

**INFLUÊNCIA DO HÁBITO FOLIAR E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA
FUNCIONALIDADE EM FLORESTAS SECAS**

DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY

RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

ABRIL-2022

**INFLUÊNCIA DO HÁBITO FOLIAR E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA
FUNCIONALIDADE EM FLORESTAS SECAS**

DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY

RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

ABRIL-2022

INFLUÊNCIA DO HÁBITO FOLIAR E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA FUNCIONALIDADE EM FLORESTAS SECAS

DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO

Tese 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 Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dr^a. Angela Pierre Vitória

Coorientador: Dr. Marcelo Trindade Nascimento

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

ABRIL-2022

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

R484 Ribeiro, Douglas Rodrigues.

INFLUÊNCIA DO HÁBITO FOLIAR E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA FUNCIONALIDADE EM FLORESTAS SECAS / Douglas Rodrigues Ribeiro. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2022.

110 f. : il.

Inclui bibliografia.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2022.

Orientadora: Angela Pierre Vitoria.

Coorientador: Marcelo Trindade Nascimento.

1. Hábitos foliares. 2. Sazonalidade climática. 3. Atributos funcionais. 4. "trade off". I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

INFLUÊNCIA DO HÁBITO FOLIAR E SAZONALIDADE CLIMÁTICA NA FUNCIONALIDADE EM FLORESTAS SECAS

DOUGLAS RODRIGUES RIBEIRO

Tese 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 Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em 01 de abril de 2022


Comissão examinadora:



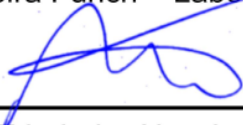
Dr^a. Karla Maria Pedra de Abreu – Laboratório de Botânica/ I FES



Dr^a. Maura da Cunha – Laboratório de Ciências Ambientais/UENF

 Documento assinado digitalmente
LIGIA SILVEIRA FUNCH
Data: 03/08/2022 15:40:42-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Dr^a. Ligia Silveira Funch – Laboratório de Botânica/UEFS



Dr. Marcelo Trindade Nascimento – Laboratório de Ciências Ambientais/UENF
(Coorientador)



Dr^a. Angela Pierre Vitória – Laboratório de Ciências Ambientais/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 Tese intitulada “**Influência do hábito foliar e sazonalidade climática na funcionalidade em florestas secas**” de autoria de Douglas Rodrigues Ribeiro, defendida no dia 01 de abril de 2022.

Campos dos Goytacazes, 22 de agosto de 2022

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



Documento assinado eletronicamente por **Marina Satika Suzuki, Coordenadora**, em 22/08/2022, às 11:20, 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 **38218307** e o código CRC **B8EC2BB1**.

Referência: Processo nº SEI-260009/002124/2021

SEI nº 38218307

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

Dedico este trabalho a todos que de alguma forma me ajudaram a completar esta jornada, em especial minha esposa Mayara, meus pais Luís e Gecilda, minha avó Georgina e minha orientadora Angela.

AGRADECIMENTOS

Desde o Início desta jornada, muitos foram os problemas, perrengues, trabalhos e esforços pelos quais passei para que meu objetivo se tornasse realidade. Tive o apoio de muitas pessoas para que eu nunca deixasse de acreditar que tudo seria possível se eu acreditasse em mim e me mantivesse firme em todas as minhas decisões.

Dentre as pessoas que me ajudaram, eu tenho que agradecer algumas de forma mais especial, iniciando pela minha avó Georgina, que todas as noites reza pela minha vida e meu sucesso e que sempre me dizia que estudar é o maior bem que eu poderia fazer por mim.

A minha esposa Mayara que foi a pessoa que mais me incentivou a buscar a seleção do doutorado, voltar a minha área de formação e me dedicar ao processo seletivo que nem eu acreditava que seria possível passar. Foi com ela que tudo isso foi possível, me ajudando a estudar durante as madrugadas, preparando algo para eu comer enquanto estudava, me dava apoio durante minhas crises de desânimo.

Aos meus pais eu dedico todo meu agradecimento pelos ensinamentos da vida, por acreditar incondicionalmente na minha capacidade, pela ajuda financeira em momentos difíceis e por não me deixar desistir jamais.

Gostaria de agradecer a minha sogra Maria, minha cunhada Mariana por acreditarem em meu potencial e me ouvirem quando precisei, aos nossos almoços em reuniões familiares que sempre criou um ambiente de distração e felicidade.

Aos meus irmão Luis Roberto (Betinho) e Víctor e aos meus padrinhos Jeová (Dedé) e Cacilda que mesmo de longe torceram por mim e pela minha realização profissional.

A dona Nélia, minha amiga Ana Laura, aos padrinhos da minha esposa Maria Gorete e seu João que com suas crenças, fé e carinho me fizeram mais são e confiante.

A minha orientadora Angela, que durante todos estes anos soube entender todas as dificuldades que passei para o desenvolvimento dos meus estudos e da conclusão deste trabalho. Obrigado pelo conhecimento acadêmico adquirido, pela amizade de tantos anos e por não desistir de me orientar. Também tenho que agradecer ao meu coorientador Marcelo Trindade que me ajudou muito no início da minha tese, me auxiliando no campo, com identificação das espécies estudadas, da correção de meus trabalhos e das conversas sobre minha tese.

Aos companheiros de laboratório, doutorando Gustavo pela parceria de campo e análises de todos os dados, ao doutor Luiz pela parceria na confecção do artigo, a doutora Tatiana por nossas conversas sempre muito produtivas.

Preciso agradecer a UENF pela estrutura educacional, ao programa de pós graduação em Ecologia e Recursos Naturais e ao Laboratório de Ciências Ambientais pela possibilidade de desenvolver minha pesquisa e utilizar sua estrutura física, equipamentos e materiais, ao CNPq pela bolsa de estudo e a Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba pela disponibilização de sua estrutura física de sua sede, a toda equipe técnica que sempre se empenhou em ajudar e em especial a gestora Vânia que nunca poupou esforço em facilitar nossos estudos na região.

Preciso deixar um agradecimento póstumo ao meu sogro Edson, que foi um grande amigo e deixou saudades.

*“Nada é inventado, já que está escrito primeiro na natureza.
A originalidade consiste em voltar à origem.”*

- Antoni Gaudí

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS.....	xiii
RESUMO.....	xiv
ABSTRACT.....	xvi
ESTRUTURA DA TESE.....	xviii
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1 Florestas tropicais secas: sazonalidade e hábito foliar.....	1
1.2. Referência bibliográfica.....	4
CAPÍTULO 1: LEAF HABITS AND THEIR RELATIONSHIP WITH LEAF AND WOOD TRAITS IN TROPICAL DRY FORESTS.....	7
CAPÍTULO 2. ESTAÇÃO ECOLÓGICA ESTADUAL DE GUAXINDIBA (EEEG) ...	25
1. DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDOS.....	25
2. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA.....	27
CAPÍTULO 3 - VARIAÇÃO ANUAL NA SAZONALIDADE CLIMÁTICA ALTERA RESPOSTAS FENOLOGICAS E FUNCIONAIS ENTRE DISTINTOS HÁBITOS FOLIARES DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL.....	29
Resumo.....	29
Summary.....	30
2.1. Área, espécies e períodos de estudo.....	33
2.2. Fenologia.....	35
2.3. Análises ecofisiológicas.....	35
2.4. Pigmentos fotossintéticos.....	35
2.5. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	36
2.6. Atributos foliares.....	36
2.7. Análise de dados.....	36
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	37
4. CONCLUSÃO.....	47
ANEXOS:.....	56
CAPÍTULO 4 – DIFERENÇAS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS EM ESPÉCIES SEMPRE VERDES E DECÍDUAS EM FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL.....	62
Resumo.....	62
Abstract.....	63
1. INTRODUÇÃO.....	63
2. METODOLOGIA.....	67
2.1. Área, espécies, período de estudo.....	67
2.2. Determinações isotópicas.....	68
2.2.1. Coleta e preparo das amostras de folha para análises isotópicas.....	68
2.2.2. Determinação de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio.....	68
2.3. Atributos foliares e triangulo CSR.....	68
2.4. Análise estatística.....	69
3. RESULTADOS.....	69
4. DISCUSSÃO.....	73
5. CONCLUSÃO.....	77
6. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA.....	78
ANEXOS.....	86
CAPÍTULO 5. DISCUSSÃO GERAL.....	87
1. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	89
2. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA.....	90

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1 Scheme summarizing the main variations in leaf and wood traits and whole-plant performance between drought-deciduous and evergreen species in the local scale context of tropical dry forest. See table 1 for complementary information.....16

Fig. 2 Multivariate trait ordinations for tree and shrubs species from tropical dry forests and rainforests in the Neotropics. The global context of trait variations (yellow–red gradient in A and B) was explored relative to our dataset, which was produced in the PhenoSpace application (few key traits allowed) (Segrestin *et al.* 2021) based on Díaz *et al.* (2016)'s work. A higher number of traits were analyzed out of the global context to complement the functional evaluation (C and D). Traits' acronyms: LMA leaf mass per area, Nmass and Pmass leaf nitrogen and phosphorous contents per unit mass, LDMC leaf dry matter content, Leaf.thick leaf thickness, SDD specific stem density, Vessel. diam and Vessel. dens wood vessel diameter and density, H maximum plant height. Each point represents a species, and bigger points in C and D refer to average weights of convex hulls for each leaf habit.....18

Figura 1: Georreferenciamento de localização da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ.25

Figura 2: Caracterização climática da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba – EEG, RJ. A) Umidade do ar – HMD (%); B) Temperatura média - TMP (°C); C) Déficit de pressão de vapor – DPV (hPa); D) Umidade Relativa do Solo - URS (%), E) Temperatura média (°C) (linhas) e precipitação média (mm) (barras) da estação meteorológica de Campos dos Goytacazes da série histórica (1992-2019) em preto e dos anos de coleta de dados da tese (2017-2019) em cinza. Barras = erro padrão. 26

Figura 3: Dados de parâmetros fenológicos de cobertura de copa, brotamento e senescência para: A,D,G – Espécies sempre verdes (SV); B,E,H – Espécies decíduas (DC); C,E,I - Média do hábito foliar (SV e DC) por período (seco e chuvoso). Linhas verticais pontilhadas marcam os meses de março (final do período chuvoso – pontilhado azul) e setembro (final do período seco – pontilhado vermelho) que serviram para comparar os dois períodos sazonais do ano de 2018. Letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão.....39

Figura 4: Pigmentos fotossintéticos para espécies sempre verdes (barras pretas) e decíduas (barras cinzas) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. a – clorofila *a*; b – clorofila *b*; c - carotenóides; d - razão clorofila *a/b*; e – clorofila total/carotenóides; f – clorofila total. letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. barra de erro padrão.40

Figura 5: Fluorescência da clorofila *a* para espécies sempre verdes (preto) e decíduas (cinza) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. A – Rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm); B – Taxa variável de rendimento (Fv/F0); C - rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII); D - coeficiente de dissipação fotoquímico (qP); E - coeficiente de dissipação não-fotoquímico (qNP). Letras maiúsculas comparam diferentes

hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão. 43

Figura 6: Dados morfológicos entre espécies sempre verdes (preto) e decíduas (cinza) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. A – Espessura (mm); B – Densidade foliar (mg.m⁻³); C – Massa foliar por área (g.m⁻²). Letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão. 45

Figura 7: Análise dos componentes principais (PCA) para espécies decíduas (quadrados) e sempre verdes (círculos) no período seco (vermelho) e chuvoso (azul) em floresta estacional semidecidual. Parâmetros morfológicos (espessura foliar, densidade foliar e massa foliar por área), Fisiológicos (Fluorescência da clorofila *a* e pigmentos fotossintéticos) foram usados para desenvolvimento esta análise. 46

Figura 8: Análise do Triângulo de estratégias CSR para 12 espécies decíduas (triângulos vermelhos) e 8 sempre verdes (círculos verdes) no período seco (setembro/2018) em floresta tropical sazonalmente seca na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ/BR. Classificação realizada com base em atributos foliares, conforme proposto por Pierce *et al.* (2013). C (%), S (%) e R (%) representam, respectivamente, o percentual de estratégias competitivas (C%), de tolerância a estresses (S%) e ruderais (R%). 70

Figura 9: A) Isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e B) Isótopos de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) para 20 espécies: 8 sempre verdes (letras verdes) e 12 decíduas (letras vermelhas) na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ/BR. Barras amarelas representam o período seco e barras azuis o período chuvoso. Hachuras apontam diferenças estatísticas entre períodos para mesma espécie. Erro padrão. 72

Figura 10: Matriz de interação entre atributos para espécies decíduas (tons quentes) e sempre verdes (tons em verde) no período chuvoso (A) e seco (B). Áreas em branco não há interação significativa. Tamanho dos quadrados indica a força de correlação e a intensidade das cores indica se a correlação é positiva ou negativa. Os parâmetros analisados foram carbono total (C_T), razão carbono total/nitrogênio total (C/N), concentração isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), densidade foliar (DEN), concentração isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), Espessura foliar (ESP), índice de esclerofilia foliar (IE), massa foliar por área (MFA), Nitrogênio total (N_T), Suculência foliar (SUC) e Teor Relativo de Água (TRA). 73

LISTA DE TABELAS

Tabel 1 Summary of differences in leaf and wood traits between drought-deciduous (D) and evergreen (E) species that have been reported in the literature of tropical dry forest (local scale studies).....10

Tabela 1: Lista de espécies arbóreas selecionadas para o presente estudo na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Espécies selecionadas a partir do trabalho de *Abreu et al.*(2014) e nomenclatura atualizada e risco de ameaça de extinção pelo REFLORA¹. DC – Espécie decídua; SV – Espécie sempre verde. NE – Não Avaliada; EM – Em perigo; LC – Pouco preocupante; NT – Quase ameaçada34

Tabela 2: Lista de espécies arbóreas selecionadas para o presente estudo na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Espécies selecionadas a partir do trabalho de *Abreu et al.*(2014) e nomenclatura atualizada e risco de ameaça de extinção pelo REFLORA¹. DC – Espécie decídua; SV – Espécie sempre verde. NE – Não Avaliada; EM – Em perigo; LC – Pouco preocupante; NT – Quase ameaçada.67

Tabela 3: Análises elementares e isotópicas de carbono (C) e nitrogênio (N) no período chuvoso (dezembro/17) e período seco (agosto/18) para espécies decíduas (DC) e sempre verdes (SV). C_{Total} (%): concentração total de carbono, $\delta^{13}C$: razão isotópica de carbono, N_{Total} : concentração total de nitrogênio, $\delta^{15}N$: razão isotópica de nitrogênio, C/N: razão carbono/nitrogênio. Letras maiúsculas comparam entre hábitos foliares no mesmo período do ano e letras minúsculas comparam mesmo hábito foliar em períodos distintos. Erro Padrão.71

RESUMO

O conhecimento e a conservação das florestas tropicais se fazem necessários, pois muitos dos *hotspots* de biodiversidade estão nesta área, vários recursos são explorados para a sobrevivência da humanidade e o clima de muitos ambientes depende de sua preservação. Várias mudanças climáticas que estão ocorrendo no globo vêm sendo associadas às ações humanas como o aumento das emissões de gases do efeito estufa e o aumento dos extremos de temperatura e precipitação. Ambientes que já são naturalmente sazonais, como as florestas tropicais secas, apresentam organismos vegetais que se utilizam de atributos foliares diferenciados, como hábito foliar, para a conservação de água frente as variações climáticas sazonais ao longo do ano. Com as mudanças climáticas, este ambiente poderá ter a sazonalidade climática mais acentuada com secas e chuvas mais intensas e extremas. Entender como a sazonalidade climática e os atributos vegetais estão influenciando a funcionalidade das florestas tropicais seca é de suma importância para entender como agir em futuras ações de conservação e preservação destas florestas. Frente a isto, este trabalho teve por objetivos: relacionar a decíduidade e atributos de folha e madeira em florestas tropicais secas (capítulo 1), analisar se a variação anual na sazonalidade climática altera padrões de respostas entre distintos hábitos foliares (capítulo 2) e se há diferenças funcionais e estratégias de resistência ao déficit hídrico entre espécies sempre verdes e decíduas (capítulo 3). Os dados de campo envolveram a determinação mensal das fenofases, a concentração de pigmentos fotossintéticos, os atributos morfológicos e a determinação semestral da fluorescência da clorofila *a* em 188 indivíduos de 20 espécies (12 decíduas e 8 sempre verdes) de agosto de 2017 a setembro de 2019 em uma floresta estacional semidecidual no norte fluminense (Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba). Isótopos de C e N também foram determinados na estação chuvosa. Os dados de fenologia apontam para influência da umidade relativa na perda de folhas nas espécies decíduas. Os demais dados mostram que atributos de fluorescência da clorofila *a*, concentração de pigmentos fotossintéticos e dados morfológicos diferenciam hábitos foliares, mas não períodos do ano. Por fim, os resultados apontam para uma sobreposição de estratégias entre hábitos foliares, com 80% de todas as espécies estando no grupo das competidoras. Para a eficiência do uso da água foi observado que as espécies decíduas foram menos eficientes em comparação com as sempre verdes, se apresentando mais enriquecidas de $\delta^{13}\text{C}$. A integração entre os atributos foi modulada pela

sazonalidade, independente do hábito foliar. Os dados sugerem que a maioria das espécies apresentam estratégia ecológica competitiva com influência do hábito foliar, tendo as decíduas maiores amplitudes nas estratégias ecológicas. Podemos concluir que este estudo avançou de forma significativa nas informações sobre como diferentes hábitos foliares respondem e atuam frente a sazonalidade climática na funcionalidade de uma floresta tropical sazonal. Essa tese pode servir de base para estudos ecológicos e de conservação com foco na diferenciação de respostas entre hábitos foliares. Também podem auxiliar em trabalhos de conservação e restauração de ambientes sob condições menos favoráveis, trazendo informações pertinentes de como espécies de diferentes hábitos foliares respondem a mudanças climáticas sazonais.

Palavras-chave: Hábitos foliares, sazonalidade climática, atributos funcionais, trade off.

ABSTRACT

Knowledge and conservation of these tropical forests are necessary, as many of the biodiversity hotspots are in this area, several resources are exploited for the survival of humanity and the climate of many environments depends on their preservation. Several climate changes that are taking place on the globe have been associated with human actions such as the increase in greenhouse gas emissions and the most extreme intensities of temperature and precipitation. Environments that are already naturally seasonal, such as tropical dry forests, have plant organisms that use different leaf attributes, such as leaf habit, to conserve water in the face of seasonal climatic variations throughout the year. With climate change, this environment may have the most accentuated climatic seasonality with droughts and more intense and extreme rains. Understanding how climatic seasonality and plant attributes are influencing the functionality of tropical dry forests is of paramount importance to understand how to act in future conservation and preservation actions of this type of forest. In view of this, this study aimed to: relate deciduousness and leaf and wood attributes in tropical dry forests (chapter 1), analyze whether annual variation in climatic seasonality alters response patterns between different leaf habits (chapter 2) and whether there are functional differences and water deficit resistance strategies between evergreen and deciduous species (chapter 3). The field data involved the monthly determination of phenophases, the concentration of photosynthetic pigments, the morphological attributes and the semiannual determination of chlorophyll a fluorescence in 188 individuals of 20 species (12 deciduous and 8 evergreen) from August 2017 to September 2017. 2019. C and N isotopes were also determined in the rainy season. Phenology data point to the influence of relative humidity on leaf loss in deciduous species. The other data show that chlorophyll a fluorescence attributes, concentration of photosynthetic and morphological pigments differentiates leaf habits, but not periods of the year. Finally, the results point to an overlap of strategies between leaf habits, with 80% of all species being in the group of competitors. For the efficiency of water use, it was observed that the deciduous species were less efficient compared to the evergreen ones, being more enriched in $\delta^{13}\text{C}$. The integration between attributes was modulated by seasonality, regardless of leaf habit. The data suggest that most species present a competitive ecological strategy with influence of the foliar habit, with the deciduous ones having greater amplitudes in the ecological strategies. We

can conclude that this study has significantly advanced information on how different leaf habits respond and act in the face of climatic seasonality in the functionality of a seasonal tropical forest. This thesis can serve as a basis for ecological and conservation studies focusing on the differentiation of responses between leaf habits. They can also help in conservation work and restoration of environments under less favorable conditions, bringing relevant information on how species with different foliar habits respond to seasonal climate changes.

Keywords: Leaf habits, climatic seasonality, functional attributes, trade off.

ESTRUTURA DA TESE

A tese está apresentada em capítulos, distribuídos da seguinte forma:

1- Introdução geral abordando os pontos principais sobre florestas tropicais sazonalmente secas e o efeito da sazonalidade climática nos atributos funcionais.

2- CAPÍTULO 1 - Leaf habits and their relationship with leaf and wood traits in tropical dry forests (artigo publicado na *Trees*)

3- CAPÍTULO 2. Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG)

4- CAPÍTULO 3 - Variação anual na sazonalidade climática altera respostas fenológicas e funcionais entre distintos hábitos foliares de espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual.

5- CAPÍTULO 4 - Diferenças funcionais e estratégias ecológicas em espécies sempre verdes e decíduas em floresta estacional semidecidual.

6- Discussão geral

7- Considerações finais

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Florestas tropicais secas: sazonalidade e hábito foliar

As florestas tropicais são ambientes extremamente diversos e complexos (Morellato e Haddad, 2000; Putz *et al.*, 2001; Ter Steege *et al.*, 2013). Portanto, para melhor compreender estes ecossistemas é importante identificar quais fatores podem regular seus processos ecológicos e fisiológicos. Dentro deste grande bioma, as florestas tropicais secas são caracterizadas por maior sazonalidade e deciduidade em comparação com as florestas tropicais úmidas (Murphy e Lugo, 1986; Braga *et al.*, 2016), o que expõem sua vegetação a condições restritivas em algumas épocas do ano.

As florestas tropicais secas (FTS) são quase a metade de todos os tipos de florestas tropicais do globo, abrangendo cerca de 40%, tendo na América do Sul uma abrangência de cerca de 20% (Murphy e Lugo, 1986; Miles *et al.*, 2006). Tais florestas são caracterizadas por uma sazonalidade bem definida com períodos de seca e chuvas abundantes, sendo influenciadas pela frequência e duração do período seco. Segundo classificação climática de Köppen-Geiger, esse ambiente é classificado como clima tropical úmido-seco (Aw) ou clima de savana, onde apresenta uma estação mais seca no inverno, na qual o mês mais seco tem precipitação inferior a 60 mm e equivale a menos de 4% da precipitação anual total (McKnight *et al.*, 2000). Nestas florestas, as precipitações anuais podem variar de 500 mm a 1500 mm e duração mínima do período seco é de cinco meses (FAO 2000; Singh e Chaturvedi, 2018). Neste contexto, no Brasil, as florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) incluem a caatinga, além das florestas estacionais decíduais (FED) e semidecíduas (FES) (IBGE, 2012). Neste estudo focaremos nas FTS no capítulo 1 e na floresta estacional semidecidual (FES) nos demais capítulos.

A sazonalidade climática é determinante para a ocorrência das variações ambientais, afetando diretamente a disponibilidade hídrica, a irradiação, a temperatura e, conseqüentemente, os padrões fenológicos. Durante o período seco, algumas espécies arbóreas se utilizam da deciduidade foliar como estratégia para evitar alguns danos provocados pela restrição hídrica, sendo comum a perda total ou parcial de folhas (Lenza e Klink, 2006). Além disto, tem sido descrita a influência do hábito foliar (espécies decíduas ou sempre verdes) na eficiência do

uso da água (EUA, unidades de carbono assimilado por unidade de água transpirada), com espécies decíduas apresentando em geral menor EUA quando comparadas às espécies sempre verdes (Hasselquist *et al.*, 2010). Em contrapartida, espécies sempre verdes são mais conservativas no uso da água, apresentando baixas taxas de condutância estomática e grande sensibilidade estomática quando expostas a alta demanda evaporativa do ar (Mediavilla; Escudero, 2003).

Dependendo do tempo de exposição e intensidade das variações ambientais em que as plantas são submetidas, pode ocorrer limitação metabólica pela diminuição da produção de energia na forma de ATP, inibição das enzimas do ciclo de Calvin, podendo causar estresse oxidativo pela produção de espécies reativas de oxigênio – EROS (Lawlor e Tezara, 2009; Bertolli *et al.*, 2012). Espécies sempre verdes, tolerantes ou resistentes a seca, com folhas aclimatadas a alta irradiância apresentam defesas que amenizam ou retardam os efeitos deletérios da irradiância com o aumento na atividade de antioxidantes, sendo estes enzimáticos (dismutase do superóxido, ascorbato peroxidase e catalase) ou não enzimáticos (ascorbato, glutatona e tocoferol) (Asada, 2006; Gill e Tuteja, 2010; Del Rio, 2015). Espécies decíduas, que “evitam” a seca, tendem a ter estas defesas menos eficientes, haja vista que a eliminação das folhas em períodos secos minimiza os efeitos deletérios de EROs.

A avaliação do processo fotossintético através das análises de trocas gasosas, isótopos estáveis de carbono, fluorescência da clorofila *a* e pigmentos fotossintéticos fornece informações de suma importância para o entendimento dos efeitos das mudanças sazonais no ambiente, na fenologia e fisiologia das plantas, servindo, por exemplo, para detecção dos efeitos do estresse hídrico nos organismos (Baker, 2008; Braga *et al.*, 2016; Vitória *et al.*, 2018; Vitória *et al.*, 2019).

Apesar das variações ambientais e outros estresses, as plantas apresentam alta capacidade de responderem às variações do meio por diferentes estratégias, dentre os quais a deciduidade foliar se destaca como sendo o somatório de diversos processos fisiológicos foliares (Dexter *et al.*, 2018; Stan e Sanchez-Azofeifa, 2019). Fatores abióticos e bióticos são capazes de alterar as características estruturais das folhas, tais como a área foliar, densidade estomática, distribuição dos estômatos entre faces abaxial e adaxial, abertura estomática,

tricomas e compostos químicos para defesa, além de diversas outras estruturas microscópicas internas e externas (Gutschick, 1999). Características morfofuncionais como massa foliar específica (MFE) e densidade foliar têm se mostrado relacionadas à disponibilidade de recursos, com plantas de ambientes de recursos mais escassos apresentando maior MFE e densidade foliar, investindo mais carbono em suas folhas e mantendo-as por mais tempo (Reich *et al.*, 2003; Hoffmann *et al.*, 2005). Estudos mostram que plantas que se desenvolvem em ambientes quentes, com solos arenosos e com pouca capacidade de campo, podem apresentar folhas com características xeromórficas, mesmo que sejam oriundas de ambientes mais úmidos (Medina, 2007; Nardini, 2022).

As espécies vegetais também podem ser classificadas com base nas suas respostas estratégicas em função das condições ambientais. São três as estratégias ecológicas em que podem ser classificadas segundo Grime (2001): Competidoras – são espécies de rápido crescimento, com alta habilidade de competir e capturar recursos e que podem desenvolver alterações morfológicas e estão normalmente associadas a ambientes ricos em recursos; Tolerante ao estresse – são espécies que apresentam crescimento lento e baixa capacidade de captura de recursos, reduzida capacidade de alocação de recursos em favor do crescimento vegetativo e reprodutivo; e Ruderais – espécies com rápido ciclo de desenvolvimento, com vida curta e alocação de recursos para estruturas reprodutivas.

Com base no descrito, o presente estudo buscou trazer informações pertinentes as diferentes respostas entre sempre verdes e decíduas frente as variações sazonais de um ambiente de floresta tropical sazonalmente seca, com verões úmidos e invernos secos. Os dados deste trabalho podem trazer informações importantes a futuros estudos ambientais como a escolha de espécies para o plantio em um reflorestamento, pois o entendimento das condições do ambiente e como cada tipo de hábito foliar responde a variações climáticas podem trazer economia através da redução da morte de indivíduos.

Este trabalho também traz uma revisão sistemática sobre a distinção de respostas entre sempre verdes e decíduas frente a sazonalidade climática em florestas tropicais secas através da comparação de vários atributos morfológicos, fisiológicos e anatômicos de folha e madeira, elucidando pontos importantes da relação do hábito com o ambiente.

Posteriormente foi desenvolvido estudo para avaliar se espécies de diferentes hábitos foliares apresentam estratégias ecológicas distintas. Com base em todos os dados adquiridos foi observado que a maioria das espécies estudadas apresentou estratégia ecológica competitiva, mas sem influência direta do hábito foliar, apesar das espécies decíduas apresentarem mais amplamente distribuídas nas estratégias ecológicas do que as sempre verdes.

Ao fim deste trabalho buscou-se apresentar uma discussão integrando os três capítulos, apontando as diversas possibilidades de utilização dos dados adquiridos neste trabalho em serviços ambientais e apresentando sugestões de trabalhos futuros.

1.2. Referência bibliográfica

- Asada K (2006) Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology* 141(2):391-396. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082040>
- Baker NR (2008) Fluorescência de clorofila: uma sonda de fotossíntese in vivo. *Anu. Rev. Plant Biol* 59:89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Bertolli SC, Rapchan GL, Souza GM (2012) Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. *Photosynthetica*, 50(3):329-336. <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0036-4>
- Braga NS, Vitória AP, Souza GM, *et al.* (2016) Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. *Biotropica* 48:453–464. <https://doi.org/10.1111/btp.12324>
- Del Río LA (2015) ROS and RNS in plant physiology: an overview. *Journal of Experimental Botany*, 66(10), 2827-2837. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv099>
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-Filho AT, *et al.* (2018). Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 104. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104>
- FAO (2000) Global ecological zoning for the global forest resources assessment 2000 final report. *Forest Resources Assessment—WP 56*. http://www.fao.org/3/ad652e/ad652e07.htm#P470_31994. Accessed in 25 Sep 2020

- Gill SS, Tuteja N (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant physiology and biochemistry*, 48(12):909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Grime JP (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester,
- Gutschick VP (1999) Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *The New Phytologist* 143(1):3-18. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00423.x>
- Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164:881–890. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1725-y>
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6):932-940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- IBGE (2012) *Manual técnico da vegetação brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro, 275 p.
- Lawlor DW, Tezara W (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of botany* 103(4):561-579. [https://doi.org/10.1093/aob/mcn24\(4](https://doi.org/10.1093/aob/mcn24(4)
- Lenza E, Klink CA (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 627-638. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000400013>
- McKnight TL, Hess D (2000) *Climate zones and types. Physical geography: a landscape appreciation*. NJ: Prentice Hall, 205-208. ISBN 0-13-020263-0
- Mediavilla S, Escudero A (2003) Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology* 17(4):541-548. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00766.x>
- Medina E (2007) *Tropical forests: diversity and function of dominant life-forms*. In *Functional plant ecology*. CRC Press 313-350.
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786–792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>

- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. Annual review of ecology and systematics, 17(1):67-88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Nardini A (2022) Hard and tough: the coordination between leaf mechanical resistance and drought tolerance. *Flora*, 288:152023. ISSN 0367-2530. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152023>
- Putz FE, Blate GM, Redford KH, Fimbel R (2001) Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology* 15: 7–20. <https://www.jstor.org/stable/2641641>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, *et al.* (2003) The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(3):143-164. <https://www.jstor.org/stable/10.1086/374368>
- Stan K, Sanchez-Azofeifa A (2019) Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*, 10(5) 443:1-19. <https://doi.org/10.3390/f10050443>
- Singh JS, Chaturvedi RK (2018) Tropical dry deciduous forest: Research trends and emerging features. Springer.
- Ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, *et al.* (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science (New York, N.Y.)* 342: 1243092. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24136971>.
- Vitória AP, Alves LF, Santiago LS (2019) Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees* 33:1535–1547. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01864-z>.
- Vitória AP, Ávila-Lovera E, Vieira TO *et al* (2018) Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *J Trop Ecol* 34:145–156. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000093>

CAPÍTULO 1: LEAF HABITS AND THEIR RELATIONSHIP WITH LEAF AND WOOD TRAITS IN TROPICAL DRY FORESTS

Trees
<https://doi.org/10.1007/s00468-021-02200-0>

REVIEW



Leaf habits and their relationship with leaf and wood traits in tropical dry forests

Douglas Rodrigues Ribeiro¹ · José Luiz Alves Silva¹ · Marcelo Trindade do Nascimento¹ · Angela Pierre Vitória¹

Received: 13 April 2021 / Accepted: 16 August 2021
 © The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2021

Abstract

Key message For better categorization of species according to foliar habit, a set of leaf and wood traits must be observed.

Abstract Tropical forests are influenced by distinct regional rainfall regimes, microclimates, and dynamics of nutrient cycling, which are responsible for creating key biodiversity patterns and differences in leaf deciduousness to drought. Functional traits studies have improved understanding of the functioning and heterogeneity of complex ecosystems. We have reviewed the literature focusing mainly on tropical dry forests and relationships among leaf habits (evergreen and deciduous) and other leaf and wood traits. Thus, we have compiled 121 original papers, 2 reports, and 9 book chapters published since 2000. We also provide a meta-analysis of these traits from Neotropics. Tropical deciduous species often have high photosynthetic rates per mass and specific leaf area and traits that improve water flow throughout the plant, such as wide xylem diameters and high hydraulic conductivity, maximizing resource capture during a limited growing season because of an acquisition strategy. The opposite is observed in evergreen species, namely as conservative species. Regardless of the plant organ, more morphological than physiological traits are available to compare leaf habits. For better categorization of species according to foliar habit, a set of leaf and wood traits must be observed. However, while local comparisons based on one or few traits may group species according to leaf habit, multivariate analyses for large spatial scales can reveal a different pattern. We have identified some open questions that can be further addressed in this research field to contribute to the improvement of theoretical frameworks as well as the consequences of a changing climate for tropical dry forests.

