

COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA E ATRIBUTOS FOLIARES E DO LENHO PARA
ADETERMINAÇÃO DA EFICIÊNCIA NO USO DA ÁGUA EM GRUPOS
FENOLÓGICOS DE DUAS FLORESTAS TROPICAIS

JÔNATHA DE SOUSA REIS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO – UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ, JULHO DE 2021

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

R375

Reis, Jônatha de Sousa.

Composição isotópica e atributos foliares e do lenho para a determinação da eficiência no uso da água em grupos fenológicos de duas florestas tropicais / Jônatha de Sousa Reis. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2021.

64 f. : il.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2021.

Orientadora: Angela Pierre Vitoria.

1. Atributos funcionais. 2. ecologia isotópica . 3. eficiência no uso da água. 4. florestas estacionais. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA E ATRIBUTOS FOLIARES E DO LENHO PARA
ADETERMINAÇÃO DA EFICIÊNCIA NO USO DA ÁGUA EM GRUPOS
FENOLÓGICOS DE DUAS FLORESTAS TROPICAIS

JÔNATHA DE SOUSA REIS

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: Dra. Ângela Pierre Vitória

CAMPOS DOS GOYTACAZES –
RJ JULHO – 2021

COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA E ATRIBUTOS FOLIARES E DA
LENHO PARA ADETERMINAÇÃO DA EFICIÊNCIA NO USO DA ÁGUA
EM GRUPOS FENOLÓGICOS DE DUAS FLORESTAS TROPICAIS

JÔNATHA DE SOUSA REIS

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.

Aprovada em 19 de julho de 2021.

Comissão examinadora:



Profa. Ligia Silveira Funch (Dra. Biologia Vegetal) – UEFS



Profa. Emília Ordones Lemos Saleh (Dra. Botânica) – UESPI



Prof. Marcelo Schramm Mielke (Dr. Fisiologia Vegetal) – UESC



Profa. Ângela Pierre Vitória (Dra. Biologia Vegetal) – UENF

(Orientadora)



Governo do Estado do Rio de Janeiro
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação

DECLARAÇÃO

Eu, Marina Satika Suzuki, coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), seguindo a Resolução CPPG nº2 de 2021, declaro validadas as assinaturas constantes da Folha de Assinaturas da Dissertação intitulada “**Composição Isotópica e Aributos Foliare e do Lenho para a Determinação da Eficiência no Uso da Água em Grupos Fenológicos de Duas Florestas Tropicais**” de autoria de Jônatha de Sousa Reis, defendida no dia 19 de julho de 2021.

Campos dos Goytacazes, 17 de dezembro de 2021

Marina Satika Suzuki
Coordenadora PPG-ERN / UENF
ID. Funcional 641333-1



Documento assinado eletronicamente por **Marina Satika Suzuki, Coordenadora**, em 17/12/2021, às 17:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento nos art. 21º e 22º do [Decreto nº 46.730, de 9 de agosto de 2019](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.fazenda.rj.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=6, informando o código verificador **26456912** e o código CRC **2ECAF811**.

Referência: Processo nº SEI-260009/002124/2021

SEI nº 26456912

Avenida Alberto Lamego, 2000, - Bairro Pq. Califórnia, Campos dos Goytacazes/RJ, CEP 28013-602
Telefone: - www.uenf.br

AGRADECIMENTOS

As formas como Deus dá amor aos seus filhos são misteriosas. Eu, particularmente, acredito que o amor direcionado a mim vem em forma de pessoas. E são a essas pessoas que tenho tanto a agradecer hoje.

Aos amigos da graduação que se tornaram amigos da vida. As conversar e momentos de descontração, mesmo que a distância, continuam sendo essenciais.

Aos colegas do grupo de pesquisa em Ecofisiologia vegetal, pelas discussões fantásticas sobre a vida e a ciência.

Aos professores que compõe o PPG – ERN, por todo empenho em partilhar conhecimento. Em especial a professora Ângela, a quem tive sorte e prazer em ter como orientadora.

As amigas Amanda e Ershiley, que por muitas vezes tornaram a saudade de casa mais leve.

A minha família, pelo amor gratuito e toda a fé.

Por fim, as instituições de fomento CAPES e UENF que tornaram possível o desenvolvimento dessa pesquisa.

“Então, vê agora por que os livros são tão odiados e temidos? Eles mostram os poros no rosto da vida. As pessoas acomodadas só querem rostos de cera, sem poros, sem pelos, sem expressão”
(Ray Bradbury; Fahrenheit 451)

Sumário

AGRADECIMENTOS	V
LISTA DE TABELAS	XI
LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES	XIII
Resumo	XIV
Abstract.....	XV
1. Introdução.....	16
1.1. Aspectos morfoanatômicos, fisiológicos e fenológicos relacionados à restrição hídrica.....	16
1.2. Uso de isótopos estáveis em questões ecofisiológicas	19
1.3. Floresta Atlântica.....	21
2. Objetivos gerais	23
2.1. Objetivos específicos	24
3. Material e métodos.....	24
3.1. Área de estudo	24
3.2. Amostragem e coleta do material vegetal	29
3.2.1. Material Vegetal	29
3.2.2. Coleta e número amostral foliar.....	31
3.2.3. Determinação dos atributos morfológicos foliares.....	31
3.2.4. Determinação da composição isotópica foliar de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$)	32
3.2.7. Análises estatísticas	33
4. Resultados.....	34
5. Discussão	47
6. Considerações finais	52
7. Referências bibliográficas.....	53
8. Apêndices	63

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Diagrama das três fitofisionomias da floresta estacional tropical. A: floresta estacional sempre verde; B: floresta estacional semidecidual e C: floresta estacional decidual. Fonte: Adaptado de IBGE, 2012. 22
- Figura 2:** Localização geográfica da floresta estacional semidecidual no RJ (FES) e floresta estacional sempre verde na BA(FESV) 26
- Figura 3:** Climograma com as médias mensais de precipitação e temperatura para os anos de 2012 e 2013 na região do parque nacional da chapada diamantina. PMM: precipitação média mensal; TMM: temperatura média mensal. Dados extraídos da estação automática A425 em Lençóis, MA. 27
- Figura 4:** Climograma com as médias mensais de precipitação e temperatura para os anos de 2016 e 2017 na região da estação ecológica estadual de guaxindiba. PMM: precipitação média mensal; TMM: temperatura média mensal. Dados extraídos da estação automática A607 em Campos dos Goytacazes, RJ. 28
- Figura 5:** A) Composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$); B) composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde, FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam o mesmo hábito foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam hábito foliar distinto no mesmo ambiente. ($P < 0.05$)..... 35
- Figura 6:** A) Média da composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$); B) média da composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. Barras com hachuras: floresta estacional sempre verde, barras sem hachuras: floresta estacional semidecidual. 36
- Figura 7:** A) Área foliar específica; B) suculência foliar; C) densidade foliar; D) densidade do lenho em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde, FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam o mesmo hábito foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam hábito foliar distinto no mesmo ambiente. ($P < 0.05$)..... 39

Figura 8: Correlação entre composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a densidade do lenho em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) de duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).	40
Figura 9: Correlação entre composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e a densidade foliar em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) de duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).	41
Figura 10: Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) para espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar; DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$: composição isotópica de nitrogênio.	46
Figura 1 - Apêndice: Correlação entre composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e atributos morfológicos foliares de espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).	63

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Características bióticas e abióticas das florestas estacionais sempre verde (FESV) e semidecídua (FES) localizadas no Parque Nacional da Chapada Diamantina (PNCD-Bahia) e na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG-Rio de Janeiro), respectivamente 27
- Tabela 2:** Espécies, família e hábito foliar (HF) dos indivíduos utilizados no estudo em duas florestas estacionais tropicais: floresta estacional sempre verde (FESV) e floresta estacional semidecidual (FES). SV: sempre verde; DC: decíduo. 29
- Tabela 3:** Média (\pm DP) das concentrações elementares de C e N, razão C/N, composição isotópica de N ($\delta^{15}\text{N}$) e C ($\delta^{13}\text{C}$) em espécies decíduas e sempre verdes de duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde; FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam a mesma fenologia foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam a fenologia foliar no mesmo ambiente. ($P < 0.05$)..... 37
- Tabela 4:** Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para a composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a densidade do lenho em espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$)..... 40
- Tabela 5:** Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para as correlações de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar 42
- Tabela 6:** Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para as correlações entre composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e os atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar. 43
- Tabela 7:** Coeficiente de correlação (r) para os atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV), parte superior direita da matriz e, semidecidual (FES), parte inferior esquerda da matriz. Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar;

DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$:
composição isotópica de nitrogênio..... 45

Tabela 1 – Apêndices: Contribuição individual de cada atributo à análise de
componentes principais da figura 9, em espécies decíduas e sempre verdes em
duas florestas estacionais. AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar;
SUC: suculência foliar; DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de
carbono; $\delta^{15}\text{N}$: composição isotópica de
nitrogênio..... 64

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACOES

1. Variáveis mensuradas no trabalho

EUA	Eficiência no uso da água
AFE	Área foliar específica
ESP	Espessura
SUC	Suculência
DEF	Densidade foliar
DEM	Densidade do lenho
MST	Massa saturada
MS	Massa seca
$\delta^{13}\text{C}$	Composição isotópica de carbono
$\delta^{15}\text{N}$	Composição isotópica de nitrogênio

2. Demais siglas

FF	Fenologia foliar
SV	Sempre verde
DC	Decídua
FESV	Floresta estacional sempre verde
FES	Floresta estacional semidecidual
EEEG	Estação ecológica estadual de guaxindiba
PNCD	Parque nacional da chapada diamantina
PMA	Precipitação média anual
TMA	Temperatura média anual
PMM	Precipitação média mensal
TMM	Temperatura média mensal
C_i	Concentração intercelular de carbono
C_a	Concentração adjacente de dióxido de carbono

Resumo

O estudo dos atributos funcionais de espécies arbóreas é crescente na ecologia. Com base no estudo desses atributos é possível simplificar o entendimento e explicar, ou prever, com maior eficácia a estrutura e funcionamento de comunidades vegetais. Dadas as constantes oscilações microclimáticas a que os ambientes tropicais estão expostos, espécies sempre verdes e decíduas nesses ambientes exibem uma ampla diversidade de mecanismos relacionados a ciclagem interna de nutrientes e à manutenção do *status* hídrico, como a perda foliar para a redução da transpiração nas espécies decíduas. Este trabalho teve como objetivo determinar como atributos foliares e do lenho influenciam o uso e conservação de água e N em espécies sempre verdes e decíduas de duas florestas estacionais tropicais: uma estacional semidecidual no RJ (FES) e uma sempre verde na BA (FESV). O trabalho foi norteado pelas seguintes hipóteses: *i*) em ambas as florestas as espécies decíduas apresentem menor eficiência no uso da água (menores valores de $\delta^{13}\text{C}$) que as espécies sempre verdes, *ii*) espécies sempre verdes apresentem mecanismos mais conservativos no uso de recurso do que espécies decíduas, especialmente na FES e *iii*) os atributos utilizados sejam suficientes para separar espécies em função do grupo fenológico. Densidade do lenho e atributos foliares (área foliar específica, suculência, densidade, composição elementar e isotópica de C e N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente) foram determinados em 35 espécies arbóreas nas duas florestas: 21 sempre verdes e 14 decíduas. Os dados foram analisados através de Anova two-way, correlações e análises de componentes principais. Não foram observadas diferenças na $\delta^{13}\text{C}$ entre as espécies decíduas e sempre verdes que co-ocorrem em um mesmo ambiente. As espécies sempre verdes apresentaram mecanismos associados a conservação dos recursos, tais como maior suculência e densidade foliar e menor área foliar específica em comparação com as espécies decíduas, principalmente na FES. Foram encontradas diferenças significantes na densidade do lenho entre as florestas, tendo a FES os valores mais pronunciados. Os valores significativamente menores de densidade do lenho foram observados nas espécies sempre verdes de cada floresta na comparação com as espécies decíduas. A ordenação espacial das variáveis possibilitou a formação de grupos a depender da floresta, mostrando que a similaridade funcional dos atributos utilizados foi preponderantemente direcionada pelo ambiente e não pelo grupo fenológico. A diferença mais marcante entre as florestas foi na $\delta^{15}\text{N}$, sendo sempre positiva na FES (média 5,93 ‰) e negativa na FESV (média -1,46 ‰). Os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ e N elementar na FES evidenciam a maior disponibilidade de nitrogênio e/ou ciclagem mais rápida deste elemento nesta floresta. Nossos dados evidenciam a importância dos isótopos para compreensão da diversidade funcional em ambientes tropicais estacionais e a necessidade de se aliar esta ferramenta ao uso de demais atributos para se ter uma visão mais robusta de como a restrição hídrica em ambientes tropicais condiciona características morfológicas mais conservativas do uso da água, particularmente em espécies sempre verdes.

Palavras chaves: Atributos funcionais; ecologia isotópica; eficiência no uso da água; florestas estacionais.

Abstract

The study of functional attributes of tree species is growing in ecology. Based on the study of these attributes it is possible to simplify the understanding and explain, or predict, more effectively the structure and functioning of plant communities. Given the constant microclimatic oscillations to which tropical environments are exposed, evergreen and deciduous species in these environments exhibit a wide diversity of mechanisms related to internal cycling of nutrients and maintenance of water status, such as leaf loss to reduce transpiration in deciduous species. This work aimed to determine how leaf and wood attributes influence the use and conservation of water and N in evergreen and deciduous species from two tropical seasonal forests: a semideciduous seasonal forest in RJ (SSF) and an evergreen forest in BA (EF). The work was guided by the following hypotheses: i) in both forests deciduous species present lower water use efficiency (lower $\delta^{13}\text{C}$ values) than evergreen species, ii) evergreen species present more conservative mechanisms in resource use than deciduous species, especially in SSF and iii) the attributes used are sufficient to separate species according to phenological group. Wood density and leaf attributes (specific leaf area, succulence, density, elemental and isotopic composition of C and N, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively) were determined in 35 tree species in the two forests: 21 evergreen and 14 deciduous. Data were analyzed using two-way Anova, correlations, and principal component analyses. No differences in $\delta^{13}\text{C}$ were observed between deciduous and evergreen species co-occurring in the same environment. The evergreen species showed mechanisms associated with resource conservation, such as higher succulence and leaf density and lower specific leaf area compared to the deciduous species, especially in the SSF. Significant differences were found in wood density among forests, with the SSF having the most pronounced values. Significantly lower values of wood density were observed in the evergreen species of each forest in comparison with the deciduous species. The spatial ordering of the variables allowed the formation of groups depending on the forest, showing that the functional similarity of the attributes used was preponderantly directed by the environment and not by the phenological group. The most striking difference between forests was in $\delta^{15}\text{N}$, being always positive in FES (mean 5.93 ‰) and negative in EF (mean -1.46 ‰). The higher values of $\delta^{15}\text{N}$ and elemental N in SSF evidences the greater availability of nitrogen and/or faster cycling of this element in this forest. Our data highlight the importance of isotopes for understanding functional diversity in tropical seasonal environments and the need to combine this tool with the use of other attributes to have a more robust view of how water restriction in tropical environments conditions more conservative morphological characteristics of water use, particularly in evergreen species.

