JAQUELINE AMORIM DE OLIVEIRA

PLANTAS DA TRANSIÇÃO: ESPÉCIES INDICADAS PARA RESTAURAÇÃO FLORESTAL APRESENTAM AJUSTES ESTRUTURAIS DE RESISTÊNCIA ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS?

Dissertação de Mestrado

ALTA FLORESTA-MT

JAQUELINE AMORIM DE OLIVEIRA	
Diss. MESTRADO	
PPGBioAgro 2022	





JAQUELINE AMORIM DE OLIVEIRA

PLANTAS DA TRANSIÇÃO: ESPÉCIES INDICADAS PARA RESTAURAÇÃO FLORESTAL APRESENTAM AJUSTES ESTRUTURAIS DE RESISTÊNCIA ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS?

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, para a obtenção do título de Mestra em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos.

Orientadora: Prof. Dra. Ivone Vieira da Silva Coorientadora: Dra. Priscila Fernanda Simioni

ALTA FLORESTA-MT

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO, CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catalogação na publicação

Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias

Luiz Kenji Umeno Alencar CRB 1/2037

O48p	OLIVEIRA, Jaqueline Amorim de. Plantas da Transição: Espécies Indicadas para Restauração Florestal Apresentam Ajustes Estruturais de Resistência às Mudanças Climáticas? / Jaqueline Amorim de Oliveira – Alta Floresta, 2022. 66 f.; 30 cm.
	Trabalho de Conclusão de Curso (Dissertação/Mestrado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, Câmpus de Alta Floresta, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2022.
	Orientador: Ivone Vieira da Silva Coorientador: Priscila Fernanda Simioni
	1. Anatomia Funcional. 2. Ajustes Estruturais. 3. Transição Cerrado-Amazônia I. Jaqueline Amorim de Oliveira. II. Plantas da Transição: Espécies Indicadas para Restauração Florestal Apresentam Ajustes Estruturais de Resistência às Mudanças Climáticas?: .
	CDU 630*6:502/504

PLANTAS DA TRANSIÇÃO: ESPÉCIES INDICADAS PARA RESTAURAÇÃO FLORESTAL APRESENTAM AJUSTES ESTRUTURAIS DE RESISTÊNCIA ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS?

JAQUELINE AMORIM DE OLIVEIRA

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, para a obtenção do título de Mestra em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos.

Aprovada em: 31 de janeiro de 2022,

re Juni de Silv

Prof. Dra. Ivone Vieira da Silva

Orientadora – UNEMAT/ PPGBioAgro

rulof Amon

Prof. Dra. Priscila Fernanda Simioni Coorientadora – UENF/PPGERN/ PPGBioAgro

Prof. Dra. Maura Da Cunha UENF/PPGERN/PPGBioAgro

Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr UNEMAT / PPGBioAgro

Dedico

A toda a minha família, por nunca desistirem de mim, principalmente a minha mãe, meu namorado e a todos os professores que me instruíram no caminho do conhecimento e do senso crítico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente à Universidade do Estado de Mato Grosso por ter me proporcionado ensino de qualidade ao longo de todos estes anos. Nela pude cursar graduação e o mestrado pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos – PPGBIOAGRO obtendo um grande crescimento profissional e intelectual.

À Dra. Ivone Vieira da Silva coordenadora do LAAV (Laboratório de Anatomia Vegetal/AF), Diretora Politica, Pedagógica e Financeira do Câmpus de Alta Floresta da Universidade do Estado de Mato Grosso e minha orientadora, agradeço a oportunidade em ser sua orientada novamente, pelos ensinamentos adquiridos nessa jornada, oportunidade de crescimento como pesquisadora, e a disponibilidade em me ajudar nos momentos mais importantes da minha vida, contribuindo para que meu sonho profissional pudesse ser concretizado, mesmo diante das adversidades da vida. À minha coorientadora Dra. Priscila Fernanda Simioni, que me auxiliou muito em todas as etapas dessa dissertação e fora dela também, que se torna até difícil de pontuar, mas principalmente, devido toda sinceridade, encoramento, parceria e ensinamentos compartilhados sobre hidráulica e afins.

Ao Botânico Dennis e meu colega de turma Anderson Alex, pela parceria, companheirismo, logística aos campos, simplicidade como pessoas e principalmente pelo aprendizado adquirido em campo, com certeza esses momentos serão eternizados. Ao professor Rubens, que não hesitou em me ajudar em diversos momentos com as coletas botânicas. Ao senhor Carlos Antônio, proprietário da Fazenda Viviane, que além de disponibilizar sua área para nosso estudo, ainda se disponibilizou a auxiliar nas coletas e na condução de toda a equipe durante todo o trajeto realizado em sua fazenda. Aos meus companheiros do Laboratório de Anatomia vegetal, que me auxiliaram na realização deste trabalho (William, Flávia, Luiz, Igor, Geovana, Maisa, Jaidle e Pedro), e também tornaram as idas ao laboratório mais divertida, mesmo com número reduzido de pessoas e em tempos de pandemia. Ao Norberto, que sempre se mostrou uma pessoa extremamente disposta a contribuir na evolução

iii

do próximo, e neste caso, com toda a paciência, me auxiliou inúmeras vezes com as analises estatísticas. À parceria estabelecida com a equipe do LabEc -Laboratório de Ecologia da UNEMAT, em especial ao Prof^o Pedro Eisenlohr, coordenador do projeto envolvendo as plantas da transição.

Além destas pessoas com as quais passei grande parte dos dias nos últimos anos, tenho que agradecer ao suporte emocional-afetivo-familiar que recebi de familiares e amigos que não fazem parte do universo acadêmico, como a minha mãe Joelma, meu namorado Raul Vitor, minha irmã Joice, minhas amigas Luana e Carollaine, minha sogra Nadir. Todos tiveram muita compreensão pelos inúmeros momentos de ausência e estresse, momentos que não consegui me "desligar" da pesquisa e estar presente, mas certamente todos colaboraram, me apoiaram e me deram todo o suporte para o cumprimento desse objetivo.

Finalizando, sou grata a Deus por ter conduzido tudo desde o início deste desafio. Só ele sabe o tanto que o desafio foi grande, principalmente em tempos de pandemia, onde eu minha família contraímos COVID-19 e tudo literalmente caminhava mais devagar. Ainda assim, consegui ir muito além do que eu mesma poderia imaginar. Creio que pude me tornar uma pessoa melhor. Espero continuar a melhorar como ser humano e como profissional.

"Na vida, não existe nada a temer, mas a entender"

Marie Curie

SUMÁRIO

LIS	STA DE TABELAS	vi
LIS	STA DE MATERIAL SUPLEMENTAR	xx
LIS	STA DE FIGURAS	xxi
LIS	STA DE SIGLAS	xxi
RE	ESUMO	xxii
AB	STRACT	xxii
1.	INTRODUÇÃO	23
2.	MÉTODOS	26
2	2.1 Área de estudo	26
2	2.2 Seleção das espécies e coleta de dados	27
2	2.3 Folha	30
2	2.4 Lenho	30
	2.4.1 Densidade da madeira	31
	2.4.2 Condutividade hidráulica teórica	32
2	2.5 Análise estatística	32
	2.5.1 Correlação de Pearson	32
	2.5.2 Generalized Linear Mixed Model (GLMM)	33
	2.5.3 PCA e GLM	34
3.	RESULTADOS	34
3	3.1 Correlação entre os atributos	34
3	3.2 GLM — Relações de pares entre atributos morfológicos e anatômicos	s 35
3	3.3 Estratégias anatômicas entre as espécies (PCA)	36
3	3.4 Análise descritiva	36
4.	DISCUSSÃO	48
5.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	52
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	54
7.	MATERIAL SUPLEMENTAR	61

LISTA DE TABELAS

LISTA DE MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 4 - Resultados da análise de componentes principais aplicada aos dados morfoanatômicos. Os valores explicativos de cada eixo estão à esquerda; a colaboração de cada atributo anatômico está à direita. Colaboração de cada atributo anatômico por eixo da análise de componentes principais (PCA)...... 64

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Área de estudo. **A.** América do Sul enfatizando os biomas no Brasil e com foco na região norte do Estado de Mato Grosso; **B.** Estado de Mato Grosso, destacando as duas cidades em que as coletas botânicas foram realizadas: **C:** Área de transição no sul do município de Alta Floresta (fragmento florestal e floresta secundária); e **D.** Área de Savana Amazônica no município de Nova Canaã do Norte.