Keywords Functional trade-off · Leaf shedding · Climatic control · Water restriction · Ecosystem functioning

Introduction

Tropical forests are home to more than half of the plant species described so far, including many endangered and endemic species (Myers et al. 2000; Dirzo and Raven 2003; Vitória et al. 2019). Tropical forests originally covered 12% of the world's land surface between the latitudes 33 °N and 35 °S, with the largest area of tropical forests being found in the Americas from northwest Mexico to northern Argentina

(Pennington et al. 2009; Linares-Palomino et al. 2011; Taubert et al. 2018). Despite the special attention given to rainforests, about 40% of tropical forests are in fact deciduous and semideciduous forests that are subject to some degree of water restriction (Malhi and Wright 2004; Allen et al. 2017; Hasnat et al. 2020). In addition, there is a consensus that the remaining tropical forest coverage (~60%) represents not only humid forests, but a gradient of forest types aligned with a moisture gradient (Malhi and Wright 2004).

The climate of tropical forests is characterized by a mean annual temperature of at least 20 °C, and high variation in the mean annual precipitation among regions, creating distinct forest types ranging from dry forests to moist forests to rainforests (FAO 2000; Meir et al. 2011; Hasnat et al. 2020). Dry forests include both deciduous and semideciduous forests, which are characterized by a high thermic variability, low to moderate mean annual precipitation (500–1500 mm),

Communicated by M. Aspinwall.

✉ Angela Pierre Vitória
 apvitoria@gmail.com

¹ Laboratório de Ciências Ambientais, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ 28013-602, Brazil

Published online: 26 August 2021

Springer

and a marked seasonality in which the drought season lasts from 5 to 8 months a year (FAO 2000). Humid forests have low thermic variability, a mean annual precipitation higher than 1.500 mm, and a lack of or very short rainfall season (FAO 2000). Some humid forests are in flooded areas associated with mean annual precipitation above 2.500 mm (Malhi and Wright 2004; Pantoja et al. 2019). In addition, edaphic and topographic heterogeneity act in combination with these climatic gradients, increasing both species and functional diversity within a given locality, between localities, and within a region (α , β , and γ diversities, respectively), as well as variation in vegetation physiognomy related to canopy height and tree density (Pennington et al. 2009; Linares-Palomino et al. 2011; Chaturvedi et al. 2011).

To adjust to environmental contexts, species adopt distinct morphological, phenological, and physiological traits (Violle et al. 2007; Kikuzawa and Lechowicz 2011; Missio et al. 2017; Vitória et al. 2018, 2019). This occurs in response to abiotic pressures (Violle et al. 2007) such as a decrease in specific leaf area along with an increase in irradiance (Vitória et al. 2016), and an increase in leaf fall, water-use efficiency, wood vessel density, leaf succulence and thickness associated with increased water restrictions (Kikuzawa and Lechowicz 2011; Markesteijn et al. 2011; Méndez-Alonzo et al. 2012; Pineda-García et al. 2015). Changes in functional traits are also observed among individuals within populations, mostly due to phenotypic plasticity (Valladares et al. 2007). In this sense, functional traits are key ecological indicators of how living organisms are affected by the environment and how they, in turn, affect the functioning and structure of communities and ecosystems, known as Response and Effect traits, respectively (Lavorel and Garnier 2002).

In tropical dry forests, vegetation physiognomy varies throughout the year, with leaf deciduousness playing a fundamental role in species' ability to cope with the dry season (Lal et al. 2011; Meir et al. 2011; Chaturvedi et al. 2011; Estrada-Medina et al. 2013; Reich 2014; Aguilar-Peralta et al. 2020). The establishment and survival of species in these forests also depend on the association between several other leaf, wood, and root traits, mostly in the form of functional trade-offs, as investments in one set of traits comes at the cost of others (Shipley et al. 2006; Wright et al. 2010; Li et al. 2015; Vitória et al. 2019). Strategies for dealing with water restrictions include investments in high leaf stomatal control, dense wood, root depth, water storage in wood and roots, and leaf deciduousness (Choat et al. 2006; Brodribb et al. 2003; Hasselquist et al. 2010; Holanda et al. 2019; Marques et al. 2020; Yang et al. 2021), which is a key short-term response to drought. Despite a large number of studies on leaf deciduousness, there is no consensus on how drought deciduousness is directly and indirectly linked to leaf and wood traits relevant to water acquisition/conservation in

tropical dry forests (Choat et al. 2006; Kushwaha et al. 2010; Kikuzawa and Lechowicz 2011; Estrada-Medina et al. 2013; Méndez-Alonzo et al. 2013; Vitória et al. 2018; Tarelkin et al. 2019; Cuba et al. 2018; Marques et al. 2020; Chakrabarty et al. 2021).

This paper reviews the literature focusing mainly on tropical dry forests to assess current knowledge regarding the relationships between leaf habits, wood and other leaf traits, as well as to identify current knowledge gaps, open questions, and the implications of climate change in this research field. To this aim, we have compiled readily available published studies using the following keywords in the Google Scholar, Scielo, and Web of Science platforms: “evergreen species,” “deciduous species,” “tropical dry forest,” “leaf lifespan,” “functional traits,” and “wood density.” Keywords were also combined using: “tropical dry forest” AND all the other words; “leaf lifespan” AND “functional traits”; “leaf lifespan” AND “wood density”; and “leaf lifespan” AND “tropical dry forest” OR “evergreen species” OR “deciduous species”. These searches resulted in 121 original papers, 2 reports, and 9 book chapters published since 2000, which allowed us to describe patterns between leaf habits and functional traits at the local scale of the dry forests studied. To assess if local relationships reported worldwide correspond to broader scale patterns, we performed a meta-analysis for the Neotropical region with the focus on the tree and shrub species of tropical dry forests and rainforests, with the latter being included in order present the perspective of a distinct ecosystem (further details are described below).

Local context of leaf trait variation in tropical dry forests: acquisitive and conservative strategies

Since they reflect the main costs for leaf construction and maintenance and carbon gain (Prior et al. 2003; Brodribb and Holbrook 2005; Kushwaha et al. 2010; Powers and Tiffin 2010; Kikuzawa and Lechowicz 2011; Álvarez-Yépiz et al. 2017), leaf deciduousness and leaf longevity (or lifespan) have been widely associated with morphological leaf traits (e.g., specific leaf area). From the perspective of the leaf economics spectrum, these functional traits reflect a key trade-off between resource acquisition and conservation, with downstream impact on plant growth and survival (Wright et al. 2004; Donovan et al. 2011; Méndez-Alonzo et al. 2012; Collins et al. 2016; Sastry and Barua 2017; Werden et al. 2018). At one extreme of this spectrum, species display acquisitive strategies with high carbon fixation and a fast return on the costs involved in leaf construction and maintenance in spite of short leaf lifespan; the other extreme is dominated by conservative species with slow

carbon fixation and long leaf lifespan (Wright et al. 2004; Donovan et al. 2011).

In this regard, most, if not all, deciduous species of tropical dry forests are characterized by acquisitive strategies in comparison with co-occurring evergreen species making use of conservative strategies (Wright et al. 2004; Shipley et al. 2006; Curtis and Ackerly 2008; Donovan et al. 2011; Kikuzawa and Lechowicz 2011; Álvarez-Yépiz et al. 2017). Some leaf traits are very consistent in distinguishing deciduous and evergreen species (e.g., SLA or LMA, LDMC, and osmotic potential), while others lack a pattern (e.g., leaf thickness) or have been less analyzed to allow such as comparison (e.g., WUE) (see Table 1 and Fig. 1). The allocation of nitrogen and phosphorous in leaves and wood has been used as a means to distinguish acquisitive and conservative species (Hiremath 2000; Yan et al. 2016). In environments with low soil nutrient availability such as dry forests (Gei and Powers 2014; Powers et al. 2015; Carrasco-Carballido et al. 2019), deciduous species have developed greater efficiency in their use of nutrients, whereas evergreen species are better in terms of nutrient accumulation (Givnish 2002; Wright et al. 2004; Yan et al. 2016). For example, when nutrients are allocated to leaves, plants maximize photosynthetic activity and growth (i.e., acquisitive strategy), whereas when nutrients are allocated to branches and the trunk, plants improve the internal recycling of nutrients and the transport of photoassimilates in the phloem (i.e., conservative strategy) (Yan et al. 2016). In addition, long-lived leaves of evergreen species may have higher allocation of nutrients for non-photosynthetic functions such as anti-herbivory compounds or sclerophylly increases than the short-lived leaves of deciduous species (Givnish 2002; Wright et al. 2004; Zvereva and Koslov 2014; Yan et al. 2016; Álvarez-Yépiz et al. 2017).

Although many authors have long asserted that leaf longevity and leaf habits are closely related, pointing out, for example, that evergreen species always have long-lived leaves (Table 1), it is important to note that leaf habit describes the general status of the canopy and not of individual leaves, whereas leaf longevity is more closely linked with leaf maintenance and carbon gain (Hiremath 2000; Brodribb and Holbrook 2005; Kikuzawa and Lechowicz 2011; Russo and Kitajima 2016; Osnas et al. 2018). For example, in a tropical dry forest in Costa Rica, Brodribb and Holbrook (2005) showed that two evergreen species had a wide variation in leaf longevity; one species had a leaf duration of one year, and the other of 35–45 weeks, a longevity similar to that of deciduous species. This conceptual differentiation helps illustrate why, in a given environment, some deciduous and evergreen species can present remarkably similar leaf longevity. In part, this occurs because leaf longevity is strongly controlled by local environmental conditions. In deciduous species, leaves are discarded when leaf maintenance costs exceed gains, but prior to the leaf

shedding, water and nutrients are translocated from leaves to other plant organs (Kushwaha and Singh 2005; Poorter and Bongers 2006; Marchin et al. 2010). On the other hand, evergreen species have a greater control of water usage and flow through the stomates during the photosynthetic assimilation, particularly in the dry season (Givnish 2002; Lusk et al. 2003; Kikuzawa and Lechowicz 2011). This local difference emerges to balance the effects of drought along the soil–atmosphere continuum, with deciduous species being sensitive to both drought types, while evergreens are more sensitive to drought in soils (Souza et al. 2020).

To take advantage of a relatively short functional period, leaves of drought-deciduous species invest in high specific leaf area and photosynthetic rates per unit of leaf mass, as well as in thin leaves with low compaction of mesophyll cells to promote greater CO₂ diffusion (Fig. 1) (Eamus and Prior 2001; Prior et al. 2003; Wright et al. 2004; Poorter and Bongers 2006; Kushwaha et al. 2010). Deciduous species or species with short-lived leaves also display greater metabolic activity, as reflected in higher dark respiration rates when compared with evergreen species (Fig. 1) (Wright et al. 2004). Respiration occurs during the day and night, but because the CO₂ acquisition and loss occur simultaneously during the day, it is easier to detect respiration at night due to the lack of photosynthetic activity. Dark respiration is indeed one of the most important metabolic processes that transform organic molecules into simple products, such as the carbon skeletons necessary for the biosynthesis of other molecules, and the release of usable energy (Wright et al. 2005; Werden et al. 2018).

Stomatal regulation is another key mechanism for protecting plants as it helps avoiding the cavitation and embolism of wood xylem vessels (Westoby et al. 2002; Wright and Westoby 2002; Markesteijn et al. 2011; Fu et al. 2012; Chaturvedi et al. 2021). In addition, the investment in thick and scleromorphic leaves with high dry matter content and physical structures such as high lignin content and spines increases resistance to mechanical damage and herbivory (Hanley et al. 2007; Poorter and Bongers 2006; Carmona et al. 2011; Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Other physical structures strongly associated with drought adaptation such as trichomes and cuticles also provide resistance to herbivory and contribute to leaf thickening (Haworth and McElwain 2008; Bickford 2016). The leaf dry matter content is related to leaf toughness and resistance to herbivory and drought, and high values of this trait reflect the presence of mesophyll cells with thick and rigid walls, particularly in the epidermis, which allows the maintenance of leaf turgor even under low water potential while minimizing possible damage to cells under severe drought (Kursar et al. 2009; Markesteijn et al. 2011). Evergreen species have higher leaf dry matter content than deciduous species (Fig. 1 and Table 1) as this also reduces leaf palatability, in part due to the low water

Table 1 Summary of differences in leaf and wood traits between drought-deciduous (D) and evergreen (E) species that have been reported in the literature of tropical dry forests (local scale studies)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
Leaf morphology	Leaf area	LA	cm ²	+	-	\	\	<0.01	GermanVargas et al. (2021)
	Leaf area	LA	cm ²	+	-	85.0±16.6	33.4±13.0	<0.05	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf size	LS	cm ²	=	=	28.2±2.80	16.8±1.49	NS	Markesteyn et al. (2011)
	Leaf density	ρ_{leaf}	g cm ⁻³	-	+	0.36±0.02	0.50±0.04	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf density	ρ_{leaf}	g cm ⁻³	-	+	0.23±0.03	0.53±0.09	<0.025	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf density	ρ_{leaf}	kg m ⁻³	=	=	\	\	NS	Prior et al. (2003)
	Leaf dry matter content	LDMC	g g ⁻¹	-	+	\	\	<0.0001	Chakrabarty et al. (2021)
	Leaf dry matter content	LDMC	g g ⁻¹	-	+	0.31±0.03	0.40±0.02	<0.05	Markesteyn et al. (2011)
	Leaf dry matter content	LDMC	mg g ⁻¹	-	+	315.2±19.7	463.3±28.9	<0.001	Souza et al. (2015, 2020)
	Specific leaf area	SLA	m ² Kg ⁻¹	+	-	14.97*	10.53*	<0.001	Choat et al. (2006)
	Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	+	-	213±4.21	166±1.45	<0.05	Markesteyn et al. (2011)
	Specific leaf area	SLA	mm mg ⁻²	+	-	28.3±2.31	11.3±1.3	<0.001	Souza et al. (2015)
	Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	+	-	\	\	<0.007	Pringle et al. (2011)
	Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	+	-	\	\	<0.01	Silva et al. (2015)
	Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	+	-	\	\	<0.01	GermanVargas et al. (2021)
	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²	-	+	93±12	137±7	<0.05	Bartlett et al. (2012)
	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²	-	+	95.36*	97.41*	\	Chen et al. (2009b)
	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²	-	+	53.4±6.5	94.3±17.6	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf mass per area	LMA	mg mm ⁻²	-	+	0.03±0.0	0.09±0.0	<0.001	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²	-	+	\	\	<0.01	Chakrabarty et al. (2021)
	Leaf mass per area	LMA	g m ⁻²	-	+	\	\	<0.01	Prior et al. (2003)
	Leaf mass per area (dry season)	LMA	Kg m ⁻²	-	+	0.097*	0.125	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Leaf thickness	T	mm	-	+	347.87*	391.17*	\	Chen et al. (2009b)
	Leaf thickness	T	mm	-	+	\	\	<0.001	Silva et al. (2015)
	Leaf thickness	T	mm	-	+	\	\	<0.01	Prior et al. (2003)
	Leaf thickness	T	mm	=	=	152.6±22.2	184.4±25.9	NS	Fu et al. (2012)
	Leaf thickness	T	mm	=	=	0.21±0.02	0.21±0.05	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf toughness	LT	g	-	+	\	\	<0.007	Pringle et al. (2011)
	Leaf water content	LWC	%	+	-	\	\	<0.007	Pringle et al. (2011)

Table 1 (continued)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
	Leaf water content	LWC	%	+	-	\	\	<0.001	Silva et al. (2015)
	Leaf succulence	LS	g m ⁻²	=	=	\	\	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf saturated water content	SWC _{leaf}	g g ⁻¹	+	-	2.48 ± 0.2	1.22 ± 0.15	0.001	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf lifespan	LLS	Days	-	+	159.0 ± 10.7	326.8 ± 17.4	<0.001	Souza et al. (2015, 2020)
	Leaf lifespan	LLS	Months	-	+	7.8 ± 1.0	23.3 ± 5.3	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf lifespan	LLS	Months	-	+	\	\	<0.05	Prior et al. (2003)
	Herbivory rate	HR	%	+	-	\	\	<0.007	Pringle et al. (2011)
	Herbivory rate	HR	%	+	-	\	\	<0.001	Silva et al. (2015)
Leaf physiology	Mass-based maximum photosynthetic capacity	A _{mass}	nmol g ⁻¹ s ⁻¹	+	-	232.2 ± 25.6	80.8 ± 10.9	<0.001	Souza et al. (2015, 2020)
	Mass-based maximum photosynthetic capacity	A _{mass}	μmol kg ⁻¹ s ⁻¹	+	-	117.44*	58.22*	<0.001	Choat et al. (2006)
	Mass-based maximum photosynthetic capacity	A _{mass}	nmol g ⁻¹ s ⁻¹	+	-	225 ± 23	125 ± 14	<0.05	Fu et al. (2012)
	Mass-based maximum photosynthetic capacity	A _{mass}	nmol g ⁻¹ s ⁻¹	=	=	\	\	NS	Prior et al. (2003)
	Mass-based maximum photosynthetic capacity (dry season)	A _{mass}	μmol Kg ⁻¹ s ⁻¹	+	-	92.7*	37	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Area-based maximum photosynthetic capacity	A _{area}	μmol m ⁻¹ s ⁻¹	+	-	7.94*	5.68*	<0.05	Choat et al. (2006)
	Area-based photosynthetic capacity	A _{area}	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	+	-	\	\	<0.05	Ávila-Lovera et al. (2019)
	Area-based maximum photosynthetic capacity (dry season)	A _{area}	μmol m ⁻² s ⁻¹	+	-	8.9*	4.6	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Area-based maximum photosynthetic capacity	A _{area}	μmol m ⁻¹ s ⁻¹	-	+	\	\	<0.05	Prior et al. (2003)
	Area-based maximum photosynthetic capacity	A _{area}	μmol m ⁻¹ s ⁻¹	=	=	8.29 ± 0.6	7.38 ± 0.9	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Area-based maximum photosynthetic capacity	A _{area}	μmol m ⁻¹ s ⁻¹	=	=	11.64 ± 1.4	10.4 ± 0.6	NS	Fu et al. (2012)
	Nitrogen-based maximum photosynthetic capacity (dry season)	A _N	μmol mol N ⁻¹ s ⁻¹	+	-	60.5*	29.9	<0.05	Ishida et al. (2006)

Table 1 (continued)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
	Carbon isotope composition	$\delta^{13}\text{C}$	‰	+	-	\	\	<0.05	Ávila-Lovera et al. (2019)
	Chlorophyll per area	Chl_{area}	$\mu\text{mol cm}^{-2}$	-	+	32.0 ± 1.5	43.3 ± 6.4	<0.05	Souza et al. (2015, 2020)
	Chlorophyll per area	Chl_{area}	mmol m^{-2}	-	+	\	\	<0.01	Prior et al. (2003)
	Chlorophyll per unit mass	Chl_{mass}	mgmol g^{-1}	-	+	2.24 ± 0.38	4.88 ± 0.73	<0.05	Souza et al. (2015, 2020)
	Chlorophyll per unit mass	Chl_{mass}	mmol Kg^{-1}	=	=	\	\	NS	Prior et al. (2003)
	Leaf specific conductivity	k_L	$\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$	+	-	30.01*	5.92*	<0.05	Choat et al. (2005)
	Leaf specific conductivity	k_L	$\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$	+	-	36.7 ± 1.93	20.2 ± 0.94	<0.05	Markesteyn et al. (2011)
	Leaf specific conductivity	k_L	$\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$	=	=	6.28 ± 1.37	3.70 ± 0.48	NS	Fu et al. (2012)
	Leaf saturate osmotic potential (dry season)	$\pi_{100 \text{ dry}}$	MPa	+	-	-1.47 ± 0.10	-2.39 ± 0.26	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf saturate osmotic potential (wet season)	$\pi_{100 \text{ wet}}$	MPa	+	-	-1.37 ± 0.07	-1.91 ± 0.21	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf turgor-loss point (dry season)	$\pi_{0 \text{ dry}}$	MPa	+	-	-1.65 ± 0.12	-2.82 ± 0.32	<0.05	Fu et al. (2012)
	Leaf turgor-loss point (wet season)	$\pi_{0 \text{ wet}}$	MPa	=	=	-1.64 ± 0.09	-2.22 ± 0.29	NS	Fu et al. (2012)
	Leaf water potential at turgor loss	π_{tp}	MPa	+	-	-2.11 ± 0.12	-2.50 ± 0.11	<0.05	Bartlett et al. (2012)
	Osmotic potential at full turgor	π_{o}	MPa	+	-	-1.68 ± 0.10	-2.06 ± 0.08	<0.05	Bartlett et al. (2012)
	Morning leaf water potential	Ψ_{leaf}	MPa	+	-	\	\	<0.05	Ávila-Lovera et al. (2019)
	Photosynthetic water-use efficiency	WUE	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	-	+	49.7 ± 2.0	66.7 ± 4.9	<0.01	Fu et al. (2012)
	Photosynthetic water-use efficiency	WUE	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	=	=	23.0 ± 1.7	24.8 ± 3.8	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Stomatal conductance	g_s	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	+	-	0.25 ± 0.03	0.17 ± 0.02	<0.05	Fu et al. (2012)
	Stomatal conductance (dry season)	g_s	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	+	-	0.184*	0.07	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Stomatal conductance	g_s	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	=	=	0.37 ± 0.02	0.31 ± 0.03	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	leaf intercellular CO_2 concentration (dry season)	C_i	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	+	-	247*	187	<0.05	Ishida et al. (2006)

Table 1 (continued)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
Leaf bio-chemistry	Carbon to nitrogen ratio	C:N	%	-	+	\	\	<0.007	Pringle et al. (2011)
	Carbon to nitrogen ratio (dry season)	C:N	%	-	+	25.8*	32.4	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Mass-based leaf carbon	C _{mass}	g g ⁻¹ (%)	=	=	\	\	NS	GermanVargas et al. (2021)
	Mass-based leaf nitrogen	N _{mass}	%	+	-	\	\	<0.01	Silva et al. (2015)
	Mass-based leaf nitrogen	N _{mass}	g g ⁻¹ (%)	+	-	\	\	<0.01	GermanVargas et al. (2021)
	Mass-based leaf nitrogen	N _{mass}	mg g ⁻¹	+	-	\	\	<0.05	Prior et al. 2003
	Mass-based leaf nitrogen (dry season)	N _{mass}	mol Kg ⁻¹	+	-	1.58*	1.32	<0.05	Ishida et al. (2006)
	Mass-based leaf nitrogen	N _{mass}	mg g ⁻¹ (%)	=	=	2.48 ± 0.1	2.19 ± 0.1	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Area-based leaf nitrogen (dry season)	N _{area}	mol m ⁻²	=	=	\	\	NS	Ishida et al. (2006)
	Mass-based phosphorus	P _{mass}	mg g ⁻¹	+	-	2.02 ± 0.14	1.35 ± 0.14	<0.05	Fu et al. (2012)
	Mass-based leaf phosphorus	P _{mass}	mg g ⁻¹	+	-	\	\	<0.05	Prior et al. (2003)
	Mass-based leaf phosphorus	P _{mass}	g g ⁻¹ (%)	=	=	\	\	NS	GermanVargas et al. (2021)
	Mass-based leaf phosphorus	P _{mass}	mg g ⁻¹ (%)	=	=	0.20 ± 0.02	0.17 ± 0.02	NS	Souza et al. (2015, 2020)
	Wood morphology	Protein precipitation capacity	PPC	mg/g	-	+	\	\	<0.05
Total phenolics		P _t	mg/g	-	+	\	\	<0.001	Silva et al. (2015)
Sapwood density		WD	g cm ⁻³	=	=	0.56 ± 0.03	0.63 ± 0.03	NS	Fu et al. (2012)
Wood density		WD	g cm ⁻³	-	+	0.28*	0.69*	<0.001	Choat et al. (2005)
Wood density		WD	g cm ⁻³	-	+	0.35 ± 0.03	0.52 ± 0.02	<0.05	Markestijn et al. (2011)
Wood density		WD	g cm ⁻³	+	-	\	\	<0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
Wood density		WD	g cm ⁻³	=	=	\	\	NS	GermanVargas et al. (2021)
Wood anatomy	Xylem water content	WC	%	-	+	\	\	<0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Bulk modulus of elasticity	ε	MPa	+	-	\	\	<0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Bulk modulus of elasticity (dry season)	ε _{dry}	MPa	-	+	14.94 ± 2.42	23.87 ± 2.24	<0.05	Fu et al. (2012)
	Bulk modulus of elasticity (wet season)	ε _{wet}	MPa	-	+	16.19 ± 1.76	26.64 ± 2.22	<0.05	Fu et al. (2012)
	Maximum vessel length	MVL	cm	=	=	55.3 ± 12.7	67.3 ± 13.3	NS	Fu et al. (2012)

Table 1 (continued)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
	Maximum vessel length	MVL	cm	=	=	80.3 ± 1.01	75.7 ± 0.85	NS	Markesteijn et al. (2011)
	Vessel density	V _{Dens}	Vessel mm ²	-	+	28.67*	98.67*	\	Chen et al. (2009a)
	Vessel density	V _{Dens}	Vessel mm ²	-	+	12*	150.5*	< 0.001	Choat et al. (2005)
	Vessel density	V _{Dens}	Vessel mm ²	=	=	\	\	NS	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Vessel density	V _{Dens}	Vessel mm ²	=	=	30.5 ± 15.9	82.0 ± 30.5	NS	Fu et al. (2012)
	Vessel diameter	V _{diam}	µm	+	-	87.87*	40.27*	\	Chen et al. (2009b)
	Vessel diameter	V _{diam}	µm	+	-	97.15*	39.15*	< 0.001	Choat et al. (2005)
	Vessel diameter	V _{diam}	µm	+	-	94.7 ± 10.1	59.6 ± 8.7	< 0.05	Fu et al. (2012)
	Vessel diameter	V _{diam}	µm	=	=	\	\	NS	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Vessel resistance to implosion	(t/b) ²	(t/b) ²	+	-	\	\	< 0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Vulnerability index	VI	Unitless	=	=	8.49 ± 3.70	2.55 ± 1.55	NS	Fu et al. (2012)
Wood physiology	Huber value	HV	Unitless	=	=	1.06 ± 0.15	1.41 ± 0.21	NS	Fu et al. (2012)
	Huber value	HV	Unitless	=	=	151 ± 4.45	181 ± 2.76	NS	Markesteijn et al. (2011)
	Huber value	HV	Unitless	=	=	\	\	NS	GermanVargas et al. (2021)
	Moisture content	MC	%	+	-	73.5*	29*	< 0.001	Choat et al. (2005)
	Hydraulic safety margin	HSM	MPa	=	=	\	\	NS	GermanVargas et al. (2021)
	Potential hydraulic conductivity	K _p	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	-	+	\	\	< 0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Maximum sapwood specific hydraulic conductivity	k _{S-max}	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	\	\	< 0.05	Chen et al. (2009b)
	Sapwood specific hydraulic conductivity	k _S	Kg m ⁻² s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	\	\	< 0.001	GermanVargas et al. (2021)
	Sapwood specific hydraulic conductivity	k _S	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	7.23*	3.07*	< 0.05	Choat et al. (2005)
	Sapwood specific hydraulic conductivity	k _S	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	5.98 ± 0.86	2.76 ± 0.23	< 0.05	Fu et al. (2012)
	Sapwood specific hydraulic conductivity	k _S	mol m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	246 ± 8.29	115 ± 4.24	< 0.05	Markesteijn et al. (2011)
	Sapwood specific hydraulic conductivity	k _S	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	\	\	< 0.05	Méndez-Alonzo et al. (2013)
	Hydraulic conductivity	k _h	kg m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	+	-	8.44*	0.94*	< 0.05	Choat et al. (2005)
	Water potential at 50% loss of hydraulic conductivity	P ₅₀	MPa	+	-	-1.23*	-2.24*	\	Chen et al. (2009b)

Table 1 (continued)

Organ/type	Trait	Abbreviation	Unit	Leaf habits (qualitative)		Leaf habits (quantitative)		P value	References
				D	E	D	E		
	Water potential at 50% loss of hydraulic conductivity	P ₅₀	MPa	+	-	-1.27 ± 0.26	-2.37 ± 0.40	< 0.05	Fu et al. (2012)
	Water potential at 50% loss of hydraulic conductivity	P ₅₀	MPa	+	-	\	\	< 0.05	Chen et al. (2009a)
	Water potential at 50% loss of hydraulic conductivity	P ₅₀	MPa	+	-	\	\	< 0.05	Vargas et al. (2021)
	Midday leaf water potential	Ψ _{MD}	MPa	=	=	1.16 ± 0.13	1.69 ± 0.12	NS	Markesteijn et al. (2011)
	Water potential at turgor-loss point	Ψ _{TLP}	MPa	+	-	\	\	< 0.05	GermanVargas et al. (2021)

In the 'Leaf habits (qualitative)' column, positive and negative signs refer, respectively, to higher and lower trait values; and the equal sign refers to the lack of statistical difference. NS: refers to $P > 0.05$. \: refers to no value available. *: refers to mean values that we calculated from provided species data

content (Silva et al. 2015; Souza et al. 2015). Short-lived leaves of deciduous species also tend to be highly damaged by herbivores because of high nutrient concentrations (Westoby et al. 2002; Poorter et al. 2004; Wright et al. 2004; Poorter et al. 2005; Zvereva and Kozlov 2014).

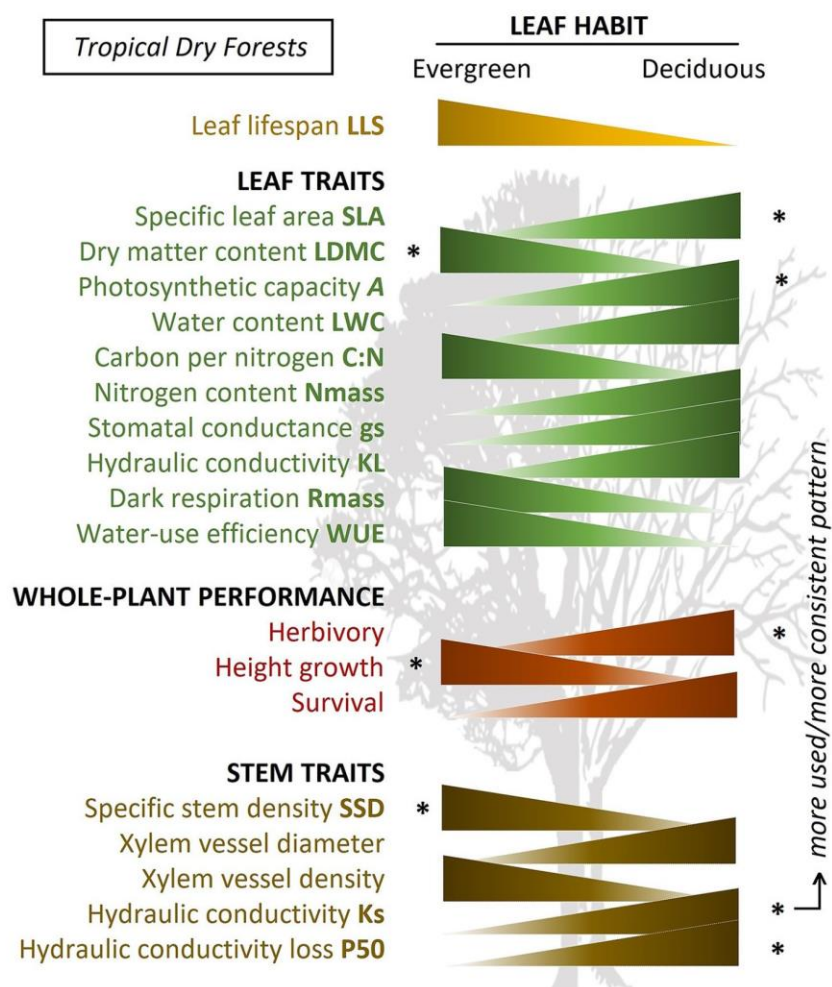
Local context of wood trait variation in tropical dry forests: resistance versus conductivity

In environments with low water availability such as tropical dry forests and savannas, natural selection favors species with resistance to xylem cavitation via wood traits that are closely coordinated with aboveground traits (Bucci et al. 2004, 2005; Worbes et al. 2013; Silva et al. 2019). This includes variation in xylem vessel diameter and pit length, wood porosity, resistance and durability of the pit membrane, and wood density (Chen et al. 2009a). As wood density is easy to measure and is available for a large number of species around the world, it has been widely used in eco-physiological and functional studies as a proxy for the quantity and availability of water in wood (Kushwaha and Singh 2005; Chave et al. 2009; Fan et al. 2018; Méndez-Alonzo et al. 2012; Chaturvedi et al. 2021). Besides being a predictor of wood stiffness, strength and safety, even in the seedling stage, wood density is closely related to plant survival

and has been used to estimate the mechanical support and resistance to physical damage (Falster 2006). In a seasonally dry tropical forest in India, deciduous species responded similarly to rainfall seasonality, but species with the lowest deciduousness also had the highest wood density and dry mass per leaf area (Kushwaha et al. 2010). By expanding this comparison, wood density decreases in inverse proportion with the duration of deciduousness of species (Fig. 1 and Table 1) (Kushwaha, et al. 2010; Chaturvedi et al. 2021). Despite the constraints dense wood presents for growth height (Swenson and Enquist 2007; Poorter et al. 2010; Hoeber et al. 2014; Poorter et al. 2019), individuals with such strategies are typically longer lived due to biomechanical support and larger hydraulic safety margins, which are made possible by thin vessels with thick cell walls at a high density per wood area (Baas et al. 2004; Chave et al. 2009). On the other hand, species with low wood density present rapid growth, because carbon will be invested elsewhere, for example, in the production of larger leaves (Pickup et al. 2005), increasing the risk of damage and mortality (Hacke et al. 2001; King et al. 2006; Sterck et al. 2006). In this sense, interspecific variation in wood density is a key indicator of water transport efficiency, water storage capacity, prevention of leaf turgor loss, and leaf water status regulation (Meinzer et al. 2003; Tarelkin et al. 2019).

