e densidade foliar; correlações positivas entre: 1) condutividade hidráulica e calibre dos vasos (DTV, DRV, ALV) 2) frequência e calibre dos vasos 3) área foliar específica e concentração elementar de N 4) área foliar específica e índice de vulnerabilidade 5) condutividade hidráulica teórica e espessura da parede das fibras (Tabela 8). As espécies menos abundantes apresentaram mais correlações entre os parâmetros anatômicos do lenho e morfológicos da folha que as espécies mais abundantes. Destas correlações, destacaram-se correlações negativas entre: 1) densidade foliar e calibre dos vasos (DTV, DRV, ALV) e espessura da parede dos vasos 2) espessura foliar e atributos das fibras (CF, EPF) e frequência dos raios 3) frequência dos vasos e calibre dos vasos (DTV, DRV, ALV) 4) densidade da madeira e condutividade hidráulica teórica e correlações positivas entre: 1) calibre dos vasos (DTV, DRV, ALV) e índice de vulnerabilidade (Tabela 8).

Tabela 7 - Médias \pm desvio-padrão dos atributos foliares e do lenho para os grupos mais e menos abundantes de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). ** indicam diferenças significativas entre os grupos de abundância (teste U, ** $p \leq 0,01$).

	Atributos	Mais abundantes	Menos abundantes
Folha	Carbono total (%)	42,68 \pm 1,78	42,72 \pm 1,88
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-31,05 \pm 0,96	-31,22 \pm 0,76
	Nitrogênio total (%)	2,57 \pm 0,88	2,62 \pm 0,26
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	6,25 \pm 0,99	6,51 \pm 0,57
	Razão C:N	21,41 \pm 6,88	19,18 \pm 1,86
	Área foliar específica ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	0,01 \pm 0,004	0,01 \pm 0,002
	Espessura da folha (mm)	0,16 \pm 0,04	0,15 \pm 0,04
	Densidade da folha ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)	0,51 \pm 0,14	0,57 \pm 0,16
Lenho	Densidade da madeira (g/cm^3)	0,67 \pm 0,07	0,66 \pm 0,06
	Frequência dos elementos de vaso (vasos/mm^2)	77,37 \pm 19,6	60,24 \pm 44,20
	Comprimento dos elementos de vaso (μm)	423,37 \pm 79,3	434,02 \pm 143,53
	Diâmetro radial dos elementos de vaso (μm)	53,16 \pm 12,6	58,02 \pm 17,64
	Diâmetro tangencial dos elementos de vaso (μm)	49,03 \pm 5,36	55,71 \pm 18,64
	Área do lúmen dos elementos de vaso (μm^2)	1906,81 \pm 625,20	2615,23 \pm 1415,08
	Espessura da parede dos elementos de vaso (μm)	5,23 \pm 0,34	4,91 \pm 0,53
	Pontoações intervasculares (μm)	3,16 \pm 1,11	4,04 \pm 1,41
	Pontoações raiovasculares (μm)	2,59 \pm 0,30	3,22 \pm 1,09
	Diâmetro das fibras (μm)	16,45 \pm 2,73	15,32 \pm 2,36
	Lúmen das fibras (μm)	6,55 \pm 2,02	5,71 \pm 1,16
	Comprimento das fibras (μm)	964,80 \pm 128,48	1035,32 \pm 168,94
	Espessura da parede das fibras (μm)	4,95 \pm 1,39	4,80 \pm 1,56
	Frequência dos raios (raios/mm)	7,92 \pm 1,23	10,48 \pm 4,44
	Comprimento dos raios (μm)	271,98 \pm 103,74**	436,06 \pm 124,81**
	Largura dos raios (μm)	26,25 \pm 6,61	32,24 \pm 12,35
	Pontoações parênquima-vasculares (μm)	2,85 \pm 0,24	3,05 \pm 0,79
	Índice de vulnerabilidade	0,68 \pm 0,13	2,14 \pm 2,49
	Índice de mesomorfia	288,56 \pm 79,54	763,06 \pm 874,93
	Condutividade hidráulica teórica	2,25E+12 \pm 2,03E+12	2,53E+12 \pm 2,50E+12

Tabela 8 - Coeficientes de correlação de Spearman (rs) dos atributos foliares e do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Números em itálico no triângulo superior representam espécies de maior abundância. Números no triângulo inferior representam espécies de menor abundância. **C**: carbono elementar foliar; $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de ^{13}C foliar ; **N**: nitrogênio elementar foliar; $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de ^{15}N foliar; **C:N**: razão Carbono total/Nitrogênio total; **AFE**: área foliar específica; **ESP**: espessura da folha; **DEN**: densidade da folha; **DM**: densidade da madeira; **FV**: frequência dos vasos; **CV**: comprimento dos vasos; **DRV**: Diâmetro radial dos vasos; **DTV**: Diâmetro tangencial dos vasos **ALV**: área do lúmen dos vasos; **Kh**: condutividade hidráulica teórica; **EPV**: espessura da parede dos vasos; **PINT**: pontoações intervasculares; **PRV**: pontoações raio-vasculares; **DF**: diâmetro das fibras; **LF**: lúmen das fibras; **CF**: comprimento das fibras; **EPF**: espessura da parede das fibras; **FR**: frequência dos raios; **CR**: comprimento dos raios; **LR**: largura dos raios; **PPV**: pontoações parênquima-vasculares e **VUL**: índice de vulnerabilidade. Em negrito, correlações significativas. Significância: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $\leq 0,001$.

	C	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	C:N	AFE	ESP	DEN	DM	FV	CV	DTV	DRV	ALV	Kh	EPV	PINT	PRV	DF	LF	CF	EPF	FR	CR	LR	PPV	VUL
C		<i>-0,18</i>	<i>-0,63</i>	<i>0,60</i>	0,72*	<i>-0,63</i>	<i>-0,31</i>	0,83**	-0,72*	<i>-0,28</i>	<i>0,37</i>	<i>-0,25</i>	<i>-0,52</i>	<i>-0,47</i>	-0,77*	<i>-0,15</i>	<i>-0,33</i>	<i>-0,38</i>	<i>-0,12</i>	<i>0,63</i>	-0,77*	-0,77*	<i>-0,22</i>	<i>-0,03</i>	<i>-0,48</i>	<i>-0,63</i>	<i>-0,08</i>
$\delta^{13}\text{C}$	<i>-0,46</i>		<i>-0,24</i>	<i>0,33</i>	<i>0,17</i>	<i>-0,22</i>	<i>0,21</i>	<i>0,10</i>	<i>0,49</i>	<i>0,22</i>	<i>0,56</i>	<i>0,24</i>	<i>0,19</i>	<i>0,21</i>	<i>-0,01</i>	<i>-0,01</i>	<i>-0,33</i>	<i>-0,11</i>	<i>0,34</i>	<i>0,14</i>	<i>0,39</i>	<i>0,14</i>	<i>-0,62</i>	<i>0,28</i>	<i>0,18</i>	<i>0,57</i>	<i>-0,30</i>
N	<i>0,68</i>	<i>0,14</i>		-0,75*	-0,97***	0,73*	<i>-0,29</i>	<i>-0,60</i>	<i>0,02</i>	<i>0,20</i>	<i>-0,57</i>	<i>0,27</i>	<i>0,53</i>	<i>0,45</i>	0,72*	<i>-0,07</i>	<i>0,57</i>	<i>0,22</i>	<i>0,18</i>	<i>-0,42</i>	<i>0,22</i>	<i>0,48</i>	<i>0,45</i>	<i>-0,32</i>	<i>0,28</i>	<i>0,20</i>	<i>0,40</i>
$\delta^{15}\text{N}$	<i>0,38</i>	<i>-0,07</i>	<i>0,56</i>		0,70*	-0,98***	<i>0,37</i>	<i>0,63</i>	<i>0,05</i>	<i>0,33</i>	<i>0,27</i>	<i>0,20</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,03</i>	<i>-0,47</i>	<i>-0,42</i>	-0,70*	<i>-0,18</i>	<i>0,02</i>	<i>0,27</i>	<i>-0,07</i>	<i>-0,23</i>	-0,78*	<i>0,52</i>	<i>0,23</i>	<i>-0,07</i>	-0,73*
C:N	<i>0,14</i>	<i>-0,54</i>	<i>-0,54</i>	<i>-0,04</i>		-0,72*	<i>0,20</i>	<i>0,68</i>	<i>-0,17</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,53</i>	<i>-0,35</i>	<i>-0,60</i>	<i>-0,52</i>	-0,77*	<i>0,17</i>	<i>-0,45</i>	<i>-0,40</i>	<i>-0,12</i>	<i>0,53</i>	<i>-0,37</i>	<i>-0,55</i>	<i>-0,30</i>	<i>0,32</i>	<i>-0,37</i>	<i>-0,33</i>	<i>-0,38</i>
AFE	<i>-0,11</i>	<i>-0,07</i>	<i>-0,43</i>	<i>-0,05</i>	<i>0,36</i>		<i>-0,39</i>	<i>-0,67</i>	<i>0,00</i>	<i>-0,32</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,15</i>	<i>0,22</i>	<i>0,07</i>	<i>0,48</i>	<i>0,37</i>	<i>0,67</i>	<i>0,25</i>	<i>-0,03</i>	<i>-0,28</i>	<i>0,15</i>	<i>0,22</i>	<i>0,68</i>	<i>-0,57</i>	<i>-0,25</i>	<i>0,18</i>	0,75*
ESP	<i>-0,22</i>	<i>0,40</i>	<i>0,42</i>	<i>0,01</i>	-0,87*	<i>-0,38</i>		<i>-0,29</i>	<i>0,67</i>	<i>0,49</i>	<i>-0,31</i>	<i>0,19</i>	<i>0,23</i>	<i>0,27</i>	<i>0,22</i>	<i>0,18</i>	<i>-0,23</i>	<i>0,23</i>	<i>-0,08</i>	<i>-0,49</i>	<i>0,59</i>	<i>0,54</i>	<i>-0,34</i>	<i>0,59</i>	<i>0,59</i>	<i>0,39</i>	<i>-0,65</i>
DEN	<i>0,39</i>	<i>-0,43</i>	<i>0,00</i>	<i>0,14</i>	<i>0,61</i>	<i>-0,43</i>	<i>-0,65</i>		<i>-0,40</i>	<i>-0,28</i>	<i>0,58</i>	<i>-0,23</i>	<i>-0,55</i>	<i>-0,47</i>	-0,80*	<i>-0,32</i>	<i>-0,60</i>	<i>-0,55</i>	<i>0,17</i>	0,77*	-0,73*	<i>-0,58</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,28</i>	<i>-0,23</i>	<i>-0,67</i>	<i>-0,17</i>
DM	<i>0,18</i>	<i>-0,43</i>	<i>-0,14</i>	<i>0,43</i>	<i>0,54</i>	<i>0,00</i>	<i>-0,73</i>	<i>0,71</i>		<i>0,35</i>	<i>-0,03</i>	<i>0,22</i>	<i>0,23</i>	<i>0,28</i>	<i>0,35</i>	<i>-0,10</i>	<i>-0,32</i>	<i>0,25</i>	<i>0,07</i>	<i>-0,48</i>	0,78*	<i>0,65</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,55</i>	<i>0,67</i>	<i>0,58</i>	<i>-0,38</i>
FV	<i>0,75</i>	<i>-0,57</i>	<i>0,18</i>	<i>0,16</i>	<i>0,64</i>	<i>-0,14</i>	<i>-0,71</i>	0,86*	<i>0,45</i>		<i>-0,48</i>	0,90**	0,77*	0,88**	<i>0,67</i>	<i>-0,33</i>	<i>0,05</i>	<i>0,37</i>	<i>0,43</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,60</i>	<i>0,67</i>	<i>-0,55</i>	<i>0,17</i>	0,78*	<i>0,47</i>	-0,70*
CV	<i>0,32</i>	<i>-0,36</i>	<i>-0,14</i>	<i>-0,23</i>	<i>0,46</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,73</i>	0,79*	<i>0,53</i>	0,73*		<i>-0,25</i>	<i>-0,38</i>	<i>-0,40</i>	<i>-0,60</i>	<i>0,00</i>	<i>-0,48</i>	<i>-0,18</i>	<i>0,17</i>	<i>0,67</i>	<i>-0,33</i>	<i>-0,45</i>	<i>-0,32</i>	<i>-0,05</i>	<i>-0,47</i>	<i>-0,17</i>	<i>0,20</i>
DTV	<i>-0,25</i>	<i>0,64</i>	<i>0,21</i>	<i>-0,13</i>	<i>-0,68</i>	<i>0,32</i>	<i>0,65</i>	-0,93**	-0,70*	-0,72*	<i>-0,52</i>		0,87**	0,95**	0,70*	<i>-0,38</i>	<i>0,08</i>	<i>0,55</i>	<i>0,62</i>	<i>-0,03</i>	<i>0,47</i>	<i>0,63</i>	<i>-0,57</i>	<i>-0,17</i>	<i>0,62</i>	<i>0,37</i>	<i>-0,43</i>
DRV	<i>-0,54</i>	<i>0,64</i>	<i>-0,11</i>	<i>-0,09</i>	<i>-0,39</i>	<i>0,39</i>	<i>0,55</i>	-0,86*	<i>-0,52</i>	-0,87**	-0,73*	0,85**		0,97**	0,88**	<i>-0,03</i>	<i>0,35</i>	<i>0,65</i>	<i>0,55</i>	<i>-0,25</i>	<i>0,52</i>	0,78*	<i>-0,30</i>	<i>-0,32</i>	<i>0,53</i>	<i>0,47</i>	<i>-0,13</i>
ALV	<i>-0,32</i>	<i>0,71</i>	<i>0,11</i>	<i>-0,27</i>	<i>-0,57</i>	<i>0,29</i>	<i>0,60</i>	-0,86*	<i>-0,65</i>	-0,77*	<i>-0,53</i>	0,97***	0,90**		0,87**	<i>-0,17</i>	<i>0,28</i>	<i>0,58</i>	<i>0,60</i>	<i>-0,20</i>	<i>0,57</i>	0,78*	<i>-0,38</i>	<i>-0,20</i>	<i>0,63</i>	<i>0,47</i>	<i>-0,33</i>
Kh	<i>0,43</i>	<i>-0,04</i>	<i>0,61</i>	<i>0,11</i>	<i>-0,32</i>	<i>-0,46</i>	<i>0,60</i>	<i>-0,11</i>	-0,70*	<i>0,00</i>	<i>-0,47</i>	<i>0,28</i>	<i>0,13</i>	<i>0,23</i>		<i>0,05</i>	<i>0,57</i>	<i>0,58</i>	<i>0,38</i>	<i>-0,47</i>	<i>0,67</i>	0,83**	<i>0,05</i>	<i>-0,28</i>	<i>0,53</i>	<i>0,53</i>	<i>-0,07</i>
EPV	<i>-0,14</i>	<i>0,71</i>	<i>0,46</i>	<i>-0,05</i>	-0,86*	<i>-0,04</i>	0,80*	-0,79*	<i>-0,67</i>	<i>-0,62</i>	<i>-0,43</i>	0,75*	<i>0,55</i>	0,75*	<i>0,30</i>		<i>0,57</i>	<i>-0,10</i>	<i>-0,03</i>	<i>0,02</i>	<i>-0,02</i>	<i>0,02</i>	<i>0,47</i>	<i>-0,22</i>	<i>-0,47</i>	<i>0,07</i>	<i>0,23</i>
PINT	<i>-0,64</i>	<i>0,32</i>	<i>-0,32</i>	<i>-0,32</i>	<i>-0,36</i>	<i>0,25</i>	<i>0,64</i>	-0,82*	<i>-0,67</i>	-0,88**	-0,73*	<i>0,67</i>	0,75*	0,72*	<i>0,17</i>	<i>0,67</i>		<i>0,07</i>	<i>0,12</i>	<i>-0,13</i>	<i>0,13</i>	<i>0,17</i>	<i>0,60</i>	<i>-0,58</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,18</i>	<i>0,28</i>
PRV	<i>-0,39</i>	<i>0,75</i>	<i>0,29</i>	<i>0,14</i>	-0,82*	<i>-0,04</i>	<i>0,56</i>	<i>-0,61</i>	<i>-0,40</i>	<i>-0,65</i>	<i>-0,35</i>	<i>0,60</i>	<i>0,52</i>	<i>0,57</i>	<i>0,08</i>	0,75*	<i>0,43</i>		<i>0,05</i>	<i>-0,35</i>	<i>0,42</i>	<i>0,52</i>	<i>-0,27</i>	<i>-0,48</i>	<i>0,25</i>	<i>0,28</i>	<i>0,17</i>
DF	<i>0,64</i>	<i>-0,32</i>	<i>0,32</i>	<i>0,32</i>	<i>0,36</i>	<i>-0,25</i>	<i>-0,64</i>	0,82*	<i>0,60</i>	0,92**	0,75*	-0,70*	-0,82*	-0,77*	<i>-0,13</i>	<i>-0,62</i>	-0,98***	<i>-0,40</i>		<i>0,55</i>	<i>-0,02</i>	<i>0,50</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,08</i>	<i>0,32</i>	<i>-0,10</i>	<i>-0,22</i>
LF	<i>-0,07</i>	<i>0,39</i>	<i>0,54</i>	<i>0,05</i>	-0,89*	<i>-0,32</i>	0,98**	<i>-0,68</i>	<i>-0,68</i>	<i>-0,47</i>	<i>-0,67</i>	<i>0,62</i>	<i>0,53</i>	<i>0,55</i>	0,78*	<i>0,45</i>	<i>0,38</i>	<i>0,52</i>	<i>-0,40</i>		<i>-0,67</i>	<i>-0,40</i>	<i>-0,08</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,43</i>	<i>-0,60</i>	<i>0,03</i>
CF	<i>0,11</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,21</i>	<i>0,09</i>	<i>0,61</i>	<i>-0,21</i>	-0,78*	0,89**	0,92**	<i>0,52</i>	<i>0,65</i>	-0,70*	<i>-0,52</i>	<i>-0,58</i>	<i>-0,63</i>	<i>-0,63</i>	<i>-0,68</i>	<i>-0,43</i>	<i>0,62</i>	-0,72*		<i>0,63</i>	<i>-0,28</i>	<i>0,18</i>	<i>0,57</i>	0,90**	<i>-0,40</i>
EPF	<i>0,36</i>	<i>-0,14</i>	<i>-0,07</i>	<i>0,05</i>	<i>0,57</i>	<i>0,11</i>	-0,87*	<i>0,71</i>	<i>0,50</i>	0,82*	0,88**	<i>-0,57</i>	-0,72*	<i>-0,62</i>	<i>-0,38</i>	<i>-0,45</i>	-0,82*	<i>-0,30</i>	0,87**	<i>-0,63</i>	<i>0,58</i>		<i>-0,08</i>	<i>0,13</i>	0,78*	<i>0,38</i>	<i>-0,27</i>
FR	<i>0,29</i>	<i>-0,56</i>	<i>-0,29</i>	<i>0,17</i>	<i>0,67</i>	<i>0,41</i>	-0,88*	<i>0,52</i>	0,79*	<i>0,43</i>	<i>0,65</i>	<i>-0,52</i>	<i>-0,51</i>	<i>-0,51</i>	-0,83**	<i>-0,45</i>	<i>-0,44</i>	<i>-0,47</i>	<i>0,43</i>	-0,91**	0,69*	<i>0,57</i>		<i>-0,22</i>	<i>-0,37</i>	<i>-0,35</i>	<i>0,55</i>
CR	<i>0,61</i>	<i>-0,11</i>	<i>0,32</i>	<i>0,09</i>	<i>0,36</i>	<i>-0,36</i>	<i>-0,56</i>	0,82*	<i>0,22</i>	0,83**	<i>0,67</i>	<i>-0,42</i>	<i>-0,60</i>	<i>-0,40</i>	<i>0,18</i>	<i>-0,28</i>	-0,77*	<i>-0,35</i>	0,78*	<i>-0,23</i>	<i>0,45</i>	0,73*	<i>0,12</i>		<i>0,55</i>	<i>0,05</i>	<i>-0,65</i>
LR	<i>0,39</i>	<i>-0,25</i>	<i>0,32</i>	<i>-0,29</i>	<i>-0,14</i>	-0,78*	<i>0,07</i>	<i>0,54</i>	<i>-0,28</i>	<i>0,35</i>	<i>0,12</i>	<i>-0,10</i>	<i>-0,28</i>	<i>-0,17</i>	<i>0,68</i>	<i>-0,17</i>	<i>-0,35</i>	<i>0,00</i>	<i>0,37</i>	<i>0,55</i>	<i>-0,17</i>	<i>0,10</i>	<i>-0,58</i>	<i>0,48</i>		<i>0,32</i>	<i>-0,60</i>
PPV	<i>-0,39</i>	0,93**	<i>0,29</i>	<i>0,09</i>	<i>-0,61</i>	<i>-0,36</i>	<i>0,42</i>	<i>-0,21</i>	<i>-0,35</i>	<i>-0,50</i>	<i>-0,27</i>	<i>0,43</i>	<i>0,43</i>	<i>0,48</i>	<i>0,15</i>	<i>0,68</i>	<i>0,32</i>	0,90**	<i>-0,28</i>	<i>0,43</i>	<i>-0,23</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,53</i>	<i>-0,07</i>	<i>0,10</i>		<i>-0,25</i>
VUL	<i>-0,75</i>	<i>0,57</i>	<i>-0,18</i>	<i>-0,16</i>	<i>-0,64</i>	<i>0,14</i>	<i>0,71</i>	-0,86*	<i>-0,45</i>	-1***	-0,73*	0,72*	0,87**	0,77*	<i>0,00</i>	<i>0,62</i>	0,88**	<i>0,65</i>	-0,92**	<i>0,47</i>	<i>-0,52</i>	-0,82*	<i>-0,43</i>	-0,83**	<i>-0,35</i>	<i>0,50</i>	