Key words: functional attributes; isotopic ecology; water use efficiency; seasonal forests.

1. Introdução

1.1. Aspectos morfoanatômicos, fisiológicos e fenológicos relacionados à restrição hídrica

Dentre os principais mecanismos que refletem as adaptações das plantas ao ambiente estão as variações no transporte de água da parte radicular ao dossel e a resistência à seca. Espécies arbóreas que vivem em florestas úmidas diferem nos mecanismos de prevenção à suscetibilidade a restrição hídrica quando comparadas a espécies que ocorrem em ambientes áridos ou que passam por períodos longos de escassez de recursos hídricos (BARROS; SOARES, 2013; APGAUA et al., 2015; FURQUIM et al., 2018). Diferenças funcionais também são observadas entre as espécies presentes no mesmo ambiente, como ocorre com indivíduos decíduos e sempre verdes, que exibem formas diferentes de responder a restrição hídrica, o que sugere formas distintas de manutenção do *status* hídrico (KILCA et al., 2009; GONZAGA et al., 2013; ARRUDA; EISENLOHR, 2016). Algumas características morfológicas e anatômicas capacitam as espécies a conviver com a restrição hídrica e com o transporte seguro de seiva através do sistema vascular: redução da relação entre superfície e volume celular, cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, presença de ceras, estômatos protegidos em criptas, tecidos armazenadores de água e parênquima paliçádico bem desenvolvido, folhas espessas e densas, disposição dos vasos condutores, assim como investimento em menor área foliar específica (ROSADO; MATTOS, 2007; MELO JUNIOR; BONA; CECCANTINI, 2012).

Dentre os ajustes morfoanatômicos e fisiológicos que permitem a sobrevivência em condições de restrição hídrica, destacam-se os mecanismos adaptativos responsáveis pela redução dos processos transpiratórios foliares, tal como a deciduidade, evento de ajuste fenofisiológico que tem por finalidade a diminuição da transpiração foliar pela perda total ou parcial das folhas (LENZA; KLINK, 2006). Espécies decíduas exibem elevadas taxas fotossintéticas quando comparadas a espécies sempre verdes (FU et al., 2012; SOUZA et al., 2015). Embora a capacidade fotossintética destas espécies seja superior, o mesmo não é visto em relação à eficiência do controle estomático, sendo as de fenologia foliar sempre verde mais eficazes em controlar a perda de água pelos estômatos. Além disso, estas espécies apresentam também outros mecanismos de manutenção do *status* hídrico, como maior eficiência na absorção ou retenção de água (WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013;

FIGUEIREDO, 2016). Espécies sempre verdes mantêm a folhagem e suportam a restrição hídrica com atributos funcionais que aumentam a resistência à dessecação e desidratação: vasos condutores de diâmetro reduzido e em maior número (LIMA;RODAL, 2010), modificações na lâmina foliar que promovem menor perda de água por transpiração, redução da área foliar, maior densidade de tricomas, entre outros (SOUZA et al., 2015; RABELO et al., 2015).

Pela diversidade em formas de aclimação e por apresentarem crescimento determinado, possibilitando que novas folhas sejam produzidas frente a algum estresse ambiental, a lâmina foliar pode ser considerada o órgão mais plástico de uma planta, respondendo as variações no ambiente. Sendo assim, os atributos foliares como área foliar específica, suculência e densidade foliar têm seu significado funcional reconhecido uma vez que podem fornecer indicativos dos mecanismos ecofisiológicos apresentadas pelas diferentes espécies em habitats distintos (ROSADO; MATTOS, 2007; VALDERRAMA; SOLORZA- BEJARANO, 2017).

A área foliar específica (área foliar por unidade de massa) é um atributo que reflete o custo de construção da folha ou o retorno dos recursos investidos (NIINEMETS; KULL, 2003). Assim, folhas com alta área foliar específica são consideradas “produtivas”, mas pouco longevas e suscetíveis à herbivoria. Por estas características, são típicas de áreas ricas em recursos, mesmo que em apenas um período do ano. Por outro lado, folhas com baixa área foliar específica são características de ambientes em que os recursos disponíveis são escassos, onde a conservação destes é a maior prioridade (WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999). Desse modo, espécies que ocorrem em ambientes oligotróficos e/ou sujeitos a uma menor disponibilidade hídrica e com elevada irradiância tendem a apresentar folhas com valores baixos de área foliar específica (MARTINS et al., 2015). A suculência reflete a capacidade de armazenamento de água na folha e os valores mais elevados associam-se principalmente as plantas halófitas, xerófitas e as que apresentam o metabolismo ácido das crassuláceas (MAC) (MANTOVANI, 1999; CAMPELO et al., 2018). Valores elevados de densidade foliar, por sua vez, relacionam-se a características que minimizam a difusão de CO₂. Folhas com densidade elevada possuem um número maior em camadas de tecidos, criando uma “barreira” adicional a difusão do CO₂ no meio intercelular e, por consequência, reduzindo a capacidade fotossintética (ANTUNES JUNIOR et al., 2009). A densidade foliar

comumente está associada a quantidade e disposição de tecidos estruturais (WITKOWSKI; LAMONT, 1991). Assim, espécies que ocorrem em locais com baixa precipitação e elevada incidência de raios solares tendem a ter folhas mais densas e, conseqüentemente mais longevas por aumentarem a resistência a herbivoria. (CORNELISSEN et al., 2003).

Ampliando a escala de mecanismos aclimatativos podemos ainda citar os relacionados a atributos do lenho, como a densidade do lenho. É sabido que a densidade do lenho varia entre grupos funcionais e ambientes (FU et al., 2012). Espécies sempre verdes possuem vasos menores e em maior número, o que lhes conferem maior segurança hidráulica, entretanto, uma menor eficiência na condutância de grande volume de água (GOLDESTEIN, 1989). Em oposição, as espécies decíduas possuem vasos em número reduzido e com diâmetro aumentado quando comparadas com as sempre verdes. Assim, espécies decíduas possuem maior condutância hidráulica e conseqüentemente menor segurança hidráulica em eventos de seca prolongados (SOBRADO, 1993; CHOAT et al., 2005; FU et al., 2012)

Como visto acima, atributos morfoanatômicos, fisiológicos e fenológicos possibilitam que organismos vegetais reduzam a perda de água, evitem a desidratação e assim resistam a períodos de estiagem (BOEGER; GLUZEZAK, 2006; M E L O JUNIOR; BONA; CECCANTINI, 2012; AMORIM; JUNIOR, 2017). De forma geral, são reconhecidos dois grandes grupos que possuem como base características e mecanismos discutidos anteriormente como critérios de agrupamento. Embora abrangentes, estes representam extremos de um *continuum* de possibilidades. Em um extremo desse espectro estão os mecanismos que tem por finalidade a aquisição de recursos e são comuns a organismos de ambiente favorável ao seu desenvolvimento, mesmo que em apenas um curto período. No outro extremo, o uso conservativo dos recursos ocorre quando o cenário é inverso (SILVA, 2015; SOUZA et al., 2017; SOBOLESKI et al., 2017). Embora existam inúmeros estudos que abordem o gradiente existente entre os mecanismos aquisitivos e conservativos e as características que os conferem, questões sobre as relações entre ambiente e diversidade morfofisiológica e como estas características influenciam na distribuição espacial das espécies não estão totalmente esclarecidas (SILVA, 2015; SOUZA et al., 2017; FIGUEIREDO, 2017).

1.2. Uso de isótopos estáveis em questões ecofisiológicas

Análises dos isótopos estáveis no ambiente permitem avaliar como as plantas interagem e respondem às mudanças abióticas, em especial as respostas relacionadas a eficiência hídrica e nutricional em ambientes sazonalmente secos. Os processos de discriminação isotópica referem-se ao enriquecimento ou empobrecimento de um isótopo em relação a outro (DAWSON et al., 2002; VITÓRIA et al. 2018), tendo se tornando uma importante ferramenta metodológica em pesquisas ecológicas. (DAWSON et al., 2002). A abundância natural de isótopos em tecidos vegetais é utilizada na verificação de mecanismos fisiológicos nos organismos, como a eficiência no uso da água e a ciclagem de nutrientes (FARQUHAR; RICHARDS, 1984; FARQUHAR et al., 1989; CERNUSAK et al., 2013; SOUZA; ROCHA JUNIOR; LAURA, 2018). Os isótopos estáveis de diversos elementos químicos são formados por isótopos abundantes, ou em termos isotópicos os mais “leves”, e um ou dois isótopos menos abundantes, ou mais “pesados”.

Para os elementos C e N, por exemplo, o ^{12}C é o mais leve enquanto o ^{13}C , que em comparação ao ^{12}C apresenta uma proporção menor, é tido como mais raro e mais pesado em função da maior massa (FARQUHAR; RICHARDS, 1984; FARQUHAR et al., 1989; DIAS, 2009). O mesmo se aplica ao N, as técnicas de mensuração deste elemento fundamentam-se no princípio de que qualquer material existente na natureza que possua nitrogênio em sua constituição apresentará uma proporção de 0,366% de átomos de ^{15}N (mais pesado) em relação ao total de N, que em sua maioria é composto do isótopo ^{14}N (mais leve).

As técnicas isotópicas baseiam-se no fracionamento isotópico, diferença na proporção entre os isótopos estável leve e o pesado, resultantes de processos biológicos e físico-químicos (CAXITO; SILVA, 2015). O fracionamento realizado durante a fotossíntese é um exemplo clássico (FARQUHAR; RICHARDS, 1984). Durante o processo fotossintético, especificamente durante a carboxilação primária, a enzima RUBISCO discrimina o isótopo mais pesado (^{13}C). Desta forma, a fixação de C ocorre preferencialmente para o isótopo mais leve (^{12}C), resultando em diminuição da razão $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ em relação ao CO_2 presente na atmosfera (FARQUHAR et al., 1989; DIAS, 2009; GATICA; ARANIBAR; PUCHETA, 2016).

A razão isotópica de C ($\delta^{13}\text{C}$) nos tecidos foliares é em parte determinada pela via fotossintética e em parte pelas restrições das trocas gasosas associadas a fatores ambientais,

como a disponibilidade hídrica (FARQUHAR et al., 1989; MACHADO et al., 2011; VORONIN et al., 2017). A proporção de $\delta^{13}\text{C}$ nos tecidos vegetais é inferior à da atmosfera, ou seja, as plantas são menos enriquecidas em ^{13}C em comparação ao ar atmosférico (MARTINELLI et al., 2009). Os processos de fracionamento isotópicos em plantas C_3 são controlados principalmente pela razão entre a concentração de CO_2 presente na câmara subestomática (C_i) e o CO_2 adjacente (C_a). Assim, fatores que levam ao fechamento dos estômatos (estresse hídrico, elevada irradiância, disponibilidade de nutrientes) resultam em decaimento na concentração interna de CO_2 (C_i), promovendo condições para que a RUBISCO assimile mais o C mais pesado (^{13}C) resultando em tecidos enriquecidos em ^{13}C . (OMETTO et al., 2006; HARTMAN; DANIN, 2009, VITÓRIA et al., 2016).

Ao contrário dos processos de fracionamento do C, a $\delta^{15}\text{N}$ é independente da via fotossintética, mas dependente de diversos aspectos, entre eles o modo como o N é fixado (MARTINELLI et al., 2009). Somente as plantas que possuem relações de simbiose com bactérias fixadoras de nitrogênio são aptas a captá-lo na forma de N_2 e após os processos de amonificação (NH_4^+) e nitrificação (NO_3^-) utilizá-lo em seus sistemas (TAIZ; ZEIGER, 2013), ao passo que a maioria das plantas fixa o N a partir da assimilação de compostos nitrogenados do solo. Assim, o principal controlador da $\delta^{15}\text{N}$ em plantas é a assinatura isotópica original do solo, que é fortemente influenciada por fatores abióticos diversos, a exemplo, práticas de agricultura, condições climáticas e geográficas predominantes (CAXITO; SILVA, 2015).

Diferenças nos valores da $\delta^{13}\text{C}$ entre espécies sempre verdes e decíduas em florestas estacionais indicam mecanismos distintos relacionados ao uso e conservação dos recursos hídricos, uma vez que maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ refletem maior eficiência no uso da água (FARQUHAR; RICHARDS, 1984).. Além de efeito direto no crescimento, o nitrogênio está ligado ao processo de assimilação de CO_2 pelas plantas. A utilização com eficiência desse elemento pode ser considerada uma estratégia vantajosa no desenvolvimento de espécies arbóreas tropicais em ambientes onde os recursos são limitados (HIDAKA; KITAYAMA, 2013). A realocação de nutrientes, por exemplo, é um dos mecanismos utilizados por espécies arbóreas expostas a estas condições (HIDAKA; KITAYAMA, 2013). A redistribuição do N foliar pode ser utilizada como uma estratégia para otimizar os processos fotossintéticos em detrimento de mudanças ambientais, como a falta d'água (ONODA; HIKOSAKA; HIROSE,

2004). Assim, o equilíbrio entre os processos assimilativos de CO₂ e manutenção do *status* nutricional foliar pode ser considerado uma característica vantajosa na adaptação de espécies a ambientes com limitação hídrica (ONODA; HIKOSAKA; HIROSE, 2004; PINZÓN-TORRES; SCHIAVINATO, 2008).

A influência da fenologia foliar nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ são descritos em diversos estudos ecofisiológicos (ÁVILA-LOVERA et al. 2019; VITÓRIA et al., 2018; PALHARES; FRANCO; ZAIDAN, 2010; OMETTO al., 2006). Em zonas temperadas está bem estabelecido que espécies decíduas e com expectativa de vida de folhas curtas tendem a exibir menor valor de $\delta^{13}\text{C}$ e presumivelmente menor eficiência no uso da água do que espécies sempre verdes e espécies com longa vida útil de folhas (EHLERINGER; COOPER, 1988; MARSHALL;ZHANG, 1994). Entretanto, nos trópicos a relação entre a $\delta^{13}\text{C}$ e deciduidade tem sido um tanto controversa com relatos de enriquecimento de ^{13}C em espécies decídua em comparação com espécies perenes na Venezuela (SOBRADO; EHLERINGER, 1997), empobrecimento de ^{13}C em espécies decíduas em comparação com espécies perenes no Brasil (FRANCO et al., 2005) e nenhuma diferença em outros estudos (FRANCO et al., 2005, LEFFLER; ENQUIST, 2002, POWERS; TIFFIN, 2010; VITÓRIA et al. 2018).

1.3. Floresta Atlântica

A floresta Atlântica é uma das mais biodiversas no planeta (PAGLIA; PINTO, 2010). Todavia, apesar da grande diversidade florística e de fitofisionomias, o bioma vem sofrendo intensa fragmentação desde a chegada dos europeus no Brasil. Os 150 milhões de hectares originais foram reduzidos a cerca de 28% da sua extensão total (REZENDE et al., 2018). Os remanescentes podem ser encontrados em regiões isoladas cercadas por centros urbanos, áreas agrícolas e industriais, formando um mosaico de habitats de diferentes tamanhos (PUGAS et al., 2018). As florestas estacionais (FE) compõem uma das diferentes fitofisionomias da floresta Atlântica (OLIVEIRA FILHO, 2009; VITÓRIA et al., 2019).