Overall, species with greater hydraulic conductivity have wide vessel diameters, despite concurrent increases in the

Fig. 1 Scheme summarizing the main variations in leaf and wood traits, and whole-plant performance between drought-deciduous and evergreen species in the local scale context of tropical dry forests. See Table 1 for complementary information



susceptibility to xylem cavitation. In some cases, xylem cavitation is avoided by the partial or total displacement of leaves, but it can also be achieved by decreasing the efficiency in xylem conductance under negative pressure by investing in xylem vessels with thin diameters and thick and rigid cell walls (Hacke et al. 2001; Chen et al. 2009a; Méndez-Alonzo et al. 2012). Evergreen species are more vulnerable to the loss of efficiency in sapwood conductivity than deciduous species, as deciduous species are more efficient in this regard (Fig. 1) (Fu et al. 2012). While studying Euphorbiaceae deciduous and evergreen species in a seasonally tropical forest in southwestern China, by analyzing the correlation between xylem diameter and water potential at which 50% of hydraulic conductivity is lost (P50), Chen et al. (2009a) showed that the deciduous species were more vulnerable to xylem cavitation than the evergreen ones. In an Asian dry forest, evergreen species presented lower P50 and

leaf hydraulic conductance values and higher leaf water-use efficiency than deciduous species (Fu et al. 2012).

Growth rings are layers of cells visible as concentric circles of distinct width in a cross-section of the wood. They form due to an alteration between cambium activity and dormancy and provide information on tree age and the environmental conditions experienced during its lifetime. The causes of cambium activity dormancy can be triggered by seasonal environmental stress, such as water restriction, temperature restriction, or flooding (Callado et al. 2001, 2014; Brienen et al. 2016; Nath et al. 2016; Tarelkin et al. 2019). In general, drought-deciduous species show distinct growth rings due to a range of cambial activity according to the presence or absence of leaves, mainly as a function of the seasonal distribution of water availability (Callado et al. 2001; Tarelkin et al. 2019). On the other hand, evergreen species do not often form growth rings (O'Brien et al. 2008;

Nath et al. 2016), or if they do, growth rings vary widely, ranging from very distinct, scarcely distinct, or indistinct (Callado et al. 2001). Although Callado et al. (2001) carried out their work in an Atlantic tropical rainforest, these authors suggest that flooding influenced the growth ring formation in evergreen species, whereas leaf fall was related to growth ring formation in deciduous and semideciduous species (Callado et al. 2001).

Elevation is known to drive changes in forest species diversity and composition (Schiatti et al. 2014; Oliveira et al. 2018). Deciduous species at high elevations submitted to water restriction present high-density wood, thick xylem cell walls, low leaf water content, and conductivity (Méndez-Alonzo et al. 2013). In a seasonally dry forest in the Yucatán peninsula in Mexico, Hasselquist et al. (2010) observed lower values of isotopic oxygen ratio in the xylem sapwood of evergreen species compared to deciduous species, which suggests that evergreen species can access water in deeper soil layers. This is an example of how other environmental aspects influence wood traits beyond the climatic control, since elevation modifies water availability and soil fertility (Markesteyn et al. 2011; Méndez-Alonzo et al. 2013).

Larger spatial scales of leaf and wood trait variation across leaf habits

Traits relationships have been shown to be scale dependent, with some results pointing to a lack of support for the leaf economics spectrum at local scales (Messier et al. 2017). Our review shows a consistent pattern of variation in leaf and wood traits between deciduous and evergreen species at the local scale of tropical dry forests (Fig. 1 and Table 1). To apply this discussion to larger spatial contexts, we performed a meta-analysis focusing on Neotropical forests for both dry and rainforests to assess differences between distinct environmental contexts as well. For this aim, we used data from 82 published papers and doctoral and master's dissertations, which together allowed us to compare 9 functional traits of 90 deciduous and 64 evergreen species from tropical dry forests (Caatinga and the Seasonal Atlantic Forest), and 60 deciduous and 165 evergreen species from rainforests (Amazon and the Ombrophilous Atlantic Forest). Descriptions regarding data compilation and methodology are provided in the Supplementary Information 1.

Overall, our results suggest that local trait differences related to leaf habits may not be hold at larger spatial scales, with little or no difference among leaf habits in a multivariate trait ordination. It is worth noting that there was a great representation of the global whole-plant economic spectrum in our dataset (Fig. 2A, B). There was an

overlap in the functional spaces (i.e., convex hulls) of the leaf habits of species from tropical dry forests (Fig. 2C), which suggests selective filtering that converge species with some degree of traits similarity within this forest type. Nevertheless, there were clear functional gradients or continuums within each leaf habit, which also evidence divergences in the strategies species use to arrange a given leaf habit (Lohbeck et al. 2015; German Vargas et al. 2021), because some species vary in their degree of deciduousness according to drought intensity (Borchert et al. 2002). Other explanations are that the leaf habit could not necessarily predict leaf lifespan or other physiological processes (Brodribb and Holbrook, 2005) and that traits may vary in relation to other factors, such as local site conditions or phylogeny (Silva et al. 2021). This functional overlapping was lower in the rainforest (Fig. 2D) in comparison to dry forest (Fig. 2C), where evergreen species tended to diverge from deciduous species by showing more conservative leaf traits (e.g., high LMA and LDMC, and low Nmass and Pmass), although it was not seen for wood traits (mostly in the PC2). This may suggest that when deciduous species are present in rainforests, they benefit from high water availability and thus take greater advantage of this resource though their acquisitive strategy when compared with evergreen species, which partially corresponds to the local patterns reported in the literature.

We highlight that the trait–trait relationships from our study case corresponded to the ones in the global whole-plant economic spectrum (Díaz et al. 2016). In addition to the major traits explored in the global context (LMA, Nmass, SSD, and H), we were able to shed light into some traits not often measured and discussed, but that have gained increasing attention in the last decade, such as wood anatomy. The use of wood anatomy traits revealed patterns that are consistent with those reported in the literature, such as an increase in xylem vessel density related to wood density (Choat et al. 2005; Chave et al. 2009; Chen et al. 2009a). In summary, the results of our meta-analysis suggest that the differentiation of species based solely on leaf habits can obscure key information on the species functioning when taken from the context of local forests. In other words, trait patterns are more predictable at local scales for distinguishing leaf habits and assuming them as informative functional groups. This discussion could benefit from applying this analysis to larger scales than the Neotropics, in which high species diversity can create unclear/inconclusive patterns, such as those reported here. In addition, a relatively low number of studies used in the meta-analysis have been carried out in dry forests, reflecting the disproportionate historical sampling greatly centered on rainforests in the functional trait literature.

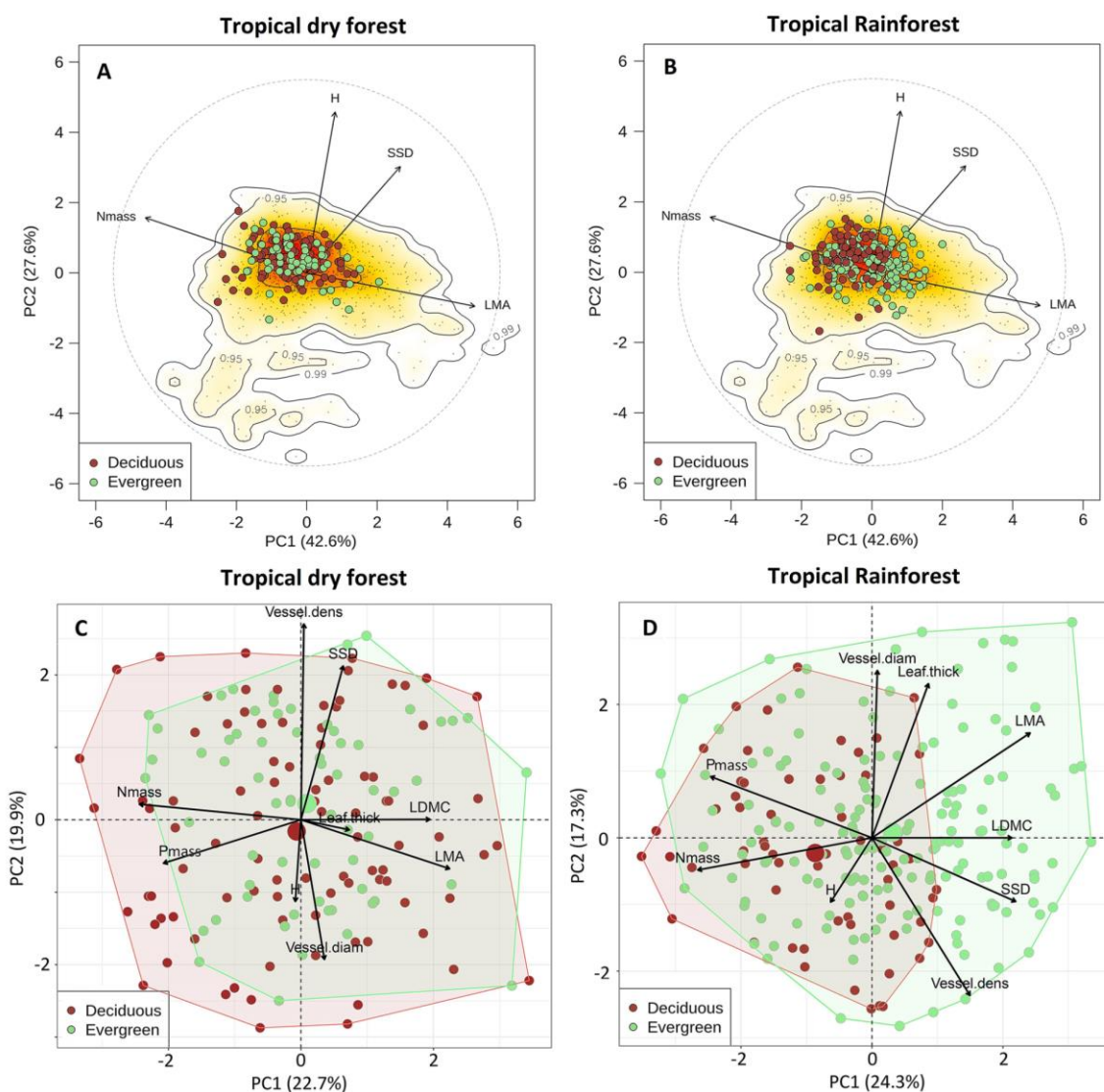


Fig. 2 Multivariate trait ordinations for tree and shrub species from tropical dry forests and rainforests in the Neotropics. The global context of trait variations (yellow–red gradient in **A** and **B**) was explored relative to our dataset, which was produced in the PhenoSpace application (few key traits allowed) (Segrestin et al. 2021) based on Díaz et al. (2016)’s work. A higher number of traits were analyzed out of the global context to complement the functional evaluation (**C** and

D). Traits’ acronyms: *LMA* leaf mass per area, *Nmass* and *Pmass* leaf nitrogen and phosphorous contents per unit mass, *LDMC* leaf dry matter content, *Leaf.thick* leaf thickness, *SSD* specific stem density, *Vessel.diam* and *Vessel.dens* wood vessel diameter and density, *H* maximum plant height. Each point represents a species, and bigger points in **C** and **D** refer to average weights of convex hulls for each leaf habit

Tropical dry forest: knowledge gaps and climate change

Due to their usefulness for simplifying complex systems such as tropical forests (Vitória et al. 2019; Chave et al. 2009), trait-based approaches are appropriate for

categorizing species and vegetations. A strong knowledge base regarding the leaf and wood traits of tropical dry forests can enhance understanding of the functionality of this ecosystem. Despite scientific advances on traits in the last two decades, future studies should further investigate deciduousness in tropical dry forests and the conservation of this

biome. In addition, the role of intra-specific leaf phenology variation must be considered, as this could be responsible for some degree of overlap among distinct categories of leaf habits.

Leaf traits are the most extensively studied traits in tropical dry forests because of their accessibility (Singh and Verma 2000). However, these traits only provide partial evidence regarding ecosystem processes (Powers and Tiffin 2010). Therefore, wood, root, and seed traits and the economic spectrum should also be considered for a more robust overview. With respect to wood specifically, more information is needed mainly on physiological traits, despite important recent advances (German Vargas et al. 2021; Oliveira et al. 2021). For example, the use of specific wood hydraulics traits such as xylem-specific hydraulic conductivity (K_s , MPa) and hydraulic safety margin (HSM, MPa) in understanding the functional differences among leaf habit has only been tested just for a small number of species when compared to wood or vessel density. This highlights another gap for leaf and wood, as more information pertaining to morphological rather than physiological traits is available. It is essential that advances regarding the knowledge of physiological traits be made to effectively predict the extent to which leaf habits can be used to infer physiological functions of the ecosystem. Leaf habits can be monitored by remote sensing (Huechacona-Ruiz et al. 2020), helping to differentiate the plant functional types and ecosystem productivity. This is important in the context of climate change.

The forecast for this century is for an increase in the frequency of climatic extremes across the tropics (IPCC 2021), thus an impact on ecosystem dynamics and its productivity is expected, especially in environments not normally associated with water stress, such as tropical rainforests (Malhi et al. 2014; Aguirre-Gutierrez et al. 2019). There is evidence from models and observations to suggest that tropical dry forests will have undergone substantial changes in their rainfall regimes, mainly related to anthropogenic climate change (Greve et al. 2014; Allen et al. 2017; IPCC 2021). However, little is known about how individuals, species, and communities will deal with the increased frequency and intensity of droughts predicted by climate models. Several studies of species distribution modeling have been used to map the potential species richness (PSR) and assess how the spatial distribution of PSR will be affected by climate change scenarios. Modeling for Mesoamerican forests have shown that the length of the dry season was the main determinant of the PSR and that an increase in temperature and a decrease in rainfall can cause an overall reduction in the current PSR (Golicher et al. 2012). However, this response was spatially heterogeneous with rainforests suffering more losses than dry forests and the dry forest PSR was more stable under a moderate climate change scenario. Esser et al. (2018) modeling distinct climate change scenarios for the Atlantic

Forest also observed a spatially heterogeneous response, although with a distinct pattern where there was the occurrence of relatively stronger potential loss of suitable environment for semideciduous forest (Seasonally Dry Atlantic Forest), with semideciduous and rainforest species showing a lower degree of overlap in climate adequacy (6.7% in the current climate), which decreases with the climate change scenario (1.2% in Representative Concentration Pathway—RCP8.5/2070). Tropical dry forests are not necessarily more resilient than tropical rainforests, but they may be more resistant to specific disturbances such as fire and drought (Pulla et al. 2015).

In fact, it is possible that wetter tropical forests are either more sensitive or more resistant to climate change than tropical forests found in drier environments (Allen et al. 2017). Thus, studies that help to understand how changes in climate can modify the responses of the tropical forest are of great importance, mainly because the responses of tropical forests to an increasingly drier climate may change biodiversity composition in unexpected ways, with an increase or decrease in tree mortality (Bonafant et al. 2016). The risk of tree mortality increases rapidly with the occurrence of extreme or repeated severe droughts (Meir et al. 2015). Tropical forests in West Africa respond differently to a drying climate, modifying their functional trait composition by changing the abundance of deciduous species, especially in drier forests in comparison with humid forests due to climatic water deficit between different forest types (Aguirre-Gutierrez et al. 2019). Since most deciduous species are physiologically and structurally distinct and better adapted to dry environments than evergreen species (Álvarez-Yépiz et al. 2017), an increase in their abundance that would improve the ability to adapt ecologically to a drying environment is expected. However, little is known about the role of deciduous and evergreen species in this scenario in tropical forests elsewhere. Thus, expanding our knowledge of leaf habits and physiological traits is critical for overcoming the interlinked challenges of climate change, land use change, and the biodiversity crisis of tropical dry forests.

Conclusions

Deciduous species or species with short leaf lifespan often exhibit resource-acquisitive strategies, while evergreen species or species with long leaf longevity have resource-conservative strategies. Although leaf longevity is usually associated with leaf habits, they are not necessarily linked as the maintenance of the canopy, for example, may depend on the rapid replacement of short-lived leaves in some evergreen species. Regardless of the plant organ, more morphological than physiological/biochemical traits are available for comparing leaf habits. According to the literature that

differentiate leaf habits, a set of leaf and wood traits should be observed instead of using one or few traits. Lastly, leaf habit differentiation is clearer in terms of local contexts of tropical dry forests than in larger spatial contexts.

Author contribution statement All the authors have contributed sufficiently to this manuscript to be included as authors.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02200-0>.

Acknowledgements DRR thanks the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—CAPES—for a doctoral scholarship (Finance Code 001). APV thanks the Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico—CNPq—for a PQ scholarship (process # 302330/2019-4). JLAS thanks the Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro for a postdoctoral fellowship (Edital 03/2019). The authors acknowledge the financial support given by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) processes # E-26/210.064/2018 and #E-26/010.001917/2019.

Funding This study was partially financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brazil (CAPES)—Finance Code 001. The authors acknowledge the financial support given by FAPERJ (Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro) through the processes # E-26/210.064/2018 and # E-26/010.001917/2019. APV thanks the CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico, 302330/2019-4) for PQ scholarship.

Availability of data and material No applicable.

Declarations

Conflict of interest To the best of our knowledge, no conflict of interest, financial or other, exists.

References

- Aguilar-Peralta JS, González-Rodríguez A, Maldonado-López Y et al (2020) Contrasting patterns of morphology, fluctuating asymmetry and leaf herbivory in three plant species of different successional stages of a tropical dry forest. *Trees* 34:1075–1086. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01982-z>
- Aguirre-Gutiérrez J, Oliveras I, Rifai S, Fauset S, Adu-Bredu S, Affum-Baffoe K, Baker TR, Feldpausch TR, Gvozdevaite A, Hubau W, Kraft NJB, Lewis SL, Moore S, Niinemets Ü, Peprah T, Phillips OL, Ziemnińska K, Enquist B, Malhi Y, Penuelas J (2019) Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. *Ecol Lett* 22(5):855–865. <https://doi.org/10.1111/ele.13243>
- Allen K, Dupuy JM, Gei MG et al (2017) Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environ Res Lett* 12:023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Álvarez-Yépiz JC, Búrquez A, Martínez-Yrizar A et al (2017) Resource partitioning by evergreen and deciduous species in a tropical dry forest. *Oecologia* 183:607–618. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3790-3>
- Ávila-Lovera E, Coronel RUI, Tezara W (2019) Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. *Tree Physiol* 39:1561–1571. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz060>
- Baas P, Ewers F, Davis SD et al (2004) The evolution of xylem physiology. In: Raven J, Edwards D (eds) *The evolution of plant physiology: from whole plants to ecosystems*. Academic Press, Cambridge, pp 273–295
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecol Lett* 15:393–405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- Bickford CP (2016) Ecophysiology of leaf trichomes. *Funct Plant Biol* 43(9):807–814. <https://doi.org/10.1071/FP16095>
- Bonal D, Burban B, Stahl C et al (2016) The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. *Ann for Sci* 73(1):27–44. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0522-5>
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34:27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Brienen RJW, Schöngart J, Zuidema PA (2016) Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: Goldstein G, Santiago L (eds) *Tropical tree physiology*. *Tree Physiol*, 6th edn. Springer, Cham, pp 439–461. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_20
- Brodrribb TJ, Holbrook NM (2005) Leaf physiology does not predict leaf habit; examples from tropical dry forest. *Trees* 19:290–295. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0390-3>
- Brodrribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ et al (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant Cell Environ* 26:443–450. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x>
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC et al (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol* 24:891–899. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.8.891>
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC et al (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees* 19:296–304. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0391-2>
- Callado CH, Silva Neto SJ, Scarano FR et al (2001) Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. *IAWA Journal* 22(1):29–42
- Callado CH, Vasconcellos TJ, Costa MS et al (2014) Studies on cambial activity: advances and challenges in the knowledge of growth dynamics of Brazilian woody species. *An Acad Bras Ciênc* 86:277–284. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201320130033>
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MT (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. *Funct Ecol* 25(2):358–367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x>
- Carrasco-Carballido V, Martínez-Garza C, Jiménez-Hernández H et al (2019) Effects of initial soil properties on three-year performance of six tree species in tropical dry forest restoration plantings. *Forests* 10(5):428. <https://doi.org/10.3390/f10050428>
- Chakrabarty S, Sharma S, Ganguly S et al (2021) Quantitative estimates of deciduousness in woody species from a seasonally dry tropical forest are related to leaf functional traits and the timing of leaf flush. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.03.03.433407>
- Chaturvedi RK, Raghubanshi AS, Singh JS (2011) Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. *J Biosci* 36:963–981. <https://doi.org/10.1007/s12038-011-9159-1>

- Chaturvedi RK, Tripathi A, Raghubanshi AS et al (2021) Functional traits indicate a continuum of tree drought strategies across a soil water availability gradient in a tropical dry forest. *For Ecol Manag* 482:118740. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118740>
- Chave J, Coomes D, Jansen S et al (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Lett* 12:351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chen JW, Zhang Q, Li XS et al (2009a) Independence of stem and leaf hydraulic traits in six *Euphorbiaceae* tree species with contrasting leaf phenology. *Planta* 230:459–468. <https://doi.org/10.1007/s00425-009-0959-6>
- Chen JW, Zhang Q, Cao KF (2009b) 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. *Ecol Res* 24:65–73. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0482-4>
- Choat B, Ball MC, Lully JG et al (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19:305–311. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0392-1>
- Choat B, Ball MC, Lully JG et al (2006) Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree Physiol* 26:657–664. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.657>
- Collins CG, Wright SJ, Wurzbürger N (2016) Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees. *Oecologia* 180:1037–1047. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3410-7>
- Cuba N, Lawrence D, Rogan J et al (2018) Local variability in the timing and intensity of tropical dry forest deciduousness is explained by differences in forest stand age. *Gisci Remote Sens* 55:437–456. <https://doi.org/10.1080/15481603.2017.1403136>
- Curtis PS, Ackerly DD (2008) Introduction to a “virtual special issue” on plant ecological strategy axes in leaf and wood traits. *New Phytol* 179:901–903. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02593.x>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC et al (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–183. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annu Rev Environ Resources* 28:137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM et al (2011) The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends Ecology Evol* 26:88–95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>
- Eamus D, Prior L (2001) Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Adv Ecol Res* 32:113–197. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(01\)32012-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(01)32012-3)
- Esser LF, Neves D, Jarenkow JA (2018) Habitat-specific impacts of climate change in the Mata Atlântica biodiversity hotspot. *Divers Distrib* 25:1846–1856. <https://doi.org/10.1111/ddi.12984>
- Estrada-Medina H, Santiago LS, Graham RC et al (2013) Source water, phenology and growth of two tropical dry forest tree species growing on shallow karst soils. *Trees* 27:1297–1307. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0878-9>
- Falster DS (2006) Sapling strength and safety: the importance of wood density in tropical forests. *New Phytol* 171:237–239. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01809.x>
- Fan D, Zhang S, Yan H et al (2018) Do karst woody plants control xylem tension to avoid substantial xylem cavitation in the wet season? *For Ecosyst* 5:1–11. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0158-7>
- FAO (2000) Global ecological zoning for the global forest resources assessment 2000 final report. *Forest Resources Assessment—WP* 56. http://www.fao.org/3/ad652e/ad652e07.htm#P470_31994. Accessed in 25 Sep 2020
- Fu P-L, Jiang Y-J, Wang A-Y et al (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Ann Bot* 110:189–199. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs092>
- Gei MG, Powers JS (2014) Nutrient cycling in tropical dry forests. In: Sanchez-Azofeifa A, Powers JS, Fernandes GW et al (eds) *Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management*. CRC Press, Boca Raton, pp 141–156
- GermanVargas G, Brodribb TJ, Dupuy JM et al (2021) Beyond leaf habit: generalities in plant function across 97 tropical dry forest tree species. *New Phytol* Accepted. <https://doi.org/10.1111/nph.17584>
- Givnish TJ (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fenn* 36(3):703–743. <https://doi.org/10.14214/sf.535>
- Golicher DJ, Cayuela L, Newton AC (2012) Effects of climate change on the potential species richness of Mesoamerican forests. *Biotropica* 44(3):284–293. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00815.x>
- Greve P, Orlowsky B, Mueller B et al (2014) Global assessment of trends in wetting and drying over land. *Nat Geosc* 7(10):716–721. <https://doi.org/10.1038/ngeo2247>
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT et al (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM et al (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 8(4):157–178. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>
- Hasnat GNT, Hossain MK (2020) Global overview of tropical dry forests. In: Bhadouria R, Tripathi S, Srivastava P et al (eds) *Handbook of research on the conservation and restoration of tropical dry forests*, Pennsylvania, pp 1–23
- Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164:881–890. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1725-y>
- Haworth M, McElwain J (2008) Hot, dry, wet, cold or toxic? Revisiting the ecological significance of leaf and cuticular micromorphology. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 262(1–2):79–90. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.02.009>
- Hiremath AJ (2000) Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities. *Tree Physiol* 20:937–944. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.14.937>
- Hoeber S, Leuschner C, Köhler L et al (2014) The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *For Ecol Manag* 330:126–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.039>
- Holanda AER, Souza BC, Carvalho ECD et al (2019) How do leaf wetting events affect gas exchange and leaf lifespan of plants from seasonally dry tropical vegetation? *Plant Biol* 21:1097–1109. <https://doi.org/10.1111/plb.13023>
- Huechaco-Ruiz AH, Dupuy JM, Schwartz NB et al (2020) Mapping tree species deciduousness of tropical dry forests combining reflectance, spectral unmixing, and texture data from high-resolution imagery. *Forests* 11(11):1234. <https://doi.org/10.3390/f11111234>
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, Connors SL, Péan C, Berger S, Caud N, Chen Y, Goldfarb L, Gomis MI, Huang M, Leitzell K,

- Lonnoy E, Matthews JBR, Maycock TK, Waterfield T, Yelekcı O, Yu R, Zhou B (eds.). Cambridge University Press. In Press
- Ishida A, Diloksumpun S, Ladpala P et al (2006) Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiol* 26:643–656. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.643>
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ (2011) *Ecology of leaf longevity*. Springer, Berlin
- King DA, Davies SJ, Tan S et al (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *J Ecol* 94(3):670–680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x>
- Kursar TA, Engelbrecht BMJ, Burke A et al (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct Ecol* 23:93–102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01483.x>
- Kushwaha CP, Singh KP (2005) Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. *J Trop Ecol* 21:47–56. <https://doi.org/10.1017/S0266467404002032>
- Kushwaha CP, Tripathi SK, Singh KP et al (2010) Diversity deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Ann Sci* 67:1–8. <https://doi.org/10.1051/forest/2009116>
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi AS et al (2011) Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Can J Bot* 79:1066–1075. <https://doi.org/10.1139/b01-077>
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 16:545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Li L, Mc Cormack ML, Ma C et al (2015) Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecol Lett* 18:899–906. <https://doi.org/10.1111/ele.12466>
- Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT (2011) Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA et al (eds) *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press, Washington, pp 1–23
- Lohbeck M, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M et al (2015) Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PLoS One* 10(4):e0123741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lusk CH, Wright I, Reich PB (2003) Photosynthetic differences contribute to competitive advantage of evergreen angiosperm trees over evergreen conifers in productive habitats. *New Phytol* 160:329–336. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00879.x>
- Malhi Y, Wright J (2004) Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philos Trans R Soc Lond [bio]* 359:311–329. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1433>
- Malhi Y, Gardner TA, Goldsmith GR et al (2014) Tropical forests in the anthropocene. *Annu Rev Environ Resour* 39:125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141>
- Marchin R, Zeng H, Hoffmann W (2010) Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia* 163:845–854. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1614-4>
- Markesteijn L, Poorter L, Paz H et al (2011) Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell Environ* 34:137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>
- Marques TV, Mendes K, Mutti P et al (2020) Environmental and biophysical controls of evapotranspiration from Seasonally Dry Tropical Forests (Caatinga) in the Brazilian Semiarid. *Agric for Meteorol* 287:107957. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107957>
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G, Woodruff D (2003) Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ* 26:1147–1155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01039.x>
- Meir P, Pennington RT (2011) Climatic change and seasonally dry tropical forests. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA et al (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Island Press, Washington, pp 279–299
- Meir P, Mencuccini M, Dewar RC (2015) Drought-related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. *New Phytol* 207(1):28–33. <https://doi.org/10.1111/nph.13382>
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC et al (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93:397–406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Méndez-Alonzo R, Pineda-García F, Paz H et al (2013) Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27:745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ et al (2017) Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* 40(6):685–697. <https://doi.org/10.1111/ecog.02006>
- Missio FDF, da Silva AC, Higuchi P et al (2017) Functional traits of tree species in a fragment of araucaria forest in Lages, Santa Catarina state. *Ciência Florestal* 27:215–224. <https://doi.org/10.5902/1980509826460>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nath CD, Munoz F, Pélissier R et al (2016) Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. *Trees* 30:2153–2175. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1442-1>
- O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB et al (2008) Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica* 40:151–159. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00354.x>
- Oliveira RS, Costa FRC, Baalen E et al (2018) Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytol* 221:1457–1465. <https://doi.org/10.1111/nph.15463>
- Oliveira RS, Eller CB, Barros FDV et al (2021) Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytol* 230(3):904–923. <https://doi.org/10.1111/nph.17266>
- Osnas JLD, Katabuchi M, Kitajima K et al (2018) Divergent drivers of leaf trait variation within species, among species, and among functional groups. *PNAS* 155:5480–5485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803989115>
- Pacifici M, Visconti P, Butchart SH et al (2017) Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nat Clim Chang* 7(3):205–208. <https://doi.org/10.1038/nclimate3223>
- Pantoja MV, Mota MA, Jardim MAG (2019) Influence of rainfall in natural regeneration in a dense ombrophylous forest alluvial in eastern amazon, Pará, Brasil. *Rev Bras Geogr Fis* 12:1302–1309. <https://doi.org/10.26848/rbgf.v12.4.p1302-1309>
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E et al (2016) New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61:167–234. https://doi.org/10.1071/BT1225_CO
- Phillips OL, Aragão LE, Lewis SL et al (2009) Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323(5919):1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1164033>

- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005) Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Funct Ecol* 19(1):88–97. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00927.x>
- Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC et al (2015) Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiol* 36:208–217. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)
- Poorter L, Van de Plassche M, Willems S, Boot RGA (2004) Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biol* 6:746–754. <https://doi.org/10.1055/s-2004-821269>
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2005) Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *J Ecol* 93:256–267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x>
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A et al (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol* 185(2):481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Poorter L, Rozendaal DM, Bongers F et al (2019) Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nat Ecol Evol* 3(6):928–934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Powers JS, Tiffin P (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Funct Ecol* 24:927–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>
- Powers JS, Backlund KK, Gei MG et al (2015) Nutrient addition effects on tropical dry forests: a mini-review from microbial to ecosystem scales. *Front Earth Sci* 3:34. <https://doi.org/10.3389/feart.2015.00034>
- Pringle EG, Adams R, Broadbent E et al (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica* 43:299–308. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00697.x>
- Prior LD, Eamus D, Bowman DMJS (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Funct Ecol* 17:504–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00761.x>
- Pulla S, Ramaswami G, Mondal N et al (2015) Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. *Int for Rev* 17(3):91–113. <https://doi.org/10.1505/146554815815834796>
- Reich PB (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecology* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Russo SE, Kitajima K (2016) The ecophysiology of leaf lifespan in tropical forests: adaptive and plastic responses to environmental heterogeneity. In: Goldstein G, Santiago L (eds) *Tropical tree physiology*. 1st edn. Springer, Berlin, pp 357–383
- Sastry A, Barua D (2017) Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum. *Sci Rep* 7:11246. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11343-5>
- Schiatti J, Emilio T, Rennó CD et al (2014) Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecol Divers* 7:241–253. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.783642>
- Segrestin J, Sartori K, Navas ML et al (2021) PhenoSpace: a Shiny application to visualize trait data in the phenotypic space of the global spectrum of plant form and function. *Ecol Evol* 11:1526–1534. <https://doi.org/10.1002/ece3.6928>
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I et al (2006) Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87:535–541. <https://doi.org/10.1890/05-1051>
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Moraes HC (2015) Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic Appl Ecol* 16:210–219. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2015.02.005>
- Silva MS, Funch LS, Silva LB (2019) The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. *Biol Rev* 94:1161–1178. <https://doi.org/10.1111/brv.12495>
- Silva JLA, Souza AF, Vitória AP (2021) Historical and current environmental selection on functional traits of trees in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. *J Veg Sci* 32:e13049. <https://doi.org/10.1111/jvs.13049>
- Singh S, Verma AK (2000) Plant functional traits in tropical dry forests: a review. In: Bhadouria R, Tripathi S, Srivastava P et al (eds) *Handbook of research on the conservation and restoration of tropical dry forests*, Pennsylvania, pp 66–88
- Souza BC, Oliveira RS, Araújo FS et al (2015) Functional divergences and strategies of resistance to drought between tropical deciduous and evergreen species. *Rodriguésia* 66(1):021–032. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566102>
- Souza BC, Carvalho ECD, Oliveira RS et al (2020) Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. *Oecologia* 194:221–236. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04760-3>
- Sterck FJ, van Gelder HA, Poorter L (2006) Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *J Ecol* 94:1192–1200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01162.x>
- Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am J Bot* 94(3):451–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.451>
- Tarelkin Y, Hufkens K, Hahn S et al (2019) Wood anatomy variability under contrasted environmental conditions of common deciduous and evergreen species from central African forests. *Trees* 33:893–909. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01826-5>
- Taubert F, Fischer R, Groeneveld J et al (2018) Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature* 554:519–522. <https://doi.org/10.1038/nature25508>
- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol* 176:749–763. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>
- Violle C, Navas ML, Vile D et al (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitória AP, Vieira TO, de Camargo PB et al (2016) Using leaf $\delta^{13}\text{C}$ and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. *For Ecol Manag* 379:50–60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.048>
- Vitória AP, Ávila-Lovera E, Vieira TO et al (2018) Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *J Trop Ecol* 34:145–156. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000093>
- Vitória AP, Alves LF, Santiago LS (2019) Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees* 33:1535–1547. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01864-z>
- Werden LK, Waring BG, Smith-Martin CM et al (2018) Tropical dry forest trees and lianas differ in leaf economic spectrum traits but have overlapping water-use strategies. *Tree Physiol* 38:517–530. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx135>

- Westoby M, Falster DS, Moles AT et al (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann Rev Ecol Syst* 33(1):125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Worbes M, Blanchart S, Fichtler E (2013) Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica—a multifactorial study. *Tree Physiol* 33:527–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/tp028>
- Wright IJ, Westoby M (2002) Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytol* 155:403–416. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00479.x>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M et al (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC et al (2005) Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob Ecol Biogeogr* 14:411–421. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00172.x>
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB et al (2010) Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>
- Yan Z, Li P, Chen Y et al (2016) Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Sci Rep* 6:20099. <https://doi.org/10.1038/srep20099>
- Yang Y-J, Bi M-H, Nie Z-F et al (2021) Evolution of stomatal closure to optimise water use efficiency in response to dehydration in ferns and seed plants. *New Phytol*. <https://doi.org/10.1111/nph.17278>
- Zvereva E, Kozlov MV (2014) Effects of herbivory on leaf life span in woody plants: a meta-analysis. *J Ecol* 102:873–881. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12252>

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

CAPÍTULO 2. ESTAÇÃO ECOLÓGICA ESTADUAL DE GUAXINDIBA (EEEG)

1. DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDOS

Os próximos dois capítulos foram desenvolvidos em trabalho de campo, no interior de um fragmento de mata na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Será apresentado abaixo a descrição prévia do local de estudo.