Uma segunda PCA (Figura 6) realizada para as seis espécies que foram estudadas em detalhes quanto a anatomia do lenho também não distinguiu os grupos de abundância a partir das características foliares e do lenho. As variáveis mais explicativas e importantes ecologicamente para este estudo foram filtradas da matriz de correlação para realização desta segunda PCA. A análise de dois componentes principais explicou 71% da variação total dos dados. O primeiro componente principal (PC1) explicou 47,94% da variação e os parâmetros que mais contribuíram para esta variação foram diâmetro tangencial, área do lúmen, frequência dos elementos de vaso, comprimento das fibras, espessura da parede das fibras e densidade da madeira (Figura 6, Tabela 9). O segundo componente principal (PC2) explicou 23,10% da variação e os parâmetros que mais contribuíram para esta variação foram área foliar específica, densidade foliar e condutividade hidráulica (Figura 6, Tabela 9).

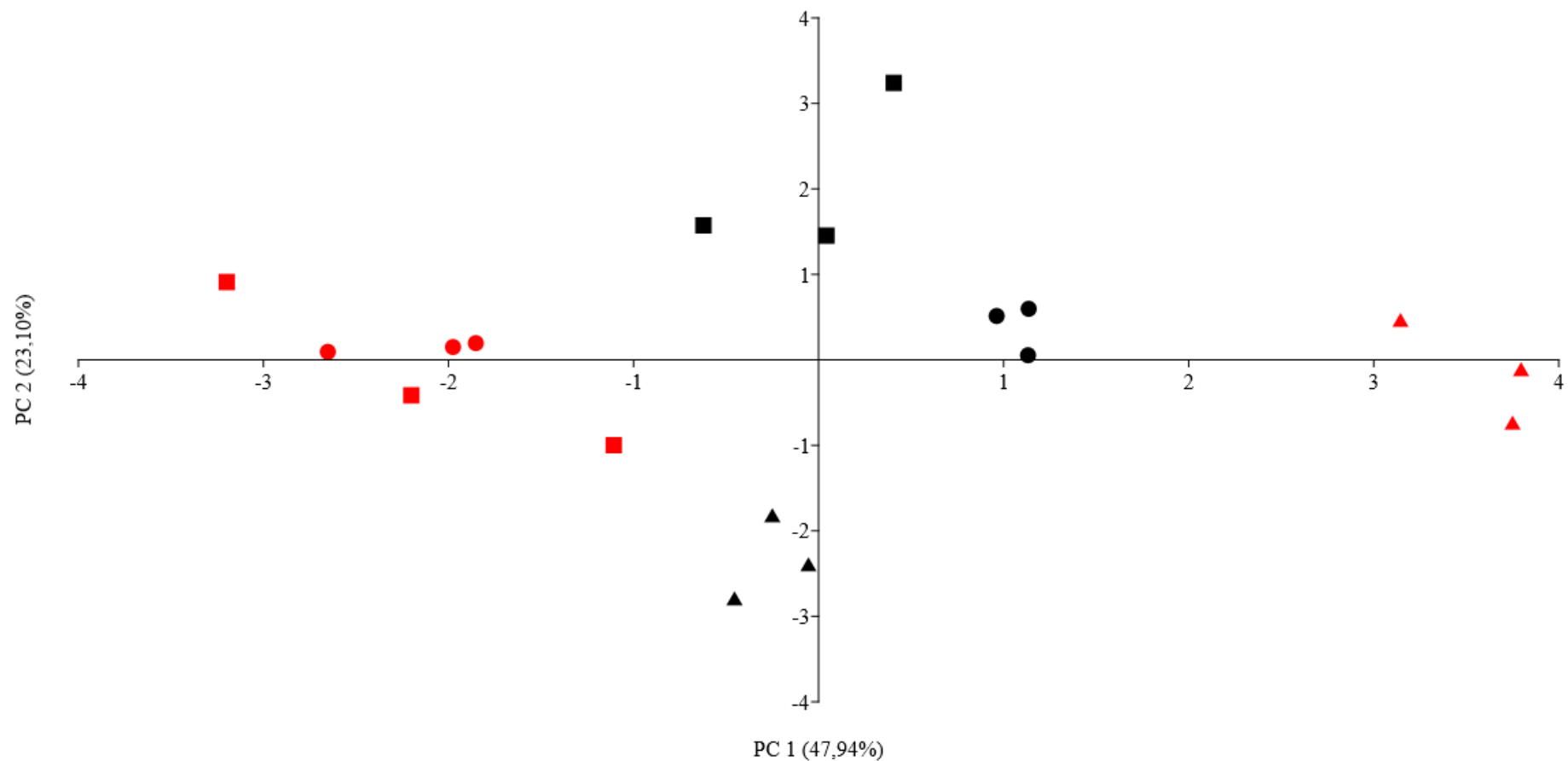


Figura 6 - Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) para indivíduos de seis espécies arbóreas mais e menos abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Os parâmetros utilizados foram: área foliar específica (AFE), densidade foliar (DEN), densidade da madeira (DM); frequência (FV), diâmetro tangencial (DTV), área do lúmen dos elementos de vaso (ALV); comprimento (CF), espessura da parede das fibras (EPF) e condutividade hidráulica teórica (Kh). Símbolos em preto representam espécies mais abundantes e símbolos em vermelho representam espécies menos abundantes, respectivamente ● *M. nigra* ■ *M. princeps* ▲ *T. lepidota* ▲ *A. pulcherrimus* ■ *B. guianense* ● *T. oblongifolia*.

Tabela 9 - Valores ponderados por análise dos componentes principais (PCA) para os atributos morfológicos, fisiológicos foliares e anatômicos do lenho para seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).

Atributos	PC1 (47,94%)	PC2 (23,10%)
FV	0.426	0.078
DTV	-0.425	0.174
ALV	-0.392	0.248
EPF	0.373	0.355
CF	0.368	0.262
DM	0.344	0.330
DEN	0.220	-0.500
AFE	-0.044	0.449
Kh	-0.198	0,381

Quanto a análise das características anatômicas quantitativas do lenho, as espécies mais abundantes (Figura 7) apresentaram pontoações intervasculares diminutas ($\leq 4 \mu\text{m}$) a pequenas (4 a $7 \mu\text{m}$); elementos de vaso numerosos (40 a 100 vasos por mm^2); comprimento dos elementos de vasos de tamanho médio (350 a $800 \mu\text{m}$); menor diâmetro tangencial e radial dos elementos de vaso ($< 50 \mu\text{m}$ ou entre 50 a $100 \mu\text{m}$); menor área de lúmen dos elementos de vaso ($< 5.000 \mu\text{m}^2$); fibras curtas (900 a $1600 \mu\text{m}$) de diâmetro intermediário (10 a $20 \mu\text{m}$); raios pouco frequentes (4 a 12 raios por mm), de pequeno a médio tamanho ($< 300 \mu\text{m}$; 300 a $400 \mu\text{m}$) e de largura média a grande (15 a $30 \mu\text{m}$; $> 30 \mu\text{m}$). As espécies menos abundantes (Figura 8) apresentaram pontoações intervasculares diminutas a pequenas; elementos de vaso numerosos, a exceção da espécie *B. guianense* (5 a 20 vasos mm^2); comprimento dos elementos de vaso de pequeno a médio tamanho; menor diâmetro tangencial e radial; menor área de lúmen dos elementos de vaso; fibras curtas de diâmetro intermediário; raios pouco frequentes (4 a 12 raios por mm) a frequentes (> 12 raios por mm); de tamanho variável e de largura média a grande (Tabelas 10 e 11).

Quanto às características anatômicas qualitativas do lenho, as espécies mais abundantes (Figura 7) apresentaram camadas de crescimento distintas a indistintas; porosidade em anel poroso a difusa; elementos de vaso em arranjos diagonais ou radiais, exclusivamente solitários, agrupados em múltiplos radiais e em cachos (estes geralmente de até 4 elementos); placas de perfuração simples, presença de apêndices em uma ou duas das extremidades do elemento de vaso; pontoações intervasculares alternas, simples, areoladas (Tabela 12); pontoações raiovasculares e parênquima-vasculares semelhantes às intervasculares; fibras não septadas, de parede delgada a espessa (Tabela 13); parênquima axial paratraqueal confluyente e em faixas

com mais de três células para *M. nigra*; axial raro, mas quando presente; apotraqueal difuso em agregados e em faixas de até 3 células para *M. princeps*; paratraqueal escasso e em faixas de até 3 células para *T. lepidota* (Tabela 14); raios unisseriados e bisseriados; fusionados; de dois tamanhos distintos; com somente células eretas ou quadradas ou mistos com células procumbentes de duas a quatro fileiras de células eretas ou quadradas e; presença de células disjuntivas em *M. princeps* (Tabela 15).

As espécies menos abundantes (Figura 8) apresentaram camadas de crescimento distintas; porosidade dos elementos de vaso difusa; elementos de vaso em arranjos diagonais ou radiais; exclusivamente solitários, agrupados em múltiplos radiais e em cachos (estes geralmente de até 5 elementos); placas de perfuração simples, presença de apêndices em uma ou duas das extremidades dos elementos de vasos; pontoações intervasculares alternas, simples, areoladas (Tabela 12); pontoações raiovasculares e parênquima-vasculares semelhantes às intervasculares, a exceção de *B. guianense*, com pontoações intervasculares poligonais; raiovasculares alongadas tendendo a formar arranjos escalariformes. Presença de fibras não septadas, de parede delgada a espessa (Tabela 13); parênquima axial paratraqueal aliforme, confluyente, em faixas de até três células ou mais de três células (Tabela 14); raios de uni a multisseriados; fusionados; de dois tamanhos distintos; mistos com células procumbentes com mais de quatro fileiras de células eretas e quadradas e; presença de células disjuntivas em todas as espécies (Tabela 15). As características mais detalhadas para todas as espécies estão descritas nas tabelas seguintes.

A partir da análise de porcentagem de ocorrência de características anatômicas do lenho, as espécies apresentaram atributos com 100% de ocorrência (todas as espécies apresentaram a característica descrita), assim como outros atributos acima de 83% (cinco espécies apresentaram a característica descrita). Dentre estes atributos estão: elementos de vaso com menor área de lúmen; fibras curtas, não septadas, 4-12 raios/mm, placas de perfuração simples, raios fusionados, camadas de crescimento distintas, comprimento dos elementos de vaso entre 350-800 µm, parênquima paratraqueal, elementos de vasos em cachos e em arranjo diagonal (Tabela 16).