As florestas estacionais (FE) ocorrem em regiões com precipitação média anual variando entre 700 e 2.000 mm, com forte influência sazonal climática, sendo a sazonalidade hídrica um importante fator de influência nos mecanismos adaptativos morfológicos, fisiológicos e fenológicos (OLIVEIRA FILHO, 2009). Nesses ambientes, o clima e solo podem ser considerados os principais fatores abióticos na distribuição das espécies. Além

destes fatores, condições nutricionais e a heterogeneidade do dossel que leva a variações na irradiância também são importantes fatores a contribuir na distribuição espacial das plantas (CALLEGARO et al., 2012).

Dentro do tipo vegetalacional estacional três fitofisionomias são identificadas (Figura1).

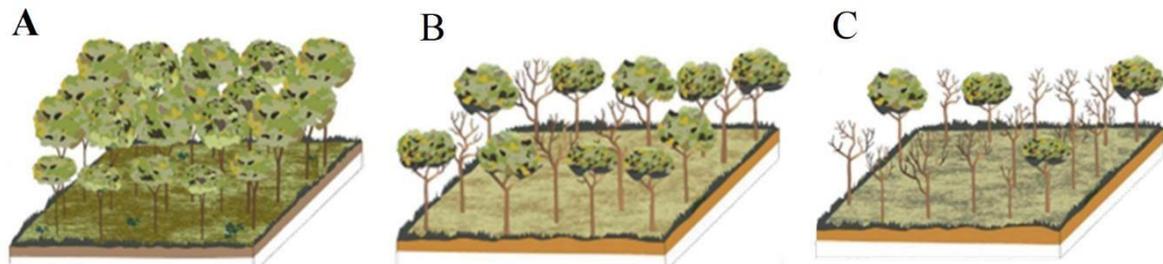


Figura 1: Diagrama das três fitofisionomias da floresta estacional tropical. A: floresta estacional sempre verde (FESV); B: floresta estacional semidecidual (FES) e C: floresta estacional decidual (FED). Fonte: Adaptado de IBGE, 2012.

As florestas estacionais sempre verdes (FESV) se caracterizam principalmente pela presença de árvores perenes no estrato florestal, que mantêm suas folhas por períodos mais longos quando comparadas a espécies decíduas. Por essa razão, nas FESV observa-se um dossel contínuo e verde, mesmo em períodos de estiagem (Figura 1A). As florestas estacionais semidecíduais (FES), por outro lado, apresentam proporção menor de indivíduos capazes de manter suas folhas por tempo prolongado. Assim, em algumas épocas do ano é possível observar um dossel descontínuo (Figura 1B), especialmente em períodos que os recursos hídricos se tornam mais limitantes (SCHUMACHER et al., 2018, COSTA; GUASSELLI, 2017). A FED (Figura 1C) apresenta cobertura arbórea de 70 a 90% na estação chuvosa. Entretanto, grande parte das espécies perde suas folhas na estação seca (deciduidade), quando a cobertura arbórea atinge níveis inferiores à 50% (IVANAUSKAS et al., 2008; OLIVEIRA FILHO, 2009).

De maneira simplista e, levando em consideração apenas o nível de cobertura vegetalacional em cada floresta podemos descrevê-las como um continuum vegetalacional resultante de influências edafoclimáticas e bióticas, com a FESV exibindo maior número de espécies de fenologia foliar sempre verde e a FED maior proporção de espécies de fenologia

foliar decídua (FESV>FES>FED). Ainda que as florestas apresentem similaridades florísticas, todas se distinguem em fitofisionomia, ecologia e em diversidade de mecanismos aclimatativos (IVANAUSKAS et al., 2008).

Por sua localização geográfica, as florestas estacionais estão inseridas em áreas com elevada densidade demográfica e, por esse motivo são utilizadas diariamente por grande parte da população que habita a região tropical (MOONEY; BULLOCK; MEDINA, 1995; ÁVILA-LOVERA et al. 2019). Entretanto, a exploração dos recursos advindos desse bioma é feita de forma predatória, tornando as florestas estacionais ecossistemas fortemente ameaçados pela ação humana (RIBEIRO et al., 2009). Apesar da relevância ecológica-social-econômica atribuído às florestas estacionais, trabalhos que visam o entendimento da dinâmica florestal e dos fatores que o tornam um dos mais biodiversos do nosso planeta são desproporcionais aos realizados em florestas úmidas (MILES et al., 2006). À vista disso, estudos realizados nesse bioma são essenciais para o aumento de informações sobre padrões de dinâmica, sucessão de espécies e comportamento da comunidade mediante intervenções antrópicas feitas de forma direta ou indireta.

Frente ao exposto, o presente trabalho busca determinar qual grupo fenológico (sempre verde ou decíduo) apresenta características morfofisiológicas mais marcantes relacionadas à conservação hídrica em duas florestas estacionais, uma sempre verde e outra semidecidual. Nossas hipóteses são que: *i*) em ambas as florestas as espécies decíduas apresentem menor eficiência no uso da água (menores valores de $\delta^{13}\text{C}$) que as espécies sempre verdes, *ii*) espécies sempre verdes apresentem mecanismos mais conservativos no uso de recurso do que espécies decíduas, especialmente na FES e *iii*) os atributos utilizados sejam suficientes para separar espécies em função do grupo fenológico.

2. Objetivos gerais

Este trabalho teve como objetivo determinar a influência exercida pelos atributos foliares e do lenho sobre o uso e conservação da água (EUA) e N em espécies sempre verdes e decíduas de duas florestas estacionais tropicais.

2.1. Objetivos específicos

- 1) Avaliar a eficiência no uso da água em espécies com fenologias foliares distintas (sempre verdes e decíduas) por meio de $\delta^{13}\text{C}$ e atributos funcionais foliares.
- 2) Determinar a influência das características morfológicas foliares e do lenho na $\delta^{13}\text{C}$ em espécies decíduas e sempre verdes e, relacioná-las aos mecanismos de conservação e uso dos recursos hídricos.
- 3) Examinar a relação entre as fenologias foliares decíduas e sempre verdes com a $\delta^{15}\text{N}$ e N elementar.

3. Material e métodos

3.1. Área de estudo

Foram estudadas duas florestas tropicais com fitofisionomias distintas: floresta estacional sempre verde (FESV) e a floresta estacional decidual (FES). Ambas as florestas foram classificadas segundo o manual técnico da vegetação brasileira (IBGE, 2012) (Figura 2, Tabela 1).

A FESV está localizada na região semiárida nordestina brasileira, no Parque Nacional da Chapada Diamantina (PNCD), coordenadas, $12^{\circ}28'S$ e $41^{\circ}23'W$; 400 a 600 m de altitude. Apesar de se localizar no semiárido nordestino, na FESV é constante a presença de grande quantidade de neblina, conferindo umidade ao ambiente. O PNCD abriga uma vasta diversidade ecológica, localizada no centro do estado da Bahia. A diversidade fitofisionômica é uma das mais importantes características do PNCD, agrupando importantes biomas brasileiros que carecem em esforços de conservação, tais como formações savânicas, florestas úmidas e secas e vegetação de campo rochoso aberto. Por essa diversidade em fitofisionomias, a vegetação local pode ser caracterizada como um mosaico de diferentes formações (FUNCH; HARLEY; FUNCH, 2009; NEVES et al., 2016). A vegetação da área de estudo é composta por um estrato florestal de dossel contínuo, variando entre 8,5 e 15 m de altura e sub-bosque 3,5 a 8 m de altura (FUNCH, 2002). O clima característico da região

é mesotérmico, do tipo Cwb (ALVARES et al., 2013), definido por alternância de estações chuvosas curtas e irregulares com estações secas prolongadas, com temperaturas médias anuais variando entre 15 °C e 26 °C (Figura 3). A estação chuvosa na região normalmente se inicia no início do mês de novembro e se estende até o fim do mês de março, e a estação seca no início do mês de junho até outubro (JUNCA et al., 2005). A pluviosidade, assim como a vegetação, é fortemente condicionada pelo relevo, a precipitação média anual entre 1961 e 2011 foi de cerca de 1200 mm segundo o Instituto nacional de meteorológico (INMET, 2020).

A FES está localizada na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), coordenadas, 21°23'S 41°5'W; 25 m de altitude, no município de São Francisco do Itabapoana, Rio de Janeiro, Brasil. A EEEG é uma área de floresta Atlântica com indivíduos arbóreos atingindo altura média de 15 m e sub-bosque pouco desenvolvido que protege um dos maiores remanescentes de FES do estado do Rio de Janeiro. A EEEG abrange uma área total de 3.260 ha inserida em propriedades privadas, mas apenas 1.200 ha são constituídos de formações florestais. O clima é classificado como Aw (ALVARES et al., 2013), definido como sazonalmente seco, quente e úmido com período de chuvas bem-marcado e temperatura média anual variando entre 20 °C e 29 °C, sem inverno pronunciado, com influência marinha e estação chuvosa no verão (outubro a abril), atingindo o máximo pluviométrico no mês de janeiro e o mínimo em julho com quatro meses de período seco (Figura 4). A precipitação média anual em uma série histórica de 1961-2012 foi de cerca de 1100 mm (PIREDA et al., 2019).

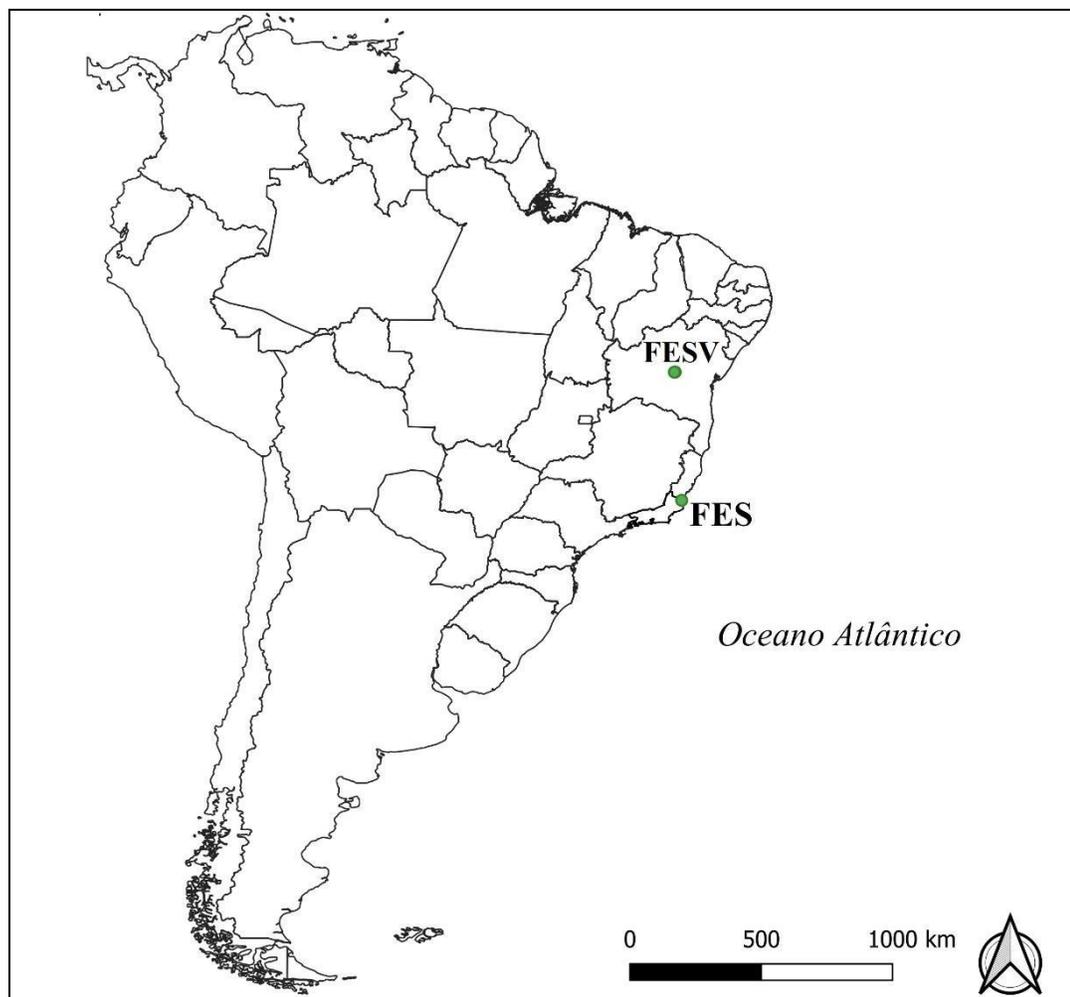


Figura 2: Localização geográfica da floresta estacional semidecidual no RJ (FES) e floresta estacional sempre verde na BA(FESV).

Tabela 1: Características bióticas e abióticas das florestas estacionais sempre verde (FESV) e semidecídua (FES) localizadas no Parque Nacional da Chapada Diamantina (PNCD-Bahia) e na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG-Rio de Janeiro), respectivamente.

Características	FESV	FES
Clima	Mesotérmico (Cwb)	Sazonalmente seco (Aw)
PMA	750 mm – 1200 mm	900 mm – 1000 mm
TMA	15 °C – 26 °C	20 °C – 25 °C
Fitofisionomia	Sempre verde	Semidecidual
Altitude	400 – 600 m	25 m

Fonte: ICMBio, 2007; INEA, 2010. PMA: precipitação média anual. TMA: temperatura média anual.

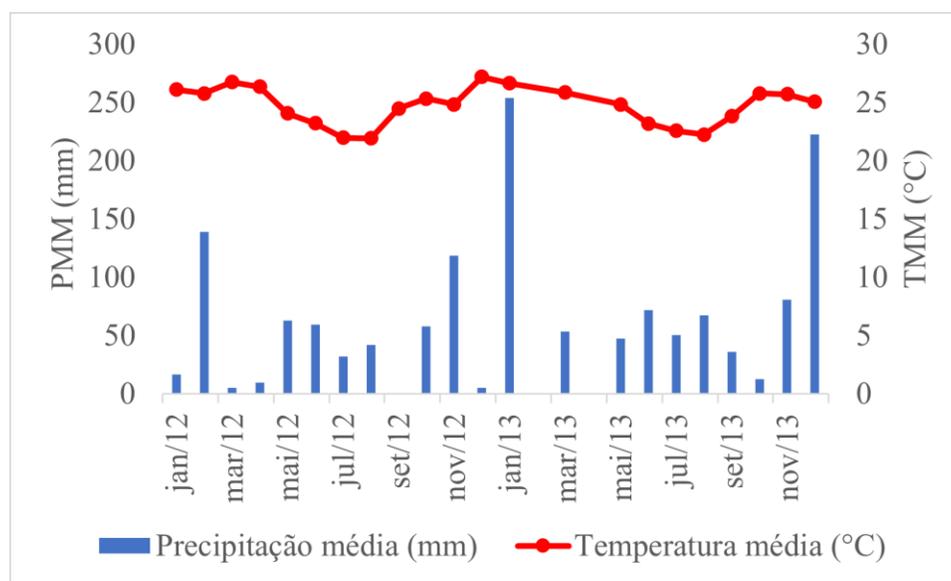


Figura 3: Climograma com as médias mensais de precipitação e temperatura para os anos de 2012 e 2013 na região do parque nacional da chapada diamantina. PMM: precipitação média mensal; TMM: temperatura média mensal. Dados extraídos da estação automática A425 em Lençóis, MA.