Figura 2 - Matriz de correlação de Pearson entre características anatômicas e hidráulicas da folha e do lenho. (A) Correlação entre os atributos das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC); (B) Correlação entre os atributos das espécies ocorrentes na savana amazônica (SA). Em vermelho, correlação negativa e, em azul, correlação positiva. (ALT - altura; AF - área foliar; EPIAD- espessura da epiderme adaxial; EPIAB – espessura da epiderme abaxial; EFLA - espessura da folha; PALI espessura do parênquima paliçádico; LACU - espessura do parênquima lacunoso; DEST – densidade estomática; Gmax - condutância estomática máxima teórica; CUTAD - espessura da cutícula adaxial; CUTAB - espessura da cutícula abaxial. EPVAS - espessura da parede do vaso; DF - diâmetro da fibra; EPF espessura da parede da fibra; CVAS - comprimento do elemento de vaso; PVAS - percentual do vaso; PFIB - percentual da fibra; PRAD - percentual do parênguima radial; PAXI- percentual de parênguima radial; DM - densidade da madeira; DTV – diâmetro tangencial do vaso; Kth – condutância hidráulica teórica;

Figura 4 - Relações entre características morfológicas e hidráulicas espécies ocorrentes na savana amazônica. **A.** Altura com densidade do vaso; **B.** Percentual de fibra; **C.** Condutância estomática máxima teórica (G_{max}) com área foliar; **D.** Índice de agrupamento; **E.** Condutividade hidráulica teórica (K_{th}) com densidade estomática; **F.** Espessura da parede do vaso; **G.** Densidade da

Figura 10 - Box plots das plantas da transição (Representada pela cor vermelha) e as plantas ocorrentes na savana amazônica (representada pela cor cinza),

LISTA DE SIGLAS

ALT	Altura
AF	Área foliar
CUTAD	Espessura da cutícula adaxial
CUTAB	Espessura da cutícula abaxial
DEST	Densidade estomática
EPIAD	Espessura da epiderme adaxial
EPIAB	Espessura da epiderme abaxial
EFLA	Espessura da folha
G _{max}	Condutância estomática máxima teórica
LACU	Parênquima lacunoso
PALI	Parênquima paliçádico
CVAS	Comprimento do vaso
DM	Densidade da madeira
DVAS	Densidade de vaso
DTV	Diâmetro tangencial do vaso
DF	Diâmetro da fibra
DL	Diâmetro do lúmen da fibra
EPF	Espessura da parede da fibra
EPVAS	Espessura da parede do vaso
IAGR	Índice de agrupamento
Kth	Condutividade hidráulica teórica
ΡΑΧΙ	Percentual Parênquima axial
PRAD	Percentual Parênquima radial
PVAS	Percentual de vaso
PFIB	Percentual de fibra
SA	Savana amazônica
FFLO	Fragmento florestal
FSEC	Floresta secundária

RESUMO

OLIVEIRA, Jaqueline Amorim de. M.Sc. Universidade do Estado de Mato Grosso, Janeiro de 2022. Plantas da transição: espécies utilizadas em restauração florestal apresentam ajustes estruturais de resistência às mudanças climáticas? Orientadora: Ivone Vieira da Silva. Coorientadora: Priscila Fernanda Simioni.

A Floresta Amazônica se expande rapidamente sobre o Cerrado devido, provavelmente, às condições climáticas. Para investigar as estratégias estruturais das plantas frente às mudanças climáticas, analisamos algumas características biológicas dessas plantas, especificamente morfológicas, anatômicas e hidráulicas. Investigamos o funcionamento hidráulico das plantas da transição Cerrado-Amazônia em comparação com as plantas da savana amazônica, a fim de entender a relação e coordenação da estrutura/função entre folha e lenho. Processamos o material botânico de acordo com o padrão das técnicas da anatomia vegetal. Posteriormente, realizamos análises ao microscópio óptico para medição dos atributos morfoanatômicos. Os atributos que agruparam as espécies da savana amazônica e uma das plantas da transição estiveram relacionados à menor perda de água e um transporte hidráulico mais seguro, como epiderme abaxial, cutícula abaxial, índice de agrupamento, densidade de vaso e densidade da madeira. Já os atributos que agruparam as espécies do FFLO e FSEC refletem maior transpiração com indivíduos com maiores alturas, que apresentam maiores áreas foliares, densidade estomática, condutância estomática máxima teórica, condutividade hidráulica teórica, e elementos de vasos com maiores diâmetros etc., esses achados parecem refletir a eficiência no transporte de água devido a maior disponibilidade hídrica. Nosso estudo fornece evidências que coloca em destaque a espécie Enterolobium schomburgkii, dentre as cinco plantas da transição indicadas por Arguelho (2021), dessa forma, se apresenta como promomissora para a restauração florestal devido à presença de atributos que convergem para o xeromorfismo.

Palavras-Chave: Anatomia funcional, ajustes estruturais, transição Cerrado-Amazônia.

xxii

ABSTRACT

OLIVEIRA, Jaqueline Amorim de. M.Sc. University of Mato Grosso state, January 2022. Transition plants: do species used in forest restoration present structural adjustments to resist climate change? Advisor: Ivone Vieira da Silva. Coadvisor: Priscila Fernanda Simioni.

The Amazon rainforest expands rapidly over the Cerrado, probably due to climatic conditions. To investigate the structural strategies of plants in the face of climate change, we analyzed some biological characteristics of these plants, specifically morphologically, anatomically and hydraulically. We investigated the functioning of the hydraulic plants of the Cerrado-Amazon transition in comparison with the plants of the Amazonian savanna, in order to understand the relationship and coordination of structure/function between leaf and wood. We process the botanical material according to standard plant anatomy techniques., we perform optical morphoanatomical for two attributes. The attributes that grouped the Amazon savanna species and one of the transition plants were related to lower water loss and safer hydraulic transport, such as abaxial epidermis, abaxial cuticle, clustering index, vessel density and wood density. The attributes that grouped the FFLO and FSEC species reflect greater transpiration with individuals with greater heights, which have greater leaf areas, stomatal density, theoretical maximum stomatal conductance, theoretical hydraulic conductivity, and vessel elements with greater diameters, etc., these findings appear to reflect the efficiency in water transport due to greater water availability. Our study provides evidence that highlights the species Enterolobium schomburgkii, among the five transition plants indicated by Argulho (2021), in this way, it presents itself as a promoter for forest restoration due to the presence of attributes that converge to xeromorphism.

Keywords: Functional anatomy, structural adjustment, Cerrado-Amazon.

xxii

1. INTRODUÇÃO

Projeções futuras sobre os cenários de mudanças climáticas, como aumento na temperatura acima de 4 °C e redução nas chuvas de até 45% (IPCC, 2014), apontam para uma tendência de estações seca mais intensa até o final do século XXI. Tais mudanças têm potencial para gerar grandes desequilíbrios e impulsionar os ecossistemas para além dos limites de vulnerabilidade (ANDEREGG e MEINZER, 2015; CRAUSBAY et al., 2017). A região de Transição Cerrado-Amazônia está fortemente sob influência de uma pronunciada sazonalidade climática, com altas temperaturas do ar e oscilações na umidade, que possivelmente remetem a um gradiente de déficit hídrico durante o ano no solo (MARIMON et al., 2006; PEIXOTO et al., 2018; REIS et al., 2018; MARQUES et al., 2019).

Evidências sobre a vegetação mostram que a transição é dinâmica e que, por meio de um gradiente vegetacional, a Floresta Amazônica se expande rapidamente sobre o Cerrado (MARIMON et al., 2014; MORANDI et al., 2016; PASSOS et al., 2018). Essa expansão está relacionada às condições ambientais e climáticas (precipitação, temperatura, radiação solar, conteúdo de água e nutrientes no solo), ocasionando alternância de eventos secos e úmidos, juntamente com as características morfofisiológicas da vegetação (p. ex: altura, condutância estomática máxima teórica, condutividade hidráulica teórica e densidade da madeira). Esses atributos compõe um conjunto de parâmetros úteis para a compreensão das estratégias das plantas em relação ao uso da água e resistência à seca, assim como contribuem para projetar as respostas às perturbações antrópicas e mudanças climáticas (HOFFMANN et al., 2012).

No intuito de entender como as espécies da transição Cerrado-Amazônia podem desenvolver estratégias para enfrentar as mudanças climáticas futuras, Arguelho (2021), com suporte da modelagem e modelos climáticos globais, sugeriram dez espécies (*Bixa Orellana* L., *Cochlospermum orinocense* (Kunth) Steud., *Didymopanax distractiflorus* Harms, *Enterolobium schomburgkii* (Benth.) Benth, *Guazuma ulmifolia* Lam., *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, *Hymenaea courbaril* L., *Senna alata* (L.) Roxb., *Spondias mombin* L. e *Xylopia amazônica* R.E.Fr.) mais promissoras para a restauração ecológica, considerando os cenários futuros na transição Cerrado-Amazônia.