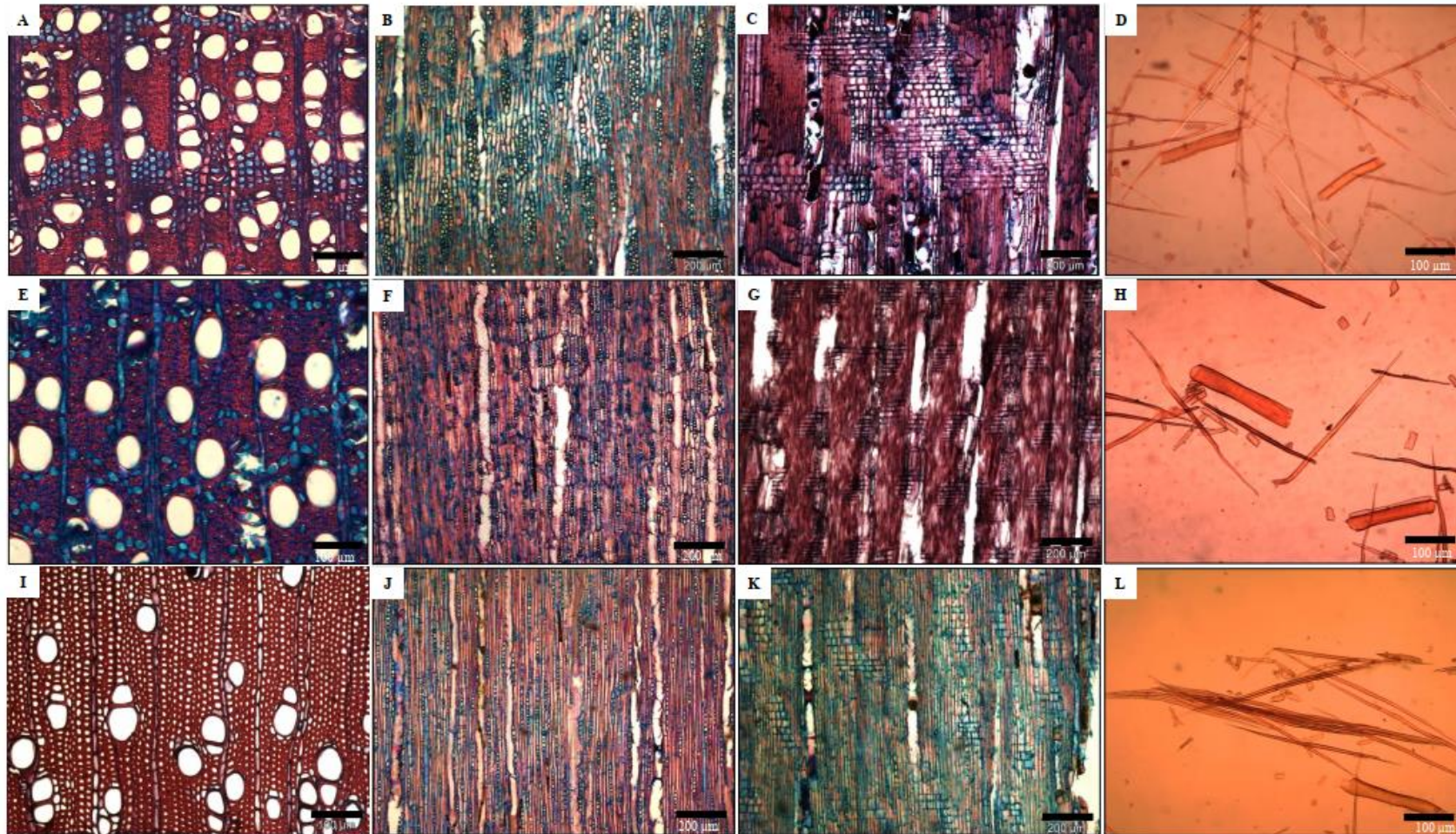


Figura 7 - Anatomia do lenho das espécies mais abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG) evidenciando os principais elementos celulares do xilema. Secções transversal, longitudinal tangencial; longitudinal radial e material macerado em horizontal, respectivamente. A-D: *M. nigra*. E-H: *M. princeps*. I-L: *T. lepidota*. Barras secção transversal e macerado: 100 μm; secção longitudinal tangencial e radial: 200 μm.

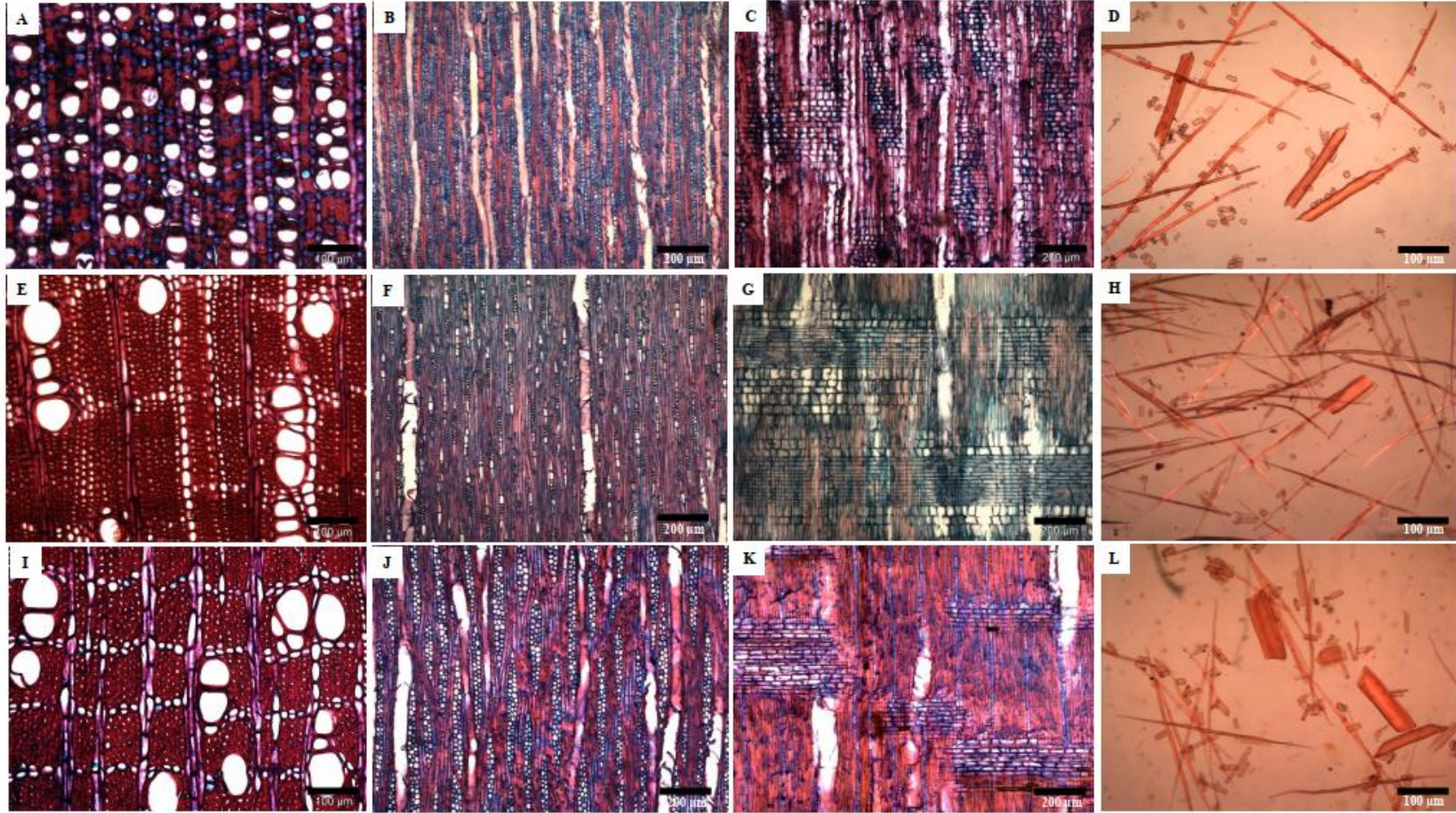


Figura 8 - Anatomia do lenho das espécies menos abundantes em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG) evidenciando os principais elementos celulares do xilema. Secções transversal, longitudinal tangencial, longitudinal radial e material macerado em horizontal, respectivamente. A-D: *A. pulcherrimus*. E-H: *B. guianense*. I-L: *T. oblongifolia*. Barras secção transversal e macerado: 100 µm; secção longitudinal tangencial e radial: 200 µm.

Tabela 10 - Caracterização anatômica quantitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Tamanho das pontoações intervasculares, frequência e tamanho dos elementos de vaso. + indicam presença da característica descrita.

Descrição do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Tamanho das pontoações intervasculares						
Pontoações intervasculares diminutas (< 4 µm)	+		+	+		+
Pontoações intervasculares pequenas (4-7 µm)		+			+	
Pontoações intervasculares médias (7-10 µm)						
Pontoações intervasculares grandes (> 10 µm)						
Frequência e tamanho dos vasos						
Frequência dos elementos de vaso < a 5 vasos/mm ²						
Frequência dos elementos de vaso entre 5 a 20 vasos/mm ²					+	
Frequência dos elementos de vaso entre 20 a 40 vasos/mm ²						
Frequência dos elementos de vaso entre 40 a 100 vasos/mm ²	+	+	+			+
Frequência dos elementos de vaso > a 100 vasos/mm ²				+		
Comprimento dos elementos de vaso < 350 µm					+	
Comprimento dos elementos de vaso entre 350 a 800 µm	+	+	+	+		+
Comprimento dos elementos de vaso > 800 µm						
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso < 50 µm			+	+		
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso entre 50 a 100 µm	+	+			+	+
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso entre 100 a 200 µm						
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso > 200 µm						
Diâmetro radial dos elementos de vaso < 50 µm			+	+		
Diâmetro radial dos elementos de vaso entre 50 a 100 µm	+	+			+	+
Diâmetro radial dos elementos de vaso entre 100 a 200 µm						
Diâmetro radial dos elementos de vaso > 200 µm						
Área do lúmen dos elementos de vaso < 5.000 µm ²	+	+	+	+	+	+
Área do lúmen dos elementos de vaso entre 5.000 a 10.000 µm ²						
Área do lúmen dos elementos de vaso > 10.000 µm ²						

Tabela 11 - Caracterização anatômica quantitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Tamanho das fibras, frequência e tamanho dos raios. + indicam presença da característica descrita.

Descrição do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Tamanho das fibras						
Fibras muito curtas (< 900 µm)						
Fibras curtas (900 a 1600 µm)	+	+	+	+	+	+
Fibras longas (> 1600 µm)						
Diâmetro das fibras < 10 µm						
Diâmetro das fibras entre 10 a 20 µm	+	+	+	+	+	+
Diâmetro das fibras > 20 µm						
Frequência e tamanho dos raios						
Frequência dos raios < ou igual a 4 mm						
Frequência dos raios entre 4 a 12 mm	+	+	+		+	+
Frequência dos raios > ou igual a 12 mm				+		
Comprimento dos raios < 300 µm		+	+		+	
Comprimento dos raios entre 300 a 400 µm	+					
Comprimento dos raios > 400 µm				+		+
Largura dos raios < 15 µm						
Largura dos raios entre 15 a 30 µm		+	+	+	+	
Largura dos raios > 30 µm	+					+

Tabela 12 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Camadas de crescimento, porosidade, arranjo dos elementos de vaso, agrupamento dos elementos de vaso, placas de perfuração e arranjo das pontoações intervasculares. + indicam presença da característica descrita.

Classificação do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Camadas de Crescimento						
Camadas de crescimento distintas	+		+	+	+	+
Camadas de crescimento indistintas		+				
Porosidade						
Porosidade em anel poroso	+		+			
Porosidade em semi-anel						
Porosidade difusa		+		+	+	+
Arranjo dos elementos de vaso						
Faixas tangenciais						
Elementos de vaso em arranjo diagonal ou radial	+	+	+	+	+	+
Elementos de vaso em padrão dendrítico						
Agrupamento dos elementos de vaso						
Elementos de vaso exclusivamente solitários	+	+	+	+	+	+
Elementos de vaso múltiplos radiais	+	+		+	+	
Elementos de vaso em cachos	+		+	+	+	+
Placas de perfuração						
Placas de perfuração simples	+	+	+	+	+	+
Placas de perfuração escalariforme						
Placas de perfuração foraminado-reticuladas						
Arranjo das pontoações intervasculares						
Pontoações intervasculares escalariformes						
Pontoações intervasculares opostas						
Pontoações intervasculares alternas	+	+	+	+		+
Pontoações intervasculares poligonais					+	

Tabela 13 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Pontoações raiovasculares, espessamento helicoidal dos vasos, traqueídes e fibras. + indicam presença da característica descrita.

Descrição do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Pontoações raiovasculares						
Pontoações raiovasculares e parenquimavasculares semelhantes as intervasculares	+	+	+	+		+
Com aréolas reduzidas a aparentemente simples (arredondada ou angular)	+	+	+	+	+	+
Com aréolas reduzidas a aparentemente simples (escalariforme ou paliçada)					+	
De dois tipos e tamanho em uma mesma célula					+	
Compostas unilateralmente						
Restritas as linhas marginais						
Alongadas tendendo a formar arranjos escalariformes					+	
Vasos com espessamento helicoidal						
Traqueídes						
Fibras						
Fibras septadas						
Fibras não septadas	+	+	+	+	+	+
Fibras gelatinosas						
Fibras de parede delgada			+			
Fibras de parede delgada a espessa	+	+			+	+
Fibras de parede espessa				+		

Tabela 14 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG). Parênquima axial apotraqueal, paratraqueal e em faixas. + indicam presença da característica descrita.

Descrição do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Parênquima axial						
Parênquima raro		+	+			
Parênquima axial apotraqueal						
Parênquima axial apotraqueal difuso						
Parênquima axial apotraqueal difuso em agregados		+				
Parênquima axial paratraqueal						
Parênquima escasso			+			
Parênquima vasicêntrico						
Parênquima aliforme					+	
Parênquima confluyente	+			+	+	+
Parênquima unilateral						
Parênquima axial em faixas						
Parênquima em faixas + 3 células	+				+	
Parênquima em faixas em até 3 células		+	+	+		+
Parênquima reticulado						
Parênquima escalariforme						
Parênquima em faixas marginais						

Tabela 15 - Caracterização anatômica qualitativa do lenho de seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).
Conformação e composição celular dos raios. + indicam presença da característica descrita.

Classificação do lenho	Mais abundantes			Menos abundantes		
	<i>M. nigra</i>	<i>M. princeps</i>	<i>T. lepidota</i>	<i>A. pulcherrimus</i>	<i>B. guianense</i>	<i>T. oblongifolia</i>
Conformação dos raios						
Raios exclusivamente unisseriados						
Raios unisseriados e bisseriados com ocorrência de raios com 3 células de largura	+	+	+	+	+	
Raios com 4 células de largura ou maiores						+
Raios com porções unisseriadas ou multisseriadas						+
Raios agregados						
Raios fusionados	+	+	+	+	+	+
Raio com dois tamanhos distintos	+		+	+	+	+
Composição celular dos raios						
Raios somente com células procumbentes						
Raios somente com células eretas ou quadradas			+			
Raios com células procumbentes e 1 fileira de células eretas ou quadradas						
Raios com células procumbentes de 2 a 4 fileiras de células eretas ou quadradas	+	+				
Raios com células procumbentes e + de 4 fileiras de células eretas ou quadradas				+	+	+
Raios mistos com eretas, quadradas e procumbentes	+			+	+	+
Raios com células de bainha						
Célula perfurada de raio						
Células disjuntivas de raio (e ou p. axial)		+		+	+	+

Tabela 16 - Porcentagem de compartilhamento das características anatômicas das seis espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual (EEEG).