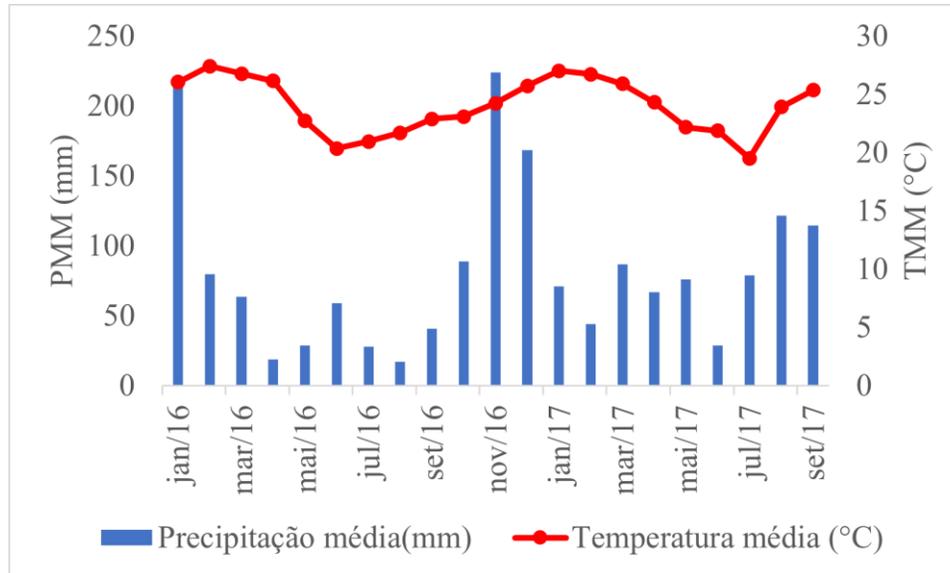


Figura 4: Climograma com as médias mensais de precipitação e temperatura para os anos de 2016 e 2017 na região da estação ecológica estadual de guaxindiba. PMM: precipitação média mensal; TMM: temperatura média mensal. Dados extraídos da estação automática A607 em Campos dos Goytacazes, RJ.

3.2. Amostragem e coleta do material vegetal

3.2.1. Material Vegetal

Trinta e cinco espécies e fenologia foliar decíduas ou sempre verdes pertencentes a FES ou FESV foram estudadas (Tabela 2). Na FESV foram estudadas 13 espécies sempre verdes e seis decíduas e na FES oito espécies sempre verdes e oito decíduas. As espécies pertencem a 21 famílias e foram escolhidas com base no índice de valor de importância (IVI) (SANTOS, 2014; VITÓRIA et al., 2018).

Tabela 2: Espécies, família e hábito foliar (HF) dos indivíduos utilizados no estudo em duas florestas estacionais tropicais: floresta estacional sempre verde (FESV) e floresta estacional semidecidual (FES). SV: sempre verde; DC: decíduo.

Família/espécie	Identificador	Ocorrência	HF
Anacardiaceae R.Br.			
<i>Tapirira guianensi</i> Aubl.	HUEFS 207835	FESV	SV
Apocynaceae Juss.			
<i>Himatanthus bracteatus</i> (A.DC.) Woodson	HUEFS 244390	FESV	SV
Bignoniaceae Juss.			
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	HUENF 12314	bFES	DC
<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhlm.	HUENF 10538	FES	DC
Burseraceae Kunth.			
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	HUEFS 120540	FESV	SV
Chrysobalanaceae R.Br.			
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.	HUEFS 120549	FESV	DC
Euphorbiaceae Juss.			
<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill.	HUEFS 116475	FESV	DC
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	HUEFS 89936	FESV	DC
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	HUENF 12325	FES	DC
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	HUENF 12480	FES	SV
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	HUENF 4492	FES	SV
Fabaceae Lindl.			
<i>Copaifera langsdorffii</i> var. <i>langsdorffii</i> Desf.	HUEFS 214848	FESV	DC
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.)	HUENF 11446	FES	DC
Lauraceae Juss.			
<i>Ocotea nitida</i> (Meisn.) Rohwer	HUEFS 124617	FESV	SV
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	HUEFS 120580	FESV	SV
Lecythidaceae A.Rich.			
<i>Eschweilera tetrapetala</i> S.A.Mori	HUEFS 110082	FESV	SV
Malpighiaceae Juss.			

<i>Byrsonima sericea</i> DC.	HUEFS 120558	FESV	DC
Malvaceae Juss.			
<i>Eriotheca candolleana</i> (K.Schum.)A.Robyns	HUENF 10112	FES	SV
Meliaceae A.Juss.			
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	HUENF 12301	FES	DC
Melastomataceae A. JUSS.			
<i>Miconia holosericea</i> (L.) DC.	HUEFS 120559	FESV	SV
Moraceae Gaudich.			
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	HUENF 4808	FES	SV
Myrtaceae Juss.			
<i>Myrcia detergens</i> Miq.	S.I	FESV	SV
<i>Myrcia obovata</i> (O.Berg) Nied.	HUEFS 120577	FESV	DC
<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.	S.I	FES	DC
Peraceae (Baill.) Klotzsch & Garcke			
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	HUEFS 120556	FESV	SV
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke	HUEFS 158707	FESV	SV
Rubiaceae Juss.			
<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schmale.	HUENF 10157	FES	DC
Rutaceae A.Juss.			
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	HUENF 11120	FES	SV
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich ex Kallunki	HUENF 12519	FES	SV
<i>Angostura bracteata</i> (Nees & Mart.) Kallunki.	HUENF 10135	FES	SV
Sapindaceae Juss.			
<i>Talisia coriacea</i> Radlk.		FES	SV
Sapotaceae Juss.			
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	HUEFS 21396	FESV	SV
<i>Micropholis gardneriana</i> (A.DC.) Pierre	HUEFS 120578	FESV	SV
<i>Pouteria torta</i> (Martins) Radlk.	S.I	FESV	SV
Solanaceae A.Juss			
<i>Metternichia princeps</i> J.C.Mikan	HUENF 11349	FES	DC

Fonte: HUENF – Herbário da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; HUEFS - Herbario da Universidade Estadual de Feira de Santana. S.I: sem identificação.

3.2.2. Coleta e número amostral foliar

As amostras de ambas as florestas foram obtidas na estação chuvosa. As amostras da FESV foram coletadas entre 2011 e 2013 por nossos colaboradores da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Bahia. Todas as amostragens para a FES foram coletadas em 2017 por outros estudantes do grupo de pesquisa de Ecofisiologia Vegetal do LCA/UENF.

Amostras de folhas saudáveis, sem necrose, totalmente expandidas e fisiologicamente ativas do terceiro par, a partir do ápice, foram coletadas do dossel de ambas as florestas. Cinco folhas de cinco indivíduos foram coletadas para as análises morfológicas e isotópicas (n=5). As amostras para análises morfológicas foram processadas e analisadas separadamente das folhas utilizadas para as análises isotópicas.

3.2.3. Determinação dos atributos morfológicos foliares

Os atributos determinados foram espessura (ESP), suculência (SUC), área foliar específica (AFE) e densidade foliar (DEF). Para tanto, com o auxílio de um cortador foliar de metal foram retirados de cada uma das folhas um disco foliar com área de 0,98 cm² (das espécies da FESV) e de 0,50 cm² (das espécies da FES). Os discos foram hidratados em água destilada por cerca de 24 h. Após a hidratação, a espessura (ESP) foi medida com um paquímetro digital ($\pm 0,01$ mm), e a massa saturada (MST) com uma balança analítica digital (precisão de 0,001g). Os discos hidratados foram colocados em estufa a 55 °C por 72 h para obtenção da massa seca (MS). A partir destes valores, foram calculados a suculência (SUC), através da equação 1, resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados (A).

$$SUC = \frac{MST-MS}{A} \quad (1)$$

Fonte: (KLUGE; TING, 1978; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

A área foliar específica (AFE) que relaciona a superfície com a massa seca da própria folha foi determinada conforme a equação 2.

$$AFE = \frac{A}{MS} \quad (2)$$

Fonte: (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999)

A densidade foliar (DEF) foi determinada pela fórmula 3.

$$DEF = \frac{ESP.AFE}{A^2} \quad (3)$$

Fonte: (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999)

Os valores apresentados de cada atributo por espécie é a média de cinco repetições.

3.2.4. Determinação da composição isotópica foliar de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$)

As amostras foliares compostas foram secas a 60 °C em estufa de circulação aberta até manterem a massa constante por cerca de dois dias. Após alcançarem a massa constante, estas amostras foram submetidas a processo de moagem em moinho (Marconi, MA048), até a obtenção de um pó fino. Foram pesadas amostras de cerca de 1 mg em balança analítica digital (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 de fluxo contínuo (Flash 2000 Organic Elemental Analyzer), acopladas a um espectrômetro de massa de razão isotópica estável (IRMS Delta V Advantage, Thermo Scientific, Alemanha). Pee Dee Belemnite (Pdb) e nitrogênio atmosférico foram utilizados como padrão para as análises, respectivamente. A precisão analítica foi de $\pm 0,1 \text{ ‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ e $\pm 0,2 \text{ ‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$, a precisão para composições elementares e isotópicas foi determinada por padrão certificado (Protein OAS / Isotope Cert 114859; Microanálise Elementar).

3.2.5. Coleta e número amostral do lenho

As amostras de ambas as florestas foram obtidas na estação chuvosa. Nas 35 espécies estudadas, a coleta foi realizada por método não destrutivo utilizando sonda de Pressler a

uma altura de aproximadamente 1,30 m do solo, em árvores com troncos cilíndricos, retos, sem qualquer tipo de deformação aparente e, acondicionados, posteriormente em canudos de papel.

Para determinação da densidade do lenho foram selecionados cinco indivíduos para cada espécie na FESV (n=5), tendo sido retiradas quatro amostras de cada indivíduo. Na FES, três indivíduos foram amostrados (n=3), tendo sido retiradas duas amostras de cada indivíduo.

3.2.6. Determinação da densidade do lenho

As secções de lenho foram acondicionadas em tubos Eppendorf com água destilada, durante 72 horas em 25 °C. Após hidratação, as amostras foram pesadas em balança analítica digital (SHIMADZU, modelo AY220, precisão de 0,001g) e, posteriormente, submetidas a processo de desidratação em estufa a 105 °C por 72 h. Ao final do período, novamente as amostras foram pesadas fornecendo a massa seca do material. A relação entre massa seca/volume fresco forneceu os valores de densidade do lenho (CHAVE et al., 2006).

3.2.7. Análises estatísticas

As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software RStudio (versão 4.0.2), (R CORE TEAM, 2020) e a editoração eletrônica de imagens geradas pelo programa estatístico foram realizadas através do software Inkscape. Comparações entre as fenologias foliares (sempre verde e decíduo) e florestas estacionais foram realizadas usando ANOVA two-way (R CORE TEAM, 2020), seguida pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Os dados foram ajustados utilizando uma função de verossimilhança máxima pela função boxcox do pacote MASS (VENABLES; RIPLEY, 2021) para atender as premissas da ANOVA (homocedasticidade, normalidade e linearidade dos resíduos), quando necessário.

As associações entre os atributos morfológicos foliares e as composições isotópicas de C e N foram avaliadas através de correlações de Spearman (r_s) realizadas pela função rcorr do pacote Hmisc (FRANK; HARRELL JR, 2020).

A análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada no ambiente R pela função prcomp do pacote base do R (R CORE TEAM, 2020), o espaço de ordenação gerado pela análise foi posteriormente plotado em forma de gráfico pela função autoplot do pacote

ggplot2 (H. WICKHAM, 2016) e ggfortify (TANG; HORIKOSHI; LI, 2016). Em todos os testes estatísticos foi assumido um erro a priori de 5% ou $P\text{-value} \leq 0,05$.

4. Resultados

Não foram observadas diferenças significativas nos valores médios das $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre espécies de fenologia foliar decídua e sempre verde no mesmo ambiente (Figuras 5 e 6, Tabela 3). Entretanto, espécies decíduas da FESV apresentaram-se mais enriquecidas em ^{13}C quando comparadas às espécies decíduas da FES (Figura 5A), o que demonstra a maior eficiência no uso da água por espécies decíduas na FESV comparadas às espécies da mesma fenologia foliar na FES. As maiores diferenças entre FESV e FES foram observadas para $\delta^{15}\text{N}$, que variou significativamente para os dois grupos de espécies, sempre verde e decídua (Figura 5B), com a FES apresentando sempre valores positivos enquanto a FESV, valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 3).

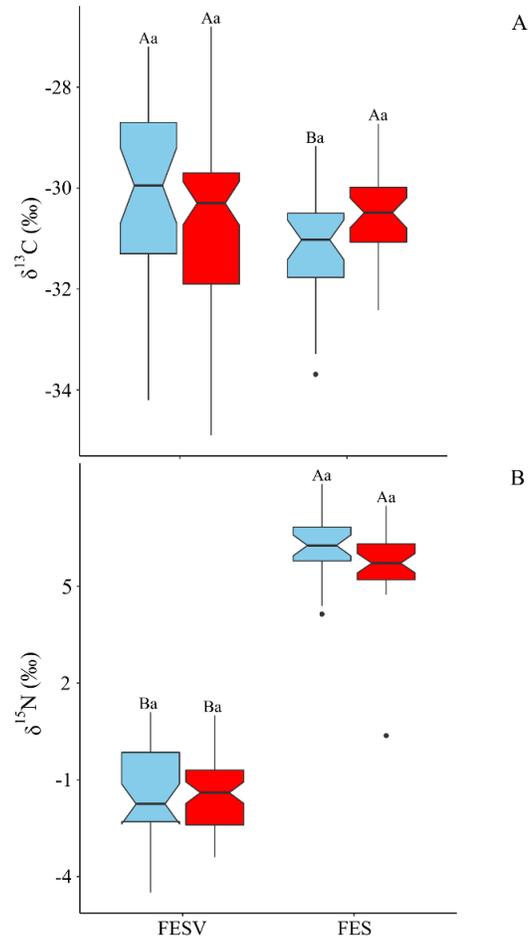


Figura 5: A) Composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$); B) composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde, FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam o mesmo hábito foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam hábito foliar distinto no mesmo ambiente. ($P < 0.05$).