Sabendo que a degradação de uma comunidade ocorre quando ela perde a capacidade de se recuperar naturalmente após sofrer um distúrbio (MARTINS, 2001), intervenções de restauração ecológica tornam-se necessárias com o intuito de acelerar a recuperação da área degradada (PALMER et al., 2014). Assim, são necessários conhecimentos das respostas das diferentes espécies às condições de áreas degradadas através dos atributos funcionais (p. ex. condutância estomática máxima teórica e diâmetro tangencial do vaso). Investigações dos atributos funcionais vem sendo um fator determinante na escolha das espécies a serem reintroduzidas e até mesmo na previsão do sucesso da restauração (FERNANDES, 2018). Portanto, o entendimento da coordenação entre as estruturas morfológicas e anatômicas da folha e do xilema secundário podem fornecer informações valiosas para a escolha das espécies.

Vários estudos têm sido realizados para entender a capacidade das plantas em responderem as variações ambientais e o funcionamento coordenado entre folha e lenho (e.g., HAO et al., 2008; ROSSATTO et al., 2013, EMILIO et al., 2021; CETIN et al., 2018; BINKS et al., 2016; BITTENCOURT et al., 2016; PRATT e JACOBSEN, 2016; GLEASON et al., 2016; PIREDA et al., 2019; KAWAI et al., 2021). Esta convergência de estudos evidencia a variação da resistência à embolia, ocorrendo diferentes ajustes hidráulicos tanto na folha como no lenho (HAO et al., 2008). Por exemplo, na folha a resistência ao estresse hídrico pode ser maior em espécies com menor área foliar (EMILIO et al., 2021) e menor densidade estomática (ROSSATTO et al., 2013, CETIN et al., 2018). As espécies também podem apresentar maior espessura do parênquima paliçádico, aumentando o tecido potencialmente fotossintetizante, e maior espessura da cutícula, diminuindo a perda de água para o ambiente (BINKS et al., 2016, PIREDA et al., 2019). No lenho a resistência ao estresse hídrico pode ser maior em espécies que apresentam vasos de paredes mais espessas e diâmetros menores (BITTENCOURT et al., 2016; PRATT e JACOBSEN, 2016), uma maior densidade da madeira (GLEASON et al., 2016), maior quantidade de células parenquimáticas (SIMIONI et al., 2021), assim como variação dos tipos celulares do xilema, indicando estratégias na manutenção da condutividade hidráulica (KAWAI et al., 2021). Desse modo, há uma gama de possíveis combinações de características anatômicas e fisiológicas que podem refletir as estratégias das plantas frente às variações ambientais, uma vez que as condições variadas resultam em divergência ou convergência das características do xilema.

Entretanto, muitas dessas combinações ainda precisam ser investigadas com maior profundidade (COSME et al., 2017; SIMIONI et al., 2021). Especificamaente no âmbito das mudanças climáticas e sucesso da reintrodução de diferentes plantas na restauração ecológica, tornam-se necessários estudos que buscam questionar aspectos relacionados às variações dos atributos funcionais em resposta ao ambiente. Nesse sentido, analisamos espécies da savana amazônica, identificando as características anatômicas e fisiológicas que levam à aclimatação das espécies em ambiente com solo raso e alta taxa de evapotranspiração, e depois analisadas essas características chaves nas plantas da transição indicadas por Arguelho (2021). Em seguida, com base na análise dos atributos funcionais das plantas da transição, será possível sugerir para projetos de restauração ecológica as espécies que apresentaram adequabilidade ambiental e ajustes estruturais que as permitam enfrentar os cenários de mudanças climáticas prognosticados.

Nosso estudo visa investigar o funcionamento hidráulico das plantas da transição Cerrado-Amazônia em comparação com as plantas da savana amazônica, a fim de entender a relação e coordenação da estrutura/função entre folha e lenho. Para isso, responderemos as seguintes perguntas:

- i. As plantas da transição apresentam atributos na folha e no lenho que convergem para o xeromorfismo quando comparadas às espécies da savana amazônica?
- ii. Quais espécies de plantas da transição apresentam ajustes estruturais que refletem um sistema hidráulico seguro baseado na coordenação folha e lenho, de modo a possibilitar a sua indicação para restauração florestal no longo prazo?

Hipotetizamos que, independentemente da área, a resistência das árvores aos estressores ambientais está diretamente relacionada às condições anatômicas do tecido vegetal, principalmente da lâmina foliar (HANBA et al., 2002) e do xilema (JACOBSEN et al., 2005). Esperamos que as plantas da transição apresentem características como: menor área foliar, menor densidade estomática, aumento da densidade da madeira e vasos com diâmetros menores, convergindo assim para o xeromorfismo, corroborando com SIMIONI et al. (2021), que encontraram espécies da savana amazônica apresentando maiores investimentos em atributos hidráulicos ligados à maior resistência ao embolismo, visto que a pressão negativa exercida no xilema é maior em plantas que ocorrem em ambientes secos (ROSSATO et al.,

2013). Esperamos, ainda, que as cinco espécies da transição aqui investigadas apresentem ajustes estruturais com base nas investigações anatômicas, contribuindo para a previsão das respostas dos ecossistemas às mudanças ambientais (SUTHERLAND et al., 2013).

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Realizamos o estudo na região de transição Cerrado-Amazônia, localizada no norte do Estado de Mato Grosso, Brasil (Fig.1). As coletas das plantas da transição foram realizadas em fragmentos florestais (FFLO) e floresta secundária (FSEC), localizadas no município de Alta Floresta. Como fator de comparação de ambiente xérico, as coletas de espécies dominantes da savana amazônica (SA), localizada em Nova Canaã do Norte, Mato Grosso, Brasil.

i) Fragmento florestal (FFLO) e floresta secundária (FSEC): as plantas da transição potencialmente indicadas para a recuperação de áreas degradadas na transição Cerrado-Amazônia, segundo Arguelho (2021) não foram todas encontradas na mesma área, motivo pelo qual realizamos as coletas em áreas distintas (FFLO e FSEC). O clima da região é equatorial (Am) quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, com temperaturas médias anuais acima de 28 °C (ALVARES et al., 2013). Os solos em geral são ácidos de média a baixa fertilidade e susceptíveis à erosão, predominando na região Neossolos quartzarênicos (MATO GROSSO, 2001).

ii) A savana amazônica (SA): considerada aqui como ambiente xérico, apresenta vegetação aberta sobre afloramentos rochosos, circundada por matriz florestal. A área se encontra na mesma zona climática que o fragmento florestal (Am; ALVARES et al., 2013). O solo da área é classificado como Neossolo Litólico mal drenado, distrófico, álico, extremamente ácido e arenoso e com baixa concentração de nutrientes (PESSOA et al., 2021).

A precipitação total anual das duas áreas pode chegar a ~2.180 mm, com duas estações bem definidas — uma estação chuvosa de novembro a março (~1.180 mm) e uma estação seca de junho a setembro (~108 mm) —, os outros meses são considerados períodos de transição (ALVARES et al., 2013; CAIONI et al., 2014).



Figura 1 - Área de estudo. **A.** América do Sul enfatizando os biomas no Brasil e com foco na região norte do Estado de Mato Grosso; **B.** Estado de Mato Grosso, destacando as duas cidades em que as coletas botânicas foram realizadas: **C:** Área de transição no sul do município de Alta Floresta (fragmento florestal e floresta secundária); e **D.** Área de Savana Amazônica no município de Nova Canaã do Norte.

2.2 Seleção das espécies e coleta de dados

Coletamos os indivíduos em fragmentos florestais a partir de levantamentos florísticos realizados por Almeida et al. (2014). A coleta da floresta secundária foi realizada com o auxílio de um botânico para identificação das espécies, enquanto na savana amazônica norteamos as coletas pelo levantamento florístico realizado por Pessoa et al. (2021). Dez espécies lenhosas foram selecionadas com repetições de 3 indivíduos (Tabela 1). As folhas totalmente expandidas e ramos de até 1 cm de diâmetro foram coletadas entre o primeiro e terceiro nó para os estudos morfológicos e anatômicos. A amostragem das características e medições para as espécies são detalhadas abaixo (Tabela 2).

Tabela 1 – Espécies investigadas, local de coleta das plantas da transição correspondentes ao fragmento florestal (FFLO) e floresta secundária (FSEC) e das plantas da savana amazônica (SA), hábito e grupo ecológico.

Família	Espécies	Local	Hábito	Grupo ecológico	Fonte
Annonaceae	Xylopia amazonica R.E.Fr.	FFLO	árvore	NE	-
Anacardiaceae	Spondias mombin L.	FFLO	árvore	Pioneira	Junior (2021)
Bixaceae	Cochlospermum orinocense (Kunth) Steud	FFLO	árvore	Pioneira	Figueiredo et al. (2009)
Fabaceae	Senna alata (L.) Roxb.	FSEC	arbusto/árvore	Pioneira	Junior (2021)
Fabaceae	Enterolobium schomburgkii (Benth.) Benth.	FSEC	árvore	Pioneira	Junior (2021)
Família	Espécies	Local	Hábito	Estagio de desenvolvimento	Fonte
Calophyllaceae	Kielmeyera rubriflora Cambess.	SA	árvore	NE	-
Fabaceae	Parkia cachimboensis H. C. Hopkins	SA	árvore	NE	-
Euphorbiaceae	Maprounea guianensis Aubl	SA	árvore	Pioneira/ Sec. inicial	Embrapa (2006)
Melastomataceae	Macairea radula (Bonpl.) DC.	SA	árvore	Pioneira	Baruk et al. (2000)
Simaroubaceae	Simarouba versicolor A St -Hil	SA	árvore	Pioneira	Embrana (2006)

NE = não encontrada; Sec. inicial = secundária inicial.