Atributos anatômicos	Porcentagem
Área do lúmen dos vasos < 5.000 μm^2	100%
Fibras curtas (900 a 1600 μm)	100%
Diâmetro das fibras entre 10 a 20 μm	100%
Frequência dos raios entre 4 a 12 mm	100%
Placas de perfuração simples	100%
Raios fusionados	100%
Fibras não septadas	100%
Vasos em arranjo diagonal ou radial	100%
Raio com dois tamanhos distintos	83,33%
Comprimento dos vasos entre 350 a 800 μm	83,33%
Camadas de crescimento distintas	83,33%
Vasos em cachos	83,33%
Pontoações intervasculares alternas	83,33%
Pontoações raiovasculares e parenquimavasculares semelhantes as intervasculares	83,33%
Pontoações raiovasculares com aréolas reduzidas a aparentemente simples (arredondada ou angular)	83,33%
Raios unisseriados e bisseriados com ocorrência de raios com 3 células de largura	83,33%
Raios mistos com eretas, quadradas e procumbentes	66,66%
Pontoações intervasculares diminutas (< 4 μm)	66,66%
Células disjuntivas de raio (e ou p. axial)	66,66%
Diâmetro tangencial dos vasos entre 50 a 100 μm	66,66%
Largura dos raios entre 15 a 30 μm	66,66%
Porosidade difusa	66,66%
Vasos múltiplos radiais	66,66%
Fibras de parede delgada a espessa	66,66%
Parênquima axial paratraqueal confluyente	66,66%
Parênquima axial em faixas em até 3 células	66,66%
Raios com células procumbentes e + de 4 fileiras de células eretas ou quadradas	50,00%
Altura dos raios < 300 μm	50,00%
Diâmetro radial dos vasos entre 50 a 100 μm	50,00%
Frequência dos vasos entre 40 a 100 vasos/ mm^2	50,00%
Porosidade em anel poroso	33,33%
Diâmetro radial dos vasos < 50 μm	33,33%
Altura dos raios > 400 μm	33,33%
Largura dos raios > 30 μm	33,33%
Diâmetro tangencial dos vasos < 50 μm	33,33%
Parênquima axial raro	33,33%
Parênquima axial em faixas + 3 células	33,33%
Raios com células procumbentes de 2 a 4 fileiras de células eretas ou quadradas	33,33%
Pontoações intervasculares pequenas (4-7 μm)	33,33%

Altura dos raios entre 300 a 400 μm	16,66%
Pontoações intervasculares poligonais	16,66%
Frequência dos raios > ou igual a 12 mm	16,66%
Pontoações raiovasculares com aréolas reduzidas a aparentemente simples (escalariforme ou paliçada)	16,66%
De dois tipos e tamanho em uma mesma célula	16,66%
Alongadas tendendo a formar arranjos escalariformes	16,66%
Fibras de parede delgada	16,66%
Fibras de parede espessa	16,66%
Camadas de crescimento indistintas	16,66%
Parênquima axial apotraqueal difuso em agregados	16,66%
Parênquima axial paratraqueal escasso	16,66%
Parênquima axial paratraqueal aliforme	16,66%
Frequência dos vasos entre 5 a 20 vasos/ mm^2	16,66%
Frequência dos vasos > a 100 vasos/ mm^2	16,66%
Comprimento dos vasos < 350 μm	16,66%
Raios com 4 células de largura ou maiores	16,66%
Raios com porções unisseriadas ou multisseriadas	16,66%
Raios somente com células eretas ou quadradas	16,66%

6. DISCUSSÃO

Os resultados indicam a distribuição aleatória das 20 espécies a partir dos atributos morfológicos, fisiológicos foliares e da densidade da madeira, não havendo a formação de grupos em função da abundância das espécies. Entretanto, o hábito foliar e o estágio sucessional foram efetivos como fatores direcionadores das estratégias utilizadas pelas espécies em resposta às condições ambientais locais na estação seca. A utilização de atributos funcionais para explicar a abundância e distribuição das espécies tem sido explorada especialmente como auxílio na determinação dos principais fatores estruturadores das comunidades e nas relações das espécies com o meio biótico e abiótico, em diferentes escalas (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; MCGILL *et al.*, 2006; CORNWELL; ACKERLY, 2009; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; BRULHEIDE *et al.*, 2018). A distribuição aleatória dos atributos no que diz respeito à abundância pode demonstrar que cada espécie utiliza o espaço e os recursos de maneira diferente e que a ocorrência das mesmas esteja envolvida com as diferentes estratégias utilizadas por diferentes grupos funcionais, conduzindo a ideia de que a estruturação da comunidade esteja mais relacionada com a partição funcional de recursos (EDUARDO, 2017; SUBEDI *et al.*, 2019). Considera-se em maior escala, que a distribuição destas espécies também pode estar relacionada, além da partição funcional de nicho, com a ação de processos determinísticos como a filtragem ambiental e as interações ecológicas considerando todos estes processos integrados na estruturação da comunidade local (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009; CORNWELL; ACKERLY, 2010; MUSCARELLA *et al.*, 2016; ASEFA *et al.*, 2017).

Quando observadas as relações entre atributos a partir da matriz de correlação realizada para as 20 espécies, independente do grupo de abundância, à medida que a área foliar específica diminui, a espessura foliar e a $\delta^{13}\text{C}$ aumentam. A $\delta^{13}\text{C}$ reflete a eficiência no uso da água de uma espécie e sua relação com a disponibilidade hídrica em um ambiente. Quanto maior a restrição hídrica, mais enriquecido em ^{13}C os indivíduos se tornam, apresentando maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ (valores mais negativos) (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982; MARTINELLI *et al.*, 2009; VITÓRIA *et al.*, 2018). A área foliar específica indica o quanto é investido em superfície para interceptação de irradiância por unidade de biomassa e à medida que a área da folha diminui, menor é a superfície de transpiração e a assimilação fotossintética (ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006; TORREZ; JØRGENSEN; ZANNE, 2013).

A correlação negativa entre $\delta^{13}\text{C}$ e área foliar específica, independente do grupo de abundância, é esperada para ambientes que convivem com restrição hídrica sazonal direcionando as espécies a uma maior eficiência no uso da água (HOFFMANN *et al.*, 2005). Isto significa que as plantas com esta característica reduzem a condutância estomática e a superfície de transpiração como forma de evitar a perda de água excessiva em períodos desfavoráveis e tornam-se mais enriquecidas em ^{13}C devido à menor discriminação deste elemento na câmara subestomática (HOFFMANN *et al.*, 2005). O maior espessamento das folhas pode ser um mecanismo utilizado pelas espécies em resposta especialmente à maior irradiância no ambiente estudado, como também à menor disponibilidade hídrica, evitando a perda excessiva de água na estação seca pelo investimento em maiores camadas de tecido fotossintético e camada cuticular mais espessa (NIINEMETS, 2001; ROSADO; MATTOS, 2007; SIMIONI *et al.*, 2017). De maneira geral, estes resultados podem nos indicar a ação direta das condições ambientais na características morfológicas da folha e indireta na $\delta^{13}\text{C}$ (tipo de solo, sistema radicular, pluviosidade, umidade do ar) (LI *et al.*, 2006; SCHULZE *et al.*, 2006), considerando ainda as variações diárias de disponibilidade de recursos agindo sob estas características foliares e a manutenção do CO_2 por maiores períodos de tempo (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; FARQUHAR; BUCKLEY; MILLER, 2002).

Com relação a densidade foliar, à medida que a espessura foliar aumenta, o valor deste atributo diminui, independente do grupo de abundância. A densidade foliar está principalmente relacionada com estruturas que garantem maior resistência mecânica e retenção hídrica da folha (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; NIINEMETS, 2001). A menor densidade foliar neste estudo poderia estar relacionada ao armazenamento de água em períodos desfavoráveis, sendo compensada pela maior espessura foliar (NIINEMETS, 2001), apesar de terem sido encontrados maiores valores de densidade foliar em ambiente seco (ROSADO; MATTOS, 2007) e menores valores em um ambiente úmido com curta estação seca (ROSADO *et al.*, 2016). Isto porque folhas mais espessas podem ter maior quantidade de água utilizável armazenada por longos períodos, possibilitando a manutenção do *status* hídrico durante períodos de maior restrição deste recurso. Esta condição permite que as espécies continuem utilizando a água de forma mais conservativa até o reabastecimento do solo na estação de maior disponibilidade de recursos. Ou ainda, a menor densidade foliar pode estar relacionada à maior proporção de espaços intercelulares e estruturas mecânicas (fibras, esclereídeos), maximizando a via de difusão de CO_2 em situações de menor condutância estomática ocasionada pela

restrição hídrica sazonal (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; LAMONT; LAMONT, 2000; NIINEMETS, 2001).

Em espécies mais abundantes, a densidade da madeira foi inversamente correlacionada com a área foliar específica, indicando o maior investimento na alocação de carbono em uma madeira densa em detrimento da maior assimilação fotossintética e do crescimento acelerado (BUCCI *et al.*, 2004; SCHOLZ *et al.*, 2008; BARALOTO *et al.*, 2010; GREENWOOD *et al.*, 2017). A densidade da madeira é considerada uma característica funcional importante em ecologia, dada às diferentes funções e *trade-offs* que envolvem resistência mecânica, transporte e armazenamento de água, a depender do ambiente (CHAVE *et al.*, 2009). Não foram observadas diferenças deste atributo sob a perspectiva dos grupos de abundância das espécies. A tendência encontrada para madeiras mais pesadas, à exceção de uma espécie, apontam para o investimento em elementos celulares com dimensões pequenas que conferem maior resistência ao processo de cavitação e a menor condutividade hidráulica, conforme amplamente relatado na literatura (SANTIAGO *et al.*, 2004; CHAVE *et al.*, 2009; MARKESTEIJN *et al.*, 2011; CARLQUIST, 2015). Apesar destes resultados, é preciso considerar outros fatores influentes na abundância das espécies como os sistemas de raízes, as contribuições de cada atributo anatômico ou o hábito foliar (BUCCI *et al.*, 2004; CHAVE *et al.*, 2009; ZIEMINSKA; WRIGHT; WESTOBY, 2015).

Quando analisadas sob o ponto de vista do agrupamento em função do hábito foliar, a densidade da madeira diferiu significativamente entre espécies sempre-verdes e decíduas. Madeiras mais densas em espécies sempre-verdes direcionam as espécies para mecanismos que tolerem a seca, com baixa condutividade hidráulica e maior resistência à cavitação, o que permitiria a manutenção da copa com folhas ao longo do período restritivo do recurso hídrico. Madeiras mais leves em espécies decíduas direcionam as espécies para mecanismos que evitem a seca, relacionados a alta condutividade hidráulica e menor resistência a cavitação, sendo a queda foliar um mecanismo para a sobrevivência possivelmente devido a inabilidade dos estômatos em responder eficientemente com o fechamento nos períodos de seca (CHOAT *et al.*, 2005; POORTER; MARKESTEIJN, 2008; RUNGWATTANA; HIETZ, 2017). Isto pode significar diferentes estratégias utilizadas na madeira por espécies sempre-verdes e decíduas, como acontece em ambientes sazonais (FRANCO *et al.*, 2005). Ressalta-se que em outros estudos em florestas tropicais secas não foram encontradas diferenças na densidade da madeira entre espécies sempre-verdes e decíduas (FU *et al.*, 2012; HOEBER *et al.*, 2014). A presença de uma espécie com baixa densidade da madeira (*E. candolleana*) pode sugerir o investimento

em raízes mais profundas (HASSELQUIST *et al.*, 2010) para o acesso a água em diferentes níveis do solo, uma estratégia de sobrevivência ao período de seca. Isto permitiria espécies com madeiras mais leves e mais densas coexistirem, favorecendo a partição de nicho pelo investimento em distintos sistemas radiculares (QUEREJETA *et al.*, 2007; SANAPHRE-VILLANUEVA *et al.*, 2017).

Com relação ao estágio sucessional, as diferenças significativas entre os estágios secundários inicial e tardio podem representar, em parte, distintos investimentos em crescimento radial e alocação de biomassa. Espécies de estágios iniciais e madeiras mais leves apresentam maiores taxas de crescimento e espécies de estágios mais tardios apresentam madeiras mais densas e menores taxas de crescimento (WORBES *et al.*, 2003; NASCIMENTO, 2013). As diferentes porções teciduais do xilema podem representar um ajuste na funcionalidade de árvores em crescimento, otimizando a condutividade hidráulica e a resistência mecânica (RUNGWATTANA; HIETZ, 2017). Esta condição também pode se aplicar a madeiras de média a alta densidade encontradas neste estudo. Além destas relações, os resultados parecem não estar de acordo com outros estudos em florestas secas que descrevem espécies de estágios iniciais com madeiras mais pesadas que espécies dos estágios tardios a depender de como ocorre o processo de sucessão (LOHBECK *et al.*, 2013; POORTER *et al.*, 2019). É possível que a deciduidade tenha influenciado mais nos valores de densidade da madeira nas espécies de estágios iniciais (LOHBECK *et al.*, 2013; PINEDA-GARCÍA; PAZ; MEINZER, 2013).

Um estudo realizado em uma floresta tropical sazonalmente seca mostrou que à medida que o processo de sucessão avança, estratégias mais conservativas como a maior densidade da madeira e menor área foliar específica são favorecidas. E que a seleção destas estratégias e a estruturação de comunidades mais velhas possa estar mais relacionada a diferenciação funcional de nicho, enquanto a filtragem ambiental possa estar mais relacionada à estruturação de comunidades mais jovens (SUBEDI *et al.*, 2019). Ressalta-se que o estabelecimento e consequente distribuição das espécies podem ainda ser influenciados pelas clareiras de deciduidade, que promovem a formação de microambientes e diferentes respostas quanto à germinação, estresse e regeneração (GANDOLFI; JOLY; LEITÃO-FILHO, 2009). No entanto, independente do microambiente ou estágio sucessional, a coexistência de espécies poderia estar mais relacionada com a disponibilidade sazonal de recursos determinando a reprodução e o recrutamento das espécies em florestas tropicais secas (SANAPHRE-VILLANUEVA *et al.*, 2017; SUBEDI *et al.*, 2019).

A distribuição aleatória das espécies também foi observada na PCA para as seis espécies que foram estudadas quanto à anatomia do lenho, reforçando a ideia da partição funcional de nicho na montagem da comunidade local (SUBEDI *et al.*, 2019). Quando os atributos anatômicos do lenho, morfológicos e fisiológicos da folha das seis espécies foram observados a partir dos grupos de abundância, somente o comprimento do parênquima radial apresentou diferenças significativas. De acordo com LI *et al.* (2017), o filtro ambiental local pode sozinho determinar uma diferenciação de nicho funcional, representando os diferentes investimentos em atributos funcionais. E que após a filtragem local eliminar as espécies não tolerantes, as espécies coexistentes que resistiram ao filtro irão compartilhar mais características funcionais do que serem mais funcionalmente especializadas, permitindo a coexistência destas espécies no ambiente (LI *et al.*, 2017). Isto pode indicar que a ação dos filtros ambientais nas características funcionais interfere no quanto de investimento é dado a determinado atributo, porém este investimento não determina diretamente a abundância da espécie. O filtro local seleciona os atributos específicos das espécies e estas respondem tolerando ou resistindo ao filtro pelo investimento nestes atributos (CORNWELL; ACKERLY, 2010).

As espécies, de maneira geral, apresentaram atributos que garantem maior resistência ou tolerância à seca, independente do grupo de abundância. Entretanto, as configurações funcionais entre estes atributos possivelmente são mais integradas em espécies menos abundantes, visto pelo maior número de correlações na matriz realizada para as seis espécies. A maior abundância das espécies poderia estar relacionada com o investimento em estruturas de defesa contra herbivoria, determinando quais espécies podem dominar a comunidade (FINE *et al.*, 2006). Em contrapartida, espécies menos abundantes, apesar de possuírem características anatômicas e fisiológicas para resistir ou tolerar aos períodos de restrição hídrica, não possuiriam investimento suficiente em atributos para evitar a maior exposição à herbivoria. Por esta razão, as diferentes configurações funcionais do lenho e da folha destas espécies poderiam estar relacionadas às adaptações a seca e estas controlariam os mecanismos de defesa contra herbívoros. Destaca-se também a influência do hábito foliar na exposição das espécies à herbivoria, relacionada a diferenças na construção e manutenção de folhas entre os grupos fenológicos, o que torna espécies decíduas mais suscetíveis a ataques por herbívoros (SILVA; ESPÍRITO-SANTO; MORAIS, 2015). Dentre as seis espécies, duas espécies decíduas (*T. lepidota* e *A. pulcherrimus*) sofrem com os efeitos da predação, conforme observado em campo. Isto poderia permitir a coexistência das espécies pela ação dos filtros ambientais na seleção dos

diferentes atributos, modelando simultaneamente a composição demográfica e funcional observada (MGGILL *et al.*, 2006; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009; KRAFT *et al.*, 2015).

Quando observadas detalhadamente quanto à anatomia do lenho, não foram encontrados estudos para *M. nigra*; *T. oblongifolia* e *A. pulcherrimus*, assim como para os gêneros destas espécies. Para a espécie *T. lepidota* foi encontrado um estudo em floresta úmida descrevendo o gênero e a descrição se assemelhou às características quantitativas e qualitativas observadas neste estudo, com exceção de uma característica: presença de fibras septadas (OLIVEIRA, 2017). Para as espécies *B. guianense* e *M. princeps* um estudo foi encontrado também em ambiente úmido para cada espécie e ambas se assemelharam às características quantitativas e qualitativas descritas por estes estudos, à exceção de duas características para *B. guianense*: comprimento mediano dos vasos e camadas de crescimento indistintas (ARAÚJO; SONKIN, 1984; ANGYALOSSY; AMANO; ALVES, 2005), o que pode indicar uma conservação taxonômica de determinados atributos do lenho.