O maior remanescente florestal contínuo de mata estacional semidecidual de todo o estado do Rio de Janeiro, a Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), foi durante muitos anos uma área sob forte ação de desmatamento, atividades canavieiras e pecuárias e retirada de madeira para produção de carvão vegetal e comercialização das madeiras nobres (e.g. *Melanoxylon brauna* Schott e *Paratecoma peroba* (Record) Kuhlm.) (Nascimento e Silva, 2003, Villela *et al.*, 2006).

A EEEG foi criada no município de São Francisco de Itabapoana no norte do Rio de Janeiro, nas coordenadas, 21°23'S 41°5'W, no dia 30 de dezembro de 2002 pelo Decreto Estadual nº 32.576, apresentando 3.269,9 hectares, perímetro de 49.500m e altitude de 25m (INEA, 2013) (Figura 1). Localmente conhecida como “Mata do Carvão”, nome dado ao remanescente florestal atingido pela ação de carvoarias, foi batizada de Guaxindiba devida a estação ecológica estar totalmente inserida na bacia do rio com o mesmo nome. Este nome, de origem Tupi, significa “vassouras em abundâncias” faz referência a extensos campos herbáceos do gênero *Sida sp.* (vassoura) que era utilizado pelos indígenas na varrição e como remédios (INEA, 2013).

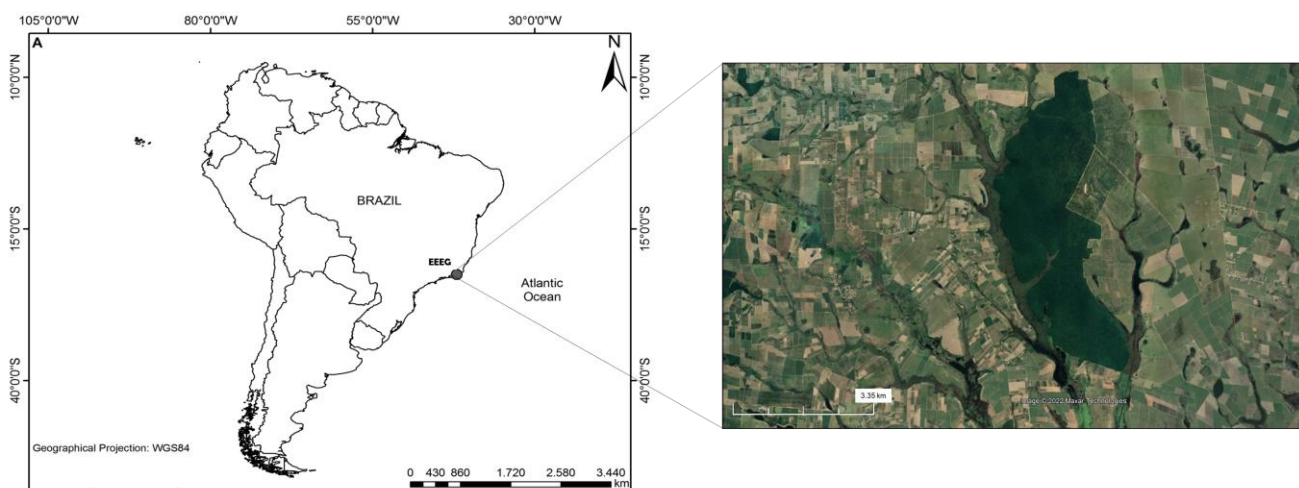


Figura 1: Georreferenciamento de localização da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ.

A estação ecológica está sobre área de tabuleiro, e apresenta alguns solos dominantes como: Latossolos e Argissolos Amarelos; Gleissolos Háplicos, Melânicos e Sálcos e Neossolos Flúvicos; Neossolos e Espodosolos; e Argissolos Vermelho-Amarelos e Latossolos Vermelho-Amarelos (IENA 2013). O clima da região é quente e úmido, classificado como Aw, apresentando sazonalidade bem definida, com verões chuvosos (outubro a abril) e invernos secos (maio a setembro), e com influência marítima (Abreu, 2013; INEA, 2013). A precipitação média anual, baseado na série histórica (1961-2012) está entre 900 e 1100 mm (Villela *et al.*, 2006; Abreu *et al.*, 2014; Pireda *et al.*, 2019). A seguir é apresentada a descrição climatológica da área de estudo (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

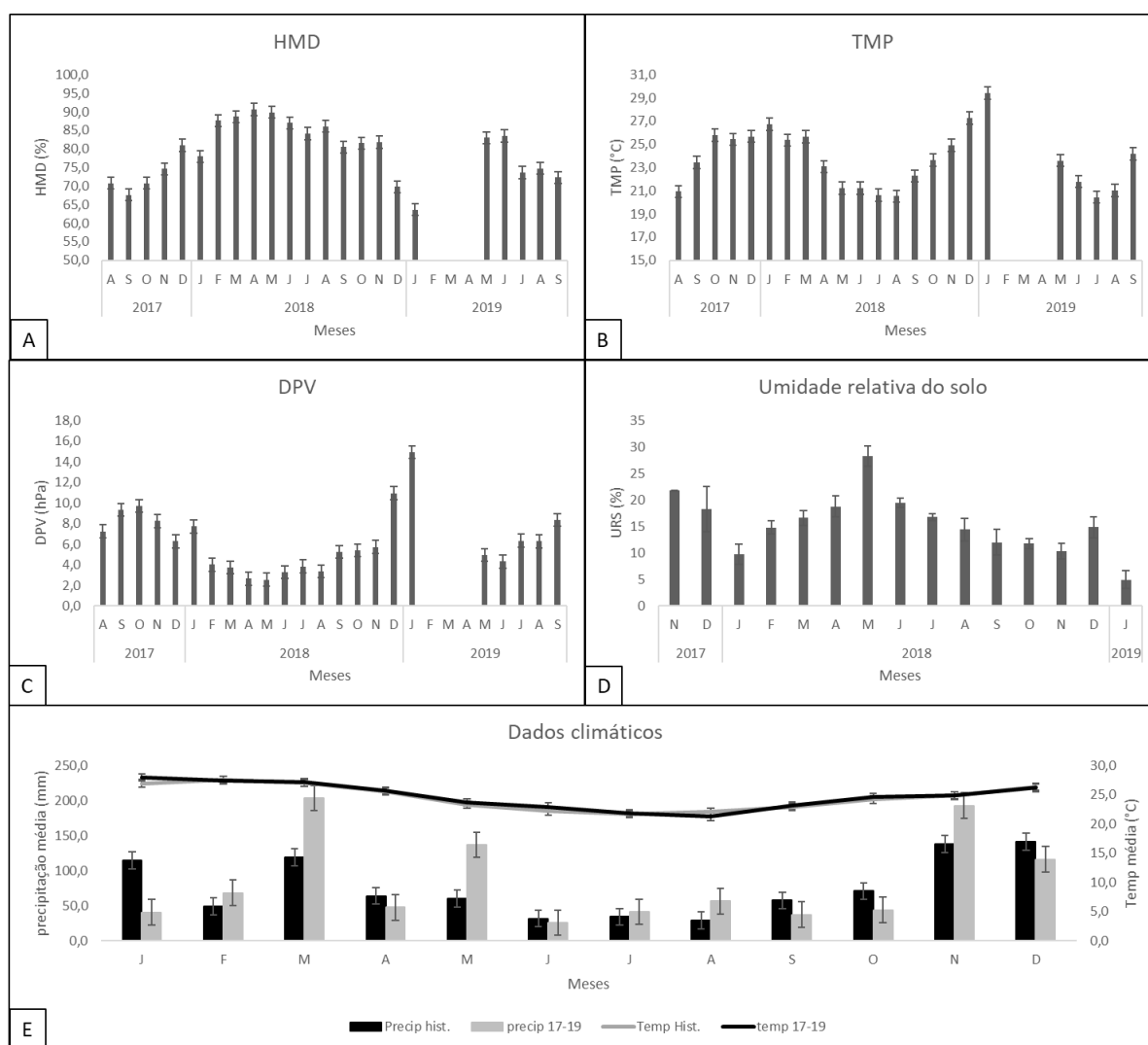


Figura 2: Caracterização climática da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba – EEGE, RJ. A) Umidade do ar – HMD (%); B) Temperatura média - TMP (°C); C) Déficit de pressão de vapor – DPV (hPa); D) Umidade Relativa do Solo - URS (%), E) Temperatura média (°C) (linhas) e precipitação média (mm) (barras) da estação meteorológica de Campos dos

Goytacazes da série histórica (1992-2019) em preto e dos anos de coleta de dados da tese (2017-2019) em cinza. Barras = erro padrão.

As espécies de animais presentes na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba trazem mais importância à conservação e preservação da área, pois muitos destes animais sofrem alta pressão devido a devastação ambiental decorrente das atividades humanas. As espécies deste ambiente são típicas de florestas costeiras, com exceção de animais que necessitam de grandes áreas para sua sobrevivência. Algumas espécies presentes e representativas são: *Amazona rhodocorytha* (chauá), *Alouatta guariba* (bugio), *Pipra rubrocapilla* (cabeça-encarnada), *Xipholaena atropurpurea* (escarradeira), *Crypturellus soui* (sururina), *Epicrates cenchria hygrophilus* (jiboia-arco-íris) (INEA, 2013).

Os dados referentes a cobertura florestal demonstram que restam apenas 12,7% da área original de Mata Atlântica na região Norte Fluminense, a qual se apresenta extremamente fragmentada, com remanescentes que em geral, apresentam menos que 50 hectares de extensão (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE, 2011).

A fitogeografia da região onde a EEG está inserida é classificada como floresta estacional semidecidual de tabuleiros dentro do bioma Mata Atlântica. As florestas semidecíduais abrigam populações vegetais perenes sempre-verdes, semicaducifólias e caducifólias coexistentes, ocorrendo no período do inverno (maio a setembro) maior intensificação da queda foliar (Abreu, 2013; INEA, 2013). A vegetação presente neste local apresenta altura média de 15 m e sub-bosque pouco desenvolvido, tendo como espécies representativas: *Paratecoma peroba* (perobabranca), *Metrodorea nigra*, *Pseudopiptadenia contorta* (anjico-rajado), *Anadenanthera colubrina* (angicos) (INEA, 2013; Pireda *et al.*, 2019).

2. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Abreu KMP (2013) Estrutura, Florística e Diversidade de Fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual no Norte-Noroeste Fluminense. Tese de Doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes, RJ: 190p.:il. 2013

- Abreu KMP, Braga JMA, Nascimento MT (2014) Tree species diversity of coastal lowland semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state. *Bioscience Journal*, v. 30, n. 5, p. 1529–1550.
- Fundação SOS Mata Atlântica/INPE. 2011. *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica e ecossistemas associados no período de 2008-2010*. São Paulo, Fundação SOS Mata Atlântica.
- INEA (2013) Instituto Estadual do Ambiente Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba: plano de manejo/ resumo executivo. / Instituto Estadual do Ambiente. Rio de Janeiro: INEA, 2013. 45p. il. Mapas
- Nascimento, M.T.; Silva, F.L. (2003) Avaliação da taxa de desmatamento no período de 1986 a 2002 na Estação Ecológica de Guaxindiba (Mata do Carvão), São Francisco de Itabapoana, RJ. p. 127-128. In: VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza.
- Pireda S, Oliveira DS, Borges NL, Ferreira GA, Barroso LM, Simioni P, Vitória AP, Cunha M (2019) Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental And Experimental Botany*, 164:190-202.
- Villela DM, Nascimento MT, Aragão LEOC, Gama DM (2006) 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01453.x>

CAPÍTULO 3 - VARIAÇÃO ANUAL NA SAZONALIDADE CLIMÁTICA ALTERA RESPOSTAS FENOLÓGICAS E FUNCIONAIS ENTRE DISTINTOS HÁBITOS FOLIARES DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL.

Douglas Rodrigues Ribeiro¹; Gustavo Viana de Freitas¹; Marcelo Trindade Nascimento¹; Angela Pierre Vitória¹

1- Laboratório de Ciências Ambientais, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – Rio de Janeiro-BR

Resumo

Nas florestas estacionais muitos são os fatores que podem restringir a ocorrência de espécies ou modular o desempenho das espécies que lá ocorrem. A precipitação é um importante fator abiótico a ser considerado quando se trabalha com funcionalidade nas florestas estacionais, uma vez que nelas ocorrem pronunciada variação sazonal da disponibilidade hídrica, da irradiância (em função de clareiras de decíduas formadas pela queda foliar), e da disponibilidade nutricional. Outro aspecto, o hábito foliar, tem influência direta no funcionamento da planta e do ecossistema, com espécies decíduas sendo descritas como mais fotossinteticamente ativas que as sempre-verdes. Assim, este trabalho teve por objetivo compreender como diferentes hábitos foliares respondem às variações sazonais através das seguintes questões: I) A decíduidade foliar em espécies arbóreas decíduas varia a depender da disponibilidade hídrica em ambiente natural de floresta estacional semidecidual ? II) A capacidade fotossintética de espécies sempre verdes e decíduas será alterada pela sazonalidade climática? III) É possível distinguir espécies sempre verdes e decíduas frente a sazonalidade climática através de poucos atributos morfológicos e ecofisiológicos? Foram determinadas mensalmente as fenofases, a concentração de pigmentos fotossintéticos e os atributos morfológicos e, semestralmente, a fluorescência da clorofila *a* em 188 indivíduos de 20 espécies (12 decíduas e 8 sempre verdes) de agosto de 2017 a setembro de 2019. Parâmetros abióticos (umidade relativa) foram correlacionados com os dados biológicos. Os dados de fenologia apontam para influência da umidade relativa na perda de folhas nas espécies decíduas. Os demais dados mostram que atributos de fluorescência da clorofila *a*, concentração

de pigmentos fotossintéticos e atributos morfológicos diferenciam hábitos foliares, mas não períodos do ano.

Palavras-chave: Deciduidade, Estratégias funcionais, Hábito foliar

Summary

In seasonal forests, there are many factors that can restrict the occurrence of species or modulate the performance of the species that occur there. Precipitation is an important abiotic factor to be considered when working with functionality in seasonal forests, since there are pronounced seasonal variations in water availability, irradiance (due to deciduous gaps formed by leaf fall), and nutritional availability. Another aspect, leaf habit, has a direct influence on plant and ecosystem functioning, with deciduous species being described as being more photosynthetically active than evergreens. This study aimed to understand how different leaf habits respond to seasonal variations through the following questions: I) Leaf deciduousness in deciduous tree species varies depending on water availability in a natural environment of a semideciduous seasonal forest (Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, RJ) ? II) Will the photosynthetic capacity of evergreen and deciduous species be altered by climatic seasonality? III) Is it possible to distinguish evergreen and deciduous species in the face of climatic seasonality through few morphological and ecophysiological attributes? The phenophases, the concentration of photosynthetic pigments and the morphological attributes were determined monthly and the chlorophyll a fluorescence in 188 individuals of 20 species (12 deciduous and 8 evergreen) from August 2017 to September 2019 were determined. Abiotic parameters (relative humidity) were correlated with biological data. Phenology data point to the influence of relative humidity on leaf loss in deciduous species. The other data show that chlorophyll a fluorescence attributes, photosynthetic pigments concentration and morphological attributes differentiate leaf habits, but not periods of the year.

Keywords: Deciduousness, Functional strategies, Leaf habit

1. INTRODUÇÃO

Em ambientes tropicais com marcada sazonalidade climática, o período seco é um importante filtro ambiental para direcionar a composição de espécies quanto ao hábito foliar associado ao componente genético de cada indivíduo, pois esta condição climática limita o crescimento e a reprodução (Borchert *et al.*, 2002; Kikuzawa e lechowicz, 2011; de Souza *et al.*, 2020). Porém, é importante salientar que mesmo em ambientes pouco sazonais é possível a observação de certa periodicidade em eventos fenológicos, o que demonstra que não só os efeitos de precipitação, mas diversos fatores ambientais como comprimento do dia e/ou variação de temperatura anual determinam a fenologia (Marques e Oliveira, 2004; Cardoso *et al.*, 2012; Souza e Funch, 2017).

O entendimento dos processos fenológicos é importante para a compreensão do comportamento da comunidade florestal, para o manejo e conservação de vegetações nativas, servindo de ferramentas para entender a reprodução das plantas e determinar quais efeitos podem estar influenciando a disponibilidade de recursos para flora e fauna. Através dos padrões fenológicos das espécies vegetais é possível a distinção do *continuum* de hábitos foliares (entre eles os extremos sempre verdes e decíduas), propiciando entender o grau de sintonia entre as diferentes espécies do ambiente, além de servir como ferramenta de avaliação dos processos que podem estar controlando as diferentes respostas destes grupos frente às mudanças sazonais do ambiente (Borchert, 1980; Singh e Kushwaha, 2005; Pezzini, 2008; Visser *et al.*, 2010). O fato das espécies variarem seu comportamento a depender de sua sensibilidade as variações no ambiente, pode explicar a ocorrência de padrões fenológicos divergentes (Bulhão e Figueiredo, 2002).

Os mecanismos presentes em plantas decíduas resultam na perda das folhas quando as condições climáticas se tornam desfavoráveis, evitando assim os custos de manutenção e contraposição ao estresse (Givnish, 2002; Van Ommen Kloeke *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2021). Por outro lado, espécies sempre verdes modulam seus mecanismos internos de maneira a manter a funcionalidade da parte aérea frente a condições adversas, amortizando os custos de manutenção e mantendo ganhos líquidos de carbono (Harrison *et al.*, 2010; Van Ommen Kloeke *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2021). Essas diferentes formas de respostas a fatores naturais, como a variação sazonal de recursos, se devem a uma complexidade de

processos integrados no tempo e no espaço em diferentes níveis de organização (molecular, morfológico, fisiológico, populacional e de comunidades) para manutenção da estabilidade do funcionamento dos indivíduos, e conseqüentemente, do ecossistema (Pimentel, 2004; Barbosa *et al.*, 2014). Assim, duas estratégias distintas são observadas, principalmente em ambientes sazonalmente secos, onde o custo-benefício das folhas é levado em consideração: a primeira refere-se às espécies decíduas exibindo folhas com curta duração e com capacidade fotossintética alta, e a segunda, com espécies sempre verdes que apresentam folhas duradouras e massa foliar elevada, contudo, baixa capacidade fotossintética (Wright e Muller-Landau, 2006, Santos *et al.*, 2021).

Plantas decíduas tendem a investir maiores recursos de nitrogênio (N) em suas folhas em comparação a sempre verdes devido ao fato de suas folhas terem um tempo de vida mais curto e isto demandar uma maior taxa de assimilação fotossintética para a manutenção do organismo (Ribeiro, *et al.*, 2021). Estudo desenvolvido no cerrado brasileiro analisando os diferentes comportamentos entre espécies sempre verdes e decíduas observaram que no período seco, as espécies decíduas compensaram o período sem folhas aumentando sua taxa de assimilação fotossintética durante o período chuvoso (Franco *et al.*, 2005). Por outro lado, folhas de espécies sempre verdes tendem a ter baixas taxas fotossintéticas, baixa concentração de N e alta massa por unidade de área.

Vários trabalhos afirmam que essas correlações surgem em parte porque altas taxas de fotossíntese das folhas resultam em crescimento rápido, sombreamento de folhas mais velhas e favorecendo a rápida retranslocação de N na folha e, em geral, a queda precoce das folhas em plantas decíduas (Reich *et al.*, 1992; Franco *et al.*, 2005; Vitória *et al.*, 2018; Ribeiro *et al.*, 2021). Além disto, é importante salientar que folhas de longa duração, em geral, deve ser suficientemente resistentes e nutricionalmente pouco atraentes para resistir a ataques de herbívoros ao longo do tempo (Endara e Coley, 2011).

A longevidade foliar é outro traço funcional a partir do qual podem ser feitas inferências entre o ganho de carbono e taxa de crescimento, variando a depender do hábito foliar da espécie (Williams-Linera, 2000; Ishida *et al.*, 2010; Kikuzawa *et al.*, 2018). Na maioria das vezes a longevidade foliar apresenta uma correlação positiva com a massa foliar e negativa com a capacidade fotossintética e o conteúdo foliar de N e P (Williams-Linera, 2000; Wright *et al.*, 2004). Entretanto é

importante inferir que a longevidade foliar pode não estar associada ao hábito foliar. Espécies sempre verdes podem apresentar folhas de vida curta, mas com uma taxa de renovação foliar alta, o que mantém sua copa sempre presente, assim como espécies decíduas podem ter folhas que duram todo o ano (Ribeiro *et al.*, 2021). Em espécies decíduas são observadas menor massa foliar específica e maior taxa fotossintética por unidade de massa quando em comparação com as espécies sempre verdes; que investem grande parte do carbono assimilado na construção de folhas, apresentando elevada massa foliar (Wilson *et al.*, 1999; Fu *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2021). O alto investimento em massa foliar aumenta a resistência à difusão do CO₂ e, conseqüentemente, reduz a capacidade fotossintética em espécies sempre verdes (Ishida *et al.*, 2008).

A capacidade fotossintética pode ser medida através de parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, que avaliam o funcionamento e a eficiência do transporte de elétrons pelo fotossistema II (FSII) (Baker e Rosenqvist, 2004). Na ocorrência de estresse, a emissão de fluorescência da clorofila *a* pode aumentar e a conversão fotoquímica diminuir (Lichtenthaler *et al.*, 2007), refletindo nos indivíduos vegetais as variações das condições ambientais sazonais ou não. Assim, este trabalho tem por objetivo responder as seguintes questões: I) A deciduidade foliar em espécies arbóreas decíduas varia a depender da disponibilidade hídrica em ambientes naturais de floresta estacional semidecidual? II) A capacidade fotossintética de espécies sempre verdes e decíduas será alterada pela sazonalidade climática? III) Quais atributos morfológicos e fisiológicos distinguem espécies sempre verdes e decíduas frente a sazonalidade climática?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área, espécies e períodos de estudo

Área de estudo vide páginas 25 a 27.

Foram feitas avaliações ecofisiológicas e morfológicas em 20 espécies arbóreas selecionadas a partir do trabalho de Abreu *et al.* (2014) (Tabela 1) e os nomes de algumas espécies foram atualizados de acordo com a Flora e Funga do Brasil (2020). Foram definidas 12 espécies decíduas e 8 sempre verdes (confirmada pelos dados de fenologia ao longo dos meses de avaliação). De 7 a 10 indivíduos foram selecionados por espécie com base no número de indivíduos presentes nas 4 parcelas (50m x 50m) demarcadas há mais de 25 anos no interior

do fragmento de mata (Silva e Nascimento, 2001), considerando o diâmetro a altura do peito - DAP superior a 5 cm, totalizando 188 indivíduos.

Tabela 1: Lista de espécies arbóreas selecionadas para o presente estudo na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Espécies selecionadas a partir do trabalho de Abreu *et al.* (2014) e nomenclatura atualizada e risco de ameaça de extinção pelo REFLORA¹. DC – Espécie decídua; SV – Espécie sempre verde. NE – Não Avaliada; EM – Em perigo; LC – Pouco preocupante; NT – Quase ameaçada

Família/Espécie	Hábito foliar	Ameaça de extinção
Annonaceae		
<i>Trigynaea oblongifolia</i> Schlttdl.	SV	EN
Bignoniaceae		
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S. Grose	DC	NE
<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhlman	DC	EM
Euphorbiaceae		
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.	SV	NE
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	DC	NE
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	SV	NE
Fabaceae		
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.) Brenan	DC	NE
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima	DC	NE
Malvaceae		
<i>Eriotheca candolleana</i> (K. Schum.) A. Robyns	DC	NE
Meliaceae		
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	DC	LC
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	DC	LC
Moraceae		
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	DC	NE
Myrtaceae		
<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.	SV	NE
Polygalaceae		
<i>Acanthocladus pulcherrimus</i> (Kuhlman) J.F.B. Pastore & D.B.O.S. Cardoso	DC	NT
Rubiaceae		
<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schmale	DC	NE
Rutaceae		
<i>Angostura bracteata</i> (Nees & Mart.) Kallunki	SV	NE
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	SV	NE
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich ex Kallunki	SV	NE
Sapindaceae		
<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth	SV	NE
Solanaceae		
<i>Metternichia princeps</i> J.C. Mikan	DC	NE

¹ - REFLORA acessado em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>.

As análises de campo relacionadas aos atributos morfológicos (massa foliar específica, espessura, suculência, área foliar total e densidade estomática), fenológicos e ecofisiológicos (fluorescência da clorofila *a* e pigmentos fotossintéticos) foram conduzidas mensalmente, de agosto/17 até setembro/19, totalizando dois anos de avaliações.

2.2. Fenologia

A fenologia vegetativa foi acompanhada mensalmente de agosto - 2017 a agosto de 2019, com o auxílio de binóculos. A divisão das fenofases seguiu a seguinte determinação: brotamento – fenofase que se inicia com o surgimento de pequenas folhas, de coloração castanho nos ápices dos ramos, e termina quando as folhas adquirem coloração verde, folhas jovens – fenofase com folhas de tamanho reduzido e de coloração verde clara, folhas maduras – fenofase com folhas de tamanho máximo e coloração verde escura, queda foliar – fenofase em que as folhas mudam de cor e caem com facilidade, ocasionando espaços vazios (falhas) na copa ou em ramos (Santos e Takaki, 2005; Braga *et al.*, 2016). Para determinação da fenodinâmica foi utilizado o índice de porcentagem da copa (Fournier 1974).

2.3. Análises ecofisiológicas

Para a determinação de todos os parâmetros ecofisiológicos foram utilizadas folhas completamente expandidas, a partir do terceiro par do ramo em condições de exposição ao sol, mesmo que parcial, retiradas em ramo com auxílio de um podão. Material vegetal de madeira foi encaminhado para a xiloteca da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.

2.4. Pigmentos fotossintéticos

Foram retirados mensalmente um disco com diâmetro de 0,5 cm do terço médio do limbo foliar de cada indivíduo, cortados em tiras e colocados em tubos tipo eppendorfs contendo 1mL do solvente orgânico DMSO (dimetilsulfóxido) envoltos em papel alumínio (para reduzir a exposição à luz). As determinações das concentrações dos pigmentos, clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*) e carotenóides (Caro) foram realizadas após extração total dos pigmentos por DMSO após 5 dias em contato com os discos foliares. Uma alíquota de 1 mL deste DMSO foi

submetida a leitura em espectrofotômetro, nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm e as concentrações dos pigmentos calculadas segundo Wellburn (1994).

Todos os procedimentos de laboratório foram realizados em ambiente com baixa luminosidade. As concentrações de pigmentos foram convertidas para nmol.cm^{-2} .

2.5. Fluorescência da clorofila a

O fluorímetro modulado portátil modelo FMS 2 (Hansatech, UK) foi utilizado em três indivíduos para cada uma das oito espécies, sendo quatro sempre verdes (*Senefeldera verticillata*; *Angostura bracteata*, *Pachystroma longifolium*, *Neoraputia alba*) e quatro decíduas (*Metternichia princeps*; *Handroanthus serratifolius*, *Alseis pickelii*, *Erioteca candoleana*). As folhas foram adaptadas ao escuro por 30 minutos, com auxílio de pinças, e foram inicialmente expostas à luz de medição (aproximadamente $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 660 nm), seguida pela exposição à luz actínica (luz branca) de alta intensidade ($10.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), aplicada por 0,8 segundos, adaptado de Van Kooten e Snel, (1990) e Genty *et al.*, (1989). Os seguintes parâmetros da fluorescência da clorofila a foram registrados e submetidos à análise: fluorescência mínima (F_0 - plastoquininas oxidadas), fluorescência máxima (F_m - plastoquinonas reduzidas), fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$), para obter o rendimento quântico máximo do fotossistema II (FSII) foi utilizado o valor de F_v/F_m e para a taxa variável de rendimento o valor de F_v/F_0 ; além do coeficiente de dissipação não-fotoquímico (NQP). Os dados foram coletados nos meses: 09,10,11,12/2017; 01 e 08/2018; 01/2019 entre 08:00 e 12:00 h.

2.6. Atributos foliares

De cada espécie foram retiradas cinco folhas maduras do ramo para a determinação da Área foliar total (AFT), massa seca de folha por unidade de área (MFA), densidade (DEN), espessura (ESP) e peso seco (ps) (Rosado e Mattos, 2007). Para as espécies com folhas recompostas, foi retirado o folíolo inteiro do terço médio da folha.

2.7. Análise de dados

Para as comparações entre os atributos morfológicos e ecofisiológicos ao longo do tempo e em função do hábito foliar foram feitas análises de ANOVA two

way de medidas repetidas através do software Statística 7.0 e a comparação das médias foi feita pelo teste de Tukey ($P = 5\%$) utilizando-se o mesmo software. Correlação de Pearson entre parâmetros foi feita utilizando o programa Sigma Plot. Para determinar quais variáveis foram mais influentes na distribuição espacial das espécies de cada grupo foi feita uma análise dos componentes principais (PCA) no programa Past3.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os dados de fenologia vegetativa associados à umidade relativa (Figura 3) mostraram quais espécies apresentavam hábitos foliares semelhantes, e assim foi possível agrupá-las em dois grandes grupos: sempre verdes (Figura 3A; Suplementar Figura S1 A-H) com cobertura de copa acima de 80% e decíduas (Figura 3B; Suplementar Figura S1 I-T) com cobertura de copa abaixo de 80% sob as condições climáticas locais.

Os dados de cobertura de copa apontam uma influência da condição de umidade relativa na manutenção das folhas, onde 2018, observou-se uma umidade relativa alta (acima de 82% em média) por todo o ano, o que pode ter corroborado para a manutenção da cobertura das copas para as espécies decíduas no período seco em comparação a outros anos no mesmo período, em que algumas espécies tiveram perdas acentuadas, chegando a 100% (Figura 3B). Quando observado apenas o período seco e chuvoso entre hábitos foliares distintos, não há diferença entre sempre verdes e decíduas no período chuvoso apenas no período seco para alguns atributos (Figura 3C).

Brosimum guianense (Suplementar Figura S1K) é um bom exemplo da influência da alta umidade observada no ano de 2018. Esta espécie foi classificada como sempre verde até o final de 2018, pois mantinha sua copa ao longo de todo o ano com mais de 80% em média. Porém, com a redução da umidade no ano de 2019 no período seco, esta espécie reduziu a porcentagem média de folhas de sua copa para 72,5%, com indivíduos abaixo de 30%, sendo então reclassificada como espécie decídua. O aumento da umidade no ambiente reduz a intensidade da deciduidade, haja vista que a perda foliar é um mecanismo para redução da perda de água por transpiração em épocas desfavoráveis (Williams *et al.*, 2008; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016).