Tabela 2 - Lista dos 25 atributos morfológicos e anatômicos medidos na folha e no ramo com referência a suas siglas, unidade de medida, cálculos e número de medição.

	Atributos	Siglas	Unidade de medida	Cálculo	Número de medições
Planta	Altura	ALT	(m)	Estimativa da altura	Min. 3 est.
	Área foliar	AF	(cm²)	Área foliar de uma folha	Min. 15 med.
	Densidade estomática	DEST	(mm²)	Número de estômatos por mm ²	Min. 15 med.
	Espessura da folha	EFLA	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Parênquima paliçádico	PALI	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
Folha	Parênquima lacunoso	LACU	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Espessura da epiderme adaxial	EPIAD	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Espessura da epiderme adaxial	EPIAB	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Espessura da cutícula adaxial	CUTAD	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Espessura da cutícula adaxial	CUTAB	(µm)	Espessura na região do mesofilo	Min. 15 med.
	Condutância estomática máxima teórica	Gmax	(mm.s-1)	Equação 1	Min. 15 med.
	Densidade da madeira	DM	(g.cm-3)	Equação 2	Min. 3 med.
	Densidade de vaso	DVAS	(mm²)	Número de vasos / mm ²	Min. 75 med.
Ramo	Comprimento do vaso	CVAS	(µm)	Comprimento de um único vaso	Min. 75 med.
	Índice de agrupamento	IAGR	(µm)	Razão entre o número total de vasos e o total de vasos	Min. 75 grupos
				agrupamentos (incluindo os vasos solitários e agrupadas)	de vasos
	Diâmetro tangencial do vaso	DTV	(µm)	Espessura da parede de um vaso	Min. 30 vasos
	Condutividade hidráulica teórica	Kth	(kg.s-¹.m)	Equação 3	Min. 75 med.
	Espessura da parede do vaso	EPVAS	(µm)	Espessura da parede de um vaso	Min. 75 vasos
	Diâmetro da fibra	DF	(µm)	Diâmetro de uma única fibra	Min. 75 fibras
	Diâmetro do lúmen da fibra	DL	(µm)	Diâmetro de uma única fibra	Min. 75 fibras
	Espessura da parede da fibra	EPF	(µm)	Diâmetro da fibra dividido pelo lúmen da fibra	Min. 75 fibras
	Percentual Parênquima axial	PAXI	(%)	Parênquima axial multiplicado por 100 e dividido pela área total	Min. 75 med.
	Percentual Parênquima radial	PRAD	(%)	Parênquima radial multiplicado por 100 e dividido pela área total	Min. 75 med.
	Percentual de vaso	PVAS	(%)	Vasos multiplicado por 100 e divididos pela área total	Min. 75 med.
	Percentual de fibra	PFIB	(%)	Fibra multiplicado por 100 e divididos pela área total	Min. 75 med.

Est = estimativas; Med = medições.

2.3 Folha

Realizamos as medidas morfológicas em amostragem de cinco folhas totalmente expandidas de três indivíduos de cada espécie. Aferimos a área foliar com o auxílio do equipamento de medição automática "Aparelho Integrador de Área Foliar" (Li-cor 3100).

Para a investigação da anatomia foliar, seccionamos cinco folhas de cada indivíduo transversalmente à mão livre na região mediana da lâmina foliar com o auxílio de lâminas de aço. As secções que obtivemos foram clarificadas em hipoclorito sódico (2%) e coradas com Fucsina Básica e Azul de Astra (KRAUS e ARDUIN, 1997). Para a realização da análise da epiderme foliar, submetemos amostras da lâmina foliar ao método de dissociação de Francklin (JOHANSEN, 1940) e coramos com Fucsina (KRAUS e ARDUIN, 1997). Na sequência documentamos as lâminas histológicas foliares em fotomicroscópio Leica® ICC50 e realizamos todas as medidas anatômicas foliares com o auxílio do software Image-Pro Plus 4.0. A partir desses métodos realizamos todas as medidas para folhas citadas na Tabela 2 (ver também a Figura 11 - material suplementar).

A partir das imagens da epiderme calculamos a densidade estomática (mm²) e o comprimento dos poros estomáticos (µm), e então determinamos a condutância estomática máxima teórica (DE BOER et al., 2016) de acordo com a Equação 1:

$$G_{max} = D \times L (Eq. 1)$$

em que G_{max} é a condutância estomática máxima teórica (mm.s⁻¹), D é a densidade estomática (mm²) e L é o comprimento estomático (μm).

2.4 Lenho

Seccionamos amostras do xilema secundário (15-20 µm de espessura) no plano transversal usando um micrótomo rotativo Leica RM2235. Clarificamos os cortes em hipoclorito de sódio (50%) e água acidulada (0,1%), sendo então desidratados em uma série ascendente de etanol (JOHANSEN, 1940), corados com azul Astra e Safranina hidroalcóolica e imersos em Xilol P.A.

Confeccionamos as lâminas com resina sintética Entellan® (Merck). A maceração do material do lenho seguiu Franklin (1945), conforme modificado por Kraus e Arduin (1997). Retiramos pequenos fragmentos do lenho de cada amostra e colocamos em frascos contendo uma solução macerante de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1). Lacramos os frascos e colocamos em estufa a 60 °C por 24 horas, ou até a completa dissociação das células. Lavamos o material em água destilada, coramos com Safranina aquosa a 1% e montamos em lâminas semipermanentes com glicerina (SASS, 1951). Realizamos análise quantitativa em 12 lâminas por indivíduo. Seguimos os padrões do lawa Committee (1989) para todas as descrições, contagens e medições celulares. Confeccionamos as lâminas permanentes em resina sintética Entellan® (Merck) e as fotomicrografamos por meio do capturador de imagens digital Leica LAS E.Z. 1.7.0 acoplado a um fotomicroscópio Leica ICC50. Analisamos e mensuramos as imagens utilizando o sistema digital de processamento de imagens Image-Pro Plus 4.0. (Media Cybernetics, EUA).

Para examinar os tipos celulares do xilema, selecionamos 10 fotos por indivíduo no plano transversal e coramos os tipos celulares manualmente (vasos, fibras, parênquima axial e radial) com auxílio do programa GIMP. Posteriormente, calculamos a área das diferentes cores no programa ImageJ. Por fim, obtivemos imagem das áreas dos tipos celulares, calculamos a média de 10 imagens por indivíduo e obtivemos a porcentagem de cada tecido por indivíduo. A partir desses métodos realizamos todas as medidas para o ramo (xilema secundário) conforme citado na Tabela 2 (ver também a Figura 12 - material suplementar).

2.4.1 Densidade da madeira

Calculamos a densidade da madeira medindo o volume fresco das amostras de madeira pelo deslocamento de uma coluna de água (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). Imergimos as amostras em um béquer contendo água em cima de uma balança digital. O volume da amostra foi o peso da água deslocada (por exemplo, $1g = 1 \text{ cm}^3$). Obtivemos a massa seca por secagem das amostras em estufa a 105 °C por 72 horas. Calculamos a densidade da madeira como (Equação 2):

$$DM = Dm/Dv (Eq.2)$$

em que DM = densidade da madeira (g.cm⁻³), Dm = massa seca e Dv = volume deslocado.

Construímos e avaliamos os modelos por meio do software R 4.0.3 (R Development Core Team 2020), utilizando o pacote '*dismo*' (Hijmans et al. 2020).

2.4.2 Condutividade hidráulica teórica

Calculamos a condutividade hidráulica teórica (Kth) para cada indivíduo amostrado a partir da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille (Equação 3):

em que K_{th} = condutividade hidráulica teórica em kg.s⁻¹.m⁻¹.MPa⁻¹, η = viscosidade da água a 20°C (1,002 x 10⁻³ Pa.s) e D = diâmetro equivalente do vaso.

Como as seções transversais dos vasos não são círculos perfeitos, usamos para a área do lúmen do vaso o diâmetro equivalente do vaso (d) (SCHOLZ et al., 2013) (Equação 4):

 $D = \sqrt{4}A.\pi$ (Eq. 4)

em que A = área do lúmen do vaso.