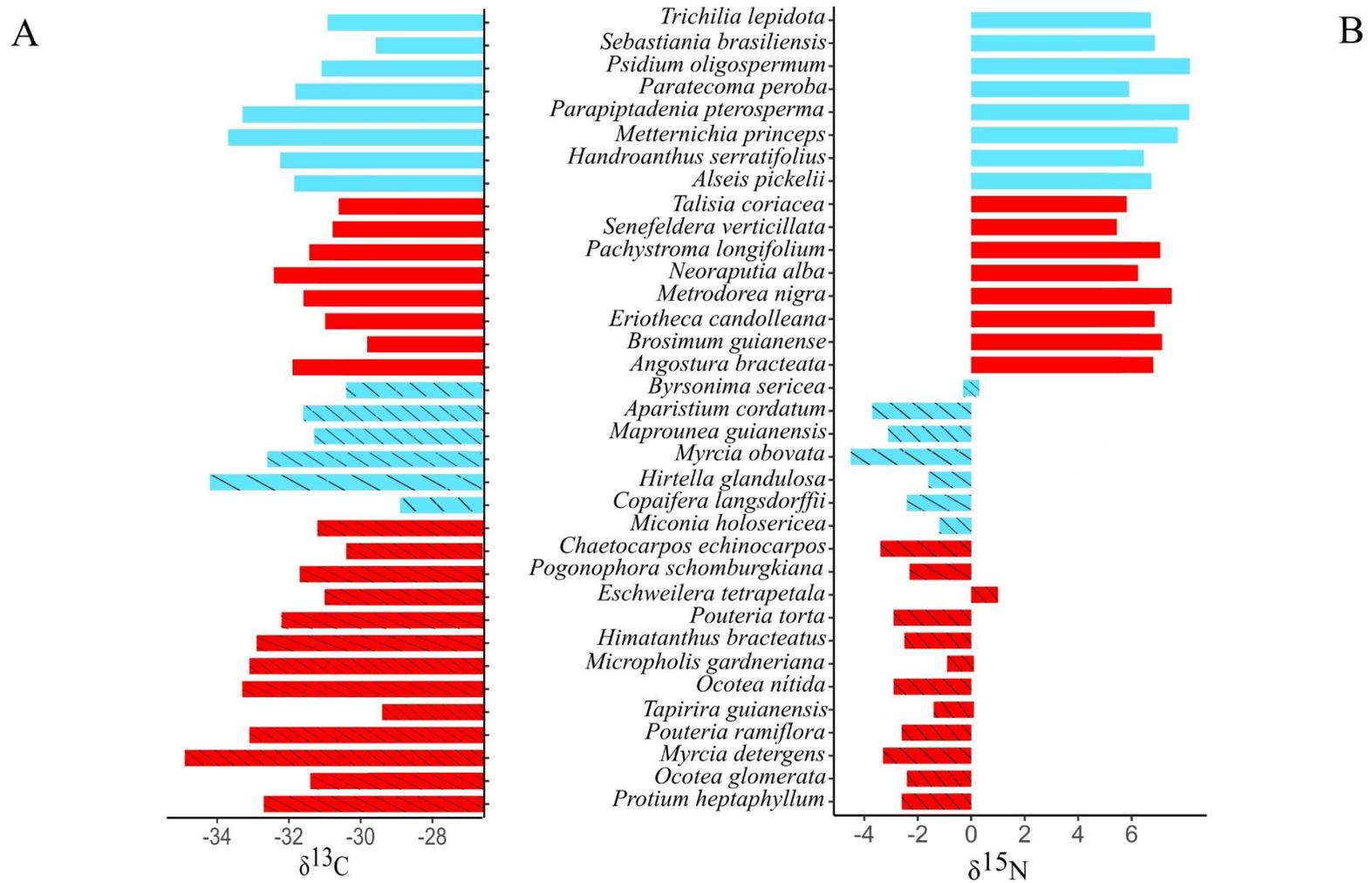


Figura 6: A) Média da composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$); B) média da composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. Barras com hachuras: floresta estacional sempre verde, barras sem hachuras: floresta estacional semidecidual.

Tabela 3: Média (\pm DP) das concentrações elementares de C e N, razão C/N, composição isotópica de N ($\delta^{15}\text{N}$) e C ($\delta^{13}\text{C}$) em espécies decíduas e sempre verdes de duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde; FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam a mesma fenologia foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam a fenologia foliar no mesmo ambiente. ($P < 0.05$).

Local	Fenologia foliar	C (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N
FESV	Sempre Verde	44.58 \pm 2.60Aa	30,63 \pm 1.52Aa	1.62 \pm 0.31Ba	1.41 \pm 1.12Ba	33.22 \pm 7.04Aa
FESV	Decídua	44.015 \pm 2.09Aa	30.03 \pm 1.83Aa	1.80 \pm 0.63Ba	1.59 \pm 1.46Ba	31.45 \pm 9.24Aa
FESV	Média	44.40 \pm 2.46A	30.44 \pm 1.64A	1.68 \pm 0.44B	1.46 \pm 1.24B	32.66 \pm 7.80A
FES	Sempre Verde	41.56 \pm 1.84Bb	30,52 \pm 0.90Aa	2.27 \pm 0.63Aa	5.68 \pm 1.20Aa	22.92 \pm 6.31Ba
FES	Decídua	43.21 \pm 1.95Aa	31.13 \pm 1.09Ba	2.54 \pm 0.68Aa	6.25 \pm 1.01Aa	21.02 \pm 4.97Ba
FES	Média	42.28 \pm 2.05B	30.79 \pm 1.03A	2.39 \pm 0.66A	5.93 \pm 1.14A	22.10 \pm 5.80B

Maiores valores de concentração elementar de C e da razão C/N foram observados na FESV (Tabela 3). Somente foi observada diferença na concentração elementar de C a depender da fenologia foliar na FES, com espécies sempre verdes apresentando menores valores que as decíduas.

As características foliares mais associadas a manutenção do *status* hídrico foram observadas nas espécies sempre verdes, tais como menor área foliar específica, maior suculência e densidade foliar (Figura 7A, B e C). Entretanto, espécies da FES apresentaram maiores valores de suculência e densidade foliar quando em comparação com a FESV (Figura 7B e C). A densidade do lenho variou significativamente entre as fenologias foliares dentro da mesma floresta, assim como entre os ambientes, com as espécies decíduas apresentando os maiores valores para o atributo tanto na FESV quanto na FES (Figura 7D).

Correlação negativa entre densidade do lenho e $\delta^{13}\text{C}$ foliar foi observada (Figura 8), ou seja, a discriminação do isótopo ^{13}C pelas espécies diminui à medida que a densidade do lenho aumenta. Esta correlação foi fortemente influenciada pelas espécies sempre verdes da FESV (Tabela 4). Não foram observadas correlações significativas entre $\delta^{13}\text{C}$ foliar e os atributos morfológicos foliares área foliar específica, densidade e suculência, com exceção para suculência foliar e $\delta^{13}\text{C}$ em espécies sempre verdes da FESV (Tabela 5; Figura 1 do Anexo).

Correlação positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ foliar e densidade foliar foi observada (Figura 9). Quando os grupos fenológicos foram visualizados separadamente apenas $\delta^{15}\text{N}$ e área foliar específica, e $\delta^{15}\text{N}$ e suculência foliar em espécies decíduas da FESV mostraram correlação (Tabela 6)

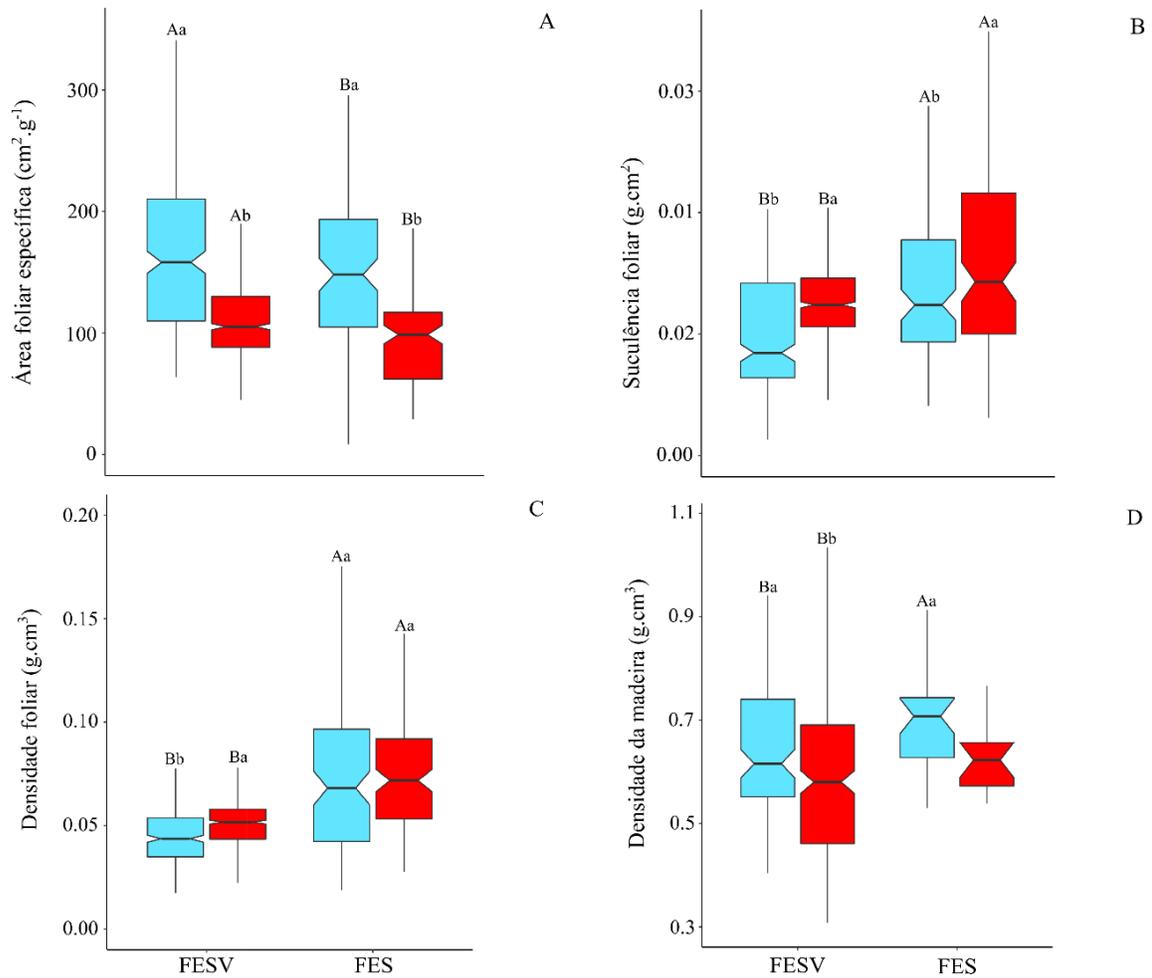


Figura 7: A) Área foliar específica; B) suculência foliar; C) densidade foliar; D) densidade do lenho em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais. FESV: floresta estacional sempre verde, FES: floresta estacional semidecidual. Letras maiúsculas comparam o mesmo hábito foliar em ambientes distintos; letras minúsculas comparam hábito foliar distinto no mesmo ambiente. ($P < 0.05$).

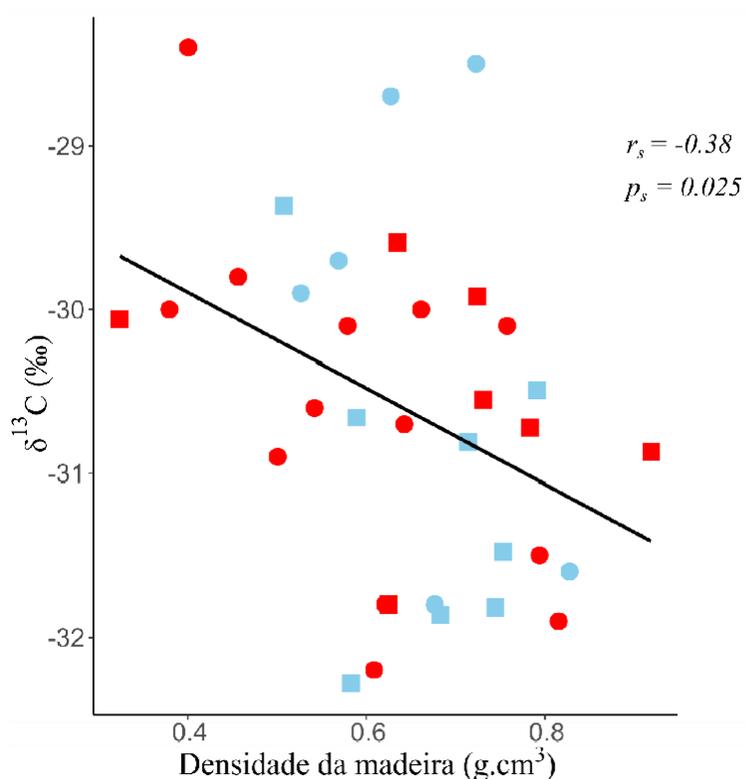


Figura 8: Correlação entre composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a densidade do lenho em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) de duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).

Tabela 4: Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para a composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e a densidade do lenho em espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$).

Local	Fenologia foliar	R	P
FESV	Sempre Verde	-0.56	0.04*
FESV	Decídua	-0.08	0.91
FES	Sempre Verde	-0.29	0.55
FES	Decídua	-0.02	0.97

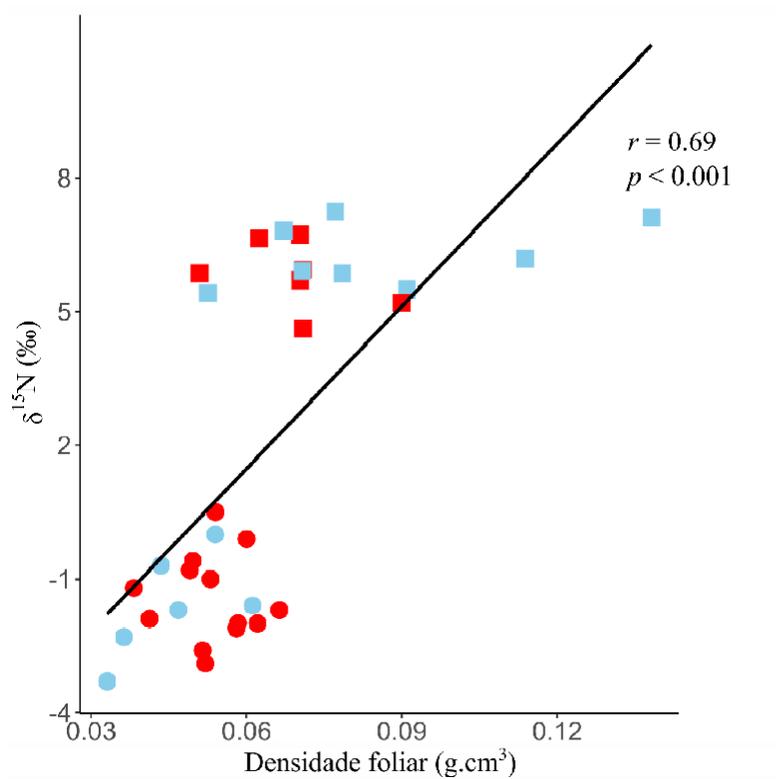


Figura 9: Correlação entre composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e a densidade foliar em espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) de duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).

Tabela 5: Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para as correlações de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar

Local	Atributo	Hábito Foliar	R	P
FESV	AFE	Sempre Verde	-0.09	0.75
		Decídua	-0.14	0.80
FES	AFE	Sempre Verde	-0.29	0.55
		Decídua	-0.07	0.88
FESV	DEF	Sempre Verde	-0.07	0.81
		Decídua	0.77	0.1
FES	DEF	Sempre Verde	-0.02	0.71
		Decídua	0.04	0.93
FESV	SUC	Sempre Verde	0.83	0.00042*
		Decídua	0.14	0.80
FES	SUC	Sempre Verde	-0.39	0.40
		Decídua	-0.45	0.26

Tabela 6: Coeficientes de correlação (r) e nível de significância (P) para as correlações entre composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e os atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV) e semidecidual (FES). Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar.