Em cinco espécies foi observada a presença de camadas de crescimento distintas. Os anéis de crescimento podem refletir as condições ambientais, como a maior ou menor disponibilidade hídrica (COSTA *et al.*, 2006). Os resultados encontrados neste estudo reforçam a presença de anéis de crescimento delimitados em zonas sazonais tropicais, mas também a relação entre a atividade do câmbio vascular e a disponibilidade de água. (WORBES, 2000; ALVES; ANGYALOSSY-AFONSO, 2000; ROZENDAAL; ZUIDEMA, 2011).

As placas de perfuração são regiões que permitem a comunicação longitudinal entre os elementos de vaso (COSTA *et al.*, 2006). Placas de perfuração simples promovem maior eficiência na condução de água e auxiliam no transporte a longa distância refletindo as características do ambiente, possuindo também valor taxonômico (CARLQUIST, 2001; COSTA *et al.*, 2006). Esta característica foi observada para as seis espécies e, apesar de ser relacionada à eficiência de transporte, não exclui a presença de outras estruturas celulares que garantem maior segurança de transporte e resistência mecânica, como elementos de vaso de dimensões reduzidas e fibrotraqueídes (CARLQUIST, 2001; JANSEN *et al.*, 2004; LENS *et al.*, 2016).

A flexibilidade e resistência mecânica da madeira é principalmente relacionada à estrutura das fibras (COSTA *et al.*, 2006). Em ambientes mais secos, as fibras são mais curtas, apresentam paredes mais espessas, menor lúmen e maior diâmetro (ALVES; ANGYALOSSY-AFONSO, 2002; LUCHI, 2004; NOVAES *et al.*, 2010). A maior espessura da parede das fibras é uma característica fortemente associada com a alta densidade da madeira (PRATT *et al.*, 2007;

ZIEMINSKA *et al.*, 2013). Todas as espécies deste estudo apresentaram fibras curtas e diâmetros intermediários e a maioria apresentou espessamento das paredes das fibras de delgado a espesso. A variação no espessamento das fibras encontradas neste estudo pode estar relacionada com as variações sazonais na disponibilidade de água no solo, mas as espécies ainda mantêm características que conferem resistência mecânica à madeira (BOSIO; SOFFIATTI; BOEGER, 2010). As características observadas para as placas de perfuração e fibras podem conduzir a ideia de que independente do grupo de abundância, as espécies possuem anatomia que permite a eficiência em transportar água e ao mesmo tempo evitar danos ocasionados pelas condições de restrição hídrica, garantindo o estabelecimento destas espécies no ambiente estudado.

O parênquima axial desempenha função de transporte e armazenamento de metabólitos e água, apresentando diferenças funcionais entre os tipos apotraqueal e paratraqueal (COSTA *et al.*, 2006), apesar de não ser tão clara as relações entre estes arranjos de parênquima axial (CARLQUIST, 2018). Quando raro, pode ser compensado pela presença de fibras septadas (CARLQUIST, 2015). Para a maioria dos indivíduos das espécies os tipos de parênquima axial mais compartilhados entre elas foram os parênquimas em faixas e paratraqueal, sendo corroborado pela informação de que há a maior predominância de parênquima axial paratraqueal em latitudes menores (ALVES; ANGYALOSSY-AFONSO, 2002). O parênquima paratraqueal pode ser responsável pela renovação e manutenção do transporte dos elementos de vaso no xilema através do processo de capacitância, especialmente em ambientes secos sazonais, possuindo ainda, diferenças na capacitância de acordo com o hábito foliar (CARLQUIST, 2001; BORCHERT; POCKMAN, 2005; TRIFILÓ *et al.*, 2014). A presença de parênquima raro ou escasso em alguns indivíduos deste estudo pode ser compensada pelo espessamento da parede das fibras, direcionando sua funcionalidade para a maior resistência mecânica e garantindo o sucesso em seu estabelecimento (CARLQUIST, 2015; HANGWATTANA; HIETZ, 2017).

Os raios possuem função primária semelhante ao parênquima axial no armazenamento e transporte radial de metabólitos e água (COSTA *et al.*, 2006), mas um estudo apontou para a existência de *trade-off* entre a quantidade de parênquima axial, o qual está mais relacionado com maior capacidade condutora, e a quantidade de parênquima radial, mais relacionado com a resistência mecânica (ZHENG; MARTÍNEZ-CABRERA., 2013). Características como a largura e altura dos raios apresentam divergências com relação a resposta à disponibilidade hídrica, mostrando-se um atributo do xilema variável em relação ao ambiente, sem um padrão

específico em sua conformação e composição celular (BARAJAS-MORALES., 1985; ALVES; ANGYALOSSY-AFONSO, 2002; LUCHI, 2004; LIMA; OLIVEIRA; RODRIGUES, 2009; BRODERSEN *et al.*, 2010; NARDINI; LO GULLO; SALEO, 2011; CAMPBELL; RABELO; DA CUNHA, 2016). Neste estudo, as espécies variaram desde raios mais curtos a mais alongados; mais estreitos a mais largos. A presença de células eretas e procumbentes também observadas para as espécies podem estar relacionadas funcionalmente ao transporte vertical e horizontal de solutos, respectivamente. Já a presença de células quadradas promoveria a conexão ente as células do parênquima radial e axial, porém ainda não são claras estas relações (CARLQUIST, 2018).

As diferentes configurações funcionais entre o parênquima radial (raios) e axial refletem relações no transporte a longa ou curta distância e no armazenamento de água e solutos, como também na forma de crescimento e no hábito foliar das espécies que irão garantir sua sobrevivência no ambiente. Assim, o armazenamento de água não acontece de forma uniforme, sendo cada configuração funcional ótima à determinada localidade e espécie (CARLQUIST, 2018). Estas distintas configurações entre tipos de parênquimas somadas a outros atributos anatômicos da madeira podem auxiliar na compreensão dos diferentes valores de abundância de determinada espécie em um local. A diferença encontrada no comprimento do parênquima radial entre os grupos de abundância estaria conectada às estas relações entre parênquimas, já que a forma de armazenamento de água pode ser um fator importante em períodos de seca, além do suporte mecânico e reparo de embolismo proporcionados por estes tipos celulares.

Com relação ao atributo mais amplamente estudado quanto aos seus efeitos na funcionalidade hidráulica de espécies de plantas, os elementos de vaso são as células condutoras de água do xilema. Em ambientes mais secos, os elementos de vasos apresentam menor calibre, representado pelo menor diâmetro, área do lúmen e comprimento, são muito numerosos e com maior número de agrupamentos, com pequenas pontoações intervasculares, garantindo a maior segurança no transporte de água e resistência ao embolismo, importantes nestes ambientes (BAAS *et al.*, 2004; SPERRY; HACKE; PITTERMAN, 2006; HACKE *et al.*, 2006). Elementos de vaso agrupados fornecem suporte para elementos de vaso adjacentes que eventualmente possam ser embolizados, mantendo o fluxo de água (CARLQUIST, 2001; 2012). À medida que a disponibilidade de água diminui no ambiente, o agrupamento de elementos de vaso se torna maior, existindo ainda, diferenças no agrupamento de acordo com tamanho dos elementos de vaso numa mesma área (VON ARX; KUEFFER; FONTI, 2013). As espécies neste estudo apresentaram as características esperadas para ambientes que convivem

com a restrição hídrica (CHAVE *et al.*, 2009), apesar de não terem sido encontradas diferenças entre os grupos de abundância.

As menores dimensões dos elementos de vaso e maior frequência por mm^2 permitem o transporte hídrico de forma mais segura à medida que a disponibilidade hídrica diminui no ambiente, aumentando a densidade da madeira. Em detrimento deste investimento, a condutividade hidráulica é menor que a condutividade de espécies que apresentam um calibre maior e menor frequência, e portanto, transportam menor volume de água de acordo com o *trade-off* já proposto (BAAS *et al.*, 2004; HOEBER *et al.*, 2014; GLEASON *et al.*, 2016). Entretanto, ressalta-se duas questões: A primeira delas é que o *trade-off* entre eficiência hidráulica e segurança hidráulica pode ser observado sob outra perspectiva, uma vez que espécies com maior frequência de elementos de vaso com dimensões reduzidas podem conduzir volumes semelhantes de água do que espécies com poucos elementos de vaso de dimensões maiores (COSME *et al.*, 2017). A segunda questão é que diferenças em características dos elementos de vaso que não estão de acordo com o esperado para o ambiente em que se encontram podem ser compensadas pelo maior ou menor investimento em outras estruturas do xilema como as fibras, conferindo maior resistência mecânica à estrutura da madeira e segurança à cavitação (JACOBSEN *et al.*, 2005; MORRIS *et al.*, 2017).

Elementos de vaso muito pequenos estão mais relacionados a ambientes mais xéricos, e nesse caso, a floresta estacional semidecidual, por apresentar períodos de disponibilidade hídrica sazonal, pode permitir classes diferentes no tamanho dos elementos de vaso (HOEBER *et al.*, 2014). A variação no tamanho dos raios pode compensar espécies que possuam menor frequência de elementos de vaso interagindo com elementos de vaso mais largos através das pontoações raiovasculares (DORIA *et al.*, 2016). Isto pode justificar a menor frequência de vasos em *B. guianense* e o comprimento intermediário dos vasos para as outras espécies deste estudo. Além disso, estas compensações podem permitir que espécies mais e menos abundantes coexistam pelo investimento em atributos que conduzem ao transporte seguro e ao mesmo tempo eficiente, garantindo a sobrevivência em ambientes sazonais.

Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia indicam características mais mesomórficas ou xeromórficas das espécies, a depender do ambiente em que se encontram. Em ambos os grupos, as espécies apresentaram características mais mesomórficas (índice de mesomorfia superior a 200). Porém, quanto ao índice de vulnerabilidade, as espécies mais abundantes tiveram valores característicos de espécies xeromórficas (índice de vulnerabilidade menor que 1), enquanto as espécies menos abundantes apresentaram valores característicos de espécies

mesomórficas, apesar de não haver diferenças significativas (CARLQUIST, 1977). Estes índices têm sido criticados quanto a avaliação de características hidráulicas, especialmente por não considerar outros elementos celulares do xilema (LENS *et al.*, 2011). De maneira geral e apesar dos dois índices não se relacionarem entre si, as espécies de ambos os grupos de abundância possuem características que refletem a sazonalidade local (BOSIO; SOFFIATTI; BOEGER, 2010; SONSIN *et al.*, 2012).

A variação das características anatômicas e fisiológicas do xilema encontradas neste e em outros estudos nos direciona à novas configurações de *trade-offs* diferentes daquele previamente postulado por BAAS *et al.*, (2004). Estas novas configurações adicionam a densidade da madeira, as relações parênquima-fibra, as relações entre as dimensões dos vasos, integrando eficiência e segurança hidráulica, proteção mecânica e armazenamento de substâncias, permitindo as espécies responderem de maneiras semelhantes às condições ambientais (ZIEMINSKA; WRIGHT; WESTOBY, 2015; PRATT; JACOBSEN, 2017).

As espécies deste estudo, independente do grupo de ocorrência, apresentaram a predominância de atributos do lenho que convergem para uma similaridade de características que descrevem estratégias de evitamento e tolerância a seca, evidenciando os distintos investimentos em determinados compartimentos celulares. Ambos os grupos de abundância apresentaram espécies compartilhando características anatômicas do lenho mais esperadas para ambientes com restrição hídrica e que lidam com esta condição em pelo menos um período do ano, algumas destas características sendo compartilhadas por todas as seis espécies. Isto reforça que a disponibilidade hídrica seja um fator de grande importância nas diferentes respostas das espécies nesta floresta e conduzem à conservação no uso de recursos pelas espécies (LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2010; DONOVAN *et al.*, 2011; MELO-JUNIOR *et al.*, 2017), porém outras relações podem estar envolvidas no estabelecimento das mesmas.

Os *trade-offs* dos atributos funcionais da folha e da madeira podem restringir o espaço funcional ocupado pelas espécies, convergindo à uma similaridade limitada nos atributos que garantem o sucesso no estabelecimento das espécies (WRIGHT *et al.*, 2004; REICH, 2014; DÍAZ *et al.*, 2016; BRULHEIDE *et al.*, 2018). A proximidade entre as características do lenho pode representar que as combinações alternativas entre os atributos funcionais promovem um *fitness* semelhante no mesmo ambiente (MARKS; LECHOWICZ, 2006) e que o compartilhamento de determinadas características importantes para a especialização de habitats poderiam indicar também uma convergência de caráter evolutivo nas estratégias ecológicas

utilizadas pelas espécies (CAVENDER-BARES; WILCZEK, 2003). Isto permitiria a coexistência das espécies ao longo do tempo e espaço (CHESSON, 2000).

O filtro ambiental pode ser um dos principais determinantes da estrutura na comunidade local. Porém, este não é o único fator a influenciar a comunidade, sendo importante reforçar a influência das interações bióticas entre as espécies (e.g. herbivoria, predação de sementes, interações inseto-polinizador; recrutamento, facilitação) e das características intrínsecas (variabilidade intraespecífica; plasticidade fenotípica) a estas espécies, dada especialmente pela escala de ação das condições ambientais sobre uma comunidade (KRAFT *et al.*, 2015). Adicionalmente a estes fatores, o distúrbio da área estudada devido às práticas agropecuárias e ao corte seletivo de madeira de importância comercial contribuíram para a redução do número de indivíduos de determinadas espécies (SILVA; NASCIMENTO, 2001; VILLELA *et al.*, 2006; ABREU; BRAGA; NASCIMENTO, 2014).

7. CONCLUSÃO

Conforme observado nesse estudo, os atributos funcionais anatômicos do lenho, morfológicos e fisiológicos da folha não foram preditores da abundância de espécies arbóreas em floresta atlântica estacional semidecidual. Sugere-se que de fato existe um conjunto de características que convergem para estratégias ecológicas (elementos celulares do xilema de menores dimensões, maior eficiência no uso da água, menor área foliar específica e maior espessura foliar) utilizadas em um ambiente que é submetido a restrição sazonal de recursos, principalmente a água, respondendo ao filtro ambiental local, porém esta não é a única composição funcional existente. Os resultados nos direcionam para futuros estudos onde deverão ser investigadas outras características que possam estar envolvidas na abundância das espécies como o hábito foliar e fatores bióticos (herbivoria, predação de sementes), permitindo a coexistência dessas espécies na floresta atlântica estacional semidecidual em questão.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A compreensão das características biológicas de espécies vegetais em seus ambientes de ocorrência natural serve de base para a implementação de programas de manejo e restauração de áreas com a finalidade de garantir que florestas mantenham sua dinâmica e serviços ambientais associados a elas. O presente trabalho mostrou que as espécies estudadas apresentam características morfológicas, fisiológicas e anatômicas esperadas para florestas que convivem com a restrição hídrica sazonal. Estas espécies possivelmente resistirão melhor aos efeitos das mudanças climáticas em curso e futuras, uma vez que, espécies que não apresentarem características funcionais para tolerar e principalmente, resistir aos efeitos da seca, terão grandes chances de serem eliminadas dos ecossistemas. Destaca-se a necessidade de pesquisas que continuem investigando a biologia dessas espécies na floresta estacional semidecidual na EEG como forma de utilizá-las para programas de manejo e restauração da floresta, pois uma vez que apresentem características mais resistentes às mudanças ambientais, serão estas espécies a colonizar os ecossistemas em cenários futuros. Destaca-se também o reforço na proteção das espécies da floresta estudada, visto que algumas destas possuem madeiras de importância econômica e que podem sofrer com os efeitos da extração ilegal, como já ocorreu no passado.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, K. M. P. **Estrutura, Florística e Diversidade de Fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual no Norte-Noroeste Fluminense**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes, RJ: 190p.:il. 2013.
- ABREU, K. M. P., BRAGA, J. M. A., NASCIMENTO, M. T. Tree species diversity of coastal lowland semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 5, p. 1529–1550, 2014.
- ALLEN, K., DUPUY, J. M., GEI, M. G., HULSHOF, C., MEDVIGY, D., PIZANO, C., SALGADO-NEGRET, B., SMITH, C. M., TRIERWEILER, A., VAN BLOEM, S. J., WARING, B. G., XU, X., POWERS, J. S. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters** 12. 2017. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- ALVARES, C. A., STAPE, J. L., SENTELHAS, P. C., GONÇALVES, J. L. M., SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift** 22, p. 711–728. 2014.
- ALVES, E.S., ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. **IAWA Journal** 21, p. 3–30. 2000.
- ALVES, E.S., ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal** 23, p. 391–418. 2002.
- ANGYALOSSY, V., AMANO, E., ALVES, E.S. Madeiras utilizadas na fabricação de arcos para instrumentos de corda: aspectos anatômicos. **Acta Botanica Brasilica** 19: 819-834. 2005.
- ANJUM, S. A., XIE, X. Y., WANG, L. C., SALEEM, M. F., MAN, C., LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**: v. 6, n. 9, p. 2026–2032, 2011.
- ARAGÃO, J. R. V., LISI, C. S. Caatinga tree wood anatomy: perspectives on use and conservation. **Floresta e Ambiente** 26(2): 2019. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.099717>.
- ARAÚJO, P. A. M., SONKIN, L. C. Estrutura de *Metternichia principis* Mikan (Solanaceae). **Rodriguésia** 36 (58): p. 85-88. 1984.
- ASEFA, M., CAO, M., ZHANG, G., CI, X., LI, J., YANG, J. (2017) Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. **Scientific Reports** 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00166-z>
- BAAS, P. **New perspectives in wood anatomy**. Leiden, The Netherlands: Forestry Sciences, 1982. 252p.