2.5 Análise estatística

2.5.1 Correlação de Pearson

Tendo os valores quantitativos de cada espécie/área em uma planilha de dados, excluímos outliers que pudessem distorcer os resultados das análises estatísticas. Importamos os dados para o ambiente de linguagem e programação R (R Development Core Team 2019, versão 3.6.0), onde padronizamos as variáveis numéricas em torno da média zero e as redimensionamos para uma

mesma escala utilizando o pacote '*scales*' (WICKHAM e SEIDEL, 2020). Em seguida realizamos um teste de correlação de Pearson com auxílio do pacote '*stats*' (R Core Team, 2019) para os dados de cada uma das áreas, a fim de identificar características estruturais chaves ligadas à aclimatação das plantas da transição em comparação com as plantas da savana amazônica, e testamos a significância estatística das correlações pareadas usando o pacote '*rstatix*' (KASSAMBARA, 2021).

2.5.2 Generalized Linear Mixed Model (GLMM)

Selecionamos quatro variáveis respostas como *proxies* de resistência à seca (transporte de água seguro) e condutividade hidráulica (transporte de água eficiente): altura, densidade da madeira, condutividade hidráulica teórica e condutância estomática máxima teórica (G_{max}). Então, testamos modelos explicativos (GLMMs; ver abaixo) com as variáveis preditoras (anatômicas), buscando comparar a influência da estrutura do tecido na resistência e na condução de água das plantas da transição com as espécies da savana amazônica.

Precedendo a construção de modelos lineares mistos generalizados (Generalized linear mixed models – GLMMs), buscamos na literatura informações sobre quais variáveis anatômicas poderiam influenciar os quatro atributos funcionais considerados nesse trabalho como resposta às variações entre os ambientes. A partir destas informações, construimos modelos globais utilizando o pacote lme4 (BATES et al., 2015) para cada variável resposta e fizemos a seleção dos GLMMs utilizando como fator de aleatorização o preditor "Espécie", e como preditor fixo as variáveis anatômicas do nosso conjunto de dados. Os melhores modelos para cada resposta investigada foram selecionados pelo método AICc (Akaike information criterion), sendo os modelos selecionados com ΔAICc < 2 igualmente plausíveis (BURNHAM e ANDERSON, 2002). Para avaliar o poder explicativo dos modelos selecionados, calculamos os R²s marginais e condicionais, os quais descrevem a influência relativa de cada variável preditora sobre a resposta. Ambos foram calculados com o pacote '*sjPlot*' (LÜDECKE, 2020).

A partir dos preditores significativos dos GLMMs selecionados, exploramos a distribuição dos atributos funcionais entre as áreas construindo uma PCA com auxílio dos pacotes FactoMineR (LE et al., 2008) e factoextra (KASSAMBARA e MUNDT, 2020). Por fim, para apresentar a relação de pares entre atributo resposta e atributo preditor, os preditores selecionados no GLMMs foram testados em relações lineares com o modelo GLM e apresentados graficamente com valores de pseudo-R² e pseudo-R² ajustado conforme o desvio residual de cada modelo explicativo (GUISAN e ZIMMERMANN, 2000).

3. RESULTADOS

3.1 Correlação entre os atributos

A partir das variáveis selecionadas, altura, condutividade hidráulica teórica, densidade da madeira e condutância estomática máxima teórica (G_{max}), encontramos correlações significativas ($r \ge 0,60$; $p \le 0,05$) entre estas e as variáveis anatômicas da folha e do lenho (Fig. 2).

Nas plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC), a altura da árvore/planta esta esteve positivamente correlacionada com a espessura da parede da fibra (EPF; r = 0,60; $p \le 0,001$) e com a densidade da madeira (DM; r = 0,63; $p \le 0,001$). A densidade da madeira esteve positivamente correlacionada com a espessura da parede do vaso (EPVAS; r = 0,69; $p \le 0,006$), com o percentual de parênquima axial (PAXI; r = 0,69; p = 0,00687) e com a espessura da parede da fibra (EPF; r = 0,65; p = 0,002), e negativamente correlacionada com o percentual de fibra (PFIB; r = -0,62; $p \le 0,003$) e o diâmetro do lúmen da fibra (DL; r = -0,78; $p \le 0,002$). Nas plantas da savana amazônica (SA) (Fig. 2B), a condutância estomática máxima teórica (G_{max}) esteve positivamente correlacionada com a epiderme abaxial (EPIAB; r = 0,62; $p \le 0,002$).

Correlações significativas semelhantes com atributos relacionados ao parênquima axial e espessura da folha (≥ 0,60) foram evidenciadas entre FFLO, FSEC e SA (Fig. 2A; 2B). O parênquima axial esteve negativamente

correlacionado com o percentual de fibra no FFLO, FSEC (PFIB; r = -0,89; p≤0.0001) e na SA (PFIB; r = -0,83; p≤0.0001). A espessura da folha esteve positivamente correlacionada com o parênquima lacunoso (LACU; r = 0,78; p≤0,01) no FFLO e FSEC. Porém, na SA, a espessura da folha esteve positivamente correlacionada com o parênquima paliçádico (PALI; r = 0,95; p≤0,001).

3.2 GLM — Relações de pares entre atributos morfológicos e anatômicos

As espécies estudadas da transição (Tabela 5 — material suplementar) e da savana amazônica (Tabela 6 — material suplementar) apresentaram diferenças anatômica e hidráulica de folha e do lenho (Figuras 3 e 4). Destacamos as relações observadas nas variáveis selecionadas (altura, condutividade hidráulica teórica, densidade da madeira e a condutância estomática máxima teórica - G_{max}) entre os atributos anatômicos. A altura das espécies do fragmento florestal e da floresta secundária apresentou relação positiva com o percentual de parênquima axial (p≤0,04) (Fig. 3A) e com o percentual de vaso (p≤0,04) (Fig. 3B), e apresentou relação negativa com o percentual de fibra (p≤0,04) (Fig. 3C). A altura, quando analisada de forma isolada com o percentual de parênquima radial (p≤0,04), não apresentou linha de tendência (Fig. 3D). De modo similar, a condutância estomática máxima teórica (G_{max}) com o diâmetro tangencial do vaso (p≤0,001) (Fig. 3E) e a densidade da madeira com a densidade de vaso (p≤0,03) (Fig. 3F) não demostraram linha de tendência evidente (Tabela 3).

Na savana amazônica, a altura apresentou relação positiva com a densidade de vaso ($p \le 0,001$) (Fig. 4A) e com o percentual de fibra ($p \le 0,001$) (Fig. 4B). A condutância estomática máxima teórica (G_{max}) não apresentou linha de tendência com a área foliar ($p \le 0,02$) (Fig. 4C) e com o índice de agrupamento de vasos ($p \le 0,02$) (Fig. 4D). A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) apresentou relação negativa com a densidade estomática ($p \le 0,01$) (Fig. 4E), mas com a espessura da parede do vaso não apresentou linha de tendência ($p \le 0,03$) (Fig. 4F). Por fim, a densidade da madeira apresentou relação negativa com o diâmetro tangencial do vaso ($p \le 0,001$) (Fig. 4G) (Tabela 3).

3.3 Estratégias anatômicas entre as espécies (PCA)

A análise de componentes principais (PCA) explicou 48,8% da variação total dos dados com os dois primeiros eixos (Fig. 5). Observou-se uma evidente divisão das espécies do FFLO e FSEC em relação aos atributos estruturais (Tabela 4-6 - material suplementar) da SA, reforçada também pelas imagens anatômicas das figuras 6 e 7. Entretanto, a espécie florestal E. schomburgkii, se agrupou com as espécies da SA, constituindo-se como exceção. No primeiro eixo a maioria das espécies da transição se posicionou no lado positivo, enquanto as espécies da savana amazônica no lado negativo. Os atributos que agruparam as plantas da transição ocorrentes no FFLO e FSEC refletem maior transpiração das folhas, com espécies mais altas, maiores áreas foliares, densidade estomática e condutância estomática máxima teórica. Ainda para as áreas FFLO e FSEC e em relação ao xilema secundário do caule, os elementos de vasos apresentaram maiores diâmetros, com maior percentual de fibras e condutividade hidráulica teórica, o que se reflete na eficiência no transporte de água. Entretanto, os atributos que agruparam as espécies da SA e uma planta da transição - epiderme abaxial, cutícula abaxial, índice de agrupamento, densidade de vaso, densidade da madeira, percentual de parênquima axial, espessura da parede da fibra, espessura da parede do vaso - estão relacionados à menor perda de água pelas folhas e maior segurança no transporte de água via xilema secundário.