Para algumas espécies sempre verdes (Figura 3; Suplementar Figura S1 C, D, E, F e G) e decíduas (Figura 3; Suplementar Figura S1 I, J, L, M, O, P e Q) foi possível observar que houve um período de renovação foliar semelhante, que ocorre no fim do período seco (meses de agosto a outubro) e início da primavera (meses setembro, outubro e novembro), com a redução das folhas maduras seguida de um aumento do número de folhas jovens. Esse padrão de produção foliar também foi observado em diferentes florestas secas da Argentina, Costa Rica, Java, Tailândia, Brasil (Borchert *et al.*, 2002; Rivera *et al.*, 2002) e Índia (Kushwaha e Singh 2005). Nesses estudos, o crescimento da produção de folhas foi desencadeado pela ação conjunta do fotoperíodo e do termoperíodo. Nosso estudo sugere que a umidade e precipitação também influenciem a renovação foliar. Este padrão de respostas semelhantes entre espécies de diferentes hábitos foliares pode estar associado a características intrínsecas das florestas tropicais, que dispõe de condições mais favoráveis nas épocas mais quentes do ano, que também são as de maior precipitação e umidade, além de maior disponibilidade de nutrientes por decomposição (Lieberman 1982; Borchert *et al.*, 2002; Valdez-Hernández *et al.*, 2010).

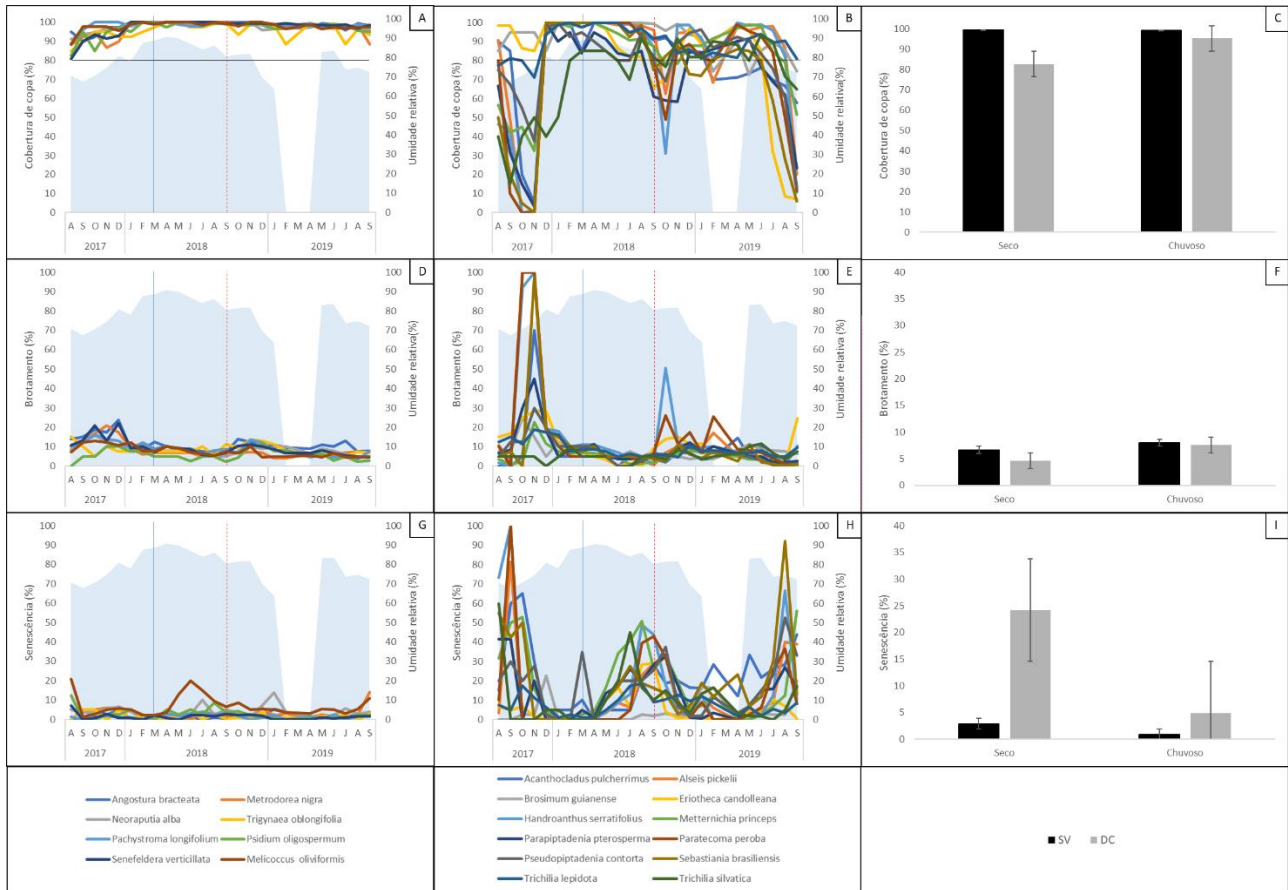


Figura 3: Dados de parâmetros fenológicos de cobertura de copa, brotamento e senescência para: A,D,G – Espécies sempre verdes (SV); B,E,H – Espécies decíduas (DC); C,E,I - Média do hábito foliar (SV e DC) por período (seco e chuvoso). Linhas verticais pontilhadas marcam os meses de março (final do período chuvoso – pontilhado azul) e setembro (final do período seco – pontilhado vermelho) que serviram para comparar os dois períodos sazonais do ano de 2018. Letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão.

Com relação a segunda hipótese que se refere a existência de variação da capacidade fotossintética de sempre verdes e decíduas causada pela sazonalidade climática, nossos dados de pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila *a* não corroboraram com esta afirmação. Foi observado diferença entre grupos funcionais, mas pouca variação entre períodos.

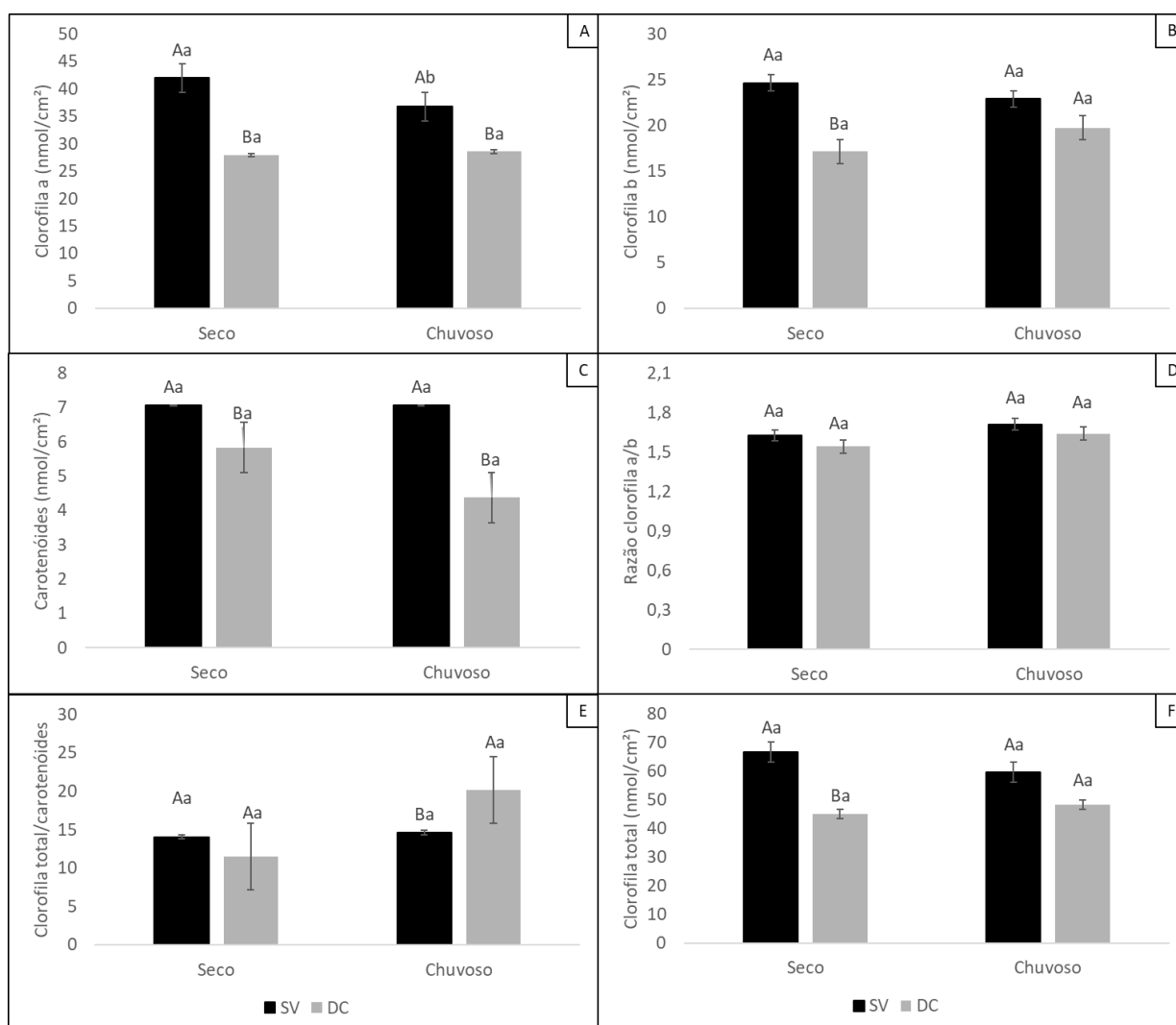


Figura 4: Pigmentos fotossintéticos para espécies sempre verdes (barras pretas) e decíduas (barras cinzas) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. a – clorofila a; b – clorofila b; c - carotenóides; d - razão clorofila a/b; e – clorofila total/carotenóides; f – clorofila total. letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. barra de erro padrão.

A quantificação da proporção dos pigmentos fotossintéticos pode trazer informações a respeito do estado fisiológico das folhas. As clorofilas tendem a declinar mais rapidamente que os carotenóides quando as plantas estão sob condições de estresse ou durante a fase de senescência da folha (Sims e Gamon 2002). Os dados de pigmentos fotossintéticos não apontaram um significativo efeito da sazonalidade climática sobre o mesmo grupo funcional nos diferentes períodos do ano, com uma única exceção para a concentração de clorofila a (Figura 4A) para as sempre verdes (Figura 4E). Quando observamos as variações de

respostas entre sempre verdes e decíduas no mesmo período do ano os dados para clorofila *a*, *b* e carotenóides demonstram sempre valores menores para as decíduas (Figura 4 A,B,C). Tal observação para as espécies decíduas pode ser explicado pelo fato de que no processo de senescência foliar, muitos compostos são translocados das folhas para o caule, raiz ou folhas jovens (Gitelson e Merzlyak, 1994; Marcondelli, 2019; Santos *et al.*, 2019). A água é um componente essencial na reação fotossintética. Escassez de água ou seca extrema na atmosfera e no solo propiciam condições favoráveis para estresse hídrico, que afeta a eficiência da reação fotossintética na planta alterando o nível dos metabólitos intermediários e pigmentos fotossintéticos, inibindo o sistema de transporte de elétrons fotossintéticos, causando fechamento dos estômatos e alterando a taxa de respiração (Ashraf, 2010).

As clorofilas são responsáveis pela fase fotoquímica da fotossíntese, sendo a mais abundante nos centros de reação dos fotossistemas I e II (Streit *et al.*, 2005). Tem como uma das suas funções a captura da radiação luminosa, com consequente formação de ATP e NADPH pelas reações fotoquímicas. Por essa razão, as clorofilas são estreitamente relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e consequentemente, com o crescimento e a adaptabilidade a diversos ambientes (Almeida *et al.*, 2005). As concentrações de clorofilas variam com o ambiente luminoso da planta. Em condições de baixa luminosidade, as folhas apresentam maior concentração de clorofila por unidade de área do que folhas expostas ao sol (Boardman, 1977; Muller *et al.*, 2005; Oguchi *et al.*, 2021). Assim, uma planta ou folha com alto conteúdo de clorofila e que está na sombra é potencialmente capaz de atingir maiores taxas fotossintéticas (Muller *et al.*, 2005; Oguchi *et al.*, 2021). Já sob condições de luminosidade elevada, a taxa de degradação de pigmentos pode ultrapassar a síntese, sendo observada uma redução na concentração de clorofila nos centros de reação (Gonçalves *et al.*, 2001; Teixeira Oliveira *et al.*, 2014; Oguchi *et al.*, 2021), assim como obtivemos neste estudo, especialmente para clorofila *b*.

O período chuvoso evidenciou maior diferença na concentração de carotenóides entre os hábitos foliares (Figura 4C), compatíveis com a maior atividade fotossintética nas espécies decíduas e a proteção dos efeitos do excesso de energia nas sempre verdes. Os carotenóides estão envolvidos em mecanismos de dissipação do excesso de energia no sistema fotossintético (Demming-Adams *et*

al., 2010), através do ciclo da xantofila. Nesse ciclo, o pigmento carotenoide violaxantina é convertido inicialmente em anteraxantina e depois em zeaxantina (pigmento fotoprotetor) (Demmig *et al.*, 1987; Dias e Marengo, 2007), sendo que a zeaxantina é responsável pelo rebaixamento do nível energético (Dias e Marengo, 2007). Quando as folhas iniciam o processo de senescência ou estresse, com redução na concentração de clorofilas, os carotenóides e outros pigmentos (antocianinas) podem se tornar predominantes (Jahns e Holzwarth, 2012).

Não houve diferença entre sempre verdes e decíduas quanto a Razão Clorofila *a/b* (Figura 4D). Com o fim da estação chuvosa, a renovação foliar (brotamento e folhas jovens) propicia folhas com menor quantidade de clorofilas. Em geral, a proporção de clorofilas *a* para clorofila *b* é de 3:1. As condições de crescimento e os fatores ambientais podem afetar essa razão. Plantas de sol ou expostas a condições de alta luminosidade apresentam razões mais altas enquanto nas plantas de menor exposição solar as razões são mais baixas (Lichtenthaler, 1987). Isto se deve ao fato de que, em situações de baixa intensidade luminosa, o aumento de clorofila *b* garante uma eficiência maior na absorção de energia que não foi absorvida pelas espécies do dossel (Lüttge, 1997; Demming-Adams, 2010).

A razão clorofila total/carotenóide (Figura 4E) diferenciou entre hábitos no período chuvoso, com maior valor para espécies decíduas. Estes dados demonstram a importância dos carotenóides como filtro de luz e como importante descritor de dano foto-oxidativo. Em florestas tropicais é sabido que o maior nível de irradiância ocorre no período chuvoso (Allen *et al.*, 2017). Portanto, para evitar ou diminuir a fotoinibição causada pela incidência excessiva de luz e redução nas taxas de fotossíntese (Ishida *et al.*, 2006; Demming-Adams, 2010), algumas espécies podem apresentar aumento da assimilação fotossintética (Lichtenthaler e Burkart, 1999; Singh e Thakur, 2018) e teores mais elevados de carotenóides (Demmig-Adams *et al.*, 1989; Demming-Adams *et al.*, 2010).

Vale informar que quando observado os dados de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenóides) de forma individualizada por espécie um efeito sazonal independente do grupo funcional aparece para maioria das espécies (material suplementar).

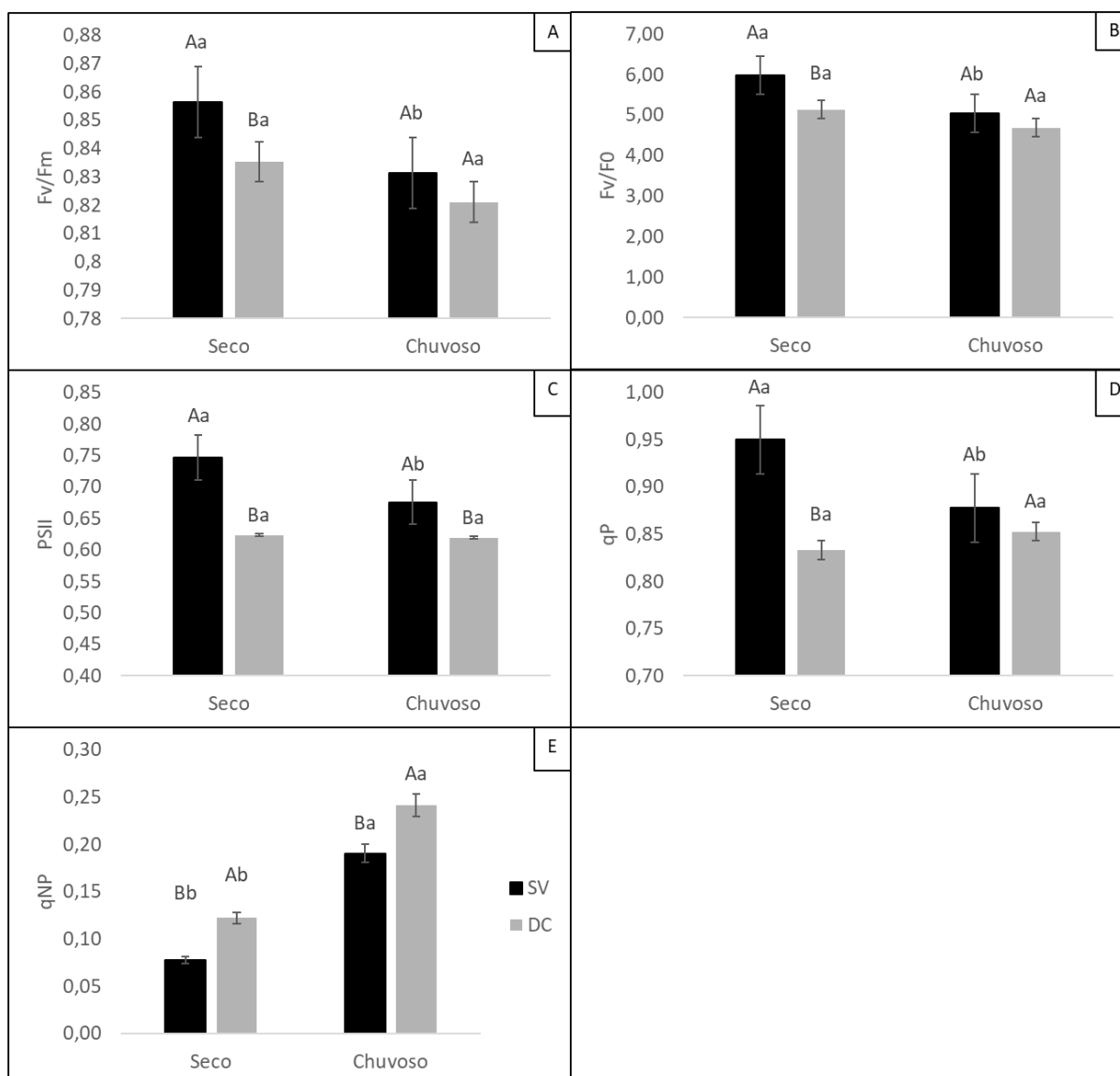


Figura 5: Fluorescência da clorofila a para espécies sempre verdes (preto) e decíduas (cinza) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. A – Rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm); B – Taxa variável de rendimento (Fv/F0); C - rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII); D - coeficiente de dissipação fotoquímico (qP); E - coeficiente de dissipação não-fotoquímico (qNP). Letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão.

Os dados de fluorescência da clorofila a, apontam efeito sazonal apenas para as espécies sempre verdes, com exceção do coeficiente de dissipação não-fotoquímico (qNP) que variou para os dois hábitos foliares (**Figura 5**). O rendimento quântico máximo do fotossistema II (Fv/Fm) (**Figura 5A**) apresentou variação estatística na estação seca, com maiores valores para as sempre verdes. A maior umidade relativa do solo e ar no ano de 2018 pode ter sido o fator para a ausência de diferença sazonal para o grupo das decíduas. Apesar das variações sazonais nos anos de 2017 e 2019 serem mais acentuadas que em 2018 (Suplementar

figura S7), os valores de F_v/F_m sugerem bom estado de funcionamento do aparelho fotossintético, haja vista que segundo Bolhar-Nordenkampf *et al.* (1989) apenas valores de F_v/F_m inferior a 0,75 refletiriam estresse fotossintético.

A razão F_v/F_0 se mostrou mais eficaz em discriminar a eficiência do aparelho fotossintético em comparação com F_v/F_m , corroborando os dados da literatura (Sobrado, 2008; Silva *et al.*, 2010; Vitória *et al.*, 2010). Analisando este parâmetro em plantas saudáveis, é relatado que valores entre 4 e 6 representam um bom estado de funcionamento do aparato fotossintético (Roháček, 2002), indicando que os indivíduos analisados não apresentam estresse, independente do hábito foliar e da sazonalidade climática. Podemos sugerir que o FS II estejam em bom estado de funcionamento em função dos dados de fluorescência da clorofila *a* (F_v/F_m e F_v/F_0), enquanto se observa uma variação dos *quenchings* conforme ocorre a variação sazonal do ambiente. Isto sugere que estas plantas consigam manter o rendimento quântico fotoquímico durante todo o ano às custas da liberação do excesso de energia na forma de calor (qNP) (Juneau *et al.*, 2005).

Os dados de morfologia foliar (espessura, densidade e massa foliar por área – MFA) não apresentaram variação sazonal, apenas entre hábitos foliares (Figura 6). Os dados de espessura foliar e MFA (Figura 6A,C), atributos diretamente ligados ao volume de água da folha, das espécies sempre verdes foram maiores do que as decíduas, haja vista que este grupo tende a ter folhas mais grossas e com maior capacidade de retenção de água (Li *et al.*, 2013; Werden *et al.*, 2018). Maiores valores de espessura foliares estão associadas à maior capacidade de estocagem de água o que propiciaria fontes alternativas de água durante períodos de menor disponibilidade hídrica em plantas que ocorrem em ambientes áridos (Lamont e Lamont, 2000). Schwinning e Ehleringer (2001) propuseram que em ambientes onde a água é disponibilizada em determinadas épocas do ano, o fenótipo que garantiria maior eficiência entre a manutenção de um balanço hídrico positivo e a capacidade de aquisição de carbono é o de plantas que investem em folhas de vida longa e ramos com alta capacitância. De forma geral, espera-se que folhas com maiores espessuras estejam associadas a espécies com maiores tempos de vida das folhas (Wright *et al.* 2004).

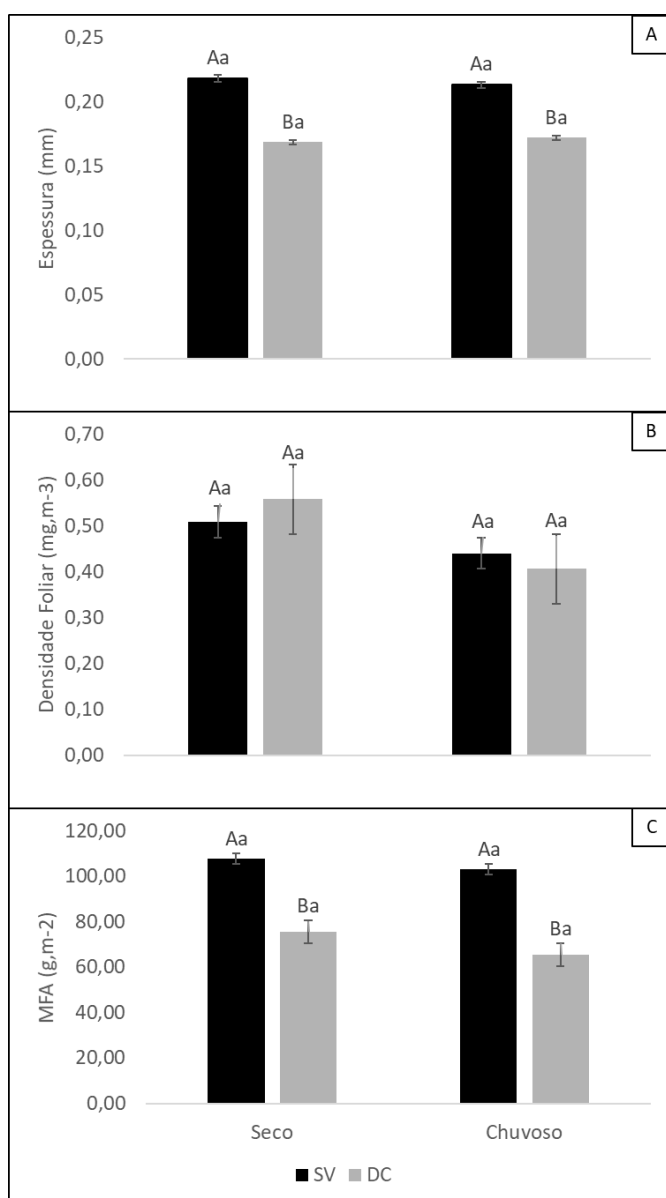


Figura 6: Dados morfológicos entre espécies sempre verdes (preto) e decíduas (cinza) comparando o final do período seco (setembro) e chuvoso (março) no ano de 2018. A – Espessura (mm); B – Densidade foliar (mg.m-3); C – Massa foliar por área (g.m-2). Letras maiúsculas comparam diferentes hábitos foliares no mesmo período. Letras minúsculas comparam diferentes períodos para o mesmo hábito. Barra de erro padrão.

A MFA é o atributo mais comumente relacionado com a longevidade foliar, refletindo o seu custo de construção (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004; Kikuzawa e Lechowicz, 2011). Assim, pode-se esperar que os custos de construção foliar sejam maiores em folhas que irão ter maior longevidade (espécies sempre verdes) que em decíduas (Holbrook *et al.*, 1995), como observado em nossos dados.

Com relação a terceira hipótese que aborda se através de parâmetros morfológicos e fisiológicos é possível observar diferenciação de respostas a fatores climáticos sazonais entre espécies sempre verdes e decíduas, foi feita uma PCA

(Análise dos Componentes Principais), onde o eixo 1 e 2 explicaram respectivamente 41,55% e 20,27% da variação entre 11 atributos foliares (Figura 7).

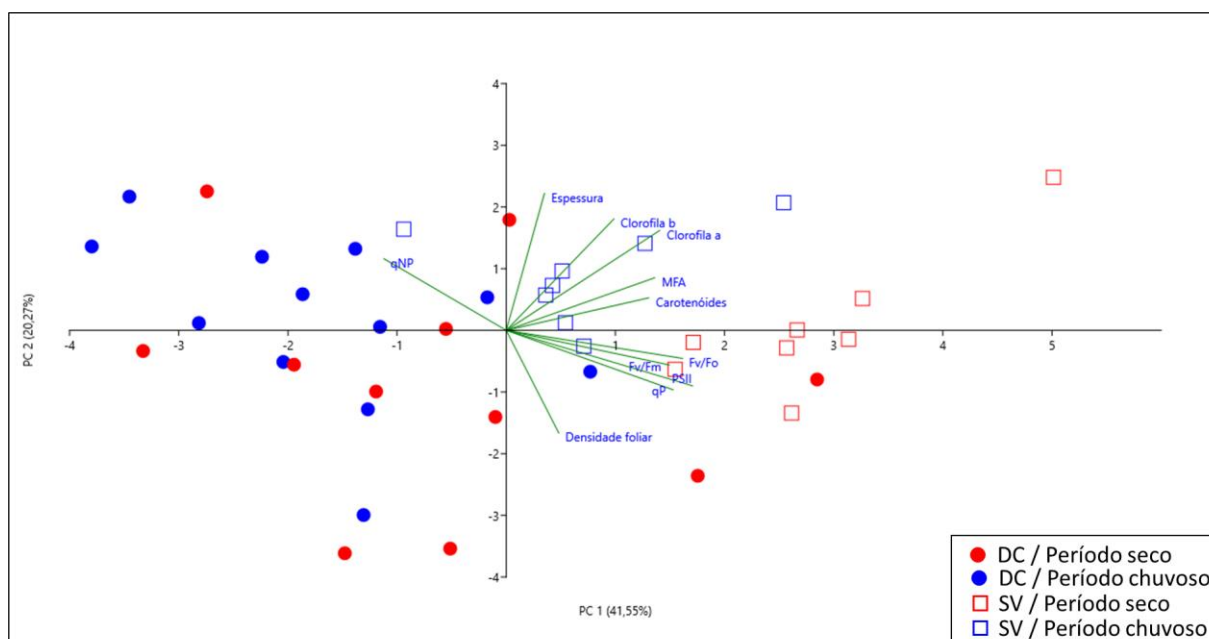


Figura 7: Análise dos componentes principais (PCA) para espécies decíduas (quadrados) e sempre verdes (círculos) no período seco (vermelho) e chuvoso (azul) em floresta estacional semidecidual. Parâmetros morfológicos (espessura foliar, densidade foliar e massa foliar por área), Fisiológicos (Fluorescência da clorofila a e pigmentos fotossintéticos) foram usados para desenvolvimento esta análise.

Através destes dados foi possível inferir que há distinção tanto entre hábitos foliares quanto por períodos do ano dentro do mesmo hábito foliar através de um grupo específico de traços funcionais (Parâmetros morfológicos - espessura foliar, densidade foliar e massa foliar por área; Fisiológicos - Fluorescência da clorofila a e pigmentos fotossintéticos) (Figura 7). Tal resultado foi diferente do esperado, já que em função da caducifolia no período de maior restrição hídrica (Lima e Rodal, 2010; Sousa *et al.*, 2020; Lima *et al.* 2021), as decíduas teriam seus parâmetros alterados pela senescência foliar. Quando no período seco, as atividades metabólicas das espécies decíduas vão cessando em um processo sistêmico, com a redução das atividades fotossintéticas, seguido de senescência foliar até posterior queda da folha, como forma de reduzir a perda de água por transpiração e assim esses dados seriam refletidos na PCA.

Para as sempre verdes, as folhas e as trocas gasosas são mantidas mesmo sob potenciais hídricos baixos, exibindo tolerância ao déficit hídrico (Sousa *et al.*, 2020; Ribeiro, *et al.*, 2021), o que seria mais difícil de ser observado na PCA.

Porém, a separação por período do ano, mais evidente nas espécies sempre-verdes do que nas decíduas, pode estar associada a influência da concentração de pigmentos. A alta umidade relativa observada durante todo o período de análise no ano de 2018, pode ter refletido no adiamento ou até suspensão da perda das folhas nas decíduas (Suplementar Figura S1), o que gerou a manutenção das condições fisiológicas acarretando assim no resultado obtido na Figura 7.

Dos atributos avaliados, o *quenching* não fotoquímico (qNP), foi o único a influenciar de forma significativa as espécies decíduas em distinção às sempre verdes, que apresentaram forte influência de parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (com exceção do qNP) e pigmentos fotossintéticos.

4. CONCLUSÃO

Com base nos dados apresentados, o presente trabalho oferece importante contribuição com relação a influência da alta umidade em período de restrição hídrica em ambiente de floresta estacional semidecidual principalmente em espécies decíduas, que mantiveram suas folhas e sua capacidade fotossintética às custas da captação de água e da dissipação do excesso de energia na forma de calor.

Os atributos de pigmentos fotossintéticos, fluorescência da clorofila *a* e morfologia foliar foram bons preditores para separar espécies sempre verdes e decíduas, mas outros parâmetros poderiam proporcionar maior robustez a estas análises para que se visualize a separação entre períodos do ano, como trocas gasosas e potencial hídrico. Este trabalho abre novas possibilidades de estudos voltados a investigar a capacidade de aclimação dessas espécies a variações ambientais de clima, disponibilidade nutricional e hídrica em ambiente controlado com foco em reflorestamento e recuperação de áreas degradadas, distinguindo sempre verdes e decíduas.

5. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Abreu K, Braga JMA, Nascimento MT (2014) Tree species diversity of coastal lowland semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state. *Bioscience Journal* 30(5):1529–1550.

- Allen K, Dupuy JM, Gei MG, *et al.* (2017) Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters*, 12(2), 023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Almeida SMZ, Soares AM, Castro *et al.* (2005) Alterações morfológicas e alocação de fitomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35(1): 62-68.
- Ashraf M (2010) Inducing drought tolerance in plants: some recent advances. *Biotechnology Advances*, 28:169-183. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2009.11.005>
- Baker NR, Rosenqvist E (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of experimental botany*, 55(403), 1607-1621. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh196>
- Barbosa ER, van Langevelde F, Tomlinson KW *et al.* (2014). Tree species from different functional groups respond differently to environmental changes during establishment. *Oecologia*, 174(4):1345-1357. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2853-y>
- Bolhar-Nordenkampf HR, Long SP, Baker NR, *et al.* (1989). Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3(4):497-514. <https://doi.org/2389624>
- Borchert R (1980) Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology*, Brooklyn 61(5):1065-1074. <https://doi.org/10.2307/1936825>
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain. *Biotropica*, 34(1):27-39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Bulhão CF, Figueiredo PS (2002) Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, 25(3):361-369. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000300012>
- Cardoso FCG, Marques R, Botosso PC, *et al.* (2012) Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant and Soil*, 354(1):269-281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>

- de Souza BC, Carvalho ECD, Oliveira RS, *et al.* (2020) Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. *Oecologia*, 194(1):221-236. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04760-3>
- Demmig B, Winter K, Krüger A, *et al.* (1987). Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiology*, 84: 218-224. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.218>
- Demming-Adams B, Adams III WW, Grace SC (2010). Physiology of light tolerance in plants. *Hortic. Rev.*, 18:215-246.
- Dias DP, Marengo RA (2007) Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa agropecuária brasileira*, 42:305-311. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000300002>
- Endara MJ, Coley, PD (2011). The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, 25(2):389-398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Fournier LA (1974) Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Flora e Funga do Brasil. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, *et al* (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>
- Fu P-L, Jiang Y-J, Wang A-Y *et al* (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Ann Bot* 110:189–199. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs092>
- Genty B, Briantais .J-M, Baker, NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 990:87–92. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Gitelson A, Merzlyak MN (1994) Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L.

- leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *Journal of plant physiology*, 143(3):286-292. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81633-0](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81633-0)
- Givnish TJ (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fenn* 36(3):703–743. <https://doi.org/10.14214/sf.535>
- Goncalves, JFDC, Marengo RA, Vieira G (2001) Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(2):149-157. <https://doi.org/10.1590/S0103-31312001000200004>
- Harrison SP, Prentice IC, Barboni D, *et al.* (2010). Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of vegetation Science*, 21(2):300-317. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01144.x>
- Holbrook NM, Whitebeck JL, Mooney HA (1995) Drought responses of neotropical dry forests. *Bullock. SH, HA Mooney, and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, 243-276.*
- Ishida A, Harayama H, Yazaki K, *et al.* (2010) Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. *Tree Physiology*, 30(8):935-945. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq025>
- Ishida A, Nakano T, *et al.* (2008) Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 156(1):193-202. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0965-6>
- Jahns P, Holzwarth AR (2012) The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1817(1):182-193. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.012>
- Juneau P, Green BR, Harrison PJ (2005) Simulation of Pulse-Amplitude-Modulated (PAM) fluorescence: Limitations of some PAM-parameters in studying environmental stress effects. *Photosynthetica*, 43(1):75-83. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-5083-7>
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ (2011) Ecology of leaf longevity. Springer Science & Business Media.
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ (2018) Leaf photosynthesis integrated over time. In *The leaf: a platform for performing photosynthesis* 473-492. Springer, Cham.

- Kushwaha CP, Singh KP (2005) Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. *J. Trop. Ecol.* 21:47–56. <https://doi.org/10.1017/S0266467404002032>
- Lamont BB, Lamont HC (2000) Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiologia Plantarum*, 110(1):64-71. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.110109.x>
- Li Y, Yang D, Xiang S, Li G (2013) Different responses in leaf pigments and leaf mass per area to altitude between evergreen and deciduous woody species. *Australian Journal of Botany*, 61(6):424-435. <https://doi.org/10.1071/BT13022>
- Lichtenthaler HK (1987) [34] Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*, 148:350-382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- Lichtenthaler HK, Burkart S (1999) Photosynthesis and high light stress. *Bulg. J. Plant Physiol*, 25(3-4):3-16.
- Lichtenthaler HK, Babani F, Langsdorf G (2007) Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynthesis Research*, 93(1):235-244. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9174-0>
- Lieberman D (1982) Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *The Journal of Ecology*, 791-806. <https://doi.org/2260105>
- Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid environments*, 74(11):1363-1373. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.009>
- Lima ALA, Rodal MJN, Castro CC, *et al.* (2021) Phenology of high-and low-density wood deciduous species responds differently to water supply in tropical semiarid regions. *Journal of Arid Environments*, 193:104594. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104594>
- Lüttge U, Ratajczak R (1997) The physiology, biochemistry and molecular biology of the plant vacuolar ATPase. *Advances in Botanical Research* 25:253-296. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)60155-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60155-X)

- Marcondelli ACB (2019) Comparação de ciclagem de nutrientes em pastagens convencionais, sistemas silvipastoris e floresta estacional semidecídua. *Embrapa Pecuária Sudeste-Tese/dissertação*.
- Marques, M., Oliveira, P. E. A. (2004). Phenology of canopy and understory species of two Coastal Plain Forests in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 27(4):713-723. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400011>
- Muller O, Hikosaka K, Hirose T (2005) Seasonal changes in light and temperature affect the balance between light harvesting and light utilisation components of photosynthesis in an evergreen understory shrub. *Oecologia*, 143(4):501-508. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0024-5>
- Oguchi R, Terashima I, Chow WS (2021) The effect of different spectral light quality on the photoinhibition of Photosystem I in intact leaves. *Photosynthesis research*, 149(1):83-92. <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00805-z>
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier *et al.* (2016) Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64(8):715-716. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Pimentel, C (2004) A relação da planta com a água. *Seropédica: Edur*.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf-span in relation to leaf, plant and stand processes in diverse ecosystems. *Ecol Monogr* 62:365-392. <https://doi.org/10.2307/2937116>
- Ribeiro DR, Silva JLA, do Nascimento MT, Vitória AP (2021) Leaf habits and their relationship with leaf and wood traits in tropical dry forests. *Trees*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02200-0>
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, *et al.* (2002) Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*, 16(7):445-456. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0185-3>
- Roháček K (2002) Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, 40(1):13-29. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0185-3>
- Rosado, BHP, Mattos EA de (2007) Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro

- State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21(3):741–752.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300020>
- Santos DLD, Takaki M (2005) Phenology of *Cedrela fissilis* Vellozo (Meliaceae) in Itirapina, São Paulo State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 19(3):625-632.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000300024>
- Santos GLD, Pereira MG, Corrêa Neto TDA, et al. (2019) Ciclagem de nutrientes em diferentes condições topográficas em Floresta Estacional Semidecidual, Pinheiral-RJ. *Ciência Florestal*, 29:1737-1747.
<https://doi.org/10.5902/1980509826880>
- Santos MGM, Sousa AS, Neves SPS, Rossatto DR, Miranda LAP, Funch LS (2021) Drought responses and phenotypic plasticity of *Maprounea guianensis* populations in humid and dry tropical forests. *Rodriguésia*, 72:1-14.
<http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202172077>
- Schwinning S, Ehleringer JR (2001) Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 89(3):464-480.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00576.x>
- SILVA, G.; NASCIMENTO, M. T (2001) Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do Estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Revista Brasileira de Botânica*, 24:51-62.
- Silva AS, Oliveira JG, Cunha MD, Vitória AP (2010) Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22(4):245-254. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202010000400004>
- Sims DA, Gamon JA (2002) Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 81(2-3):337-354.
[https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00010-X)
- Singh J, Thakur JK (2018) Photosynthesis and abiotic stress in plants. In *Biotic and abiotic stress tolerance in plants*. 27-46. Springer, Singapore.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-9029-5_2
- Singh KP, Kushwaha CP (2005) Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, 964-975. <https://www.jstor.org/stable/24110749>

- Sobrado MA (2008) Leaf characteristics and diurnal variation of chlorophyll fluorescence in leaves of the 'Bana' vegetation of the Amazon region. *Photosynthetica*, 46(2):202-207. <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0033-9>
- Souza IM; Funch LS (2017) Synchronization of leafing and reproductive phenological events in *Hymenaea* L. species (Leguminosae, Caesalpinioideae): the role of photoperiod as the trigger. *Brazilian Journal of Botany* 40(1):125-136. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0314-7>
- Streit NM, Canterle LP, Canto MWD, Hecktheuer LHH (2005). As clorofilas. *Ciência Rural*, 35(3):748-755. ISSN 0103-8478
- Teixeira Oliveira M, Matzek V, Dias Medeiros C, *et al.* (2014) Stress tolerance and ecophysiological ability of an invader and a native species in a seasonally dry tropical forest. *PLoS One*, 9(8):e105514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105514>
- Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, *et al.* (2010) Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and soil*, 329(1):155-171. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0142-7>
- Van Kooten O, Snel JFH (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25(3):147–150.
- Van Ommen Kloeke AEE, Douma JC, Ordonez JC, *et al.* (2012). Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2):224-235. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00667.x>
- Visser ME, Caro SP, Van Oers K, *et al.* (2010) Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555):3113-3127. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0111>
- Wellburn, AR (1994) The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of plant physiology*, 144(3):307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)

- Werden LK, Waring BG, Smith-Martin CM, *et al.* (2018) Tropical dry forest trees and lianas differ in leaf economic spectrum traits but have overlapping water-use strategies. *Tree Physiology*, 38(4):517-530. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx135>
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, *et al.* (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. ver. ecol. and syst.* 33(1):125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Williams LJ, Bunyavejchewin S, Baker PJ (2008) Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Oecologia*, 155(3):571-582. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0938-1>
- Williams-Linera, G. (2000). Leaf demography and leaf traits of temperate-deciduous and tropical evergreen-broadleaved trees in a Mexican montane cloud forest. *PlantEcology*, 149(2):233-244. <https://doi.org/10.1023/A:1026508610236>
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, 143(1):155-162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M *et al* (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright SJ, Muller-Landau HC (2006) The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(3):287-301. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00154.>

ANEXOS:

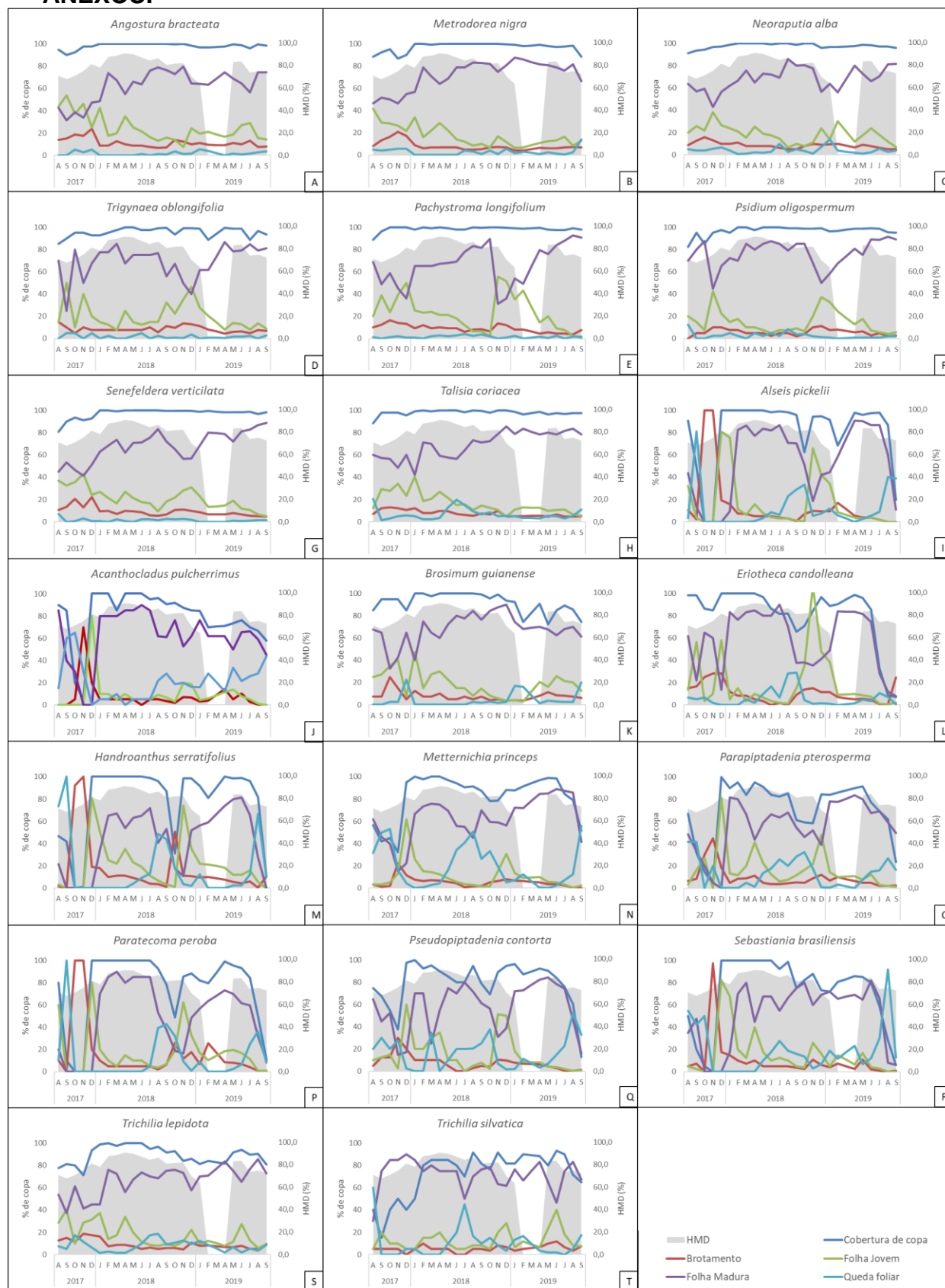


Figura S1: Fenologia Vegetativa (%) de cobertura de copa, brotamento, folhas jovens, folha madura, queda foliar (linhas – 1º eixo) de espécies sempre verdes (A-H) e decíduas (I-T) presentes na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba EEGG - RJ e dados de umidade do ar na área de coleta dos dados (área cinza – 2º eixo).

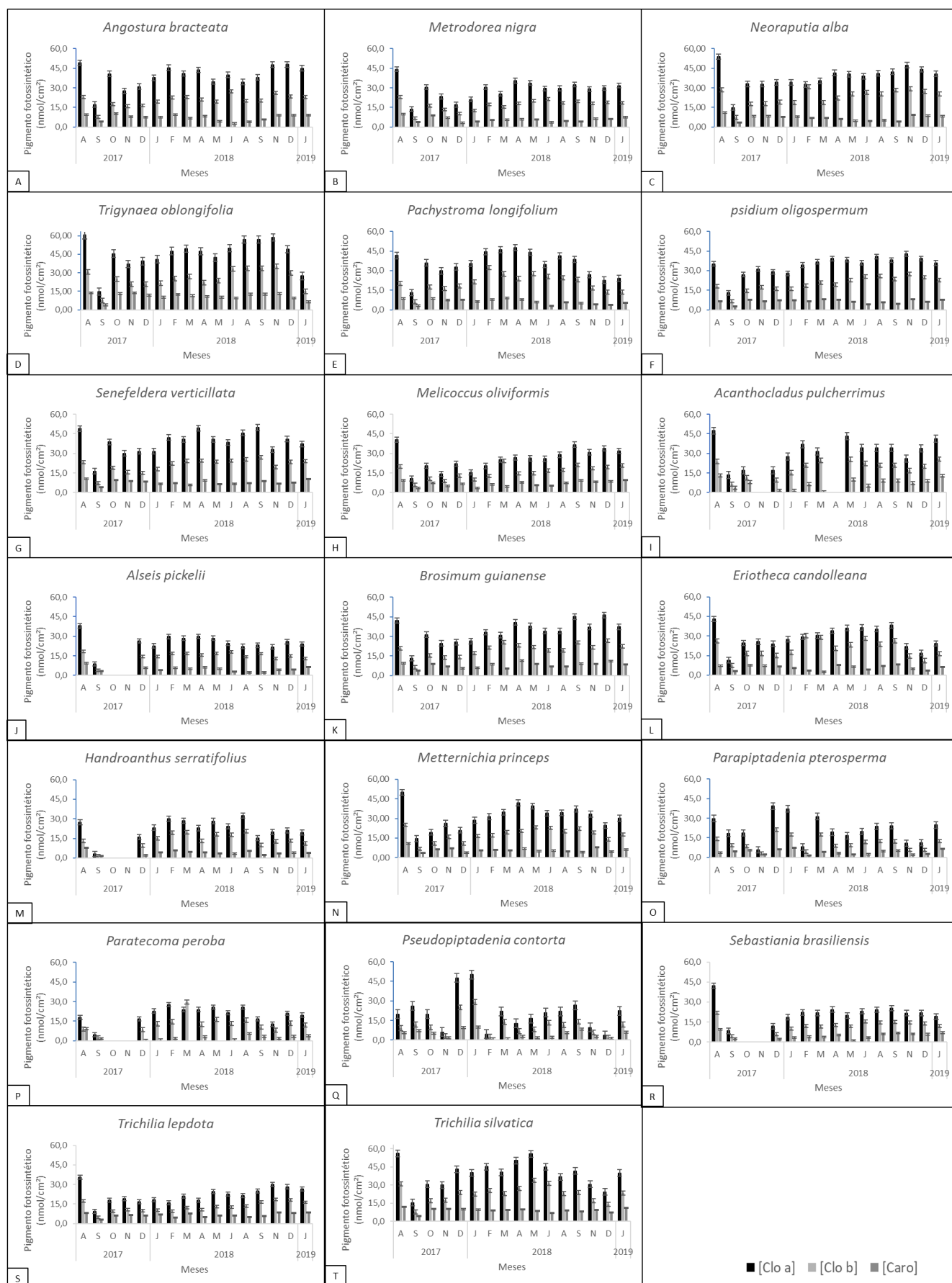


Figura S2: Pigmentos fotossintéticos – Clorofila a (barras pretas), clorofila b (barras cinza-claros) e carotenóides (barras cinza-escuros). Espécies sempre verdes (A-H) e espécies decíduas (I-T) presentes na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Erro padrão.

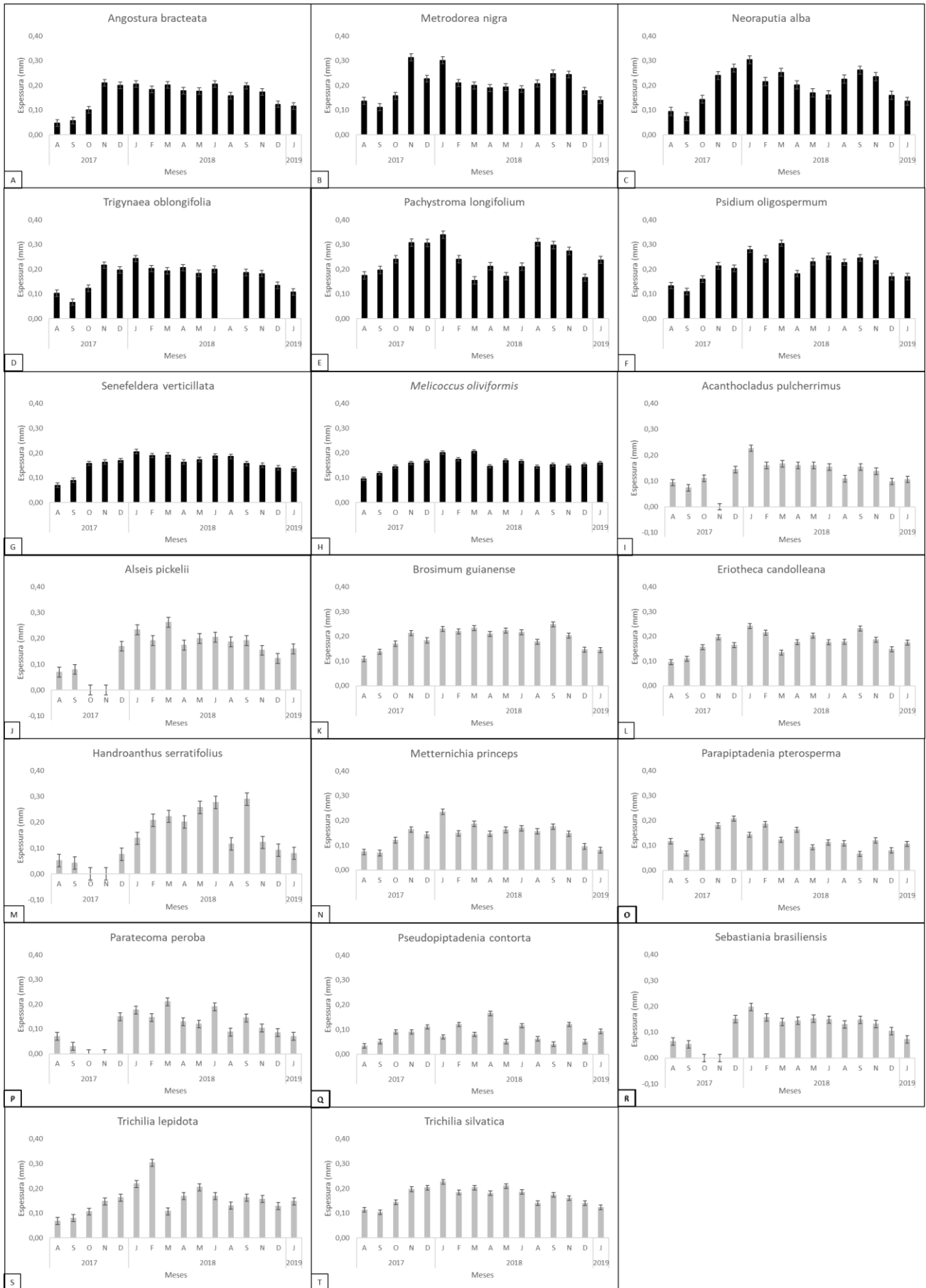


Figura S3: Espessura foliar (mm) de espécies sempre verdes (A-H) e decíduas (I-T) na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ . Erro padrão.

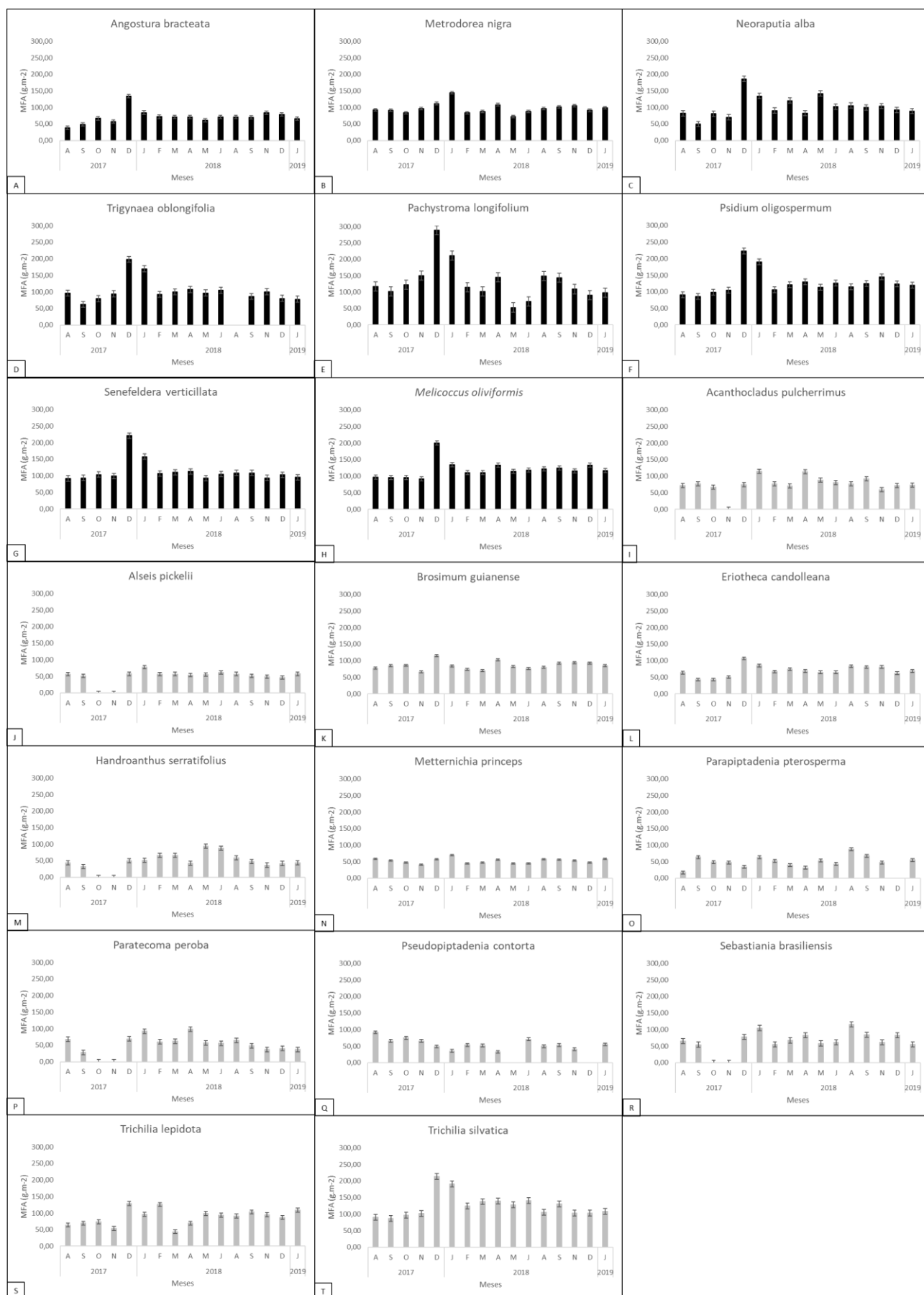


Figura S4: Massa foliar por unidade de área - MFA (g.m^{-2}) de espécies sempre verdes (A-H) e decíduas (I-T) na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Erro padrão.

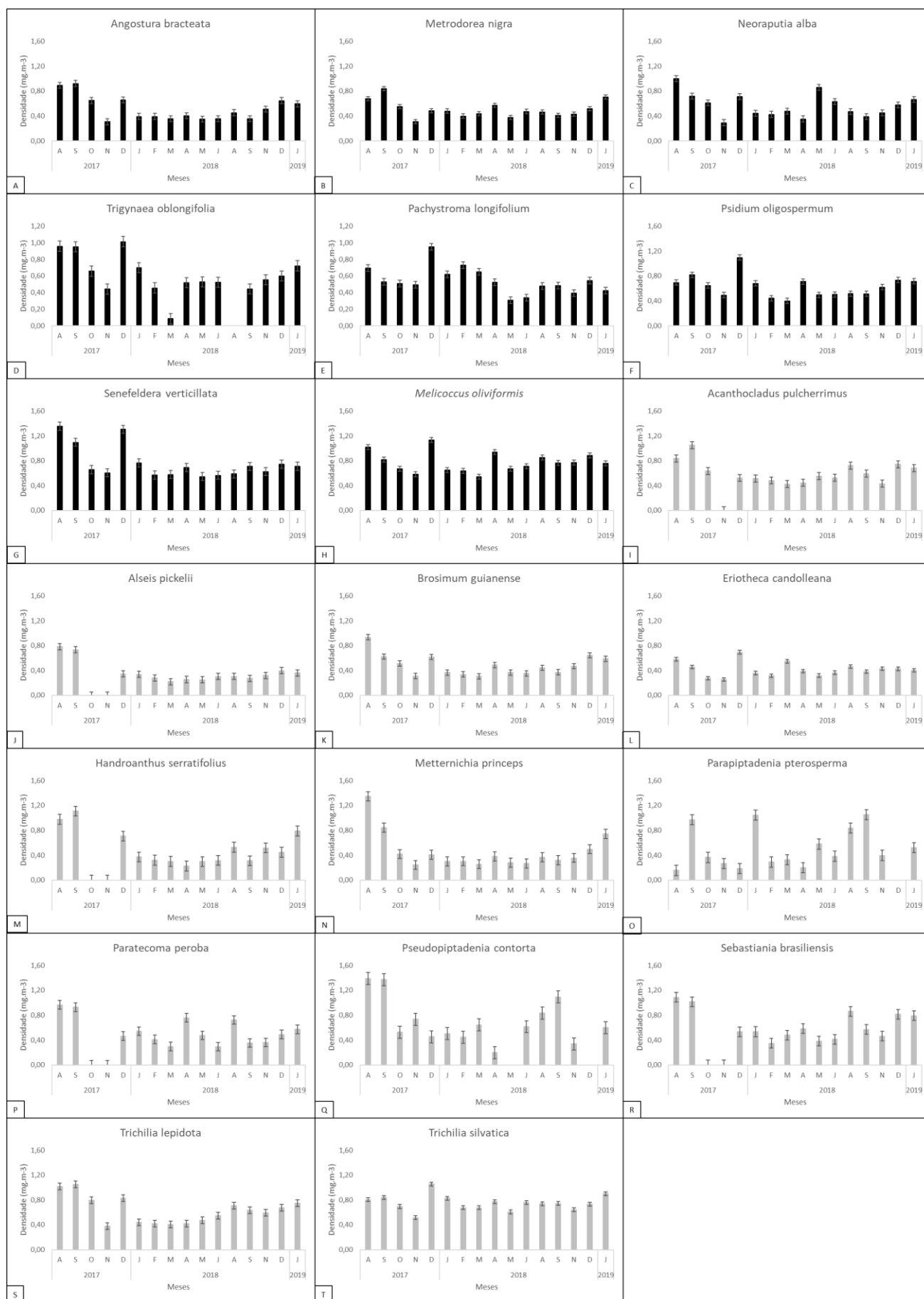


Figura S5: Densidade foliar - (mg.m⁻³) de espécies sempre verdes (A-H) e decíduas (I-T) presentes na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Erro padrão.

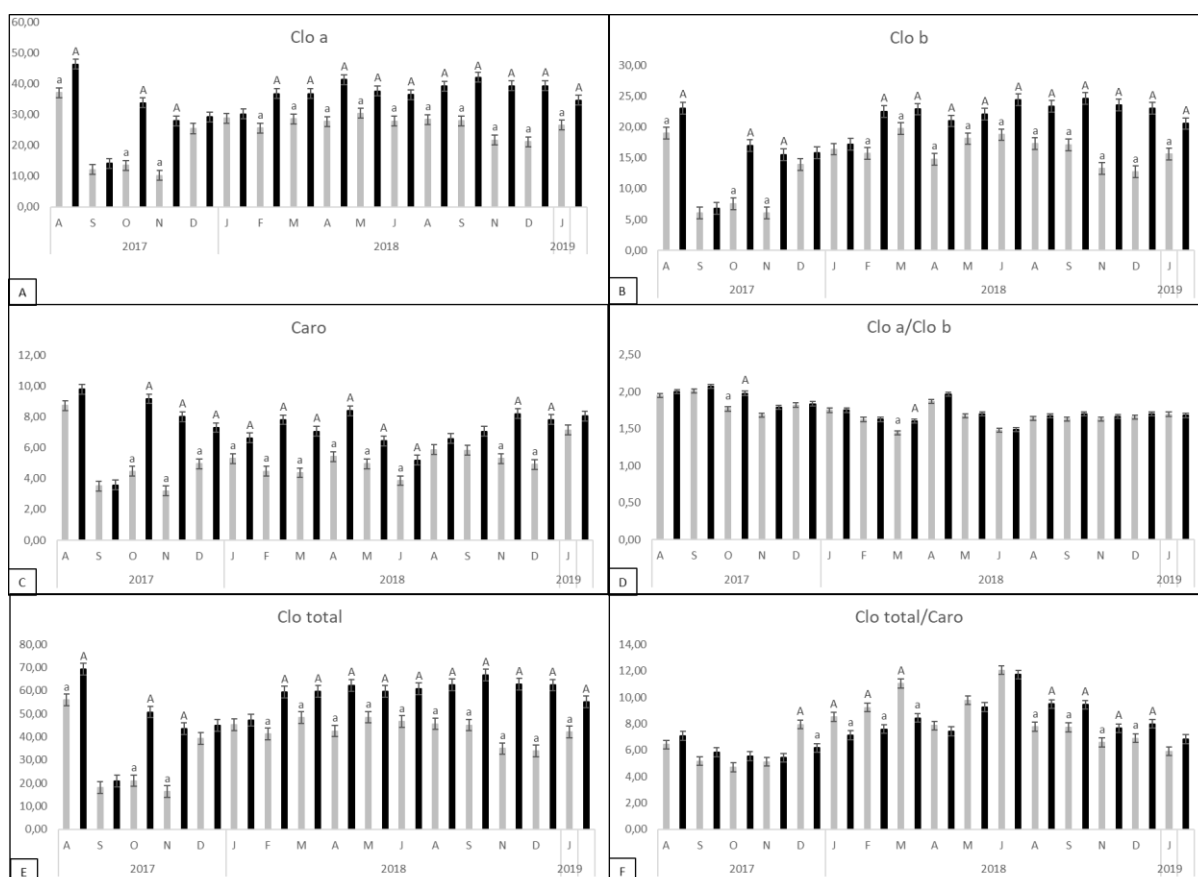


Figura S6: Pigmentos fotossintéticos: A) clorofila *a* (nmol/cm²); B) clorofila *b* (nmol/cm²); C) carotenóides (nmol/cm²); D) razão clorofila *a/b*; E) Clorofila total; F) Razão clorofila total/Carotenóides das espécies decíduas – DC (barra cinza) e sempre verdes – SV (barra preta) na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Erro padrão.