- BAAS, P.; CARLQUIST, S. Comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. **IAWA Bulletin**, v. 6, n. 4, p. 349–353, 1985.
- BAAS, P., EWERS, F. W., DAVIS, S. D., WHEELER, E. A. Evolution of xylem physiology. **In:** HEMSLEY, A.R., POOLE, I. (Eds.), *The Evolution of Plant Physiology: from whole plant to ecosystems*. Elsevier Academic, Amsterdam, pp. 273–295. 2004.
- BARAJAS-MORALES, J. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. **IAWA Bulletin**: v. 6, n. 4, p. 355–364, 1985.
- BARALOTO, C., TIMOTHY PAINE, C. E., POORTER, L., BEAUCHENE, J., BONAL, D., DOMENACH, A. N., HÉRAULT, B., PATIÑO, S., ROGUE, J. C., CHAVE, J. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology Letters** 13: 1348-1347. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x>.
- BARBOSA, J. M., SANTOS, C. F., MENDONÇA, A. H., CEREZINI, M. T., SILVA, S. C. Filtros ecológicos e competição: influência no padrão morfológico foliar. **Ecologia da Mata Atlântica**. Universidade de São Paulo: p. 1-3. Fev, 2009.
- BARROS, C. F., MARCON-FERREIRA, M. L., CALLADO, C. H., LIMA, H. R. P., DA CUNHA, M., MARQUETE, O., COSTA, C. G. Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**: vol. 57, n.3, p. 443-460. 2006. <https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860200657305>.
- BELLARD, C., BERTELSMEIER, C., LEADLEY, P., THUILLER, W., COURCHAMP, F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology Letters**, v. 15, n. 4, p. 365–377, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>.
- BELLARD, C., LECLERC, C., LEROY, B., BAKKENES, M., VELOZ, S., THUILLER, W., COURCHAMP, F. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.
- BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, n. 1, p. 21–32, 2013. <https://doi.org/10.1111/pbr.12004>.
- BISWAS, S. R., MALLIK, A. U., BRAITHWAITE, N. T., WAGNER, H. H. A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. **Oikos** 125, p. 192–200. 2015.
- BORCHERT, R., POCKMAN, W.T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. **Tree Physiology**, v. 25, p. 457–466. 2005.
- BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of *Ciconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná State, Brazil. **IAWA Journal**:v. 31(2), p. 179–190, 2010.
- BRAGA, N., VITÓRIA, A. P., SOUZA, G. M., BARROS, C. F., FREITAS, L. Weak

relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. **Biotropica** 48:453–464. 2016. Doi: 10.1111/btp.12324.

BRODERSEN, C. R., MCELDRONE, A. J., CHOAT, B., MATTHEWS, M. A., SHACKEL, K. A. The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. **Plant Physiology**: 154, p. 1088–1095. 2010.

BUCCI S. J., GOLDSTEIN G., MEINZER F. C., SCHOLZ F. G., FRANCO A. C., BUSTAMANTE M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology** 24:891–899. 2004.

BRUELHEIDE H., DENGLER J., PURSCHKE O., LENOIR J., JIMÉNEZ-ALFARO B., HENNEKENS S. M., BOTTA-DUKÁTS, Z., CHYTRY, M., FIELD, R., JANSEN, F., KATTGE, J., PILLAR, V. D., SCHRODT, F., MAHECHA, M. D., PEET, R. K., SANDEL, B., VAN BODEGOM, P., ALTMAN, J., ALVAREZ-DÁVILA, E., ARFIN KHAN, M. A. S., ATTORRE, F., AUBIN, I., BARALOTO, C., BARROSO, J. G., BAUTERS, M., BERGMEIER, E., BIURRUN, I., BJORKMAN, A. D., BLONDER, B., CARNI, A., CAYUELA, L., CORNELISSEN, J. H. C., CRAVEN, D., DAINESE, M., DERROIRE, G., DE SANCTIS, M., DÍAZ, S., DOLEZAL, J., FARFAN-RIOS, W., FELDPAUSCH, T. R., FENTON, N. J., GARNIER, E., GUERIN, G. R., GUTIÉRREZ, A. G., HAIDER, S., HATTAB, T., HENRY, G., HÉRAULT, B., HIGUCHIS, P., HOLZEL, N., HOMEIER, J., JENTSCH, A., JURGENS, N., KACKISS, Z., KARGER, D. N., KESSLER, M., KLEYER, M., KNOLLOVÁS, I., KOROLYUK, A. Y., KUHN, I., LAUGHLIN, D. C., LENS, F., LOOS, J., LOUAULT, F., LYUBENOVAS, M. I., MALHI, Y., MARCENO, C., MENCUCCINI, M., MÜLLER, J. V., MUNZINGER, J., MYERS-SMITH, I. H., NEILL, D. A., NIINEMETS, Ü., ORWIN, K. H., OZINGA, W. A., PENUELAS, J., HAASE, A. P., PETRIK, P., PHILLIPS, O. L., PARTEL, M., REICH, P. B., ROMERMANN, C., ROGDRIGUES, A. V., SABATINI, F. M., SARDANS, J., SCHMIDT, M., SEIDLER, G., ESPEJOS, J. E. S., SILVEIRA, M., SMYTH, A., SPORBERT, M., SVENNING, J. C., TANG, Z., THOMAS, R., TSIRIPIDI, I., VASSILEV, K., VIOLLE, C., VIRTANEN, R., WEIHER, E., WELK, E., WESCHE, K., WINTER, M., WIRTH, C., JANDT, U. Global trait–environment relationships of plant communities. **Nature Ecology & Evolution**: 2, p. 1906–1917. 2018. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>

BRUM, M., TEODORO, G. S., ABRAHÃO, A., OLIVEIRA, R. S. Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. **Plant Soil** 420: P. 467-480. 2017.

BURGER, L.M., RICHTER, H.G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 1991. 154p.

CALDERA-JÚNIOR, C. F. **Xilema e propriedades hidráulicas de plantas de Caryocar brasiliense Camb. (Pequi) em diferentes ambientes**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Lavras. Lavras, MG. 2009. 42p. il.

CAMPANILI, M.; SCHAFFER, W. B. Mata Atlântica - Patrimônio Nacional dos Brasileiros / Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Núcleo Mata Atlântica e Pampa. Brasília, DF: **Biodiversidade**, n. 34, 2010. 408p.

- CAMPBELL, G.; RABELO, G. R.; DA CUNHA, M. Ecological Significance of wood anatomy of *Alseis pickelii* Pilg & Schmale (Rubiaceae) in a Tropical Dry Forest. **Acta Botanica Brasilica** - 30(1): p. 124-130. 2016.
- CARLQUIST, S. Ecological Factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, v. 64, n. 7, p. 887, 1977.
- CARLQUIST, S. **Comparative Wood Anatomy**: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2. ed. Santa Barbara, CA: 2001, 448p.
- CARLQUIST, S.; SCHNEIDER, E. L. Vegetative Anatomy of the New Caledonian Endemic *Amborella trichopoda*: Relationships with the Dliciales and Implications for Vessel Origin. **Pacific Science**, v. 55, n. 3, p. 305–312, 2001.
- CARLQUIST, S. How wood evolves: a new synthesis. **Botany**: 90, p. 901–940. 2012. <https://doi.org/10.1139/B2012-048>.
- CARLQUIST, S. Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 177, p. 291–321. 2015.
- CARLQUIST, S. Living cells in wood. 3. Overview; functional anatomy of the parenchyma network. *Botanical Review* 84 (3): p. 242-294. 2018. <https://doi.org/10.1007/s12229-018-9198-5>.
- CAVENDER-BARES, J., WILCZEK, A. Integrating micro- and macroevolutionary processes in Community ecology. **Ecology**: vol. 84, n. 3, p. 592–597. 2003.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693–715, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- CHAVE, J., MULLER-LANDAU, H. C., BAKER, T. R., EASDALE, T. A., TER STEEGE, H., WEBB, C. O., Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. **Ecological Applications**, 16(6): pp. 2356–2367, 2006.
- CHAVE, J. COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S. L., SWENSON, N. G., ZANNE, A. E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**: n. 12, p. 351-366, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**: 31, p. 343–366. 2000.
- CHOAT, B., BALL, M. C., LULY, J. G., HOLTUM, J. A. M., Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. **Trees**: 19, 305–311. 2005. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0392-1>
- CHOAT, B., SACK, L. HOLBROOK, N. M. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **New Phytologist**: 175, p. 686–698, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02137.x>

- CHOAT, B., JANSE, S., BRODRIBB, T. J., COCHARD, H., DELZON, S., BHASKAR, R., BUCCI, S. J., FIELD, T. S., GLEASON, S. M., HACKE, U. G., JACOBSEN, A. L., LENS, F., MAHERALI, H., MARTÍNEZ-VILALTA, J., MAYR, S., MENCUCCINI, M., MITCHELL, P. J., NARDINI, A., PITTERMANN, J., PRATT, R. B., SPERRY, J. S., WESTOBY, M., WRIGHT, I. J., ZANNE, A. E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012. <https://doi.org/10.1038/nature11688>.
- CHOU, S. C., LYRA, A., MOURÃO, C., DEREZYNSKI, C., PILOTTO, I., GOMES, J., BUSTAMANTE, J., TAVARES, P., SILVA, A., RODRIGUES, D., CAMPOS, D., CHAGAS, D., SUEIRO, G., SIQUEIRA, G., MARENGO, J. Assessment of Climate Change over South America under RCP 4.5 and 8.5 Downscaling Scenarios. **American Journal of Climate Change**, v. 03, n. 05, p. 512–527, 2014. <http://dx.doi.org/10.4236/ajcc.2014.35043>.
- CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E., REICH, P. B., TER STEEGE, H., MORGAN, H. D., VAN DER HEIJDEN, M. G. A., PAUSAS, J. G., POORTER, H. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.
- CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A Trait-Based Test for Habitat Filtering Convex Hull Volume. **Ecological Society of America**, v. 87, n. 6, p. 1465–1471. 2006. [https://doi.org/10.1890/00129658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/00129658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- CORNWELL, W. K., ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, 79, 109–126. 2009
- CORNWELL, W. K., ACKERLY, D. D. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. **Journal of Ecology** 98: p. 814– 821. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01662.x> 2010.
- COSME, L. H. M., SCHIETTI, J., COSTA, F. R. C., OLIVEIRA, R. S. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist** 215: 113–125. 2017. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>.
- COSMO, N. L. **Anatomia ecológica e crescimento do lenho de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs, em diferentes condições geomorfológicas e pedológicas da planície do Rio Iguaçu-PR**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, PR: 2008. 83p. il.
- COSTA, C. G., CALLADO, C. H., CARADIN, V. T. R., CARMELLO-GUERRERO, S. M. Xilema. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B., CARMELLOGUERREIRO, S. M. (Eds.). **Anatomia Vegetal**. 2 ed. atual. Viçosa: Editora UFV, 2 ed. 2006. 438p.
- COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in Brazilian Amazonia. **Natureza & Conservação**, 8(1): pp. 3-12. Jul de 2010.

- CRITICAL ECOYSTEM PARTNERSHIP FUND - CEPF. Mata Atlântica. *Hotspot de Biodiversidade. Perfil do Ecossistema*, p. 1–29, 2001.
- DAWSON, T. E., MAMBELLI, S., PLAMBOECK, A. H., TEMPLER, P. H., TU, K. P. Stable Isotopes in Plant Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 507–559, 2002.
- DEN OUTER, R. W.; VAN VEENENDAAL, W. L. H. Variation in wood anatomy of species with a distribution covering both rainforest and savanna areas of the Ivory coast, West-Africa. **Leiden Botanical Series**, n. 3, p. 182–195, 1976.
- DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. Academic Press, Elsevier Science. 2000. 533p.
- DÍAZ, S., KATTGE, J., CORNELISSEN, J. H. C., WRIGHT, I. J., LAVOREL, S., DRAY, S., REUS, B., KLEYER, M., WIRTH, C., PRENTICE, C., GARNIER, E., BONISCH, G., WESTOBY, M., POORTER, H., REICH, P. B., MOLES, A. T., DICKIE, J., GILLISON, A. N., ZANNE, A. E., CHAVE, J., WIRGHT, J., SHEREMET'EV, S. N., LACTEL, H., BARALOTO, C., CREBOLINI, B., PIERCE, S., SHIPLEY, B., KIRKUP, D., CASANOVES, F., JOSWIG, J. S., GUNTHER, A., FALCZUKI, V., RÜGER, N., MAHECHA, M. D., GORNÉ, L. D. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, p. 167–171. 2016. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- DONOVAN, L. A., MAHERALI, H., CARUSO, C. M., HUBER, H., KROON, H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in ecology and evolution**, v. 26, n. 2: p. 88-95. 2011.
- DÓRIA, L. C., PODADERA, D. S., BATALHA, M. A., LIMA, R. S., MARCATI, C. R. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 224, p. 244–251, 2016.
- EDUARDO, D. F. **Atributos funcionais morfológicos e anatômicos foliares de plantas de campo rupestre ferruginoso respondem abundância?** Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto. Dissertação de Mestrado. 2017, 37f.:il.
- ESPÍRITO SANTO, M. M. et al. Florestas estacionais decíduas brasileiras: distribuição e estado de conservação. **MG Biota**, v. 1, n. 2, p. 5–13, 2008.
- FAN, D. Y., JIE, S. L., LIU, C. C., ZHANG, X. Y., XU, X. W., ZHANG, S. R., XIE, Z. Q. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. **Tree Physiology**, v. 31, n. 8, p. 865–877, 2011.
- FAROOQ, M., WAHID, A., KOBAYASHI, N., FUJITA, D., BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, n. 1, p. 185–212, 2009.
- FARQUHAR, G.; O'LEARY, M.; BERRY, J. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 9, n. 2, p. 121, 1982.