3.4 Análise descritiva

Evidenciamos diferenças das variáveis selecionadas entre as áreas e entre as espécies analisadas (Fig 8). As espécies mais altas ocorreram no FFLO e FSEC, exceto Senna alata. De forma geral, as plantas da transição apresentaram maiores investimentos na condutância estomática máxima teórica (G_{max}), e condutividade hidráulica teórica (K_{th}) (Fig 8 A-C). Já as espécies com madeira mais densa foram amostradas para todos os indivíduos da savana amazônica, assim como para uma planta da transição, a espécie *E. schomburgkii* (Fig 8D). Na FFLO e FSEC foram observados (Fig 9) maiores valores para os seguintes atributos: Área foliar (AF), densidade estomática (DEST), percentual

de parênquima radial (PRAD), percentual de fibra (PFIB) e diâmetro tangencial do vaso (DTV) (Fig. 9A-E). Para as espécies da SA, constatamos maiores valores para os atributos: espessura da cuticula abaxial (CUTAB), espessura da epiderme abaxial (EPIAB), indidice de agrupamento (IAGR), densidade dos vasos (DVAS), percentual de vasos (PVAS), percentual de parênquima axial (PAXI) e espessura da parede da fibra (EPF) (Fig 10. A-G).



Figura 2 - Matriz de correlação de Pearson entre características anatômicas e hidráulicas da folha e do lenho. (A) Correlação entre os atributos das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC): (B) Correlação entre os atributos das espécies ocorrentes na savana amazônica (SA). Em vermelho, correlação negativa e, em azul, correlação positiva. (ALT - altura; AF - área foliar; EPIAD- espessura da epiderme adaxial; EPIAB – espessura da epiderme abaxial; EFLA - espessura da folha; PALI espessura do parênquima paliçádico; LACU - espessura do parênquima lacunoso; DEST – densidade estomática; G_{max} - condutância estomática máxima teórica; CUTAD – espessura da cutícula adaxial; CUTAB - espessura da cutícula abaxial. EPVAS - espessura da parede do vaso; DF - diâmetro da fibra; EPF espessura da parede da fibra; CVAS - comprimento do elemento de vaso; PVAS - percentual do vaso; PFIB - percentual da fibra; PRAD - percentual do parênquima radial; PAXI- percentual de parênquima radial; DM – densidade da madeira; DTV – diâmetro tangencial do vaso; Kth – condutância hidráulica teórica; DVAS -; IAGR – índice de agrupamento).



Figura 3 - Relações entre características morfológicas e hidráulicas das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC). **A.** Altura com o percentual de parênquima axial; **B.** Percentual de vaso; **C.** Percentual de fibra; **D.** Percentual de parênquima radial; **E.** Condutância estomática máxima teórica (G_{max}) com o diâmetro tangencial do vaso; **F.** Densidade da madeira com a densidade do vaso. As linhas sólidas representam uma relação linear significativa. (Nível de significância p<0,05).



Figura 4 - Relações entre características morfológicas e hidráulicas espécies ocorrentes na savana amazônica. **A.** Altura com densidade do vaso; **B.** Percentual de fibra; **C.** Condutância estomática máxima teórica (G_{max}) com área foliar; **D.** Índice de agrupamento; **E.** Condutividade hidráulica teórica (K_{th}) com densidade estomática; **F.** Espessura da parede do vaso; **G.** Densidade da madeira com diâmetro tangencial dos vasos. As linhas sólidas representam uma relação linear significativa. (Nível de significância p<0,05).



Figura 5 - Análise de componentes principais (PCA) dos atributos estruturais das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC); e plantas ocorrentes na savana amazônica (SA). (ALT – Altura; G_{max} - Condutância estomática máxima teórica; PFIB - Percentual de fibra; IAGR – Índice de agrupamento; EPIAB – Espessura da epiderme abaxial; DVAS – Densidade de vasos; CUTAB – Espessura da cutícula abaxial; DM densidade da madeira; EPF – Espessura da parede da fibra; EPVAS – espessura da parede do vaso; PAXI – Percentual de parênquima axial; AF – Área foliar; DTV – Diâmetro tangencial do vaso; DEST – Densidade estomática; K_{th} – condutividade hidráulica teorica).



Figura 6 - Anatomia do lenho das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC). **A-E.** Secções transversais mostrando os diferentes tamanhos e frequências dos vasos. **F-J.** Macerado do lenho mostrando os diferentes elementos de vasos e fibras. **K-O.** Macerado evidenciando a lúmen das fibras e diâmetro das fibras. (V – Elemento de vaso; FIB – Fibra; LF –lúmen da fibra; DF – Diâmetro da fibra).



Figura 7 - Anatomia do lenho das espécies ocorrentes na savana amazônica (SA). A-E. Secções transversais mostrando os diferentes tamanhos e frequências dos vasos. F-J. Macerado do lenho mostrando os diferentes elementos de vasos e fibras. K-O. Macerado evidencia o lúmen das fibras e diâmetro das fibras (V – Elemento de vaso; FIB – Fibra; LF – lúmen da fibra; DF – Diâmetro da fibra).



Figura 8 - Box plots das plantas da transição (Representada pela cor vermelha) e as plantas ocorrentes na savana amazônica (SA) (representada pela cor cinza), evidenciando a diferença das variáveis selecionadas (morfológicas e hidráulicas) entre as áreas e entre as espécies analisadas: **A.** Altura; **B.** Condutância estomática máxima teórica (G_{max}); **C.** Densidade da madeira; **D.** Condutividade hidráulica teórica (K_{th}).



Figura 9 - Box plotsdas plantas da transição (Representada pela cor vermelha) e as plantas ocorrentes na savana amazônica (representada pela cor cinza), evidenciando a variação dos atributos preditores (morfológicos e anatômicos) entre as áreas e entre as espécies analisadas. **A.** Área foliar (AF); **B.** Densidade estomática (DEST); **C.** Percentual de parênquima radial (PRAD); **D.** Percentual de fibra (PFIB); **E.** Diametro tangencial dos vasos (DTV).



Figura 10 - Box plots das plantas da transição (Representada pela cor vermelha) e as plantas ocorrentes na savana amazônica (representada pela cor cinza), evidenciando a variação dos atributos preditores (morfológicos e anatômicos)

entre as áreas e entre as espécies analisadas. **A.** Cutícula abaxial (CUTAB); **B.** Espessura da epiderme abaxial (EPIAB); **C.** Índice de agrupamentos de vasos (IAGR); **C.** Percentual de parênquima radial (PRAD); **D.** Densidade do vaso (DVAS); **E.** Percentual de vaso; **F.** Percentual de parênquima axial (PAXI); **G.** Espessura da parede da fibra (EPF).

4. DISCUSSÃO

As plantas da transição, ocorrentes no fragmento florestal e na floresta secundária apresentam estratégias divergentes quando comparadas com as plantas da savana amazônica. As plantas estudadas da transição apresentaram maior eficiência no transporte de água, enquanto espécies da savana amazônica apresentaram maior segurança no transporte de água. Esses resultados corroboram parcialmente com nossa hipótese no sentido de existir diferenças estruturais entre as áreas, e variação dos mecanismos hidráulicos, assim como maiores atributos hidráulicos ligados à maior resistência ao embolismo nas espécies da savana amazônica. Porém, também esperávamos características xeromórficas nas cinco plantas aqui estudadas da transição indicadas por Arguelho (2021) que refletissem em um sistema hidráulico seguro, e somente uma espécie, *E. schomburgkii*, se assemelhou a algumas características observadas nas plantas da savana amazônica (elevada densidade da madeira). Houve divergência entre as áreas e convergência na maior parte dos atributos dentro de cada área.

Em relação as correlações, descobrimos associações estatísticas positivas semelhantes em relação à espessura da folha, porém em direções diferentes, ou seja, associações positivas da espessura da folha com atributos diferentes para cada área. Para as plantas da transição correspondentes ao FFLO e FSEC, a espessura da folha está correlacionada positivamente com o parênquima lacunoso (Fig. 2A), o qual possivelmente o parênquima lacunoso influencia na redução da pressão interna do vapor d'água (BINKS et al., 2016), redução do potencial hídrico e aumenta a eficiência fotossintética com menores custos de água (MEDIAVILLA et al., 2001). Já na SA, a espessura da folha está positivamente correlacionada com o parênquima paliçádico (Fig. 2B), o qual parênquima paliçádico está relacionado à maior irradiância encontrada nesses

ambientes (SIMIONI et al., 2017; PESSOA et al., 2019), uma vez que a maior espessura provavelmente, permite uma distribuição uniforme da radiação luminosa por todo o mesofilo (VOGELMANN e MARTIN, 1993) e auxilia na dissipação do excesso de luz na forma de calor (GATES, 1980). Além disso, as folhas grossas investem nos tecidos foliares e aumentam a capacitância desses em disponibilizar água próxima aos sítios fotossintéticos (BINKS et al., 2016), contribuindo para uma maior eficiência no uso da água, principalmente nos períodos de seca (LAMONT e LAMONT, 2000; GRUBB et al., 2015).