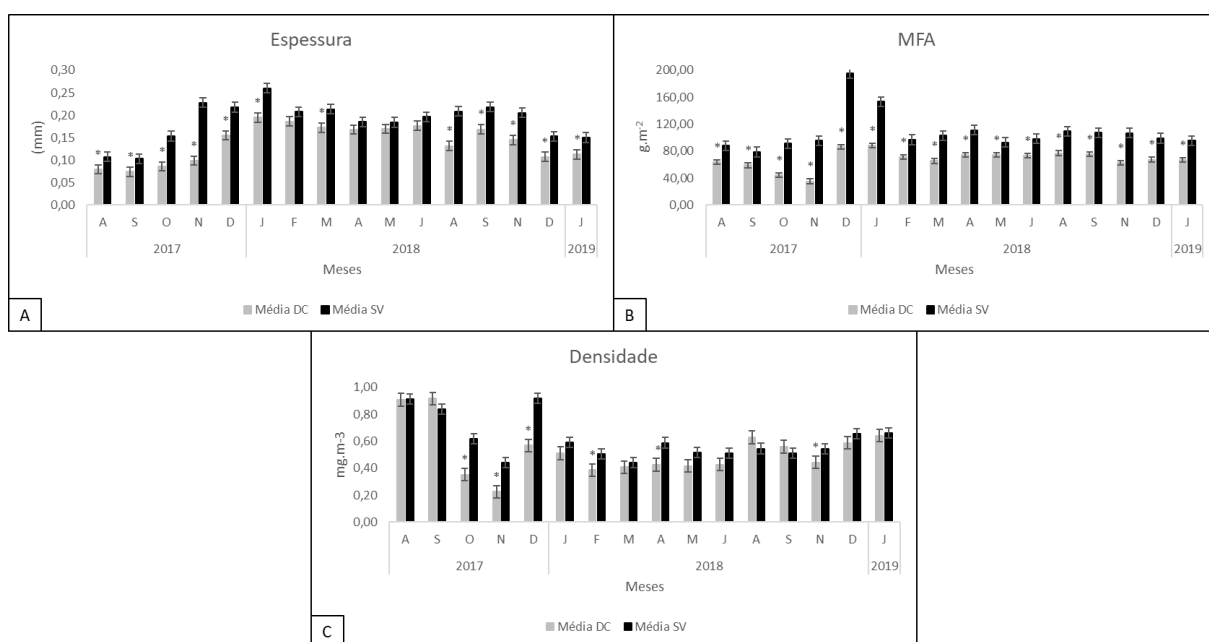


Figura S7: Dados de A) Espessura foliar (mm); B) Massa Foliar por Unidade de Área – MFA (g.m⁻²); C) Densidade (mg.m⁻³) das espécies decíduas – DC (cinza escuro) e sempre verdes – SV (cinza claro) presentes Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ. Erro padrão. *Valores estatisticamente menores. **Valores estatisticamente maiores.

CAPÍTULO 4 – DIFERENÇAS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS EM ESPÉCIES SEMPRE VERDES E DECÍDUAS EM FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL.

Douglas Rodrigues Ribeiro¹; Gustavo Viana de Freitas¹; Marcelo Trindade Nascimento¹; Angela Pierre Vitória¹

1- Laboratório de Ciências Ambientais, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – Rio de Janeiro-BR

Resumo

As espécies vegetais de ambientes com sazonalidade climática bem marcada utilizam-se de diferentes combinações de características fenológicas, fisiológicas, morfológicas e anatômicas que vão influenciar na sua sobrevivência. O objetivo deste trabalho foi averiguar se: I) no período de maior restrição hídrica em um ambiente sazonal a estratégia ecológica pode ser distinta a depender do hábito foliar sob a ótica do triângulo CSR; II) o período de menor disponibilidade hídrica promoverá maior eficiência do uso da água mesmo em espécies de hábitos foliares distintos; III) em uma condição de restrição hídrica os atributos tendem a ser mais integrados na espécie independentemente do hábito foliar. Para isto, foram aferidas em folhas a espessura, densidade, massa foliar por área (MFA), suculência, índice de esclerofilia, teor relativo de água, isótopos estáveis de C e N em oito espécies sempre-verdes e 12 espécies decíduas na floresta estacional semidecidual da Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba, RJ. Os resultados demonstraram que houve uma sobreposição de estratégias entre hábitos foliares, com 80% de todas as espécies posicionadas no grupo das competidoras e apenas 4 espécies decíduas fora deste grupo. Para a eficiência do uso da água foi observado que as espécies decíduas foram menos eficientes em comparação com as sempre verdes, se apresentando mais enriquecidas em $\delta^{13}\text{C}$. A integração entre os atributos foi modulada pela sazonalidade, independente do hábito foliar. Os dados sugerem que a maioria das espécies estudadas apresentou estratégia ecológica competitiva com influência do hábito foliar, tendo as decíduas apresentado maior amplitude nas estratégias ecológicas desenvolvidas.

Palavras-chave: Análise isotópica, Triângulo de Grime, Interações ecofisiológicas.

Abstract

Plant species from environments with well-marked climatic seasonality use different combinations of phenological, physiological, morphological and anatomical characteristics that will influence their survival. The objective of this work was to verify if: I) in the period of greater water restriction in a seasonal environment, the ecological strategy can be different depending on the leaf habit from the perspective of the CSR triangle; II) the period of lower water availability will promote greater efficiency of water use even in species with different leaf habits. III) in a water restriction condition, attributes tend to be more integrated in the species regardless of leaf habit. For this, thickness, density, leaf mass per area (MFA), succulence, sclerophyll index, relative water content, stable isotopes of C and N were measured in eight evergreen species and 12 deciduous species in a semideciduous seasonal forest in State Ecological Station of Guaxindiba, RJ. The results showed that there was an overlap of strategies between leaf habits, with 80% of all species positioned in the competitor group and only 4 deciduous species outside this group. For the efficiency of water use, it was observed that the deciduous species were less efficient compared to the evergreen ones, being more enriched in $\delta^{13}\text{C}$. The integration between attributes was modulated by seasonality, regardless of leaf habit. The data suggest that the majority of the studied species presented a competitive ecological strategy with influence of the foliar habit, with the deciduous ones presenting greater amplitude in the ecological strategies developed.

Keywords: Isotopic analysis, Grime's Triangle, Ecophysiological interactions.

1. INTRODUÇÃO

Florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) são ambientes encontrados por todos os continentes presentes na faixa tropical do globo, tendo características ecológicas das comunidades arbóreas atreladas de forma concisa à sazonalidade climática (Souza *et al.*, 2021; Pennington *et al.*, 2018; Maia *et al.*, 2020). As FTSS apresentam padrões climáticos de precipitação média anual inferior a 1800 mm, sendo que em pelo menos três meses do ano a precipitação fica abaixo de 100 mm (Pennington *et al.*, 2018; DRYFLOR,2016; Werneck *et al.*, 2011). Neste contexto,

no Brasil, as FTSS incluem a caatinga, além das florestas estacionais decíduas (FED) e semidecíduas (FES) (Veloso *et al.* 1991).

Logo, um dos principais fatores estressante em plantas e que afetam tanto a sobrevivência quanto a produtividade em FTSS é o déficit hídrico (Pennington *et al.*, 2018; Werneck *et al.*, 2011). Ao longo da vida de um organismo vegetal, o déficit hídrico é uma condição que irá ocorrer em diversos momentos associados a sazonalidade climática, sendo intensificadas por períodos de estiagem, tipos de substratos onde se desenvolvem ou por condições antrópicas que causam desmatamentos, redução do lençol freático, mudanças na composição do solo e as mudanças climáticas (de Moraes Campos *et al.*, 2021; Cavalcante *et al.*, 2009). As consequências da exposição ao déficit hídrico causam danos visíveis como o murchamento e enrolamento das folhas além da redução da taxa de crescimento e acúmulo de biomassa e o decréscimo das atividades fisiológicas (de Moraes Campos *et al.*, 2021; Cavalcante *et al.*, 2009).

Para resistir às condições ambientais causadas pela sazonalidade climática associada as diferentes características de solo (granulometria, pH, composição mineral), organismos vegetais apresentam estruturas anatômicas e respostas fisiológicas distintas que as permitem sobreviver em ambientes com diferentes regimes hídricos ou diferentes intensidades de déficit de água (de Moraes Campos *et al.*, 2021; Cavalcante *et al.*, 2009). Diferentes estratégias são observadas nas plantas presentes nas FTSS e dentre elas os diferentes hábitos foliares são facilmente observáveis (Ávila-Lovera *et al.*, 2019; Arruda e Eisenlohr, 2016). Os hábitos foliares variam em um *continuum*, muito atrelado a condição hídrica do ambiente, que vai desde as espécies que mantém sua copa ao longo de todo o ano (sempre verdes) até as espécies que perdem suas folhas e ficam sem copa durante parte do ciclo anual (decíduas) (Reis 2021; Santos *et al.*, 2020; Ávila-Lovera *et al.*, 2019; Xu *et al.* 2014; Kikuzawa e Lechowicz 2011). A longevidade das folhas reflete as estratégias conservadoras ou aquisitivas de uma planta - embora fatores endógenos individuais, também podem desempenhar papéis significativos na adoção de tais estratégias (Morel *et al.* 2015). A proporção dessas diferentes estratégias em um ambiente natural proporciona diferentes fitofisionomias que auxiliam na classificação das florestas como ombrófilas, decíduas e semidecíduas, atrelada principalmente com a disponibilidade hídrica na

forma de chuva, vapor ou armazenada no lençol freático no subsolo (Pennington *et al.*, 2018; Werneck *et al.*, 2011; Kikuzawa, 1991).

Para se analisar os efeitos da sazonalidade nas plantas são utilizadas diversas ferramentas que auxiliam no entendimento de suas estratégias, dentre elas as análises isotópicas. Isótopos são espécies atômicas de um mesmo elemento químico que apresenta quantidades diferentes de nêutrons no núcleo atômico, alterando sua massa atômica diferenciando cada forma do mesmo elemento (de Barros Ferraz *et al.*, 2009).

O $\delta^{13}\text{C}$ varia em resposta à umidade do solo, à temperatura (Panek e Waring, 1997), à irradiância (Zimmerman *et al.*, 1990), e por aspectos morfológicos (ex: tamanho e espessura das folhas, densidade estomática, comprimento da ramificação) e genéticos (ex: filogenia, variação intraespecífica) (Rossatto *et al.*, 2013; Dawson *et al.*, 2002) que afetam a eficiência do uso da água (EUA). Esses fatores podem explicar, pelo menos em parte, os padrões de $\delta^{13}\text{C}$ foliar observados na natureza segundo grupos funcionais ou de acordo com a relação genética (Farquhar *et al.*, 1982).

Estudos nos trópicos sobre hábito foliar, $\delta^{13}\text{C}$ e EUA são controversos. A baixa influência do hábito foliar em características vegetais como comportamento de regulação da perda de água (controle estomático, densidade da madeira, caducifolia), EUA e $\delta^{13}\text{C}$ foliar em florestas tropicais úmidas têm sido descritas em vários trabalhos (Braga *et al.*, 2016; Vitoria *et al.*, 2018; Powers e Tiffin, 2010). Por outro lado, Sobrado e Ehleringer (1997) em floresta tropical seca relataram maior $\delta^{13}\text{C}$ em espécies decíduas com raízes superficiais em comparação com espécies sempre verdes de raízes profundas em floresta seca tropical. Na savana tropical, foi significativamente menor a discriminação de isótopos de C durante a fotossíntese para espécies decíduas do que para sempre verdes (Franco *et al.*, 2005).

Em contraste ao C, cuja única fonte é o CO_2 atmosférico, as plantas podem adquirir N de várias fontes. Portanto, a interpretação dos dados de $\delta^{15}\text{N}$ é mais complexa do que a $\delta^{13}\text{C}$ (de Moraes Campos *et al.*, 2009). A variação de $\delta^{15}\text{N}$ em plantas e solo pode refletir o efeito de vários fatores ambientais no ciclo N, associações com *Rhizobium*, variações temporais e espaciais na disponibilidade de N no solo e na umidade do solo (Powers e Tiffin, 2010; Bai *et al.*, 2009; Ometto *et al.*, 2006). Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ no solo e nas plantas diminuem sistematicamente

com o aumento da precipitação média anual - MAP (Nardoto *et al.*, 2008; Santiago *et al.*, 2004; Amundson, 2003; Schuur e Matson, 2001). No entanto, um padrão inverso foi descrito em porções de planície de uma paisagem com alto teor de água no solo, onde a $\delta^{15}\text{N}$ do solo é geralmente mais pesada do que em locais mais secos (Bai *et al.*, 2009). Também foram descritas diferenças nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre espécies de plantas fixadoras de N_2 , geralmente com $\delta^{15}\text{N}$ mais leve do que as não fixadoras (Powers e Tiffin, 2010). A reciclagem interna de N também pode dificultar a interpretação dos dados de $\delta^{15}\text{N}$, particularmente devido a processos como a retranslocação interna de N e reabsorção devido a diferenças no fracionamento isotópico (Kolb e Evans, 2002). Assim, espécies de diferentes grupos funcionais (sempre verdes e decíduas, fixadoras ou não fixadoras de N_2) podem ter assinaturas $\delta^{15}\text{N}$ diferentes.

As espécies vegetais também podem ser classificadas com base nas suas respostas em função das condições ambientais. São três as estratégias ecológicas em que podem ser classificadas segundo Grime (2001): Competidoras – são espécies de rápido crescimento, com alta habilidade de competir e capturar recursos, podem desenvolver alterações morfológicas e estão normalmente associadas a ambientes ricos em recursos; Tolerante ao estresse – apresentam crescimento lento e baixa capacidade de captura de recursos, reduzida capacidade de alocação de recursos em favor do crescimento vegetativo e reprodutivo; e Ruderais – espécies com rápido ciclo de desenvolvimento, com vida curta e alocação de recursos para estruturas reprodutivas.

A associação entre estratégias ecológicas e características morfológicas pode servir para o entendimento de como se comportam as plantas em ambiente sazonal e assim poder correlacionar dados que nos mostre por exemplo que plantas com área específica da folha (SLA) baixa, estatura alta e baixa densidade da madeira podem ser classificadas como “Competidoras” (Reich, 2014).

Com base no exposto, este trabalho tem por objetivo averiguar se: I) no período de maior restrição hídrica em um ambiente sazonal a estratégia ecológica pode ser distinta a depender do hábito foliar sob a ótica do triângulo CSR; II) o período de menor disponibilidade hídrica promoverá maior eficiência do uso da água mesmo em espécies de hábitos foliares distintos; III) em uma condição de restrição hídrica os atributos tendem a ser mais integrados na espécie independentemente do hábito foliar.

2 METODOLOGIA

2.1. Área, espécies, período de estudo

Descrição da área vide páginas 25-27.

Vinte espécies arbóreas (Tabela 2) foram avaliadas, sendo 12 decíduas e 8 sempre verdes. Os indivíduos de cada espécie foram selecionados dentro de 4 parcelas (50m x 50m) demarcadas há mais de 25 anos (Silva e Nascimento 2001), considerando DAP (diâmetro a altura do peito: 1,30 cm) superior a 5 cm sendo amostrados de 7 a 10 indivíduos por espécie, a depender de sua presença no interior das parcelas, totalizando 188 indivíduos.

Tabela 2: Lista de espécies arbóreas selecionadas para o presente estudo na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba (EEEG), Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Espécies selecionadas a partir do trabalho de Abreu *et al.* (2014) e nomenclatura atualizada e risco de ameaça de extinção pelo REFLORA¹. DC – Espécie decídua; SV – Espécie sempre verde. NE – Não Avaliada; EM – Em perigo; LC – Pouco preocupante; NT – Quase ameaçada.

Família/Espécie	Hábito foliar	Ameaça de extinção
Annonaceae		
<i>Trigynaea oblongifolia</i> Schlttdl.	SV	EN
Bignoniaceae		
<i>Hydroanthus serratifolius</i> (Vahl) S. Grose	DC	NE
<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhlman.	DC	EM
Euphorbiaceae		
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnston.	SV	NE
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	DC	NE
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	SV	NE
Fabaceae		
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.) Brenan	DC	NE
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima	DC	NE
Malvaceae		
<i>Eriotheca candolleana</i> (K. Schum.) A. Robyns	DC	NE
Meliaceae		
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	DC	LC
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	DC	LC
Moraceae		
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	DC	NE
Myrtaceae		
<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.	SV	NE
Polygalaceae		
<i>Acanthocladus pulcherrimus</i> (Kuhlman.) J.F.B. Pastore & D.B.O.S. Cardoso	DC	NT
Rubiaceae		
<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schmale	DC	NE

Rutaceae

<i>Angostura bracteata</i> (Nees & Mart.) Kallunki	SV	NE
--	----	----

<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	SV	NE
------------------------------------	----	----

<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich ex Kallunki	SV	NE
--	----	----

Sapindaceae

<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth	SV	NE
-------------------------------------	----	----

Solanaceae

<i>Metternichia princeps</i> J.C.Mikan	DC	NE
--	----	----

¹ - REFLORA acessado em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>.

As análises de campo relacionadas aos atributos morfológicos para o cálculo do triângulo CSR foram conduzidas nos meses de março e setembro de 2018. Também foram coletadas amostras de folha para as análises isotópicas nos meses de dezembro de 2017 e agosto de 2018.

2.2. Determinações isotópicas**2.2.1. Coleta e preparo das amostras de folha para análises isotópicas**

Para a determinação da $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram coletadas cinco folhas fotossinteticamente ativas expostas ao sol a partir do quarto par de cada espécie em ambas as matas. Estas folhas foram secas em estufa, maceradas, pesadas (0,5 mg) e inseridas em cápsulas de estanho para determinação isotópica no Laboratório de Ciências Ambientais (LCA) – UENF (n = 5).

2.2.2. Determinação de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio

A $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das amostras foram determinadas em espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta V Advantage acoplado ao analisador elementar Flash 2000 (Thermo Fisher Scientific em Bremen, Alemanha) no LCA/UENF. Os resultados foram obtidos inicialmente relativos a padrões de trabalho para depois serem expressos em relação ao carbonato da formação PeeDee (Belemnite) e N atmosférico para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

2.3. Atributos foliares e triângulo CSR

De cada espécie foram retiradas cinco folhas maduras do ramo para a determinação da Área foliar total (AFT), massa seca de folha por unidade de área (MFA), densidade (DEN), espessura (ESP), peso fresco (PF) e peso seco (PS) (Rosado e Mattos, 2007). Baseado nestes parâmetros foi calculado o triângulo CSR segundo Pierce *et al.*, (2017).

A suculência foliar (SUC) foi determinada conforme metodologia proposta por Mantovani (1999), por meio da equação:

$$\frac{(\text{massa fresca} - \text{massa seca})}{\text{área foliar}}$$

Foi calculado o Índice de Esclerofilia (IE) baseado em Rizzini (1976):

$$\left[\frac{\text{massa seca (g)}}{2} \right] \times \text{área foliar (cm}^2\text{)}$$

Rizzini (1976) estabeleceu que plantas esclerófilas apresentam $IE > 0,6$ e plantas mesófilas $IE < 0,6$. O Teor Relativo de Água (TRA) seguindo a metodologia de Barrs e Wheaterley (1962) foi obtido através do peso da massa fresca foliar (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS) e aplicada na seguinte fórmula:

$$\text{TRA} = \left[\frac{(\text{MF} - \text{MS})}{(\text{MT} - \text{MS})} \right] \times 100\%$$

2.4. Análise estatística

Comparações entre a $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de folhas, hábito foliar e períodos do ano foram feitas utilizando-se ANOVA two-way. A comparação das médias foi feita pelo teste de Tukey ($P = 5\%$) utilizando-se o programa Statistica 7.0. O gráfico ternary foi feito no programa estatístico SigmaPlot. A Matriz de Correlação entre parâmetros foi feita utilizando-se os pacotes de dados corrplot, Hmisc e RColorBrewer no programa "R" Core Team (2021).

3. RESULTADOS

O Triângulo CSR (Figura 8) confeccionado para os dados obtidos no período seco evidencia maior amplitude de estratégias para as espécies decíduas, que variaram de competidoras (C) a tolerantes ao estresse (S) com algumas espécies na faixa de transição entre essas duas categorias. Já o posicionamento das espécies sempre verdes foi restrito ao eixo das competidoras. Não foi observada nenhuma espécie posicionada na faixa das ruderais ou na faixa central do gráfico (CSR). Esta

distribuição espacial não se alterou de forma expressiva em função da estação do ano, sendo mantidas a disposição descritas acima para espécies sempre verdes e decíduas (Anexo S1).

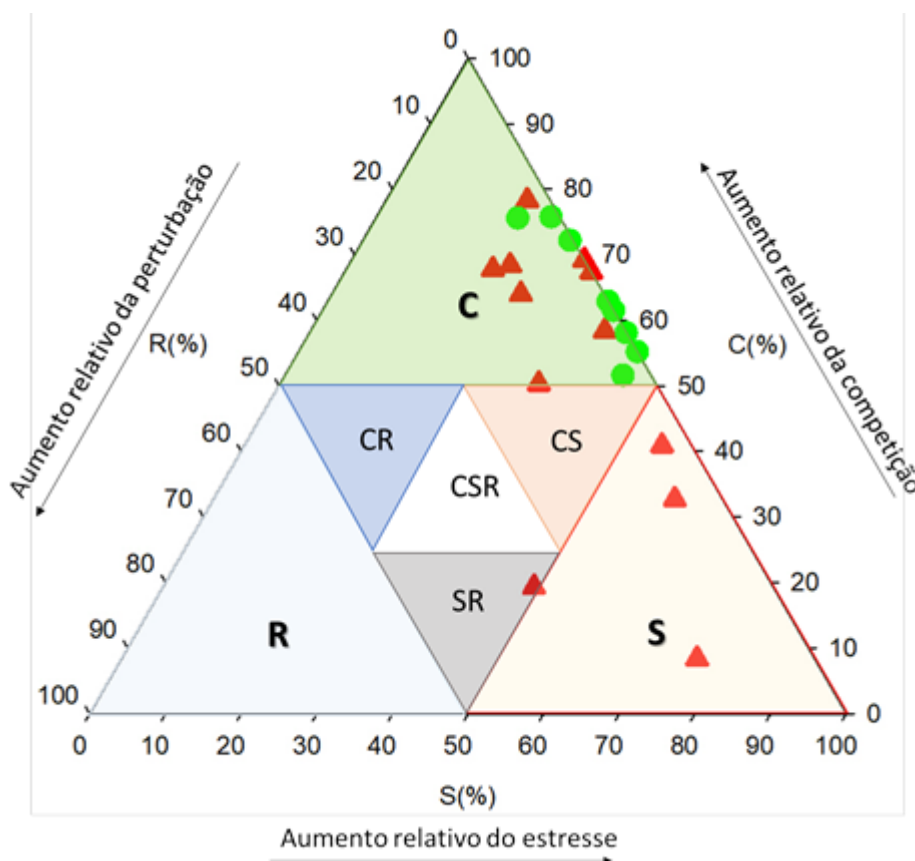


Figura 8: Análise do Triângulo de estratégias CSR para 12 espécies decíduas (triângulos vermelhos) e 8 sempre verdes (círculos verdes) no período seco (setembro/2018) em floresta tropical sazonalmente seca na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ/BR. Classificação realizada com base em atributos foliares, conforme proposto por Pierce *et al.* (2013). C (%), S (%) e R (%) representam, respectivamente, o percentual de estratégias competitivas (C%), de tolerância a estresses (S%) e ruderais (R%).

A análise elementar de carbono total (C_{Total}) não mostrou variação em função do hábito foliar ou da estação do ano, com os valores oscilando entre 42,23 e 43,37 (Tabela 3). Porém, as espécies decíduas no período seco se mostraram mais empobrecidas em $\delta^{13}C$ ($-31,68 \pm 0,35$ ‰) do que as sempre verdes ($-30,53 \pm 0,16$ ‰) no mesmo período, não sendo verificada diferença entre os hábitos foliares no período chuvoso.

Para a análise elementar de nitrogênio total (N_{Total}) foi observado efeito sazonal para as espécies decíduas com maiores valores no período seco. Esse efeito sazonal também foi observado para a razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}N$) e razão c/n, com valores maiores no período chuvoso apenas para as decíduas. As espécies sempre verdes apresentaram apenas variação entre hábitos foliares

quando observadas pela variação de nitrogênio apresentando-se empobrecidas ($5,94 \pm 0,18 \text{ ‰}$) em comparação com as decíduas ($6,61 \pm 0,22 \text{ ‰}$).

Tabela 3: Análises elementares e isotópicas de carbono (C) e nitrogênio (N) no período chuvoso (dezembro/17) e período seco (agosto/18) para espécies decíduas (DC) e sempre verdes (SV). C_{Total} (%): concentração total de carbono, $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de carbono, N_{Total} : concentração total de nitrogênio, $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de nitrogênio, C/N: razão carbono/nitrogênio. Letras maiúsculas comparam entre hábitos foliares no mesmo período do ano e letras minúsculas comparam mesmo hábito foliar em períodos distintos. Erro Padrão.

Período	Hábito foliar	C_{Total} (%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N_{Total} (%)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N
CHUVOSO	DC	$43,37 \pm 0,47$ Aa	$-30,91 \pm 0,32$ Aa	$2,38 \pm 0,12$ Aa	$6,61 \pm 0,22$ Aa	$22,28 \pm 1,02$ Aa
	SV	$42,54 \pm 0,73$ Aa	$-30,43 \pm 0,23$ Aa	$2,44 \pm 0,23$ Aa	$5,94 \pm 0,18$ Ba	$21,91 \pm 2,02$ Aa
SECO	DC	$42,62 \pm 0,51$ Aa	$-31,68 \pm 0,35$ Ba	$2,77 \pm 0,19$ Ab	$6,07 \pm 0,16$ Ab	$19,15 \pm 1,25$ Ab
	SV	$42,23 \pm 0,65$ Aa	$-30,53 \pm 0,16$ Aa	$2,49 \pm 0,17$ Aa	$5,92 \pm 0,30$ Aa	$20,68 \pm 1,48$ Aa

Para os dados de isótopos de carbono e nitrogênio por espécie (Figura 9) a sazonalidade se mostra mais aparente para $\delta^{13}\text{C}$ em aproximadamente 60% das espécies sempre verdes, tendo as espécies *Pachystroma longifolium*, *Neoraputia alba* e *Angostura bracteata* apresentado valores mais negativos no período chuvoso e as espécies *Trigynea oblongifolia* e *Metrodorea nigra* valores mais negativos no período seco. Por outro lado, todas as espécies decíduas que apresentaram diferença estatística entre os períodos, mostraram valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$ no período seco (Figura 9). Independente do hábito foliar, os valores de isótopos de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) foram preferencialmente maiores no período chuvoso, com exceção apenas para as espécies decíduas *Alseis pickelii* e *Erioteca candolleana*.

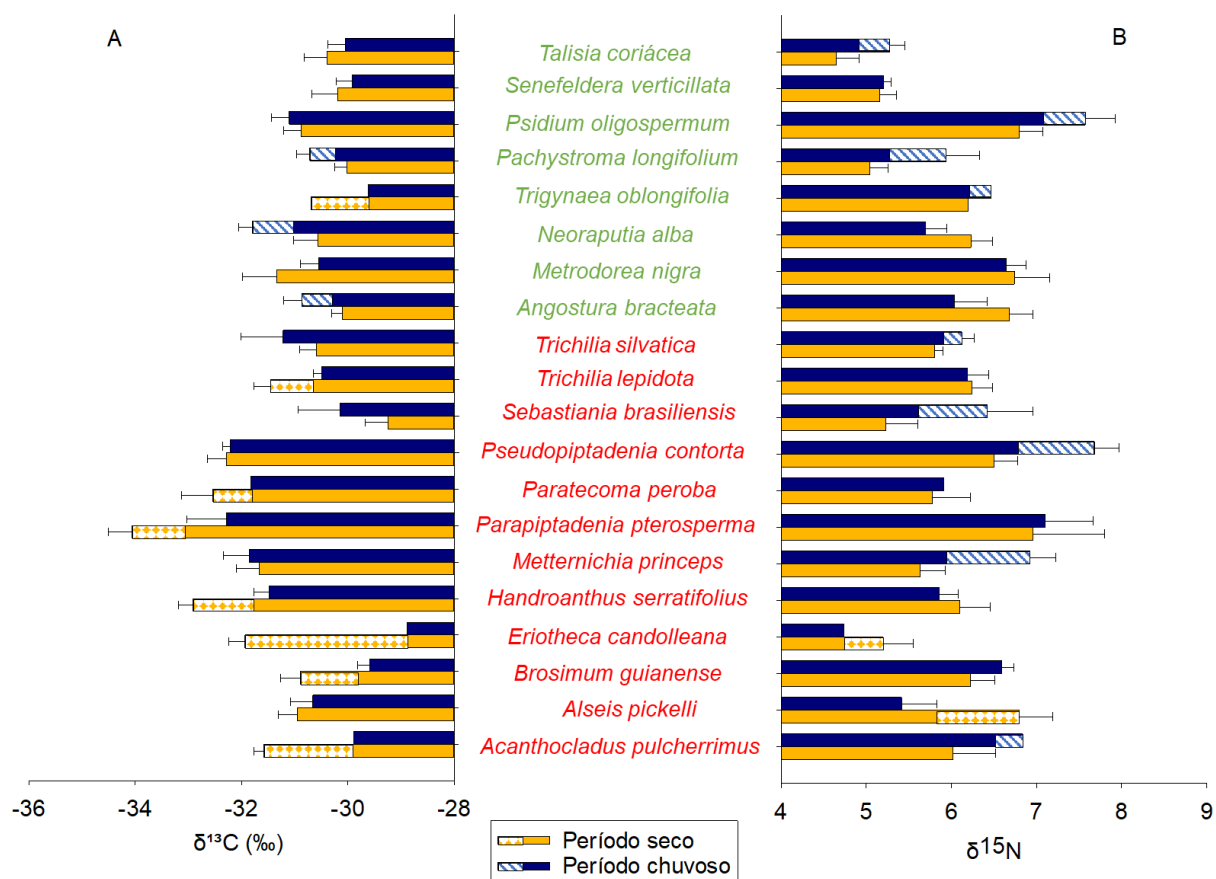


Figura 9: A) Isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e B) Isótopos de nitrogênio (B) para 20 espécies: 8 sempre verdes (letras verdes) e 12 decíduas (letras vermelhas) na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ/BR. Barras amarelas representam o período seco e barras azuis o período chuvoso. Hachuras apontam diferenças estatísticas entre períodos para mesma espécie. Erro padrão.

Mais interações entre atributos foram observadas no período seco e para as espécies decíduas (Figura 10). No período chuvoso o nitrogênio total foi o atributo de maior interação para as sempre verdes (duas) e para as decíduas junto com o índice de esclerofilia (IE). O atributo com maior número de interações (quatro) no período seco (Figura 10B) para as espécies sempre verdes foi a razão C/N e para as espécies decíduas foi o índice de esclerofilia (IE) e nitrogênio total (N_T) (quatro).

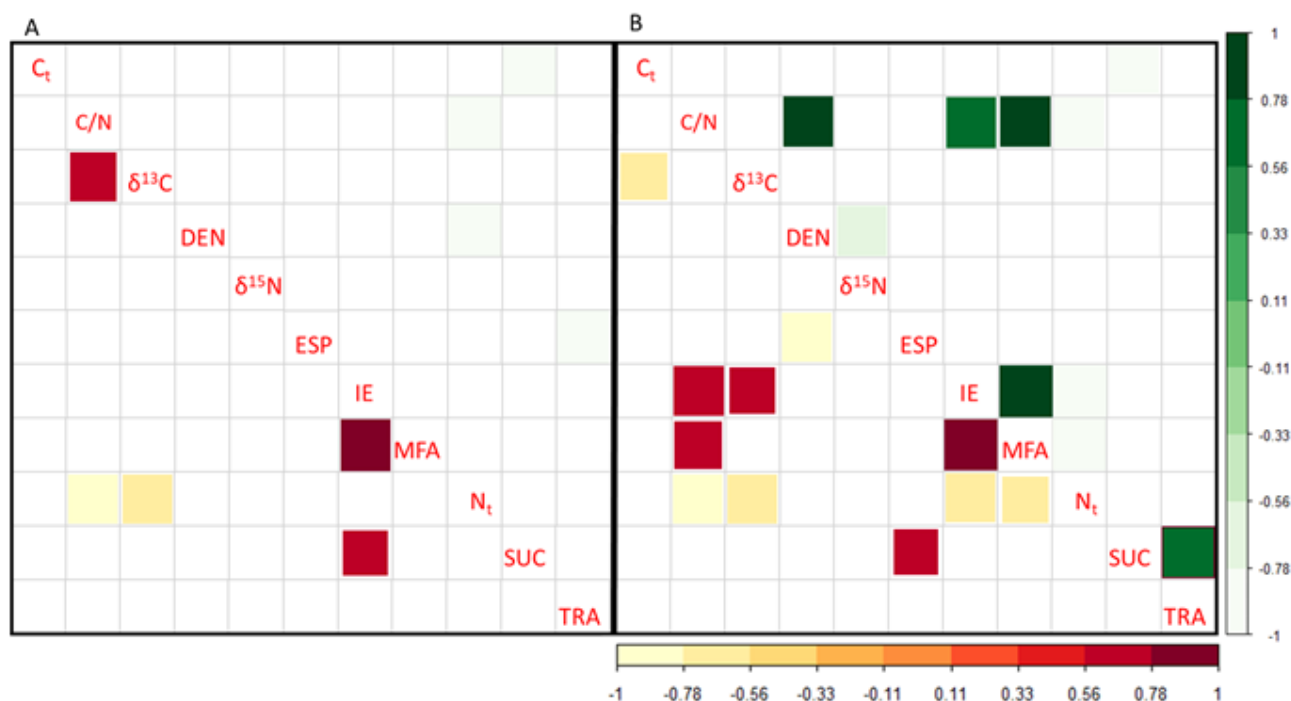


Figura 10: Matriz de interação entre atributos para espécies decíduas (tons quentes) e sempre verdes (tons em verde) no período chuvoso (A) e seco (B). Áreas em branco não há interação significativa. Tamanho dos quadrados indica a força de correlação e a intensidade das cores indica se a correlação é positiva ou negativa. Os parâmetros analisados foram carbono total (C_T), razão carbono total/nitrogênio total (C/N), concentração isotópica de carbono ($\delta^{13}C$), densidade foliar (DEN), concentração isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}N$), Espessura foliar (ESP), índice de esclerofilia foliar (IE), massa foliar por área (MFA), Nitrogênio total (N_T), Suculência foliar (SUC) e Teor Relativo de Água (TRA).