- FARQUHAR, G. D., EHLERINGER, J. R., HUBICK, K. T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 40: 503–537 1989.
- FARQUHAR, G. D., BUCKLEY, T. N., MILLER, J. M. Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen. **Silva Fennica** 36(3): 625–737. 2002.
- FAVARETTO, V. F., MARTINEZ, C. A., SORIANI, H. H., FURRIEL, R. P. M. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, n. 1, p. 20–28, 2011.
- FEARNSIDE, P. M. As mudanças climáticas globais e a floresta amazônica.p. 131–150. In: BUCKERIDGE, M. S.; RiMa Editora (Eds.). **Biologia e Mudanças Climáticas Globais**. São Paulo, SP: Dimensão Ecológica, 2008. 295p.
- FERNANDES, G. A. **Efeito da seca nos atributos fisiológicos, crescimento e dinâmica fenológica de espécies vegetais de campos de altitude, mata atlântica, Brasil**. Tese de Doutorado.Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.Campinas, SP: 2016. 104p.
- FINE, P. V. A., MILLER, Z. J., MESONES, I., IRAZUZTA, S., APPEL, H. M., STEVENS, M. H. H., SÄÄKSJÄRVI, I., SCHULTZ, J. C., COLEY, P. D. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology*, 87(7) Supplement, pp. S150–S162. 2006.
- FLEXAS, J., RIBAS-CARBÓ, M., BOTA, J., GALMÉS, J., HENKLE, M., MARTÍNEZ-CAÑELLAS, S., MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. **New Phytologist**. 172:73–82. 2006.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., KOZOVITS, A.R., RUNDEL, P., CORADIN, V.R.T. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** 19:326-335. 2005.
- FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resincomposites, and a new macerating method for wood. London. **Nature**: v. 155, n. 3924, p. 51, 1945.
- FRESCHET, G. T., DIAS, A. T. C., ACKERLY, D. D., AERTS, R., VAN BODEGOM, P. M., CORNWELL, W. K., DONG, M., KUROKAWA, H., LIU, G., ONIPCHENKO, V. G., ORDOÑEZ, J. C., PELTZER, D. A., RICHARDSON, S. J., SHIDAKOV, I. I., SOUDZILOVSKAIA, N. A., TAO, J., CORNELISSEN, J. H. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. **Global Ecology Biogeography** 20(5):755–765. 2011.
- FU, P. L., JIANG, Y. J., WANG, A. Y., BRODRIBB, T. J., ZHANG, J. L., ZHU, S. D., CAO, K. F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany** 110:

189–199. 2012

- GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. DE G. **Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas**. Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional. Belo Horizonte, 2005. 472p.
- GANDOLFI, S., JOLY, C. A., LEITÃO FILHO, H. D. "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**, 66, 280-284. 2009.
- GARAY, I; RIZZINI, C. M. **A Floresta Atlântica de Tabuleiros-Diversidade Funcional da Cobertura Arbórea**. Editora Vozes Ltda. Petrópolis, 2003. 255p.
- GARBIN M. L., GUIDONI-MARTINS K. G., HOLLUNDER R. K., MARIOTTE P., SCARANO, F. R., CARRIJO T. T. Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**: 18: 23–32. 2016. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.12.002>
- GLEASON, S. M., WESTOBY, M., JANSSENS, S., CHOAT, B., HACKE, U. G., PRATT, R. B., BAHZKAR, R., BRODRIBBS, T. J., BUCCI, S. J., CAO, K. F., COCHARD, H., DELZON, S., DOMEQ, J. C., FAN, Z. X., FEILD, T. S., JACOBSEN, A. L., JOHNSON, D. M., LENS, F., MAHERALI, H., MARTÍNEZ-VILALTA, J., MAYR, S., MCCULLOH, K. A., MENCUCCINI, M., MITCHELL, P. J., MORRIS, H., NARDINI, A., PITTERMANN, J. PAVCOVÁ, L., SCHEREIBS, S. G., SPERRY, J. J., WRIGHT, I. J., ZANNE, A. E. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2016.
- GREENWOOD, S., RUIZ-BENITO, P., MARTÍNEZ-VILALTA, J., LLORET, F., KITZBERGER, T., ALLEN, C. D., FENSHAM, R., LAUGHLIN, D. C., KATTGE, J., BONISCH, G., KRAFT, N. J. B., JUMP, A. S. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 539–553, 2017.
- GRIME J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology** 8; 86:902–910. 1998.
- HACKE, U. G., SPERRY, J. S., POCKMAN, W. T., DAVIS, S. D., MCCULLOH, K. A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001.
- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; PITTERMANN, J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. **Basic and Applied Ecology**, v. 1, n. 1, p. 31–41, 2000.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; WHEELER, J.K. & CASTRO, L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology**, v.26, p.689–701. 2006.
- HAMMER, Ø. et al. **PAST: Paleontological Statistics**. 2001.

- HASSELQUIST, N. J.; ALLEN, M. F.; SANTIAGO, L. S. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. **Oecologia**, v. 164, n. 4, p. 881–890, 2010.
- HÉRAULT, B. Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 71–78, 2007.
- HOEBER, S.; LEUSCHNER, C.; KÖHLER, L.; ARIAS-AGUILAR, D. & SCHULDT, B. 2014. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. **Forest Ecology and Management**, v.330, p.126–136.
- HOFFMANN, W. A., FRANCO, A. C., MOREIRA, M. Z., HARIDASAN, M. Specific leaf area explain differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology** 19: p. 932-940. 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology** 19, p. 166– 172. 2005.
- ILIC, J., BOLAND, D., MCDONALD, M., DOWNES, G., BLAKEMORE, P. Woody density phase 1— state of knowledge. National carbon accounting system. **Technical Report 18**: Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia, 2000.
- INEA, Instituto Estadual do Ambiente. **Plano de Manejo/ Resumo Executivo - Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG)**. Instituto Estadual do Ambiente. Rio de Janeiro: INEA, 2013. 45p. il.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos**. Rio de Janeiro: IBGE- Diretoria de Geociências, 2012. 271p.
- IPCC. **Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change** [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151p
- IAWA COMMITTEE. **Iawa List of Microscopic Features for Hardwood Identification**. 4. ed. Leiden, Netherlands: International Association of Wood Anatomists at the National Herbarium of the Netherlands, Leiden, 1989. v. 10
- JACOBSEN, A.L.; EWERS, F.W.; PRATT, R.B.; PADDOCK, W.A. & DAVIS, S.D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*. v.139, p.546–556. 2005
- JANSEN S., BAAS P., GASSON P., LENS F., SMETS E. Variation in xylem structure from tropics to tundra: evidence from vested pits. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** 101: 8833–8837. 2004.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. 1° ed ed. New York and London: McGraw-Hill

- Book Company, Inc, 1940. 523p.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science.**, **3**, 157– 164. 1992.
- KENZO, T., SANO, M., YONEDA, R., CHANN, S., Comparison of wood density and water content between dry evergreen and dry deciduous forest trees in Central Cambodia. **Japan Agricultural Research** 51: p. 363-374. 2017.
- KRAFT N. J. B., VALENCIA R., ACKERLY D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, **322**, 580– 582. 2008
- KRAFT, N. J. B., ADLER, P. B., GODOY, O., JAMES, E. C., FULLER, S., LEVINE, J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, **29**, 592– 599. 2015
- KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water Relations of Plants and Soils**. San Diego, CA: Academic Press, Inc, 1995. v. 161
- KRUG, T. Impactos, vulnerabilidade e adaptação das florestas à mudança climática. **Parcerias Estratégicas**, v.27, p.43-72, 2008.
- LAMONT B, LAMONT H. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiol Plant* 110:64–71. 2000.
- LAPLANTE, E., SOUZA, L. Plant dominance in a subalpine montane meadow: biotic vs. Abiotic controls of subordinate diversity within and across sites. **Peer Journal**, v. 6. 2018. <https://doi.org/10.7717/peerj.5619>.
- LEBRIJA-TREJOS, E., PÉREZ-GARCÍA, E. A., MEAVE, J. A., BONGERS, F., POORTER, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology** 91: p. 386–398. 2010.
- LENS F., VOS R. A., CHARRIER G., VAN DER NIET T., MERCKX V., BAAS P., GUTIERREZ J. A., JACOBS B., DORIA L. C., SMETS E., DELZON, S., JANSSENS, S. B. Scalariform-to-simple transition in vessel perforation plates triggered by differences in climate during the evolution of Adoxaceae. **Annals of Botany** 118 p. 1043– 1056. 2016.
- LENS, F., SPERRY, J. S., CHRISTMAN, M. A., CHOAT, B., RABAEY, D., JANSEN, S. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. **New Phytologist**. 190, 709–723. 2011
- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 4, p. 627–638, 2006.
- LI, C., ZHANG, X., LIU, X., LUUKKANEN, O. & BERNINGER, F. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along na altitudinal gradient. **Silva Fennica** 40, 5-13. 2006.

- LI, Y., SHIPLEY, B., PRICE, J. N., DANTAS, V. L., TAMME, R., WESTOBY, M., SIEFERT, A., SCHAMP, B. S., SPASOJEVIC, M. J., JUNG, V., LAUGHLIN, D. C., RICHARDSON, S. J., BAGOUSSE-PINGUET, Y. L., SCHOB, C., GAZOL, A., PRENTICE, H. C., GROSS, N., OVERTON, J., CIANCIARUSO, M. V., LOUAULT, F., KAMIYAMA, C., NAKASHIZUKA, T., HIKOSAKA, K., SASAKI, T., KATABUCHI, M., DUSSAULT, C. F., GAUCHERAND, S., CHEN, N., VANDEWALLE, M., BATALHA, M. A. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. **Journal of Ecology**. 2017. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12802>
- LIMA, R.S.; OLIVEIRA, P.L. e RODRIGUES, L.R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Revista Brasileira de Botânica** 32: 361-374, 2009.
- LINO, C. F.; SIMÕES, L. L. **Avaliação do cumprimento das metas globais e nacionais de biodiversidade 2010 para a Mata Atlântica**. 2011, 147p. il.
- LINS, B. L. A.; NASCIMENTO, M. T. Fenologia de *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) em uma floresta estacional semidecidual do norte fluminense, Brasil. **Rodriguésia**, v. 6, n. 3, p. 559-568, 2010.
- LOHBECK, M., POORTER, L., LEBRIJA-TREJOS, E., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MEAVE, J. A., PAZ, H., PÉREZ-GARCÍA, E., ROMERO-PÉREZ, I. E., TAURO, A., BONGERS, F. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology** 94: p. 1211–1216. 2013.
- LUCHI, A. E.; SILVA, L. C. P.; MORAES, M. A. Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus elliottii* Engelm. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 4, p. 809–820, 2005.
- LUCHI, A. E. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 271-280, 2004.
- LYRA, A. DE A. **Estudo de vulnerabilidade do bioma Amazônia aos cenários de mudanças climáticas**. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, SP: 2015. 128p.
- MALHI, Y., ARAGÃO, L. E. O. C., GALBRAITH, D., HUNTINGFIRD, C., FISHER, R., ZELAZOWSKI, P., SITCH, S., MCSWEENEY, C., MEIR, P. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 49, p. 20610–20615, 2009.
- MARCATI, C. R.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V.; BENETATI, L. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 3, p. 311–320, 2001.
- MARENGO, J. A., JONES, R., ALVES, L. M., VALVERDE, M. C. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS

- regional climate modeling system. **International Journal of Climatology**., 29(15), 2197-2352. 2009.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F.; PAZ, H.; SACK, L. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**: v.191, p. 480–495. 2011.
- MARKS, C. O., LECHOWICZ, M. J. Alternative designs and the evolution of functional diversity. **The American Naturalist**: 167, p. 55–67. 2006
- MARTINELLI, L. A., OMETTO, J. P. H. B., FERRAZ, E. S., VICTORIA, R. L., CAMARGO P. B., MOREIRA, M. Z. **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**. 1. ed. São Paulo, SP: Oficina de Textos, 2009. 144p.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H.I.; SCHENK, H.J.; CEVALLOS-FERRIZ, S.R.S.; JONES, C.S. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. **American Journal of Botany**: v. 98, p. 915–922. 2011.
- MASON, N. W. H., RICHARDSON, S. J., PELTZER, D. A., DE BELLO, F., WARDLE, D. A., ALLEN, R. B. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed functional trait diversity. **Journal of Ecology** 100: 678-689. 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01965.x>
- MCDOWELL, N., POCKMAN, W. T., ALLEN, C. D., BRESHEAR, D. D., COBBS, N., KOLB, T., PLAUT, J., SPERRY, J., WEST, A., WILLIAMSON, D. G., YEPEZI, E. A. Mechanisms of Plant Survival and Mortality during drought : Why do some plants survive while others succumb to drought ? **New Phytologist**:v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008.
- MCDOWELL, N. G. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. **Plant Physiology**, v. 155, n. 3, p. 1051–1059, 2011.
- MCDOWELL, N. G., BEERLING, D. J., FISHER, R. A., RAFFA, K. F., STITT, M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 10, p. 523–532, 2011.
- MCDOWELL, N., ALLEN, C. D., ANDERSON-TEIXEIRA, BRANDO, P., BRIENEN, R., CHAMBERS, J., CHRISTOFFERSEN, B., DAVIES, S., DOUGHTY, C., DUQUE, A., ESPIRITO-SANTO, F., FISHER, R., FONTES, C. G., GALBRAITH, D., GOODSMAN, D., GROSSIORD, C., HARTMANN, H., HOLM, J., JOHNSON, D. J., KASSIM, A. R., KELLER, M., JKOVEN, C., KUEPPERS, L., KUMAGAI, T., MALHI, Y., MCMAHON, S. M., MENCUCCINI, M., MEIR, P., MOORCROFT, P., MULLER-LANDAU, H. C., PHILLIPS, O. L., POWELL, T., SIERRAS, C. A., SPERRY, J., WARREN, J., XU, C., XU, XIANGTAO. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**, 2018. <https://doi.org/10.1111/nph.15027>.
- MCGILL B. J., ENQUIST B. J., WEIHER E., WESTOBY M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**: 21, p. 178–185. 2006 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- MCGILL, B. J., ETIENNE, R. S., GRAY, J. S., ALONSO, D., ANDERSON, M. J., BENECHA, H. K., DORNELAS, M., ENQUIST, B. J., GREEN, J. L., HE, F. L., HURLBERT, A. H., MAGURRAN, A. E., MARQUET, P. A., MAURER, B. A., OSTLING, A., SOYKAN, C. U., UGLAND, K. I. & WHITE, E. P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. **Ecology Letters**: 10, p. 995–1015. 2007.
- MEDIAVILLA S., ESCUDERO A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. **Tree Physiology** 23:987–996. 2003.
- MELO, L. E. L., SILVA, C. J., URBINATI, C. V., SANTOS, I. S., SOARES, W. F. Variação Anatômica no Lenho de *Astronium lecointei* Ducke. **Floresta e Ambiente** 20(1): p. 135-142, 2013.
- MELO-JUNIOR, J. C. F., BOEGER, M. R. T., AMORIM, M. W., HERDT, S. T., SILVA, M. M., SILVA, K. R., SOFFIATTI, P. Anatomia funcional da madeira e condutividade hidráulica de espécies lenhosas de restinga. **In**: MELO-JÚNIOR, J. C. F., BOEGER, M. R. T. Patrimônio natural, cultura e biodiversidade da restinga do Parque Estadual Acaraí. Univille, 2017. 478p.
- MENDEZ-ALONZO, R., PAZ, H., ZULUAGA, R. C., ROSELL, J. A., OLSON, M. E. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology** 93: 2397–2406, 2012.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Decreto nº 6.660, de 21 de Novembro de 2008. Regulamenta dispositivo da Lei nº 11.428, de 22 de Dezembro de 2006, que dispõe sobre a utilização e proteção da vegetação nativa do Bioma Mata Atlântica. **Diário Oficial da União, Brasília, DF**, n. 1, p. 1, 2008. Disponível em: <http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2007-2010/2008/decreto/d6660.htm> Acesso em: 22 de agosto de 2018.
- MITTERMEIER, R. A.; TURNER, W. R.; LARSEN, F. W. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos, F.E., Habel, J.C. (Eds.), **Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Priority Conservation Areas**. Springer-Verlag, Berlin, pp. 3–22. 2011.
- MORANDO, R., SILVA, A. O., CARVALHO, L. C., PINHEIRO, M. P. M. A. Déficit Hídrico: efeito sobre a cultura da soja. **Journal of Agronomic Sciences**, n. 3, p. 114–129, 2014.
- MORENO-GUTIÉRREZ, C., DAWSON, T. E., NICOLÁ, E., QUEREJETA, J. I. Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a mediterranean ecosystem. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 489–496, 2012.
- MORLON H., WHITE E. P., ETIENNE R. S., GREEN J. L., OSTLING A., ALONSO D., ENQUIST B. J., HE F., HURLBERT A., MAGURRAN A. E. Taking species abundance distributions beyond individuals. **Ecology Letters** 12: 488–501. 2009.
- MORRIS, H., GILLINGHAM, M. A. F., PLAVCOVA, L., GLEASON, S. M., OLSON, M. E., COOMES, D. A., FICHTLER, E., KLEPSCH, M. M., MARTINEZ-CABRERA, H. I.,

- GLINN, D. J., WHEELER, E. A., ZHENG, J., ZIEMINSKA, K., JANSEN, S. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant Cell and Environment** 1–16. 2017.
- MOUILLOT, D., GRAHAM, N. A. J., VILLÉGER, S., MASON, N. W. H. & BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 167–177. 2013
- MULLER-LANDAU, H. C. Interspecific and intersite variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, v. 36, p.20 – 32. 2004.
- MUÑIZ, G. I. B; CORADIN, V. T. R. **Normas e procedimentos em estudos de anatomia da madeira: I - Angiospermae, II - Gimnospermae.** Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Diretoria de Incentivo à Pesquisa e Divulgação. Laboratório de Produtos Florestais. Brasília, 1992.
- MUSCARELLA, R., URIARTE, M., AIDE, T.M., ERICKSON, D.L., FORERO-MONTAÑA, J., KRESS, W.J., SWENSON, N.G., ZIMMERMAN, J.K., Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**: 27, 283-294. 2016.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., FONSECA, G. A. B., KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.
- NARDINI, A., LO GULLO, M. A., SALLEO, S., Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**. 180, 604–611. 2011.
- NASCIMENTO, M. B. G., Anéis de crescimento, incremento em circunferência do tronco e anatomia da madeira de espécies arbóreas da Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Londrina. 2013. 92p.:il.
- NIINEMETS, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v.82, p.453–469.
- NOVAES, F. S., CALLADO, C. H., PEREIRA-MOURA, M. V. L., LIMA, H. R. P. Wood anatomy of *Mollinedia glabra* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) in two Restinga Vegetation formations at Rio das Ostras, RJ, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 82(4): 915-924, 2010.
- OLIVEIRA, N. B. B. **Estudo do xilema secundário de *Trichilia casaretti* C. DC. do Parque Natural Municipal do Curió e contribuição taxonômica com base na anatomia do lenho à família Meliaceae A. Juss.** Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Monografia. Seropédica: 2017. 66p.:il.
- PEIXOTO, A. L.; ROSA, M. M. T. DA; SILVA, I. M. Caracterização da Mata Atlântica. In: EDUR (Ed.). **Manual Metodológico para Estudos Botânicos na Mata Atlântica.** (Orgs): Lana da Silva Sylvestre e Maria Mercedes Teixeira da Rosa.Seropédica, RJ: EDUR, 2002. p. 9–23.