Para uma resposta adaptativa positiva e heterogênea, uma análise da função de cada característica é necessária, considerando que uma maior diversidade de atributos funcionais pode estar envolvida na capacidade de tolerância à seca das espécies tropicais (MARECHAUX et al., 2020). A altura (Alt), por exemplo, que foi maior para a maioria das plantas da transição, apresentou relações positivas com o percentual de parênquima axial e percentual de vaso (Figura 3 A-B), o que pode estar relacionado ao armazenamento e transporte dos carboidratos não estruturais (NSC), atuando como estratégia de suportar maiores pressões no xilema (PLAVCOVÁ et al., 2016). Chen et al. (2020) sugeriram que as espécies com mais parênquima axial podem não precisar de alta resistência à embolia para se adaptar à seca. Nesse caso, é provável que o reparo da embolia seja garantido por água e carboidratos não estruturais armazenados no parênquima, sendo bastante evidente a variação na quantidade de parênquima axial observada entre as espécies (FIG. 6 e 7). A altura é um atributo morfológico importante para as estratégias ecológicas das plantas (KATTGE et al., 2011), sendo um componente crucial no balanço hídrico (RYAN; YODER, 1997), no transporte de carboidratos (SAVAGE et al., 2017), na interceptação de luz e nas limitações fisiológicas e estruturais impostas à altura da planta, onde os fatores ambientais também são determinantes na altura da planta (FALSTER; WESTOBY, 2003). Além disso, estudo com espécies altas mostrou que sua ocorrência dependia de uma estreita faixa de sazonalidade de temperatura, bem como de alta precipitação e alta umidade (LARJAVAARA, 2014). Portanto, este fator pode justificar as baixas alturas das plantas da savana amazônica (Figura 8A) com madeiras mais densas (Figura 8C), que leva a ajustes funcionais em reposta a menor disponibilidade de água e nutrientes para as plantas no período seco, algo observado em estudo

similar para espécies da SA (SIMIONI et al., 2021) como estratégia de suportar maiores pressões no xilema.

A condutância estomática máxima teórica (G_{max}) é uma variável chave para entendermos o desempenho das árvores frente a déficits hídrico no solo e na atmosfera (JANSSEN et al., 2020). Como esperado, as plantas da trasição (FFLO e FSEC) (Figura 8-B) apresentaram maior G_{max} em relação as da Savana Amazônica, provavelmente em resposta a maior disponibilidade de água no solo. Por outro lado, na Savana Amazônica a menor G_{max} foi acompanhada por menor área foliar e um aumento da eficiência do uso da água, o que reflete um maior controle estomático devido à menor disponibilidade de água nesse ambiente. Declínios na condutância hidráulica e condutância estomática com a diminuição do potencial de água do xilema são semelhantes (BRODRIBB et al., 2003), sugerindo que a vulnerabilidade hidráulica do xilema e a sensibilidade estomática são fortemente coordenadas (FONTES et al., 2018).

A densidade da madeira foi a variável que explicou melhor as diferenças entre as áreas (Figura 5), onde foram observadas espécies com madeira mais densas na savana amazônica, apresentando relação negativa com o diâmetro tangencial do vaso (Figura 4G). Evidências na literatura mostram que essas relações hidráulicas estão associadas à vulnerabilidade ao embolismo e resistência à seca (MEINZER et al., 2009; HOFFMANN et al., 2011; TRUEBA et al., 2017), ou seja, espécies que apresentam maior densidade da madeira e menor diâmetro tangencial de vasos são mais resistentes a déficits hídrico.

Nossos resultados mostraram que as espécies com maior segurança ao embolismo foram as espécies da SA, e apenas uma planta da transição, a *E. schomburgkii*, demostrou adaptações anatômicas com maior densidade de vasos, menor diamentro tangencial, densidade da madeira e menor condutividade hidráulica (AWAD et al., 2010). As relações de características que observamos provavelmente favorece a coordenação funcional entre caules e folhas (Figura 5). Observamos diferentes combinações dos atributos nas diferentes áreas. Assim como Mendez-Alonso (2020), em nosso estudo encontramos uma associação clara entre o xilema de baixa densidade com o aumento do G_{max} e do diâmetro tangencial do vaso (para as plantas da transição), e entre o xilema de alta densidade com a diminuição do G_{max} e diminuição do diamentro tangencial do vaso (para as plantas da transição). Para a

maioria das plantas da transição, este fato envolvendo espécies altas com baixa densidade da madeira e maiores valores da condutância estomática máxima teórica (G_{max}) é coordenado com o aumento de área de lúmen dos vasos para um maior aporte hídrico. Nessas espécies foi observada maior condutividade hidráulica teórica (K_{th}), o que está totalmente relacionado aos diâmetros dos elementos de vasos. Levando em consideração que plantas mais altas têm caminhos mais longos e, portanto, precisam de vasos mais largos para manter a condutividade hidráulica (COOMES et al. 2008), a presença de condutos mais largos pode estar relacionada a restrições biomecânicas e vasos que embolizam mais rápido.

É importante considerar que os atributos não operam isolados uns dos outros, mas são anatomicamente e funcionalmente integrados. Portanto o conjunto de associações de características que documentamos mostra uma maior taxa de transpiração juntamente com maiores conduções de água via xilema para a maioria das plantas da transição ocorrentes no FFLO e FSEC. Este fato é um reflexo da disponibilidade hídrica nessas áreas. Estas espécies apresentaram atributos estruturais associados a maior eficiência no transporte de água, refletindo em maior transpiração nas folhas, apresentando consequentemente maiores áreas foliares e densidade estomática. Isso está fortemente coordenado com a estrutura do xilema, apresentando os elementos com maiores diâmetros, maior percentual de fibras e percentual de parênquima radial, o que pode ser atribuído ao ambiente com maior disponibilidade de água. Portanto, as fitofisionomias florestais apresentaram características relacionadas à eficiência de transporte de água por estarem em ambientes mais úmidos devido à disponibilidade de água não ser um fator limitante, porém estas espécies estão sujeitas a maior vulnerabilidade à seca (LOPEZ et al., 2005).

Em contrapartida, todas as espécies da savana amazônica e uma espécie da transição (*E. schomburgkii*) apresentaram atributos estruturais associados a maior segurança no transporte de água. Estas espécies estão diretamente relacionadas à menor perda de água pelas folhas e maior segurança no transporte de água via silema secundário, sendo estes: epiderme abaxial, cutícula abaxial, índice de agrupamento, densidade de vaso, densidade da madeira, percentual de parênquima axial, percentual de vaso, espessura da parede da fibra e espessura da parede do vaso. Neste sentido, possivelmente o

ambiente seco e sob afloramentos rochosos na qual as espécies foram amostradas, implicam nestas características estruturais observadas. As plantas devem investir em características que conferem resistência hidráulica para serem capazes de lidar com déficits hídricos recorrentes sem sofrer cavitação significativa e/ou aumento do risco de morte por falha hidráulica (COSME et al., 2017).

Dessa forma, em relação as plantas da transição (*Cochlospermum* orinocense, Enterolobium schomburgkii, Senna alata, Spondias mombin e *Xylopia amazônica*), com base nos atributos analisados, aqui colocamos em destaque a espécie *E. schomburgkii*, visto que está espécie nos permitiu sua indicação como promissora a suportar as mudanças climáticas futuras e com potencial para restauração ecológica. Esta espécie apresentou ajustes estruturais que refletem um sistema hidráulico seguro, assim como características anatômicas e fisiológicas adaptadas a uma dada variação na disponibilidade de água no solo (AWAD et al., 2010). Portanto, possivelmente é capaz de manter o equilíbrio hídrico em secas prolongadas conforme demonstrado por Rossato et al. (2013).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em um cenário de mudanças climáticas, e a forte necessidade de restauração dos ambientes degradados na transição Cerrado-Amazônia, nossas análises morfoanatômicas ganham interesse, principalmente no contexto da inserção de uma espécie com adequabilidade ambiental na restauração florestal. Aqui fornecemos evidências que, destacam *Enterolobium schomburgkii*, justamente devido a nítida presença de atributos que convergiram para o xeromorfismo sendo, desta forma, indicada como uma espécie promissora para a restauração florestal frente às mudanças climáticas.

Destacamos ainda, que nossos dados indicam fortemente que o ambiente molda as espécies, pois a maioria das plantas da transição amostradas no FFLO e FSEC ocorre em ambientes com disponibilidade de água, cujas características refletem na maior eficiência no transporte de água. Sob outra perspectiva, todas as plantas da SA, assim como *Enterolobium schomburgkii* (planta da transição)

apresentam atributos estruturais ligados à aclimatação e com um sistema hidráulico seguro, sendo provavelmente esses ajustes estruturais fortemente influenciados pela baixa disponibilidade hídrica e alta radiação solar observados na área.