Local	Atributo	Hábito Foliar	r	P
FESV	AFE	Sempre Verde	0.06	0.86
		Decídua	-1	0.0028*
FES	AFE	Sempre Verde	-0.39	0.40
		Decídua	-0.55	0.17
FESV	DEF	Sempre Verde	-0.06	0.84
		Decídua	0.71	0.13
FES	DEF	Sempre Verde	-0.64	0.14
		Decídua	0.31	0.46
FESV	SUC	Sempre Verde	0.008	0.97
		Decídua	1	0.003*
FES	SUC	Sempre Verde	0.29	0.55
		Decídua	0.19	0.66

A matriz de correlação entre atributos morfológicos da folha e do lenho e a composição isotópica foliar de N e C mostrou que: 1) não houve associação entre os atributos estudados para as espécies decíduas e sempre verdes na FES; 2) espécies da FESV com maiores valores de área foliar específica apresentam menor densidade foliar e folhas menos suculentas (Tabela 7).

As análises multivariadas por componentes principais (PCA) gerada com as variáveis foliares morfológicas, isotópicas e densidade do lenho, agruparam as amostras por floresta e não pela fenologia foliar (Figura 7). A análise dos dois componentes principais da PCA explicaram 67,4% da variação total dos dados (Figuras 7). A densidade foliar e $\delta^{15}\text{N}$ foram os atributos que mais contribuíram para a distribuição das espécies no PC1 e a $\delta^{13}\text{C}$ e a densidade do lenho os principais responsáveis pela ordenação das espécies no PC2 (Tabela 1 Anexo).

Tabela 7: Coeficiente de correlação (r) para os atributos morfológicos foliares de espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais: sempre verde (FESV), parte superior direita da matriz e, semidecidual (FES), parte inferior esquerda da matriz. Negrito seguido de * indica significância estatística ($P < 0.05$). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar; DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$: composição isotópica de nitrogênio.

	DEM (g.cm ³)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	AFE (cm ² .g ⁻¹)	DEF (g.cm ³)	SUC(g.cm ²)
DEM (g.cm ³)	1	-0.43	-0.12	-0.12	-0.09	0.305
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-0.17	1	0.29	0.024	0.07	0.43
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-0.08	-0.28	1	-0.28	0.196	0.35
AFE (cm ² .g ⁻¹)	0.14	-0.19	-0.36	1	-0.45*	0.67*
DEF (g.cm ³)	0.25	-0.05	0.025	-0.25	1	0.22
SUC (g.cm ²)	-0.44	-0.23	0.24	-0.49	-0.36	1

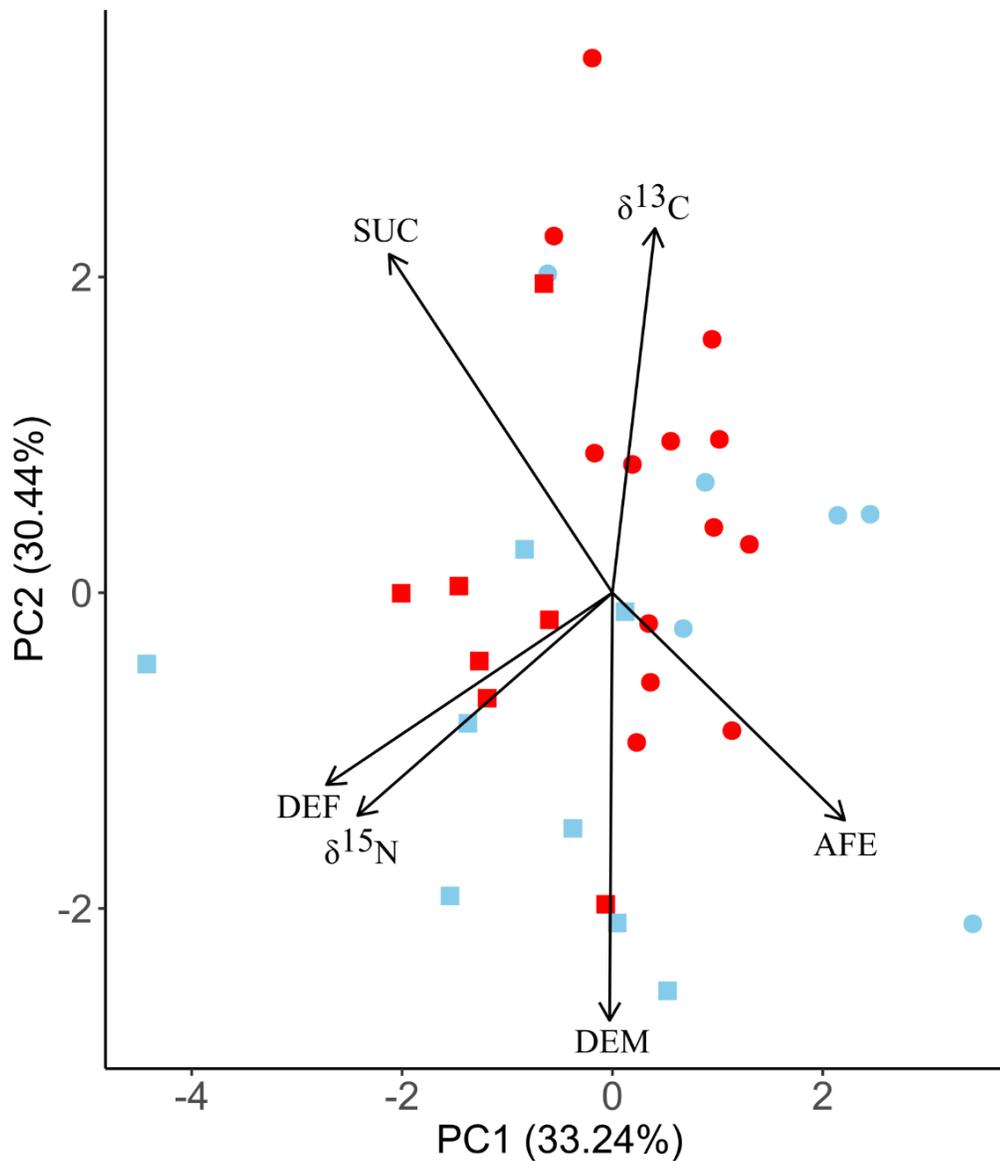


Figura 10: Espaço de ordenação gerado pela análise por componentes principais (PCA) para espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos). AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar; DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$: composição isotópica de nitrogênio.

5. Discussão

Nossos resultados sugerem que a $\delta^{13}\text{C}$ foliar não seja um bom preditor para a determinação da fenologia foliar em espécies co-ocorrentes nos ambientes tropicais estudados, evidenciando a limitação desta ferramenta para amplo uso na determinação da fenologia foliar. É bem estabelecido que a razão Ci/Ca (C intercelular/C atmosférico) é um dos principais fatores que levam a discriminação do isótopo ^{13}C em plantas C_3 , com aumento na discriminação contra o ^{13}C conforme esta razão se aproxima de 1 (FARQUHAR; RICHARDS, 1984; FARQUHAR et al., 1989; MARTINELLI et al., 2009). Quando a razão Ci/Ca é igual a 1, pressupõem-se que os estômatos estejam mis abertos e que a RUBISCO (Ribulose Bi-Fosfato Carboxilase/Oxigenase), enzima que discrimina contra o isótopo mais pesado (^{13}C), catalise preferencialmente a fixação do ^{12}C , empobrecendo as folhas em ^{13}C (FARQUHAR; RICHARDS, 1984).

A ausência de diferenças entre as espécies de fenologia foliar decídua e sempre verde a partir de dados de $\delta^{13}\text{C}$ foliar em ambas as florestas está em dissonância com o que é amplamente relatado na literatura (EHLERINGER; COOPER, 1988; SOBRADO; EHLERINGER, 1997; FRANCO et al 2005; SOH et al., 2019.), apesar de ainda haver controvérsias sobre o tema (LEFFLER; ENQUIST, 2002; TEZARA et al., 2010) ausência de diferença na $\delta^{13}\text{C}$ entre os hábitos foliares encontrada em nossos resultados é um indicador de que essas espécies mantenham suas taxas internas de CO_2 em concentrações semelhantes. Resultados similares a este já foram relatados em trabalhos que utilizaram isótopos estáveis de C na determinação da eficiência no uso da água em florestas tropicais da Venezuela e Costa Rica. Nesses estudos as espécies sempre verdes e decíduas não apresentaram diferenças significativas na $\delta^{13}\text{C}$, sugerindo que a eficiência no uso da água entre os dois grupos é semelhante (LEFFLER; ENQUIST, 2002; TEZARA et al., 2010). Uma possível explicação a esses resultados pode ser atribuída ao ambiente. O ambiente florestal tropical é bastante variável, levando a um aumento significativo em traços funcionais, o que dificulta o entendimento claro dos processos ecológicos e fisiológicos das espécies. Entretanto, em ambientes mais secos o uso de $\delta^{13}\text{C}$ parece ser mais eficiente para diferenciação da fenologia foliar (FRANCO et al., 2005). Assim, outras abordagens como medição do potencial hídrico e trocas gasosas poderiam ajudar a elucidar esta questão. Por exemplo, em estudo ecofisiológicos conduzido em uma floresta seca sazonal brasileira, espécies sempre verdes e

decíduas diferiram em características morfológicas foliares (SOUZA et al., 2020). Porém, análises fisiológicas mostraram que os dois grupos mantinham seu potencial hídrico constante frente ao aumento da seca ambiental (comportamento isoídrico). Por esses motivos, outras características além da $\delta^{13}\text{C}$ devem ser levadas em consideração a fim de se estabelecer um paralelo claro entre a fenologia foliar e eficiência no uso da água em espécies de florestas tropicais.

Apesar dos grupos fenológicos diferirem em inúmeras características, o ambiente pode favorecer o compartilhamento de mecanismos entre espécies nas mesmas condições ambientais. Espécies sempre verdes e decíduas são consideradas por modelos biogeográficos como os principais grupos funcionais de ambientes tropicais (BONAN et al. 2003; REICH et al. 2007). Uma parcela considerável de estudos ecofisiológicos que utilizam a $\delta^{13}\text{C}$ como ferramenta tem como objetivo estabelecer as principais diferenças fisiológicas e na eficiência no uso da água (SOUZA et al., 2015; FU et al., 2012; SOH et al., 2019; SOUZA et al., 2020). Entretanto, a similaridade nos padrões de discriminação isotópica de ^{13}C evidencia que em determinados ambientes e condições esta metodologia possa não oferecer explicações suficientes para diferenciar respostas ao uso da água (VITORIA et al., 2018). Neste sentido, alguns outros aspectos devem ser considerados como influenciadores, tais como a capacidade de retenção de água em folhas, caule ou estruturas subterrâneas, controle da abertura estomática e ajustamento osmótico para aumentar a absorção de água, entre outros (WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013; ISHIDA et al. 2006; CHEN et al. 2009).

Embora não tenhamos observado diferenças significativas quanto aos valores da $\delta^{13}\text{C}$ entre espécies decíduas e sempre verdes, nossas análises morfológicas confirmaram a hipótese de que os atributos morfológicos foliares das espécies sempre verdes estão mais associados a mecanismos conservativos e de tolerância ao déficit hídrico (ISHIDA et al. 2006; SOUZA et al., 2020). Área foliar específica, densidade e suculência são descritos como características preditoras dos diferentes mecanismos utilizados por plantas em respostas às oscilações ambientais. A menor área foliar específica, assim como os maiores valores de suculência e densidade foliar em espécies sempre verdes de ambas as florestas refletem o caráter conservativo em recursos adotado por essas espécies, especialmente em locais sujeitos ao déficit hídrico sazonal (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Tem sido relatado que espécies sempre verdes exibem mecanismos de tolerância a seca, enquanto as espécies decíduas apresentam comportamento de evitamento da seca, como a perda foliar por exemplo (FU et al. 2012; SOUZA et al., 2015). Espécies sempre verdes sustentam suas folhas por mais tempo, necessitando de investimentos em mecanismos que façam com que esse órgão seja mais resistente a injúrias mecânicas e a herbivoria, uma vez que o custo metabólico para a produção de novas folhas seria alto e desvantajoso (ROSADO; MATTOS, 2007). Assim, o aumento em densidade foliar e decréscimo na área foliar específica em espécies sempre verdes podem estar relacionados ao maior tempo de vida da folha, resultado de maior investimento em C na construção dos tecidos foliares. Por outro lado, espécies decíduas exibem comportamento mais aquisitivo dos recursos, resultando em folhas com elevada área foliar específica e baixa densidade foliar (ROSADO; MATTOS, 2007). Esses resultados confirmam o *trade-off* existente entre longevidade e aquisição de recursos, condizentes com o espectro global de economia foliar (WRIGHT et al., 2004).

Os atributos morfológicos foliares relacionados a conservação da água foram mais pronunciados em espécies da FES, em especial nas espécies sempre verdes, do que nas espécies da FESV. O registro das características morfológicas relacionadas a conservação de água foi mais marcante para o ambiente de maior restrição hídrica o que evidencia que a falta de água sazonal pode condicionar modificações em escala morfológica em espécies arbóreas, fazendo com que estas espécies lidem de forma mais eficaz com a baixa disponibilidade hídrica. O caráter mais conservativo das espécies da FES em atributos foliares já era esperado, tendo em vista os fatores edafoclimáticos do ambiente. A FES está situada em uma região de planície, sujeita a elevada irradiância e ventos fortes (VILLELA et al., 2006). Embora as diferenças nas taxas pluviométricas entre os dois ambientes não sejam marcantes, as condições microclimáticas da FESV, como a neblina constante, podem favorecer espécies que possuem mecanismos mais aquisitivos (baixa suculência e densidade foliar, maior investimento em área foliar específica).

Apesar das espécies sempre verdes terem exibido as características morfológicas foliares mais pronunciadas em relação a conservação da água, o mesmo padrão não foi visto em relação a densidade do lenho. Comumente, árvores com densidade do lenho elevada e, conseqüentemente maior segurança hidráulica, estão associadas às espécies sempre verdes (GOLDSTEIN et al., 1989; FU et al., 2012), tendo em vista a necessidade de manutenção do

fluxo contínuo de água para o dossel durante todo o ano. Nossos resultados contrastam com os descritos em outros ambientes expostos a seca sazonal na China (CHEN; ZHANG; CAO, 2008; FU et al., 2012) e Venezuela (SOBRADO, 1993). No entanto, existem evidências de que a resistência dos vasos condutores às cavitações possa ser independente da fenologia (BRODRIBB et al. 2003 ; CHOAT et al. 2007). A existência de controvérsias quanto às características hidráulicas de espécies sempre verdes e decíduas e a falta de análises específicas no trabalho, tais como análises de anatomia do lenho, curva de vulnerabilidade hidráulica, nos limita a inferir respostas mais contundentes.