- PELLIZZARI, E., CAMARERO, J. J., GAZOL, A., SANGUESA-BARREDA, G., CARRER, M. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. **Global Change Biology**, v. 22, n. 6, p. 2125–2137, 2016.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER., H., JAUREGUIBERRY, P., BRET-HARTE, M. S., CORNWELL, W. K., CARINE, J. M., GURVICH, D. E., URCELAY, C., VENEKLAAS, E. J., REICH, P. B., POORTER, L., WRIGHT I. J., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J. G., DE VOS, A. C., BUCHMANN, N., FUNES, G., QUÉTIER, F., HODGSONO, J. G., THOMPSON, K., MORGANO, H. D., TER STEEGE, H., VAN DER HEIJDENS, M. G. A., SACK, L., BLONDER, B., POSCHLOD, P., VAIERETTI, M. V., CONTI, G., STAVER, A. C., AQUINOX, S., CORNELISSEN, J. H. C. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**. CSIRO. 2013.
- PERONI, N.; HERNÁNDEZ, M. **Ecologia de populações e comunidades**. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis: CCB/EAD/UFSC. 2011. 123 p.: il.
- PIMENTEL, C. **A Relação da Planta com a Água**. Seropédica: EDUR - Editora Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2004. 191p. il.
- PITTERMANN J. 2010. The evolution of water transport in plants: an integrated approach. *Geobiology* **8**: 112– 139.
- PINEDA-GARCÍA, F., PAZ, H., MEINZER, F. C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. **Plant, Cell and Environment** 36: p. 405–418. 2013
- PIVOVAROFF, A. L., L. SACK, AND L. S. SANTIAGO. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: A test of the hydraulic segmentation hypothesis. **New Phytologist**. 203: 842–850. 2014.
- POORTER, L., VAN DE PLASSCHE, M., WILLEMS, S., BOOT, R. G. A. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant Biology** 6: p. 746–754. 2004.
- POORTER, L., MCDONALD, I., ALARCÓN, A., FICHTLER, E., LICONA, J. C., PEÑACLAROS, M., STERCK, F., VILLEGAS, Z., SASS-KLAASSEN, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist** **185**, 481–492. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>.
- POORTER, L., MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**: 40, 321– 331. 2008.
- POORTER, L., ROZENDAAL, D. M. A., BONGERS, F., ALMEIDA-CORTEZ, J. S., ZAMBRANOS, A. M. A., ÁLVAREZ, F. S., ANDRADE, J. L., VILLA, L. F. A., BALVANERA, P., BECKNELL, J. M., BENTOS, T. V., BHASKAR, R., BOUKILI, V., BRANCALION, P. H. S., BROADBENTS, E. N., CÉSAR, R. G., CHAVE, J.,

CHAZDON, R. L., COLLETTA, G. D., CRAVEN, D., JONG, B. H. J., DENSLOW, J. S., DENT, D. H., DEWALT, S. J., GARCÍA, E. D., DUPUY, J. M., DURÁN, S. M., ESPÍRITO-SANTO, M. M., FANDIÑO, M. C., FERNDARES, G. W., FINEGAN, B., MOSER, V. G., HALL, J. S., HERNÁNDEZ-STEFANONI, J. L., JAKOVAC, C. C., JUNQUEIRA, A. B., KENNARD, D., LEBRIJA-TREJOS, E., LETCHER, S. G., LOHBECK, M., LOPEZ, O. R., MARÍN-SPIOTTA, E., RAMOS, M. M., MARTINS, S. V., MASSOCA, P. E. S., MEAVE, J. A., MESQUITA, R., MORA, F., MORENO, V. S., MÜLLER, S. C., MUÑOZ, R., MUSCARELLA, R., NETO, S. N. O., NUNES, Y. F. R., OCHOA-GAONA, S., PAZ, H., PEÑA-CLAROS, M., PIOTTO, D., RUÍZ, J., SANAPHRE-VILLANUEVA, L., SANCHEZ-AZOFEIFA, A., SCHWARTZ, N. B., STEININGER, M. K., THOMAS, W. W., TOLEDO, M., URIARTE, M., UTRERA, L. P., VAN BREUGEL, M., VAN DER SANDE, M. T., VAN DER WAL, H., VELOSO, M. D. M., VESTER, H. F. M., VIERIA, I. C. G., VILLA, P. M., WILLIAMSON, G. B., WRIGHT, S. J., ZANINI, K. J., ZIMMERMAN, J. K., WESTOBY, M. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature Ecology and Evolution** 3(6): p. 928-934. 2019. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>.

PPBio - PROGRAMA DE PESQUISA EM BIODIVERSIDADE. **Método RAPELD**. 2012 <https://ppbio.inpa.gov.br/metodos/rapeld>. Acessado em: 14 de Fevereiro de 2019.

PRATT R. B., JACOBSEN A. L., EWERS F. W., DAVIS S. D. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New Phytologist** 174: 787– 798. 2007.

PRATT, R. B., JACOBSEN, A. L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport, and biomechanics. **Plant Cell Environment** 40: p. 897– 913. 2017.

QUEREJETA, J. I., ESTRADA-MEDINA, H., ALLEN, M. F., JIMÉNEZOSORNIO, J. J. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. **Oecologia** 152: 26–36. 2007.

RABELO, G. R., VITÓRIA, A. P., SILVA, M. V. A., CRUZ, R. A., PINHO, E. I. B., RIBEIRO, D. R., FREITAS, A. V., DA CUNHA, M. Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. **Trees - Structure and Function**, v. 27, n. 1, p. 259–272, 2013.

RAN1 - **Primeiro Relatório de Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas, Base científica das mudanças climáticas**. 2013 Disponível em: http://www.pbmc.coppe.ufrj.br/documentos/RAN1_completo_voll.pdf. Acesso em: 08 de janeiro de 2020.

REICH, P. B., WRIGHT, I., CAVENDER-BARES, J., CRAINE J., OLEKSYN, J., WESTOBY, M., WALTERS, M. B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143–S164, 2003.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: p. 275–301. 2014 <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

- RIBEIRO, M. L. R. DA C.; BARROS, C. F. Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae - Mimosoideae) de populações ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 4, p. 839–844, 2006.
- RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J., HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- ROSSATTO, D., KOLB, R. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, v.51, p.242–251. 2013.
- ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. DE. Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro State, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.
- ROSADO, B. H. P. Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 1, p. 47–61, 2016.
- ROWLAND, L., DA COSTA, A. C. L., GALBRAITH, D. R., OLIVEIRA, R. S., BINKS, O. J., OLIVEIRA, A. A. R., PULLEN, A. M., DOUGHTY, C. E., METCALFE, D. B., VASCONCELOS, S. S., FERREIRA, L. V., MALHI, Y., GRACE, J., MENCUCINI, M., MEIR, P. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, p. 119–122, 2015.
- ROZENDAAL D. M. A., HURTADO V. H., POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology** 20(1): p. 207–216. 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>
- ROZENDAAL D. M. A., ZUIDEMA P. A. Dendroecology in the tropics: a review. **Trees** 25, p. 3–16. 2011 <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0480-3>
- RUNGWATTANA, K., HIETZ, P. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. **Functional Ecology**, v.32, p.260-272. 2017.
- SANAPHRE-VILLANUEVA L., DUPUY, J. M., ANDRADE, J. L., REYES-GARCÍA, C., JACKSON, P. C., PAZ, H. Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. **Environmental Research. Letter**. 12. 2017
- SANTIAGO, L. S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F. C., FISHER, J. B., MACHADO, K., WOODRUFF, D., JONES, T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v.140, p.543–550. 2004
- SANTOS, L. L. DOS. Restrições hídricas e nutricionais afetam aspectos fisiológicos e crescimento de mudas de cedro-australiano (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F.

- Muell.) Bahadur). Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, MG: 2016. 76p. il.
- SCARIOT, A; SEVILHA, A. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no Cerrado. **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**: p. 121–139, 2005.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., SALAZAR, A. **Plant- and stand-level variation in biophysical and physiological traits along a tree density gradients in the Cerrado. Brazilian Journal of Plant Physiology**, 20, p. 217-232. 2008.
- SCHOLZ, A., STEIN, A., CHOAT, B., JANSEN, S. How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. **IAWA Journal**, v. 35, n. 4, p. 337–355, 2014.
- SCHREIBER S. G., HACKE U. G., HAMANN A. Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. **Functional Ecology** 29: p. 1392– 1401. 2015.
- SCHULZE E. D., TURNER N. C., NICOLLE D., SCHUMACHER, J. Leaf and wood carbon isotope ratios, specific leaf areas and wood growth of Eucalyptus species across a rainfall gradient in Australia. **Tree Physiology** 26:479–492. 2006.
- SILVA, B. G.; LEMOS, J. P. F. Relações hídricas em espécies lenhosas no campus Pampulha/UFMG , Belo Horizonte, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 4, p. 519–525, 2001.
- SILVA, G., NASCIMENTO, M.T. 2001. Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do Estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). **Revista Brasileira de Botânica**, 24(1): 51-62.
- SILVA, J. O., ESPÍRITO-SANTO, M. M., MORAIS, H. C. Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in tropical dry forest. **Basic and Applied Ecology**. 2015.
- SILVA, M. A. M., PINTO, A. V. F.; NASCIMENTO, L. M. N; LINS-E-SILVA, A. C. B.; LIMA, A. L. A.; SAMPAIO, E. V. S. B., RODAL, M. J. N. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. *Brazilian Journal of Botany* 40(3): p. 761-770. 2017. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0389-9>.
- SILVA, J. R. DA. **Anatomia , densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” -UNESP. Instituto de Biociências. Botucatu, SP: 2018. 77p.
- SIMIONI, P. F., EISENLOHR, P. V., PESSOA, M. J., G., SILVA, I. V. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora*, London, v. 226, p. 38-46, 2017.

- SONSIN, J. O., GASSON, P. E., BARROS, C. F., MARCATI, C. R. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s.s. and adjacent gallery forest). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 170, n. 2, p. 257–276, 2012.
- SOSMA; INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da mata atlântica. Período 2016-2017**. São Paulo, SP: Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE, 2018.
- SPERRY, J. S., HACKE U. G., PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. **American Journal of Botany** 83: 1490– 1500. 2006.
- SUBEDI, S. C., ROSS, M. S., SAH, J. P., REDWINE, J., BARALOTO, C. Trait-based community assembly pattern along a forest succession gradient in a seasonally dry tropical forest. **Ecosphere** v. 10. 2019.
- TEIXEIRA, M. C., VIEIRA, T. O., ALMEIDA, T. C. M., VITÓRIA, A. P. Photoinhibition in Atlantic Forest native species: short-term acclimative responses to high irradiance. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 27, n. 3–4, p. 183–189, 2015.
- TEIXEIRA, M. C. **Influência do corte raso de eucalipto em espécies arbóreas de mata atlântica: fotoaclimação e alterações isotópicas de C e N no sistema solo-planta**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes, RJ: 2017. 109p.
- TEIXEIRA, M. C., TRINDADE, F. G., DA CUNHA, M., REZENDE, C. E., VITÓRIA, A. P. Ultrastructural and functional chloroplast changes promoting photoacclimation after forest management in a tropical secondary forest. **Forest Ecology and Management**, v. 428, n. June, p. 27–34, 2018.
- TORREZ, V., JØRGENSEN, P. M., ZANNE, A. E. Specific leaf area: a predictive model using dried samples. **Australian Journal of Botany** 61: 350–357. 2013.
- TNG, D. Y. P., APGAUA, D. M. G., ISHIDA, Y. F., MENCUCCINI, M., LLOYD, J., LAURANCE, W. F., & LAURANCE, S. G. W. Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. **Ecology and Evolution**, 8, 12479–12491. 2018
- TRIFILÒ, P., BARBERA, P. M., RAIMONDO, F., NARDINI, A., LO GULLO, M. A. Coping with drought-induced xylem cavitation: coordination of embolism repair and ionic effects in three Mediterranean evergreens. **Tree Physiology** 34: 109– 122. 2014.
- TRUGILHO, P.F.; SILVA, D.A.; FRAZÃO, F.J.L.; MATOS, J.L.M. Comparação de métodos de determinação de densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, 20: p. 307-319. 1990.
- TYREE, M. T.; ZIMMERMANN, M. H. **Xylem Structure and the Ascent of Sap**. 2. ed. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 2002.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S. J., LASSO, E., KITAJIMA, K., PEARCY, R. W., Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, vol. 81, no. 7, p. 1925-1936. 2000.

- VIEIRA, E. L., SOUZA, G. S., SANTOS, A. R., SILVA, J. S. **Manual de fisiologia vegetal**. São Luís: EDUFMA. 2010. 230p.
- VIEIRA, M. M. M.; MOCHEL FILHO, W. J. E. Influência dos fatores abióticos no fluxo de biomassa e na estrutura do dossel. **Archivos de Zootecnia**, v. 59, n. 1, p. 15–24, 2010.
- VIEIRA, T. O., DEGLI-ESPOSITI, M. S. O., SOUZA, G. M., RABELA, G. R., DA CUNHA, M., VITÓRIA, A. P. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): Response to irradiance gradient in tropical forest. **Photosynthetica**, v. 53, n. 1, p. 11–22, 2015.
- VIEIRA, L. M. G. **Efeito de borda na estrutura de fragmentos de floresta estacional semidecidual de diferentes tamanhos na bacia do rio Paraopeba, MG**. Universidade Federal de Viçosa. Dissertação de mestrado. Florestal, MG. 2016.. 76p.: il.
- VILLELA, D. M., NASCIMENTO, M. T., ARAGÃO, L. E. O. C., GAMA, D. M. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 506–516, 2006.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M-L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I. & GARNIER E. Let the concept of trait be functional! **Oikos** 116: 882-892. 2007. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- VITÓRIA, A. P., VIEIRA, T. O., CAMARGO, P. B., SANTIAGO, L. S. Using leaf $\delta^{13}\text{C}$ and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. **Forest Ecology and Management**, v. 379, p. 50–60, 2016.
- VITÓRIA, A. P., ÁVILA-LOVERA, E., VIEIRA, T. O., COUTO-SANTOS, A. P. L., PEREIRA, T. J., FUNCH, L. S., FREITAS, L., MIRANDA, L. D. P., RODRIGUES, P. J. F. P., REZENDE, C. E., SANTIAGO, L. S. Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 34, n. 2, p. 145–156, 2018.
- VON ARX, G., KUEFFER, C., FONTI, P. Quantifying plasticity in vessel grouping—added value from the image analysis tool ROXAS. **IAWA Journal**. 34: p. 433–445. 2013. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000035>
- WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486–493, 1991.
- WESTOBY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK., P.A., WRIGHT, I.J., Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33: p. 125-59. 2002.
- WORBES, M., JUNK, W. J. How old are tropical trees? The persistence of a myth. **IAWA Journal** 20: p. 255–260. 2000.

- WORBES, M., STASCHEL, R., ROLOFF, A., JUNK, W. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management**. 173 (1-3): 105 -123. 2003.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.
- WRIGHT, S. J., MULLER-LANDAU, H. C. The Future of Tropical Forest Species 1 Amazon Basin and Guiana Shield or the Congo Basin and western Given the importance of habitat loss to estimates of future. *Biotropica* 38:287–301. 2006.
- ZHENG, J., MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. **Annals of Botany**. v.112, p.927–935. 2013.
- ZIEMINSKA, 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**, v.5, p.46.
- ZIEMIŃSKA, K., WRIGHT, I. J., WESTOBY, M. Broad anatomical variation within a narrow wood density range – a study of twig wood across 69 Australian angiosperms. **Plos One** 10. 2015.