4. DISCUSSÃO

Nossos dados não corroboram com a hipótese de que espécies decíduas e sempre verdes agem de formas distintas com relação às estratégias ecológicas sob a ótica do triângulo CSR em ambiente sazonal (**Figura 8**), com distribuição próxima da maioria dos pontos dentro da mesma área do triângulo CSR (das competidoras), mas com as sempre verdes se apresentando mais homogêneas em comparação com as decíduas que teve pontos distribuídos por outros quadrantes.

Porém, quando observamos pela ótica das comunidades florestais em ambientes tropicais nossos dados se assemelham com os dados observados na literatura onde estratégias C e S são mais abundantes em detrimento das R. Dayrell *et al.* (2018) em trabalho desenvolvido na zona de transição entre Mata Atlântica e Cerrado no Brasil mostraram contribuição de mais de 80% dos componentes C e S,

afirmando que em comunidades florestais em ambientes tropicais de forma geral a estratégia R é a menos encontrada.

O padrão de respostas observado neste trabalho, em associação as características ambientais do local de estudo sugerem três fatores para explicar os resultados. O primeiro é a composição das espécies da comunidade, o segundo a oferta de recursos e o terceiro o clima. Em um ambiente florestal composto por espécies lenhosas (incluindo árvores, arbustos e lianas lenhosas) é comum esperar que a contribuição do componente R seja baixa, já que espécies com estratégia R incluem principalmente plantas aquáticas e anuais de crescimento rápido (Ham *et al.*, 2021; Li e Shipley, 2017; Pierce *et al.*, 2013), e as comunidades com maior importância do componente R são geralmente de estágios sucessionais iniciais (Caccianiga *et al.*, 2006). Isso ocorre porque as espécies pioneiras estão principalmente adaptadas às condições ambientais típicas desses estágios, como alta irradiância de luz e disponibilidade de espaço, muitas vezes como resultado de distúrbios graves. Árvores adultas parecem ser filtradas contra a estratégia R, em direção a estratégias mais conservadoras e / ou competitivas (Dayrell *et al.*, 2018), como as estratégias S e C.

Diferentes capacidades de oferta de recursos sob diferentes condições ambientais são uma das principais forças que impulsionam as mudanças nos atributos funcionais da planta (Ordonez *et al.*, 2010). As espécies de hábitos foliares distintos podem ter atributos funcionais fundamentalmente diferentes, o que pode se traduzir nas diferentes características entre os hábitos foliares das plantas (Pringle *et al.*, 2011). De forma geral, as espécies decíduas apresentam folhas de vida curta e menor densidade, enquanto as sempre verdes desenvolvem folhas mais espessas e mais longevas (Seyoum *et al.*, 2012). Espécies decíduas lenhosas têm taxas fotossintéticas e de crescimento relativo mais elevadas em comparação com as espécies sempre verdes em diferentes ambientes e fisionomias foliares (Reich, 1998; Cornelissen *et al.*, 1998). Tais características podem ser traduzidas em diferentes estratégias ecológicas frente as variações climáticas em florestas tropicais sazonalmente secas, já que espécies sempre verdes tendem a competir por recursos ao longo de todo o ano para manutenção de sua copa, enquanto as decíduas podem apresentar características de tolerar a seca perdendo suas folhas para reduzir os possíveis danos causados pelo período seco.

Comparadas às espécies sempre verdes, as espécies decíduas têm um tempo menor a cada ano para assimilar recursos e geralmente requerem melhores condições nutricionais para uma fotossíntese eficiente (Takashima *et al.*, 2004; Givnish, 2002). Conforme discutido em Pierce *et al.* (2017), espécies selecionadas como competidoras (C) investem recursos em crescimento vegetativo contínuo e tamanho de órgão (maior área foliar), espécies selecionadas como tolerantes (S) investem principalmente em sua capacidade de reter recursos (maior conteúdo foliar de massa seca- LDMC) e espécies selecionadas como ruderais (R) investem na capacidade de regenerar biomassa perdida (maior área foliar específica) em face da perturbação contínua.

Os componentes ecológicos CSR podem ser influenciados por fatores climáticos como constatado em um estudo com diferentes tipos florestais (Rosenfield *et al.*, 2019), onde foi possível observar que o componente ruderal apresentou correlação positiva com faixa de temperatura anual ($p < 0,001$), temperatura mínima ($p < 0,01$) e precipitação anual ($p < 0,05$).

As chuvas e a disponibilidade de água têm se mostrado importantes na condução de mudanças nas estratégias ecológicas das plantas ao longo dos gradientes de vegetação nas zonas tropicais, por exemplo, na variação na composição das espécies ao longo das florestas secas da Caatinga (Silva e Souza, 2018) e mudanças na riqueza de espécies em florestas amazônicas (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2017). De fato, a precipitação anual apresenta associação significativa com o componente R, como foi o caso do déficit hídrico climático observado na região sul do Brasil, que apresentou significância marginal com este componente ao longo da região estudada (Rosenfield *et al.*, 2019).

Em relação a questão formulada quanto ao período de menor disponibilidade hídrica promover maior eficiência do uso da água mesmo em espécies de hábitos foliares distintos, nossos resultados de análises de isótopos estão de acordo com o objetivo. A menor eficiência das plantas decíduas parece estar associada a características anisohídricas desse grupo, como o baixo controle estomático, que reflete a maior variação do potencial hídrico, diminuindo desta forma as perdas por transpiração (Borchert *et al.*, 2002).

A menor eficiência no uso da água é atrelada as folhas de menor investimento em estrutura ou a ambientes de maior disponibilidade de recursos (Borchert *et al.*, 2002; Mediavilla e Escudero, 2003). Espécies decíduas são menos conservativas no

uso da água, transpiram a taxas elevadas no período chuvoso em troca de maior assimilação de carbono (Mediavilla e Escudero, 2003), atrelando a isto a menor longevidade foliar. Essas informações podem ser corroboradas na Figura 9A que mostram espécies decíduas empobrecidas de $\delta^{13}\text{C}$ no período seco.

A longevidade é um atributo que mostra a divergência entre espécies sempre verdes e decíduas quanto a assimilação de carbono e taxa de crescimento, sendo correlacionado de forma positiva com a massa foliar e negativamente com o conteúdo foliar de nitrogênio e de fósforo além da capacidade fotossintética (Ribeiro *et al.*, 2021; Cordell *et al.* 2001; Wright *et al.* 2004). Em nossos resultados não foram observadas diferenças entre hábitos foliares para concentração total de nitrogênio, apenas entre espécies decíduas em diferentes períodos. A longevidade foliar pode não estar diretamente relacionada com o hábito foliar, haja vista que, espécies sempre verdes podem ter folhas de vida curta, mas com uma alta taxa de reposição, o que mantêm a copa sempre cheia, assim como espécies decíduas podem ter apenas uma única reposição de folhas entre os períodos de deciduidade (Ribeiro *et al.*, 2021). Outro fator que pode ter influenciado neste resultado foi a alta umidade relativa do ar observado no período de estudo. Uma das funcionalidades da deciduidade é a redução da perda de água por transpiração em períodos de baixa disponibilidade hídrica (Ribeiro *et al.*, 2021). Assim, como o nosso ambiente de estudo, apesar de ter um período seco bem definido, apresentou alta umidade relativa do ar (Figura 2B) e baixo DPV (Figura 2d) ao longo de todo período seco, estes fatores podem ter contribuído para a redução da deciduidade de algumas das espécies estudadas. A alta umidade do ar parece explicar também a concentração maior de nitrogênio no período seco para as espécies decíduas ($2,77 \pm 0,19$) em comparação com o período chuvoso ($2,38 \pm 0,12$), pois com maior entrada de luz no ambiente devido a perda de folhas e maior umidade relativa, as espécies que conseguiram conservar suas folhas tiveram uma condição propícia para manutenção das atividades fotossintéticas e assim uma maior concentração de nitrogênio foliar.

Espécies decíduas com densidade da madeira alta (superior a $0,5 \text{ g cm}^3$) tem a precipitação como principal gatilho para brotação e floração e se tiverem acesso à água (precipitação ou irrigação) conseguem manter seu potencial hídrico foliar mais elevado e as folhas por mais tempo na copa que indivíduos que não tem acesso à água, fato este que não ocorre com espécies decíduas arbóreas com baixa densidade da madeira (Freitas, 2020; Braga, 2014; Méndez-Alonzo *et al.*, 2013). As

espécies decíduas estudadas neste trabalho apresentam densidade média da madeira de $0,63 \text{ g cm}^3$, segundo trabalho de Freitas (2020) desenvolvido com as mesmas espécies e no mesmo ambiente.

Corroborando a terceira hipótese, com relação a interação entre os atributos foliares sob efeito da sazonalidade climática foi observado que independentemente do hábito foliar, as interações foram maiores no período seco (Figura 10B), não havendo um determinado atributo ou grupo de atributos morfológicos e/ou fisiológicos que diferenciaram as espécies sempre verdes de decíduas frente a sazonalidade climática. Este resultado parece estar relacionado às condições climáticas no período seco, onde os indivíduos devem interagir de forma mais síncrona seus atributos associados ao controle da manutenção hídrica. Por exemplo, a redução dos efeitos causados pelo déficit hídrico em um indivíduo pode ocorrer por meio de uma absorção de água do solo e capacidade de condução de água mais eficientes, redução da taxa de transpiração ou através do estoque de água (Bianchi *et al.*, 2016; Furquim *et al.*, 2018).

Entre os atributos avaliados, a esclerofilia foi o atributo que mais se correlacionou com os outros e é considerado um atributo resposta não específico a ambientes com múltiplos estresses ambientais (Read *et al.* 2006). Para espécies decíduas este atributo teve relação positiva com atributos morfológicos e fisiológicos tanto no período seco quanto chuvoso. Já para as sempre verdes, houve interação apenas no período seco. Plantas esclerófilas desenvolvem folhas resistentes à herbivoria, seca, baixa fertilidade do solo (devido a baixa concentração de N e P), como uma medida conservativa de nutrientes e/ou massa fotossinteticamente ativa (Wright e Westoby, 2003).

5. CONCLUSÃO

Apesar de não haver distinção entre as estratégias ecológicas a depender do hábito foliar, a identificação de uma maior amplitude de estratégias para as espécies decíduas analisadas reflete uma condição importante para trabalhos de recuperação e de conservação de ambiente tropical sazonal, visto que grupos com maior amplitude de estratégias podem ajudar a compor um planejamento de manejo.

A condição de maior umidade no interior da mata em 2018, mesmo no período seco, pode ter favorecido as espécies decíduas na manutenção de suas folhas e de aumento de nitrogênio, mesmo com uma eficiência do uso da água inferior às espécies sempre verdes neste período do ano. Com isto, sugerimos que as espécies decíduas estejam se utilizando de estratégias eficientes para a manutenção do seu *status* hídrico, o que implica no retardamento ou menor intensidade da sua fase de deciduidade foliar.

A interação de atributos sob efeito da sazonalidade climática demonstra a sintonia que as estruturas morfológicas, anatômicas e fisiológicas do organismo vegetal têm para minimizar os efeitos do déficit hídrico e assim proporcionar, por exemplo, uma extensão na longevidade foliar das espécies decíduas.

6. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Abreu K, Braga JMA, Nascimento MT (2014) Tree species diversity of coastal lowland semideciduous forest fragments in northern Rio de Janeiro state. *Bioscience Journal* 30(5):1529–1550.
- Amundson R, Austin AT, Schuur EA, *et al.* (2003). Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global biogeochemical cycles*, 17(1). <https://doi.org/10.1029/2002GB001903>
- Arruda DM; Eisenlohr PV (2016). Analyzing the edge effects in a Brazilian seasonally drytropical forest. *Brazilian Journal of Biology*, 76(1):169–175. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.16014>
- Ávila-Lovera E, Urich R, Coronel I, Tezara W (2019). Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest. *Tree Physiology*, 39(9):1561-1571. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz060>
- Bai E, Boutton TW, Liu F, *et al.* (2009). Spatial variation of the stable nitrogen isotope ratio of woody plants along a topoedaphic gradient in a subtropical savanna. *Oecologia*, 159(3):493-503. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1246-0>
- Barrs HD, Weatherley PE (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian journal of biological sciences*, 15(3):413-428. <https://doi.org/10.1071/BI9620413>

- Bianchi L, Germino GH, de Almeida Silva M (2016) Adaptação das plantas ao déficit hídrico. *Acta Iguazu*, 5(4):15-32. <https://doi.org/10.48075/actaiguaz.v5i4.16006>
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain. *Biotropica*, 34(1):27-39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Braga NS, Vitória AP, Souza GM, *et al.* (2016) Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. *Biotropica* 48:453–464. <https://doi.org/10.1111/btp.12324>
- Braga: NS (2014) *Ecofisiologia de espécies arbóreas sempre-verdes e decíduas de uma floresta ombrófila densa. Tese (doutorado) – Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro / Escola Nacional de Botânica Tropical, 2014*
- Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, *et al.* (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112(1):10-20. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x>
- Cavalcante ACR, Cavallini MC, Lima NDB (2009). *Estresse por déficit hídrico em plantas forrageiras. Embrapa Caprinos e Ovinos-Documents (INFOTECA-E).*
- Cordell, S.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Vitousek, P.M. (2001). Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia*, 127(2):198-206. <https://doi.org/10.1007/s004420000588>
- Cornelissen JHC, Castro-Díez P, Carnelli AL (1998) Variation in relative growth rate among woody species. Inherent variation in plant growth. *Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys, Leiden, 363-392.
- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, *et al.* (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1):507-559. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095451>
- Dayrell RL, Arruda AJ, Pierce S, *et al.* (2018). Ontogenetic shifts in plant ecological strategies. *Functional Ecology*, 32(12):2730-2741. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13221>
- de Barros Ferraz ES, Ometto JPHB, Martinelli LA, *et al.* (2009). *Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. Oficina de Textos. p130.*

- de Moraes Campos AJ, Santos SM, Nacarath IRFF (2021) Estresse hídrico em plantas: uma revisão. *Research, Society and Development*, 10(15):
- Dryflor, Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, *et al.* (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306):1383-1387. DOI: 10.1126/science.aaf5080
- Esquivel-Muelbert A, Galbraith D, Dexter KG, *et al.* (2017). Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. *Scientific reports*, 7(1):1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08105-8>
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JÁ (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol*, 9:121-137. <https://doi.org/10.1071/PP9820121>
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, *et al.* (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19(3):326-335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>
- Freitas, GV (2020) Abundância de espécies arbóreas e sua relação com atributos do lenho e da folha em uma floresta atlântica estacional semidecidual. Dissertação (mestrado em ecologia e recursos naturais). Programa de Ecologia e Recursos Naturais, UENF, RJ, 2020
- Furquim LC, dos Santos MP, de Andrade CAO, *et al.* (2018). Relação entre plantas nativas do Cerrado e água. *Cientific@-Multidisciplinary Journal*, 5(2):146-156. <https://doi.org/10.29247/2358-260X.2018v5i2.p146-156>
- Givnish TJ (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva fennica*, 36(3):703-743.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, 2nd ed. Wiley, Chichester, UK.
- Han X, Huang J, Zang R (2021). Shifts in ecological strategy spectra of typical forest vegetation types across four climatic zones. *Scientific Reports*, 11(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93722-7>
- Kikuzawa K (1991) A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138:1250–1263. doi:10.1086/285281
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ (2011) *Ecology of leaf longevity*. Springer, Berlin

- Kolb KJ, Evans RD (2002) Implications of leaf nitrogen recycling on the nitrogen isotope composition of deciduous plant tissues. *New Phytologist*, 156(1):57-64. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00490.x>
- Li Y, Shipley B (2017) An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLoS One*, 12(4):e0175404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175404>
- Maia VA, de Souza CR, de Aguiar-Campos N, *et al.* (2020) Interactions between climate and soil shape tree community assembly and above-ground woody biomass of tropical dry forests. *Forest Ecology and Management*, 474, 118348. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118348>
- Mantovani A (1999). A method to improve leaf succulence quantification. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 42(1): 9-14
- Mediavilla, S.; Escudero, A. (2003). Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist*, 159(1), 203-211.
- Méndez-Alonzo R, Pineda-García F, Paz H *et al* (2013) Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27:745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Morel H, Mangenet T, Beauchêne J, *et al.* (2015) Seasonal variations in phenological traits: leaf shedding and cambial activity in *Parkia nitida* Miq. and *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae) in tropical rainforest. *Trees* 29:973–984. doi:10.1007/s00468-015-1177-4
- Nardoto GB, Ometto JPHB, Ehleringer JR, *et al.* (2008) Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon forest. *Ecosystems*, 11(8):1234-1246. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9189-1>
- Ometto JP, Ehleringer JR, Domingues TF, *et al.* (2006). The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. *Biogeochemistry*, 79(1), 251-274. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9008-8>
- Ordóñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, *et al.* (2010). Plant strategies in relation to resource supply in mesic to wet environments: does theory mirror nature?. *The American Naturalist*, 175(2):225-239. <https://doi.org/10.1086/649582>

- Panek JA, Waring RH (1997) Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress. *Ecological Applications*, 7(3):854-863. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0854:SCIAIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0854:SCIAIO]2.0.CO;2)
- Pennington RT, Lehmann CE, Rowland LM (2018) Tropical savannas and dry forests. *Current Biology*, 28(9):541-545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini BE (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 27(4):1002-1010. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BE, *et al.* (2017) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional ecology*, 31(2):444-457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Powers JS, Tiffin P (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4):927-936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01701.x>
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, *et al.* (2011). Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica*, 43(3):299-308. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00697.x>
- Read J, Sanson GD, Garine-Wichatitsky M, *et al.* (2006) Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. *American Journal of Botany* 93: 1601-1604.
- Reich PB (2014) The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2):275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB (1998) Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948-958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>
- Reis, JS. (2021). Composição isotópica e atributos foliares e do lenho para a determinação da eficiência no uso da água em grupos fenológicos de duas florestas tropicais. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2021.

- Ribeiro DR, Silva JLA, do Nascimento MT, Vitória AP (2021) Leaf habits and their relationship with leaf and wood traits in tropical dry forests. *Trees*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02200-0>
- Rizzini, C.T. 1976. Tratado de Fitogeografia do Brasil. v.1. Edusp/Hucitec, São Paulo
- Rosado, BHP, Mattos EA de (2007) Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21(3):741–752. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300020>
- Rosenfield MF, Müller SC, Overbeck GE (2019) Short gradient, but distinct plant strategies: The CSR scheme applied to subtropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 30(5):984-993. <https://doi.org/10.1111/jvs.12787>
- Rossatto DR, Hoffmann WA, de Carvalho Ramos Silva L, *et al.* (2013) Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees* 27:1139–1150 <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Santiago LS, Kitajima K, Wright SJ, *et al.* (2004) Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, 139(4):495-502. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1542-2>
- Santos MGM, Neves SPS, do Couto-Santos APL, *et al.* (2020) Phenological diversity of *Maprounea guianensis* (Euphorbiaceae) in humid and dry neotropical forests. *Australian Journal of Botany*. <https://doi.org/10.1071/BT19196>
- Schuur EA, Matson PA (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128:431–442. <https://doi.org/10.1007/s004420100671>
- Seyoum Y, Fetene M, Strobl S *et al.* (2012) Foliage dynamics, leaf traits, and growth of coexisting evergreen and deciduous trees in a tropical montane forest in Ethiopia. *Trees* 26:1495–1512. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0723-6>
- Silva, G.; Nascimento, M. T (2001) Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do Estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Revista Brasileira de Botânica*, 24:51-62.

- Silva AC, Souza AF (2018) Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS One*, 13(4), e0196130. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196130>
- Sobrado MA, Ehleringer JR (1997) Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora*, 192(2):121-124. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30766-1](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30766-1)
- Souza CRD, Santos ABM, Maia VA, *et al.* (2021) Seasonally dry tropical forest temporal patterns are marked by floristic stability and structural changes. *CERNE*, 27, e-102355. [10.1590/01047760202127012355](https://doi.org/10.1590/01047760202127012355)
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment*, 27(8):1047-1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01209.x>
- Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. 123p.
- Vitória AP, Ávila-Lovera E, de Oliveira Vieira T, *et al.* (2018). Isotopic composition of leaf carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of deciduous and evergreen understorey trees in two tropical Brazilian Atlantic forests. *Journal of Tropical Ecology*, 34(2):145-156. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000093>
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, *et al.* (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2):272-288. DOI: [10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x)
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M *et al.* (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright IJ, Westoby M (2003) Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Funct Ecol* 17:10–19
- Xu S, Xu W, Chen W, He X, Huang Y, Wen H (2014) Leaf phenological characters of main tree species in urban forest of Shenyang. *PLoS One* 9(6), e99277. [doi:10.1371/journal.pone.0099277](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099277)

Zimmerman MA (1990). Taking aim on empowerment research: On the distinction between individual and psychological conceptions. *American Journal of community psychology*, 18(1):169-177. <https://doi.org/10.1007/BF00922695>

ANEXOS

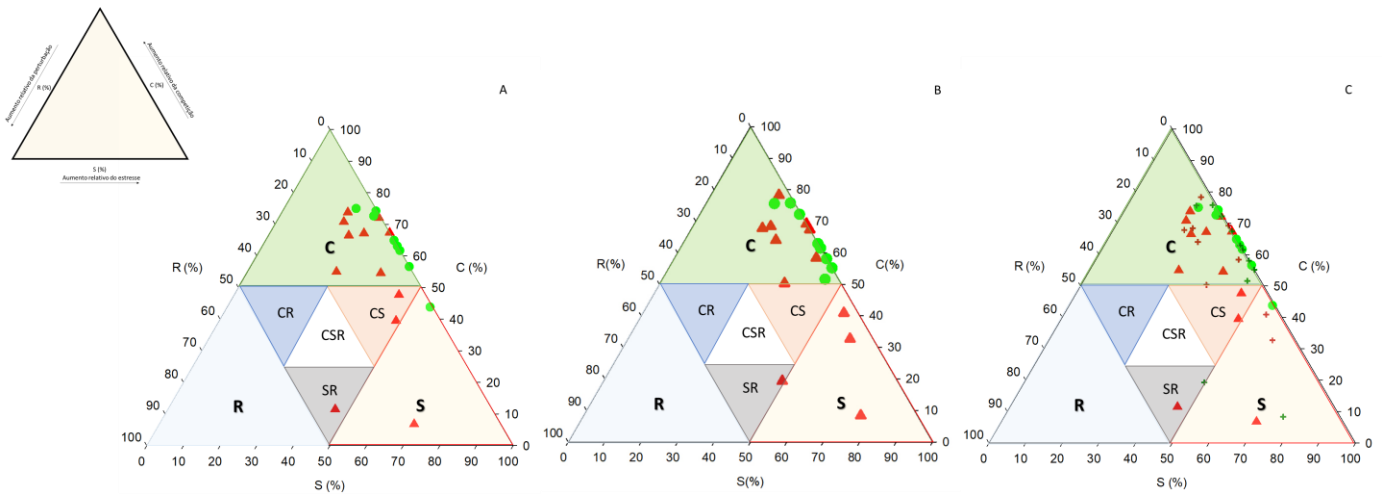


Figura S1: Análise do Triângulo de estratégias CSR para 12 espécies decíduas (símbolos vermelhos) e 8 sempre verdes (símbolos verdes) no período chuvoso em março/18 (A) e período seco em setembro/18 (B) e os dos sobrepostos (C) em floresta tropical sazonalmente seca na Estação Ecológica Estadual de Guaxindiba-RJ/BR. Classificação realizada com base em atributos foliares, conforme proposto por Pierce *et al.* (2013). C (%) - percentual de estratégias competitivas, S (%) – percentual de tolerância a estresses e R (%) - percentual de ruderais.

CAPÍTULO 5. DISCUSSÃO GERAL

Muitos estudos têm sido realizados para avaliar o efeito das alterações ambientais na vegetação, dentre estes, tem se destacado a identificação dos tipos funcionais de plantas (Smith *et al.*, 1997). Através dos estudos dos tipos funcionais é possível atrelar, por exemplo, atributos que influenciam hábitos foliares em plantas de floresta tropical e assim observar o papel das diferentes espécies vegetais nos processos ecossistêmicos.

Este trabalho apontou uma influência da sazonalidade climática nos atributos de folha e madeira de espécies com diferentes hábitos foliares e que quando associados dão as características da funcionalidade em uma floresta estacional semidecidual (FES). Podemos determinar que cada um dos hábitos foliares, de forma geral independente da espécie, desempenha um papel complementar e importante na funcionalidade da FES frente a sazonalidade climática.

Aplicar o agrupamento das espécies de plantas de acordo com os atributos funcionais pode ser útil no entendimento das respostas fisiológicas destes organismos às mudanças do ambiente, sejam elas sazonais ou permanentes, sem a necessidade de conhecer todas as informações sobre as espécies individualizadas (Reich *et al.*, 2003). A estrutura e as propriedades ecofisiológicas de árvores lenhosas de florestas tropicais parecem ser determinadas em grande parte pela duração e sazonalidade do período seco (Eamus e Prior 2001; Lal *et al.*, 2001). A produção de novas folhas necessita de um significativo investimento de carbono, nutrientes e água e a disponibilidade destes elementos está intimamente ligada à sazonalidade em ambientes tropicais.

Informações acerca de atributos vegetais podem ser utilizadas em processo de reflorestamento, com o plantio de espécies vegetais (herbáceas, arbustivas e arbóreas), nativas ou não, por meio de sementes e/ou mudas, com uma ou mais espécies, para formação de uma comunidade vegetal. Na fase de planejamento, a identificação da área, com suas peculiaridades, como presença de solo compactado, presença de mata nativa na área, proximidade de matas preservadas, e identificação da tipologia da vegetação natural devem ser levantadas em consideração. Mas, a utilização de dados referentes ao hábito foliar e demais atributos da folha e da madeira podem ajudar a reduzir custos com a manutenção e reposição de espécies dentro de um programa de reflorestamento ao associar o conhecimento das espécies frente ao seu hábito foliar e resistência as condições climáticas ambientais,

com a estratégia fim de cada fase do reflorestamento (produção de serrapilheira, sombreamento ou fixação do solo). A sobrevivência e sucesso da permanência de espécies vegetais em um ambiente degradado, passa pela dependência das características estruturais dos seus órgãos vegetativos às situações apresentadas pelo meio, permitindo a manutenção de processos vitais e seu estabelecimento (Boeger e Gluzezak, 2006).

Para uma área com ocorrência de variação sazonal na disponibilidade hídrica e que exista a necessidade de produção de serrapilheira, cobertura do solo ou crescimento rápido, espécies decíduas podem ser mais indicadas pois perdem a cobertura foliar nos períodos de maior restrição hídrica a fim de reduzir a transpiração e com isto diminuir os efeitos deletérios da desidratação (Chabot e Hicks 1982; Eamus 1999; Lima e Rodal, 2010; Lima *et al.*, 2012) aumentando a produção de serrapilheira. É importante frisar que outros fatores também devem ser levados em consideração para o aumento real da cobertura de serrapilheira no solo, como a dureza da folha, presença de compostos químicos e a taxa de decomposição e de renovação foliar.

Já em um plantio com finalidade inicial de proteção do solo, sombreamento ou crescimento pareado entre diferentes grupos sucessionais, as espécies sempre verdes são mais indicadas, pois se utilizam de outros atributos funcionais, como a maior densidade da madeira, redução da área foliar, aumento da espessura foliar, maior regulação e condutância estomática, que as qualificam em manter a cobertura da copa mesmo sob pressão da redução do aporte hídrico na estação seca (Mediavilla e Escudero 2003; Fichtler, 2012). A regulação da abertura estomática por parte principalmente das espécies sempre verdes, auxilia não só na sua eficiência no uso da água como também é um dos mecanismos responsáveis por proteger o xilema de embolia através do controle do transporte de água e da transpiração (Jones e Sutherland, 1991; Braga *et al.*, 2016). A correlação entre condutância estomática e potencial hídrico regula a diferença de pressão entre as folhas e os vasos xilemáticos do caule evitando a cavitação (Martínez-Vilalta *et al.* 2014).

Estudos como os de Hacke *et al.*, 2001 e Sterck *et al.*, 2006, demonstraram que espécies com baixa densidade da madeira apresentam, em muitos casos, um rápido crescimento devido aos baixos custos na produção da madeira. Já espécies que apresentam alta densidade estão relacionadas a elevada sobrevivência devido à investimentos em segurança biomecânica e hidráulica, propiciado por atributos como

a redução da frequência e diâmetro de vasos do xilema, maior espessamento das paredes dos vasos (Baas *et al.*, 2004; Longui *et al.*, 2012).

Alterações na densidade da madeira servem como importante indicador de modificações relacionadas à eficiência do transporte de água do xilema, a capacidade de armazenamento da água do caule, a prevenção da perda de turgor e a regulação do estado hídrico da folha (Bucci *et al.*, 2004; Bucci, 2005). Eamus e Prior (2001) mostraram que a densidade específica da madeira tem sido utilizada para entender os processos de reidratação das árvores mostrando ligação com a duração variável da deciduidade. A densidade da madeira também pode ser utilizada para observar a resistência à embolia causada pela seca (Sperry 2003), além da correlação negativa com o tamanho de folhas e galhos (Westoby e Wright 2006).

Assim, as informações obtidas neste trabalho referentes ao entendimento da influência dos atributos funcionais de folha e madeira no hábito foliar, as condições climáticas sazonais de um ambiente tropical e a qualidade do ambiente, permitem aprimorar o conhecimento da funcionalidade de um ambiente tropical e propor, por exemplo, em trabalhos de conservação, uma forma mais assertiva e econômica para o estabelecimento de um programa de recuperação florestal.

1. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho sintetiza uma sequência de esforços de pesquisa que teve o intuito de trazer luz à influência do hábito foliar e sazonalidade climática na funcionalidade de florestas tropicais secas, com ênfase a uma floresta estacional semidecidual no norte do RJ. O trabalho traz informações sobre a ecologia e fisiologia de espécies decíduas e sempre verdes frente as modificações sazonais do ambiente.

Em florestas tropicais os principais preditores para as variações na deciduidade foram a sazonalidade climática e a disponibilidade hídrica, que levam as florestas a apresentarem diferentes características fisionômicas. Atributos de madeira relacionadas às condições de armazenamento e transporte de água, redução de embolia, densidade e fatores anatômicos como espessura e diâmetro do vaso estão diretamente associados a fatores fenológicos devido a disponibilização e mobilização de recursos para a presença ou ausência de folhas nos períodos de maior estresse. Atrelado a isto, os atributos de folha como área foliar específica,

espessura, reportam ao investimento que as plantas fazem na construção das folhas e que refletem diretamente no hábito foliar de cada espécie.

2. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Baas P, Ewers F, Davis SD, Wheeler EA (2004) The evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I eds. *Evolution of plant physiology: from whole plants to ecosystems*. Elsevier Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012339552-8/50016-0>
- Boeger MRT, Gluzezak RM (2006) Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia* 61(1-2):73-82
- Braga NDS, Vitória AP, Souza GM, *et al.* (2016) Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. *Biotropica*, 48(4):453-464. <https://doi.org/10.1111/btp.12324>
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees-Struct Funct* 19:296–304. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0391-2>
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, *et al.* (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiology*, 24(8):891-899. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.8.891>
- Chabot BF, Hicks DJ (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1):229-259.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1), 11-16. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01532-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01532-8)
- Eamus, D.; Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32:113–197. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(01\)32012-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(01)32012-3)

- Fichtler, E.; Worbes, M. (2012). Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *Iawa Journal*, 33(2), 119-140. [10.1163/22941932-90000084](https://doi.org/10.1163/22941932-90000084)
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, *et al.* (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4):457-461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell & Environment* 14, 607–612. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01532.x>
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi AS, Singh JS (2001) Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany*, 79(9):1066-1075. <https://doi.org/10.1139/b01-077>
- Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 74(11):1363-1373. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.009>
- Lima ALA, Sampaio EVDSB, de Castro CC, *et al.* (2012). Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? *Trees*, 26(5):1605-1616. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0735-2>
- Longui EL, de Lima IL, Florsheim SMB, *et al.* (2012) Estrutura do lenho de *Plathymenia reticulata* e algumas implicações na eficiência hidráulica e resistência mecânica. *FLORESTA*, Curitiba, PR, 42(2):335-346. <http://dx.doi.org/10.5380/rf.v42i2.19524>
- Martínez-Vilalta, J.; Prat, E.; Oliveras, I.; Piñol, J. (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133, 19–29. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1009-2>
- Mediavilla S, Escudero A (2003) Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist*, 159(1):203-211. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00798.x>

- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, *et al.* (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143-S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Smith WK, Vogelmann TC, DeLucia EH, *et al.* (1997) Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 47(11):785-793. <https://doi.org/1313100>
- Sperry JS (2003) Evolution of water transport and xylem structure. *Int J Plant Sci* 164:S115–S127. <https://doi.org/10.1086/368398>
- Sterck FJ, van Gelder HÁ, Poorter L (2006) Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *J.Ecol* 94:1192–1200. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01162.x>
- Westoby M, Wright IJ (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>