Como já apontado, são inúmeras as formas como as plantas podem conservar água e usar esses recursos de forma mais eficiente (VITÓRIA; ALVES; SANTIAGO, 2019). É bem fundamentada a existência de coordenação funcional entre as trocas gasosas e a condutividade hidráulica entre espécies arbóreas (CHEN; ZHANG; CAO, 2008; PIVOVAROFF; SACK; SANTIAGO, 2014). A correlação entre as características fotossintéticas e hidráulicas reflete um equilíbrio entre a assimilação de C e a capacidade de transporte de água (CHEN; ZHANG; CAO, 2008; MARKESTEIJN et al., 2010). A correlação negativa entre a densidade do lenho e $\delta^{13}\text{C}$ sustentam essa afirmação, tendo em vista que o sistema vascular é responsável pelo fornecimento de água às folhas e, assim, exerce influência nas taxas de transpiração e fotossíntese (CHEN; ZHANG, CAO, 2008; FU et al., 2012). Estudos fenológicos evidenciam que a densidade do lenho é inversamente proporcional à capacidade de armazenamento de água (LIMA; RODAL, 2010; GALVÃO et al., 2021), e que a avaliação destes atributos em espécies lenhosas que ocorrem em ambientes submetidos a déficit hídrico (moderado a severo) oferecem respostas eficientes na determinação de estratégias adaptativa a seca, a alta densidade do lenho em algumas espécies é reflexo de adaptações ao déficit hídrico (LARCHER et al., 2006). O lenho destas espécies funciona como um reservatório de água para suprimento durante a fotossíntese em épocas em o recurso é mais limitado, desta forma, espécies que apresentam densidade do lenho baixa possuem maior capacidade em sustentar altas taxas fotossintéticas, o que poderia levar a redução da discriminação isotópica de C.

Ao analisarmos atributos morfológicos foliares e do lenho, além da composição elementar e isotópica do C e N, esperávamos encontrar evidências suficientes para agrupar as espécies em estudos em função da fenologia foliar. Entretanto, contrariamente à nossa

hipótese, os atributos utilizados não foram suficientes para que este objetivo pudesse ser alcançado. A PCA evidenciou a formação de dois grandes grupos a depender da floresta, com as espécies da FES a esquerda e da FESV à direita da ordenação espacial. Mesmo dentro de cada agrupamento de floresta, não é perceptível a separação entre espécies sempre verdes e decíduas. Os principais atributos que contribuíram para esta distribuição espacial foi a densidade foliar, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ e densidade do lenho. Isto sugere que a similaridade dos atributos utilizados seja preponderantemente direcionada pelo ambiente e não pelo grupo fenológico. Como já evidenciado, características ambientais, como o clima, são fatores importantes e podem provocar fortes diferenças em estratégias funcionais entre espécies que ocorrem em diferentes locais ou, mesmo em um mesmo ambiente. Trabalhos conduzidos em florestas brasileiras realçam o papel que o ambiente possui como condicionador de diferenças entre as espécies (VITORIA et al., 2018). Um exemplo evidente em nosso estudo são as diferenças de valor de $\delta^{15}\text{N}$ e N elementar entre as florestas. A maior concentração de N elementar na FES indica que nesse ambiente o nutriente está disponível em maior quantidade e/ou que a ciclagem ocorra mais rápida, em compensação os valores negativos de N na FESV apontam para menor disponibilidade do elemento.

O N foliar é fortemente associado a quantidade de enzimas fotossintéticas (CORNWELL et al., 2018). Os valores elevados em N foliar nas espécies decíduas da FES podem indiretamente sugerir maior capacidade de assimilação fotossintética e, ao que se sabe, uma maior capacidade fotossintética se traduz em maior C foliar (BURTON et al., 2020). Como consequência, a planta pode ajustar a morfologia e bioquímica da folha, maximizando os processos assimilativos de C.

Assim como os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e N elementar, atributos foliares relacionados com maior capacidade de armazenamento de água diferiram significativamente entre as florestas. Densidade e suculência foliar são altamente correlacionadas, tendo em vista que folhas suculentas possuem mais camadas de parênquima paliçádico (ROSADO et al., 2007). Como consequência a essa característica a folha torna-se mais densa, uma vez que há mais estruturas de sustentação e, desta forma, maior estoque de carbono. Esses atributos possuem importância especial em ambientes em que a disponibilidade hídrica é limitada, a água armazenada nessas camadas adicionais de tecido pode ser utilizada em épocas de escassez. Similarmente, a menor densidade do lenho também favorece espécies em ambientes em que

a água é limitada (SOBRADO et al., 1993; FU et al., 2012). Todos os atributos foliares relacionados a maior estocagem de água foram mais evidentes em espécies da FES, podemos atribuir esses resultados à menor disponibilidade de água nesse ambiente.

As plantas respondem de forma distinta às oscilações ambientais, adequando suas estratégias adaptativas em maximizar o ganho de recursos em ambientes que favoreçam essas estratégias, assim como o investimento em mecanismos que produzam o efeito contrário em ambientes que impõem limitações, em especial a hídrica. Nesse sentido, a descrição destas estratégias é essencial ao entendimento da estrutura e funcionamento destes ecossistemas.

6. Considerações finais

Nossos resultados evidenciam o valor dos atributos funcionais no auxílio da compreensão dos mecanismos morfofisiológicos em espécies sempre verdes e decíduas e fornecem informações adicionais para o entendimento mais amplo da rica biodiversidade dos ambientes tropicais, auxiliando a caracterização de processos em diferentes níveis de organização.

A $\delta^{13}\text{C}$ não foi um bom atributo para distinguir grupos fenológicos nos ambientes estudados, evidenciando a necessidade de se aliar esta ferramenta a outras para amplo uso na determinação da fenologia foliar. A $\delta^{15}\text{N}$ foi eficiente em identificar a região de origem das amostras, mas também não distinguiu entre os grupos fenológicos.

As espécies sempre verdes de ambos os ambientes apresentaram atributos morfológicos foliares que confirmam o caráter conservativo dessas espécies, tais como baixa área foliar específica e alta suculência e densidade foliar. Entretanto, a baixa densidade do lenho para este grupo está em contradição com o que é esperado para espécies conservativas.

A similaridade funcional dos atributos utilizados nessa análise foi preponderantemente direcionada pelo ambiente e não pelo grupo fenológico.

7. Referências bibliográficas

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p.711-728, 2013.
- AMORIM, M. W.; MELO JÚNIOR, J. C. F. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. **Rodriguésia**, v. 68, n. 2, p.545-555, 2017.
- ANTUNES JUNIOR, M. Z. et al. Métodos não destrutivos para estimativa de densidade de área foliar em mangueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 12, p.1624- 1630, 2009.
- APGAUA, D. M. G.; ISHIDA, F. Y.; TNG, D. Y. P.; LAIDLAW, M. J.; SANTOS, R. M.; RUMMAN, R.; EAMUS, Derek; HOLTUM, Joseph A. M.; LAURANCE, Susan G. W. Functional Traits and Water Transport Strategies in Lowland Tropical Rainforest Trees. **Plos One**, v. 10, n. 6, p. 1-19, 2015.
- ARRUDA, D. M.; EISENLOHR, P. V. Analyzing the edge effects in a Brazilian seasonally drytropical forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 1, p. 169–175, 2016.
- ÁVILA-LOVERA, Eleinis; URICH, Rosa; CORONEL, Ilsa; TEZARA, Wilmer. Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. **Tree Physiology**, v. 39, n. 9, p.1561-1571, 2019.
- BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame dacaatinga brasileira. **Revista Ciencia Agronomica**, v. 44, n. 1, p. 192–198, 2013.
- BOEGER, Maria Regina Torres; GLUZEZAK, Renata Maria. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**, v. 61, n. 1-2, p.73-82, 2006.
- BONAN, Gordon B.; LEVIS, Samuel; SITCH, Stephen; VERTENSTEIN, Mariana; OLESON, Keith W.. A dynamic global vegetation model for use with climate models: concepts and description of simulated vegetation dynamics. **Global Change Biology**, v. 9, n. 11, p. 1543-1566, 2003.
- BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M.; EDWARDS, E. J.; GUTIÉRREZ, M. V. Relationsbetween stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry foresttrees. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 3, p. 443-450, 2003.
- BURTON, Julia I.; PERAKIS, Steven S.; BROOKS, J. Renée; PUETTMANN, Klaus J.. Trait integration and functional differentiation among co–existing plant species. **American Journal Of Botany**, v. 107, n. 4, p. 628-638, 2020.

- CALLEGARO, Rafael Marian et al. Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional decidual ripária em Jaguari, RS: Structure of the tree component of a riparian seasonal decidual forest in Jaguari, RS, Brazil. **Ciência Rural**, v. 42, n. 2, p.305-311, 2012.
- CAMPELO, David de Holanda et al. Características morfofisiológicas foliares e estado nutricional de seis espécies lenhosas em função da disponibilidade de água no solo. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 3, p.924-936, 2018.
- CAXITO, Fabrício A.; SILVA, Almir Vieira. Isótopos estáveis: fundamentos e técnicas aplicadas à caracterização e proveniência geográfica de produtos alimentícios.. **Geonomos**, p.10-17, 2015.
- CERNUSAK, Lucas A. et al. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. **New Phytologist**, v. 200, n. 4, p.950-965, 2013.
- CHAVE, Jérôme; MULLER-LANDAU, Helene C.; BAKER, Timothy R.; EASDALE, Tomás A.; STEEGE, Hans Ter; WEBB, Campbell O.. REGIONAL AND PHYLOGENETIC VARIATION OF WOOD DENSITY ACROSS 2456 NEOTROPICAL TREE SPECIES. **Ecological Applications**, v. 16, n. 6, p. 2356-2367, 2006.
- CHEN, Jun-Wen; ZHANG, Qiang; CAO, Kun-Fang. Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. **Ecological Research**, v. 24, n.1, p. 65-73, 2008.
- CHOAT, Brendan; SACK, Lawren; HOLBROOK, N. Michele. Diversity of hydraulic traits in nine Cordia species growing in tropical forests with contrasting precipitation. **NewPhytologist**, v. 175, n. 4, p. 686-698, 2007.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H. Ter; MORGAN, H. D.; HEIJDEN, M.G. A. van Der. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plantfunctional traits worldwide. **Australian Journal Of Botany**, v. 51, n. 4, p.335-380, 2003.
- CORNWELL, William K.; WRIGHT, Ian J.; TURNER, Joel; MAIRE, Vincent; BARBOUR, Margaret M.; CERNUSAK, Lucas A.; DAWSON, Todd; ELLSWORTH, David; FARQUHAR, Graham D.; GRIFFITHS, Howard. Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C3plants worldwide. **Global Ecology And Biogeography**, v. 27, n. 9, p. 1056-1067, 2018.
- COSTA, Leticia Celise Ballejo da; GUASSELLI, Laurindo Antonio. Dinâmica sazonal de remanescentes da mata atlântica, a partir de séries temporais ndvi/modis / seasonal

- dynamics of the remaining atlantic forest, from a time series ndvi/modis. **Geo Uerj**, n. 30, p.214-239, 2017.
- DAWSON, Todd E. et al. Stable Isotopes in Plant Ecology. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, v. 33, n. 1, p.507-559, 2002.
- DIAS, Jadson Dezincourt. **Composição isotópica e fluxos de CO2 em área de Cerrado (Parque Estadual de Vassununga, SP)**. 2009. 96 f. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.
- EHLERINGER, James R.; COOPER, Tamsie A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. **Oecologia**, v. 76, n. 4, p. 562-566, 1988.
- FARQUHAR, G; RICHARDS, R; Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes Aust. **J. Plant Physiol.**, v. 11, p. 539 – 552, 1984.
- FARQUHAR, J.R. EHLERINGER, K.T. Hubick. Carbon isotope discrimination and photosynthesis Annu. **Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, 40, pp. 503-537, 1989.
- FIGUEIREDO, K. V. **Ecofisiologia de duas espécies lenhosas, sempre-verde e decídua: estudo de caso com Cynophalla flexuosa e Annonaleptopetalaem Floresta Tropical Sazonal Seca**. Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.
- FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; KOZOVITS, A. R.; RUNDEL, P.; CORADIN, Vera T. R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 326-335, 9 dez. 2005.
- FU, Pei-Li; JIANG, Yan-Juan; WANG, Ai-Ying; BRODRIBB, Tim J.; ZHANG, Jiao-Lin; ZHU, Shi-Dan; CAO, Kun-Fang. 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**, v. 110, n. 1, p. 189-199, 2012.
- FUNCH, Ligia Silveira; PUNCH, Roy; BARROSO, Graziela Maciel. Phenology of Gallery and Montane Forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 40-50, 2002.
- FUNCH, Roy Richard; HARLEY, Raymond Mervyn; FUNCH, Ligia Silveira. Mapping and evaluation of the state of conservation of the vegetation in and surrounding the Chapada Diamantina National Park, NE Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 2, p. 21, 2009.
- FURQUIM, L. C. et al. Relação entre plantas nativas do Cerrado e água. **Científica - Multidisciplinary Journal**, v. 5, n. 2, p. 146–156, 2018.

- GALVÃO, Fernanda Gomes; LIMA, André Luiz Alves de; OLIVEIRA, Clemir Candeia de; SILVA, Valdemir Fernando; RODAL, Maria Jesus Nogueira. The importance of wood density in determining the phenology of tree species in a coastal rain forest. **Biotropica**, v. 8, n. 1, p. 1-8. 2021.
- GATICA, Mario Gabriel; ARANIBAR, Julieta N; PUCHETA, Eduardo. Environmental and species-specific controls on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in dominant woody plants from central- western Argentinian drylands. **Austral Ecology**, v. 42, n. 5, p.533-543, 2016.
- GOLDSTEIN, G.; RADA, F.; RUNDEL', P.; AZOCAR, A.; OROZCO, A. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. **Annales Des Sciences Forestières**, v. 46, p. 448-453, 1989.
- GONZAGA, A. P. D. et al. Similaridade florística entre estratos da vegetação em quatro Florestas Estacionais Deciduais na bacia do Rio São Francisco. **Rodriguesia**, v. 64, n.1, p. 11–19, 2013.
- H AidAR, Ricardo Flores; FAGG, Jeanine Maria Felfili; PINTO, José Roberto Rodrigues; DIAS, Ricardo Ribeiro; DAMASCO, Gabriel; SILVA, Lucas de Carvalho Ramos; FAGG, Christopher William. Florestas estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins, Brasil: parâmetros estruturais, classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. **Acta Amazonica**, v. 43, n. 3, p. 261-290, 2013.
- HARTMAN, Gideon; DANIN, Avinoam. Isotopic values of plants in relation to water availability in the Eastern Mediterranean region. **Oecologia**, v. 162, n. 4, p.837-852, 2009.
- HIDAKA, Amane; KITAYAMA, Kanehiro. Relationship between photosynthetic phosphorus-use efficiency and foliar phosphorus fractions in tropical tree species. **Ecology And Evolution**, v. 3, n. 15, p. 4872-4880, 2013.
- IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico: inventário das formações florestais e campestres: técnicas e manejo de coleções botânicas: procedimentos para mapeamentos. 2. ed. Rio de Janeiro, 2012. 272 p.
- ICMBio. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. **Plano de manejo do parque nacional da chapada diamantina**. Brasília, 2007. Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgs-unidades/coservacao/parna_chapada_diamantina.pdf. Acesso em maio de 2020.
- INEA. Instituto Estadual do Ambiente. **Plano de manejo da Reserva ecológica estadual de guaxindiba**. Rio de Janeiro, jun. 2010. Disponível em: <http://www.inea.rj.gov.br/wp-content/uploads/2019/01/EEEG-PM.pdf>. Acesso em: maio de 2020.
- ISHIDA, A.; DILOKSUMPUN, S.; LADPALA, P.; STAPORN, D.; PANUTHAI, S.; GAMO, M.; YAZAKI, K.; ISHIZUKA, M.; PUANGCHIT, L. Contrasting seasonal

- leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. **Tree Physiology**, v. 26, n. 5, p. 643-656, 2006.
- IVANAUSKAS, Natalia; MONTEIRO, REINALDO; Rodrigues, Ricardo. Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu Phytogeographical classification of the Upper Xingu River forest. *Acta Amazonica*. 387. 387-402, 2008.
- JUNCA FA, FUNCH LS, ROCHA W (eds) Biodiversidade e conservação da Chapada Diamantina. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2005.
- KILCA, R. et al. Diferenças edáficas e estruturais entre duas florestas estacionais no bioma Cerrado. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 4, n. 3, p. 150–163, 2009.
- KLUGE, M.; TING, I.P. **Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation**. Berlin, Springer-Verlag, 1978.
- LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. 3ª ed. Editora RiMa. São Carlos – SP, 2006. 529 p
- LEFFLER, A. Joshua; ENQUIST, Brian J.. Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste, Costa Rica: comparison across tropical forests and tree life history. : comparison across tropical forests and tree life history. **Journal Of Tropical Ecology**, v. 18, n. 1, p. 151-159, 2002.
- LENZA, Eddie; KLINK, Carlos Augusto. 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.
- LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v.74, n.11, p.1363- 1373, 2010.
- MACHADO, Daniel Nolasco et al. Enriquecimento e alocação de 13C em plantas de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, n. 3, p.857-866, 2011.
- MANTOVANI, André. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives Of Biology And Technology**, v. 42, n. 1, p.1-9, 1999.
- MARKESTEIJN, Lars; POORTER, Lourens; PAZ, Horacio; SACK, Lawren; BONGERS, Frans. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 1, p. 137-148, 15 out. 2010.
- MARSHALL, John D.; ZHANG, Jianwei. Carbon Isotope Discrimination and Water-Use Efficiency in Native Plants of the North-Central Rockies. **Ecology**, v. 75, n. 7, p. 1887- 1895, 1994.

- 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**. Oficina de Textos, 2009. 144p.
- MARTINS, Ana Carolina Ferreira et al. Capacidade adaptativa de espécies do cerrado utilizadas em áreas de recuperação ambiental1. **Revista Árvore**, v. 39, n. 3, p.543-550, 2015.
- MELO JÚNIOR, João Carlos Ferreira de; BONA, Cleusa; CECCANTINI, Gregório. Anatomiafoliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. **Biotemas**, v. 25, n. 4, p.29-36, 2012.
- MILES, Lera; NEWTON, Adrian C.; DEFRIES, Ruth s; RAVILIOUS, Corinna; MAY, Ian; BLYTH, Simon; KAPO, Valerie; GORDON, James e. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal Of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.
- MOONEY, Harold A.; BULLOCK, Stephen H.; MEDINA, Ernesto. Introduction. **Seasonally Dry Tropical Forests**, p. 1-8, 24, 1995.
- NEVES, S. P. S.; FUNCH, R.; CONCEIÇÃO, A. A.; MIRANDA, L. A. P.; FUNCH, L. S. What are the most important factors determining different vegetation types in the Chapada Diamantina, Brazil? **Brazilian Journal Of Biology**, v. 76, n. 2, p. 315-333, 2016.
- NIINEMETS, Ülo; KULL, Kalevi. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. **Acta Oecologica**, v. 24, n. 4, p. 209-219, 2003.
- OLIVEIRA-FILHO, Ary T. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema—prático e flexível—ou uma injeção a mais de caos? **Rodriguésia**, p. 237-258, 2009.
- OMETTO, Jean P. H. B. et al. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry**, v. 79, n. 1-2, p.251-274, 2006.
- ONODA, Y.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T.. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. **Functional Ecology**, v. 18, n. 3, p. 419-425, 2004.
- PAGLIA, Adriano; PINTO, Luiz. **Biodiversidade da Mata Atlântica**. In: Marone E, Riet D, Melo T (eds) *Brasil Atlântico: um país com a raiz na mata*. Instituto BioAtlântica, Rio de Janeiro, 2010. p. 102-129

- PALHARES, Dario; FRANCO, Augusto César; ZAIDAN, Lílian Beatriz Penteadó. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal Of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167, 2013.
- PINZÓN-TORRES, Javier Alberto; SCHIAVINATO, Marlene Aparecida. Crescimento, eficiência fotossintética e eficiência do uso da água em quatro espécies de leguminosas arbóreas tropicais. **Hoehnea**, v. 35, n. 3, p. 395-404, 2008.
- PIREDA, Saulo; OLIVEIRA, Dhiego da Silva; BORGES, Neilor Lacorte; FERREIRA, Gabriello Amaral; BARROSO, Laura Mathias; SIMIONI, Priscila; VITÓRIA, Angela Pierre; CUNHA, Maura da. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. **Environmental And Experimental Botany**, v. 164, p. 190-202, 2019.
- PIVOVAROFF, Alexandria L.; SACK, Lawren; SANTIAGO, Louis S. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. **New Phytologist**, v. 203, n. 3, p. 842-850, 2014.
- POWERS, Jennifer S.; TIFFIN, Peter. Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p.927-936, 2010.
- PUGAS, Rejane Martins et al. *Himatanthus bracteatus* (A. DC.) Woodson (Apocynaceae): phenology, morphology, and floral biology of a species endemic to the Atlantic Forest. **Hoehnea**, v. 45, n. 3, p.405-412. 2018.
- RABELO, Felipe Rodrigo de Carvalho et al. DINÂMICA DA VEGETAÇÃO EM UM FRAGMENTO DE MATA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL. **Ciência Florestal**, v. 25, n. 1, p. 23-36, 2015.
- REICH, Peter B.; WRIGHT, Ian J.; LUSK, Christopher H. PREDICTING LEAF PHYSIOLOGY FROM SIMPLE PLANT AND CLIMATE ATTRIBUTES: a global glopnet analysis. **Ecological Applications**, v. 17, n. 7, p. 1982-1988, 2007.
- REZENDE, C.L.; SCARANO, F.R.; ASSAD, E.D.; JOLY, C.A.; METZGER, J.P.; STRASSBURG, B.B.N.; TABARELLI, M.; FONSECA, G.A.; MITTERMEIER, R.A. From hotspot to hopespot: an opportunity for the brazilian atlantic forest. **Perspectives In Ecology And Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, out. 2018.
- RIBEIRO, Milton Cezar; METZGER, Jean Paul; MARTENSEN, Alexandre Camargo; PONZONI, Flávio Jorge; HIROTA, Márcia Makiko. 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.
- ROSADO, Bruno Henrique Pimentel; MATTOS, Eduardo Arcoverde de. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p.741-752, 2007.
- SCHUMACHER, Mauro Valdir et al. Aporte de serapilheira e nutrientes em uma floresta estacional decidual na região central do rio grande do sul. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 2, p.532-541, 2018.
- SILVA, Maria Amanda Menezes. **Estratégias funcionais de plantas arbóreas em uma cronossequência na floresta tropical úmida**. 2015. 95 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Ceará, 2015.
- SOBOLESKI, Vanessa Fátima; HIGUCHI, Pedro; SILVA, Ana Carolina da; LOEBENS, Rodineli; SOUZA, Karine; BUZZI JUNIOR, Fernando; LIMA, Carla Luciane; CRUZ, Aline Pereira; SILVA, Mariele Alves Ferrer da; DALLABRIDA, Juliana Pizutti. Variação de atributos funcionais do componente arbóreo em função de gradientes edáficos em uma floresta nebulosa no sul do Brasil. **Rodriguésia**, v. 68, n. 2, p.291-300, 2017.
- SOBRADO, M. A. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. **Oecologia**, v. 96, n. 1, p. 19-23, out. 1993.
- SOBRADO, M.A.; EHLERINGER, J.R.. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. **Flora**, v. 192, n. 2, p. 121-124, 1997.
- SOH, Wu Kuang; YIOTIS, Charilaos; MURRAY, Michelle; PARNELL, Andrew; WRIGHT, Ian J.; SPICER, Robert A.; LAWSON, Tracy; CABALLERO, Rodrigo; MCELWAIN, Jennifer C. Rising CO₂ drives divergence in water use efficiency of evergreen and deciduous plants. **Science Advances**, v. 5, n. 12, p. 1-11. 2019.
- SOUZA, Anderson Fernandes; ROCHA JUNIOR, Elio de Oliveira; LAURA, Valdemir Antônio. Desenvolvimento inicial e eficiência de uso de água e nitrogênio por mudas de *Decalophyllum brasiliense*, *Eucalyptus urograndis*, *Tabebuia impetiginosa* e *Toona ciliata*. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 4, p.1465-1477, 2018.
- SOUZA, Bruno Cruz de et al. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, v. 66, n. 1, p.21-2015.
- SOUZA, Bruno Cruz de; CARVALHO, Ellen Cristina Dantas; OLIVEIRA, Rafael S.; ARAUJO, Francisca Soares de; LIMA, André Luiz Alves de; RODAL, Maria Jesus Nogueira. Drought response strategies of deciduous and evergreen woody

- species in a seasonally dry neotropical forest. **Oecologia**, v. 194, n. 1-2, p. 221-236, 2020.
- SOUZA, Karine et al. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, v. 68, n. 4, p.1165-1175, 2017.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed., Artmed, 2013. 918 p.
- VALDERRAMA, Maribel Yesenia Vasquez; SOLORZA-BEJARANO, Jairo. Agrupación funcional de especies vegetales para la restauración ecológica de ecosistemas de montaña, Bogotá, Colombia. **Colombia Forestal**, v. 21, n. 1, p.5-17, 2017.
- VILLELA, Dora Maria; NASCIMENTO, Marcelo T.; ARAGAO, Luiz Eduardo O. C.; GAMA, Deborah M. da. 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.
- VITÓRIA, Angela Pierre et al. Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. **Journal Of Tropical Ecology**, v. 34, n. 2, p.145-156, 2018.
- VITÓRIA, Angela Pierre et al. Using leaf $\delta^{13}C$ 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, Angela Pierre; ALVES, Luciana F.; SANTIAGO, Louis S. Atlantic forest and leaf traits: an overview. **Trees**, v. 33, n. 6, p. 1535-1547, 2019.
- VORONIN, P. Yu. et al. Isotope composition of carbon and nitrogen in tissues and organs of *Betula pendula*. **Russian Journal Of Plant Physiology**, v. 64, n. 2, p.184-189, 2017.
- WANG; CHEN. Leaf Age Compared to Tree Age Plays a Dominant Role in Leaf $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of Qinghai Spruce (*Picea crassifolia* Kom.). **Forests**, v. 10, n. 4, p.310-323, 2019.
- WILSON, Peter J.; THOMPSON, Ken; HODGSON, John G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 155-162, 1999.
- WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, Byron B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486-493, 1991.
- WORBES, M.; BLANCHART, S.; FICHTLER, E. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica--a multifactorial study. **Tree Physiology**, v. 33, n. 5, p.527-536, 2013.

WRIGHT, Ian J.; REICH, Peter B.; WESTOBY, Mark; ACKERLY, David D.; BARUCH, Zdravko; BONGERS, Frans; CAVENDER-BARES, Jeannine; CHAPIN, Terry; CORNELISSEN, Johannes H. C.; DIEMER, Matthias. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-82, 2004.

8. Apêndices

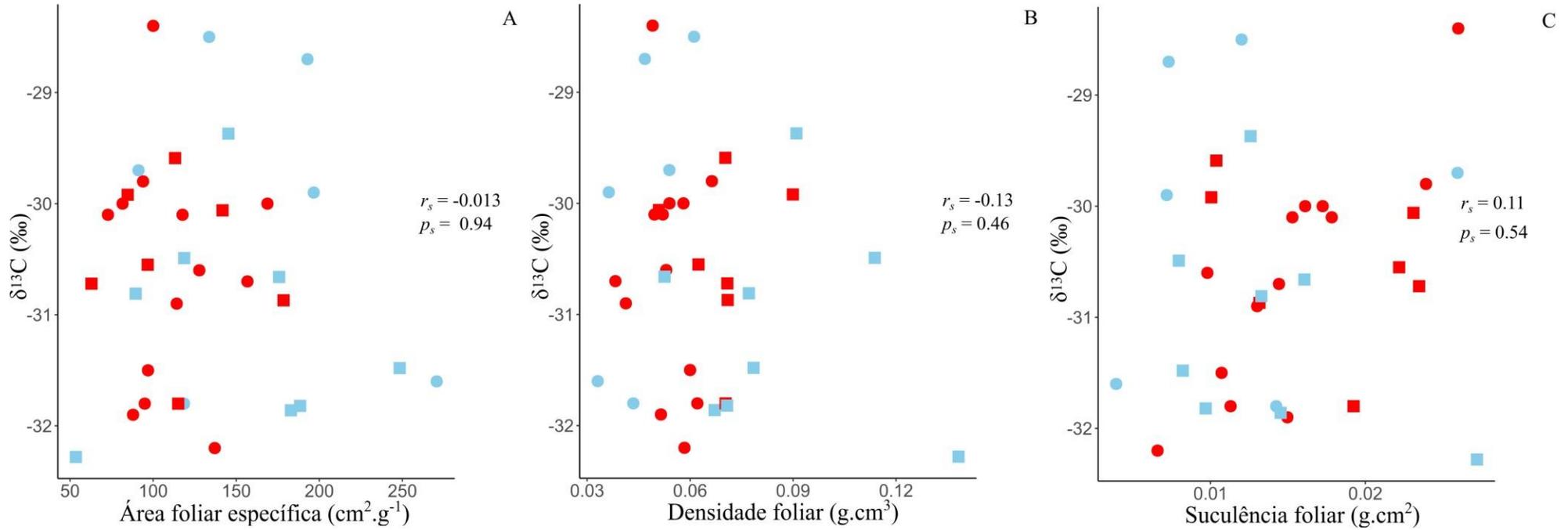


Figura 11: Correlação entre composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e atributos morfológicos foliares de espécies decíduas (azul) e sempre verdes (vermelho) em duas florestas estacionais: semidecidual (quadrados) e sempre verde (círculos).

Tabela 1: Contribuição individual de cada atributo à análise de componentes principais da figura 9, em espécies decíduas e sempre verdes em duas florestas estacionais. AFE: área foliar específica; DEF: densidade foliar; SUC: suculência foliar; DEM: densidade do lenho; $\delta^{13}\text{C}$: composição isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$: composição isotópica de nitrogênio.

Atributos	PC1 (33.24%)	PC2 (30.44%)
$\delta^{13}\text{C}$	0.08	0.48
$\delta^{15}\text{N}$	-0.50	-0.29
AFE	0.46	-0.30
DEF	-0.56	-0.25
DEM	-0.005	-0.56
SUC	-0.44	0.45