Ademais, reforçamos que investigações em longo prazo são necessárias, pois as espécies da Transição Cerrado-Amazônia podem se expandir para o Cerrado no futuro, devido às condições ambientais e climáticas impostas, juntamente com as características morfofisiológicas, assim como tem sido demostrada a adaptação das plantas na Amazônia em relação as mudanças climáticas por Stropp et al., (2017), ao longo de 60 anos, comparando-se as mudanças na morfologia foliar com dados históricos de precipitação.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVARES, C.; STAPE, J. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ANDEREGG, W. R.; MEINZER, F. C. Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. In: Functional and ecological xylem anatomy. Springer, Cham, 2015. p. 235-253.
- ARGUELHO, S. J. Plantas do futuro: espécies utilizadas em restauração florestal suportarão as mudanças climáticas na transição cerradoamazônia? Dissertação de Mestrado (Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos) – Universidade do Estado de Mato Grosso. Alta Floresta, 238p. 2021.
- AWAD, H.; BARIGAH, T. et al. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. **Physiologia Plantarum**, v. 139, n. 3, p. 280-288, 2010.
- BATES, D.; MÄCHLER, M. et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv:1406.5823, 2014.
- BARUCH, Z.; PATTISON, R. R.; GOLDSTEIN, G. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands.
 International Journal of Plant Sciences, v. 161, n. 1, p. 107-118, 2000.
- BINKS, O.; MEIR, P. et al. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. **Tree physiology**, v. 36, n. 12, p. 1550-1561, 2016.
- BITTENCOURT, P. R.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. S. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff: Comment on Gleason et al. (2016) 'Weak tradeoff between xylem safety and xylemspecific hydraulic efficiency across the world's woody plant species'. New Phytologist, v. 211, n. 4, p. 1152-1155, 2016.
- BRODRIBB, TJ.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant physiology**, v. 149, n. 1, p. 575-584, 2009.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. A practical information-theoretic approach. Model selection and multimodel inference. Springer, New York, v. 2, p. 70-71, 2002.

- CAIONI, C.; CAIONI, S. Análise da distribuição pluviométrica e de ocorrência do fenômeno climático Enos no município de Alta Floresta-MT. Enciclopédia Biosfera, v. 10, n. 19, 2014.
- CETIN, M.; SEVIK, H.; YIGIT, N. Climate type-related changes in the leaf micromorphological characters of certain landscape plants. Environmental monitoring and assessment, v. 190, n. 7, p. 1-9, 2018.
- COSME, L. H.; SCHIETTI, J.; COSTA, F. R.; OLIVEIRA, R. S. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, v. 215, n. 1, p. 113-125, 2017.
- CRAUSBAY, S. D.; RAMIREZ, A. R. et al. Defining ecological drought for the twenty-first century. Bulletin of the American Meteorological Society, v. 98, n. 12, p. 2543-2550, 2017.
- EMBAPA. Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do sul. Disponivel em: http://saf.cnpgc.embrapa.br/02arvores.html> acesso no dia 30 de dezembro de 2021.
- EMILIO, T.; PEREIRA JR, H.; COSTA, F. R. Intraspecific Variation on Palm Leaf Traits of Co-occurring Species—Does Local Hydrology Play a Role?
 Frontiers in Forests and Global Change, v. 4, p. 112, 2021.
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Plant height and evolutionary games. Trends in Ecology & Evolution, v. 18, n. 7, p. 337-343, 2003.
- FERNANDES, J. D. F. Variação de atributos funcionais e sua influência no desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas. 114 f. 2018. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) Universidade Federal de São Carlos. São Paulo. 2018.
- FIGUEIREDO, P. S. D.; RIBEIRO, É. K. M. D.; LACERDA, D. M. A. et al. Estratégia reprodutiva de Cochlospermum orinocense (Kunth) Steud.: fenologia, biologia floral e sistema de cruzamento em uma espécie pioneira de florestas na Amazônia. Brazilian Journal of Botany, v. 32, p. 781-792, 2009.
- FONTES, C. G.; FINE, P. V.; Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. **New Phytologist**, v. 228, n. 1, p. 106-120, 2020.
- GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E. E. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological modelling, v. 135, n. 2-3, p. 147-186, 2000.

GLEASON, S. M.; WESTOBY, M. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. New Phytologist, v. 209, n. 1, p. 123-136, 2016.

GATES, D. M. Biophysical ecology. New York: Courier Corporation, , 2012.

- GRUBB, P. J.; MARAÑÓN, T. et al. Relationships between specific leaf area and leaf composition in succulent and non-succulent species of contrasting semidesert communities in south-eastern Spain. Journal of Arid Environments, v. 118, p. 69-83, 2015.
- HANBA, Y.T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand.
 Plant, Cell & Environment, v. 25, n. 8, p. 1021-1030, 2002.
- HAO, G. Y.; HOFFMANN, W. A. et al. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems.
 Oecologia, v. 155, n. 3, p. 405-415, 2008.
- HOFFMANN, W. A.; GEIGER, E. L. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology letters**, v. 15, n. 7, p. 759-768, 2012.
- IAWA COMMITTEE. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, new series, v. 10, n. 3, p. 219-332, 1989.
- IPCC. IPCC Fifth Assessment Synthesis Report-Climaté Change 2014. Synthesis Report. IPCC Fifth Assess. Synth. Report-Climaté Chang. 2014 Synth. Rep. pages: 167 (2014).
- JANSSEN, T.; FLEISCHER, K.; LUYSSAERT, S.; NAUDTS, K.; DOLMAN, H. Drought resistance increases from the individual to the ecosystem level in highly diverse Neotropical rainforest: a meta-analysis of leaf, tree and ecosystem responses to drought. **Biogeosciences**, v. 17, n. 9, p. 2621-2645, 2020.
- JACOBSEN, A.L.; EWERS, F.W. et al. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? **Plant physiology**, v. 139, n. 1, p. 546-556, 2005.
- JOHANSEN, D. A. Plant microtechnique. Plant microtechnique, 1940.
- JUNIOR, A. B. Reflorestamento: conheça os tipos de árvores mais comuns para esta prática. Disponivel em:

<http://plantverd.com.br/noticias/37367/reflorestamento-conheca-os-tipos-

de-arvores-mais-comuns-para-esta-pratica> acessado no dia 30 de dezembro de 2021.

- KASSAMBARA, A. Rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.0. 2021. Disponivel em: https://CRAN.R-project.org/package=rstatix> acessado em 12 de outubro de 2021.
- KASSAMBARA, A; MUNDT, F. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses; R Package Version 1.0. 7. 2020. Disponivel em: https://CRAN.R-project.org/package=factoextra> acessado em 12 de outubro de 2021.
- KATTGE, J.; DIAZ, S.; LAVOREL, S. et al. A global database of plant traits. **Global change biology**, v. 17, n. 9, p. 2905-2935, 2011.
- KAWAI, K.; MINAGI, K. et al. Parenchyma underlies the interspecific variation of xylem hydraulics and carbon storage across 15 woody species on a subtropical island in Japan. Tree Physiology, 2021.
- KRAUS J. E; ARDUIN M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: Edur. 198.
- LARJAVAARA, Markku. The world's tallest trees grow in thermally similar climates. **New Phytologist**, v. 202, n. 2, p. 344-349, 2014.
- LAMONT, B. B.; LAMONT, H. C. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. **Physiologia Plantarum**, v. 110, n. 1, p. 64-71, 2000.
- LÊ, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. Journal of statistical software, v. 25, n. 1, p. 1-18, 2008.
- LOPEZ, O. R.; KURSAR, T. A. et al. Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. **Tree Physiology**, v. 25, n. 12, p. 1553-1562, 2005.
- LÜDECKE, D. sjPlot: Data visualization for statistics in social science. R package version 2.8.7, v. 2, n. 1, 2018. Disponivel em: Disponivel em: <URL: https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot> acessado no dia 12 d outubro de 2021.
- MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; HEILMEIER, H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree physiology**, v. 21, n. 4, p. 251-259, 2001.

- MARÉCHAUX, L.; SAINT-ANDRÉ, M.K.; BARTLETT, L.; SACK, J. Chave Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforestJ. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 3, p. 1030-1045, 2020.
- MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H. et al. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, p. 281-292, 2014.
- MARIMON, B.S.; LIMA, E.S. et al. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, p.323–341, 2006.
- MARQUES, E. Q., MARIMON-JUNIOR, B. H., MARIMON, et. al. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. **Biodiversity and conservation**, v. 29, n. 5, p. 1501-1517, 2019.
- MARTINS, S.V. **Recuperação de matas ciliares**. Viçosa: Aprenda Fácil/Centro de Produções Técnicas, 2001. 146p.
- MATO GROSSO. Secretaria de Estado de Planejamento. Distribuição da pluviosidade média anual (19831994). PRODEAGRO. Mapa Geológico do Estado de Mato Grosso. PRODEAGRO. Ministério da Integração Nacional, 2001b. Mapa A001. Escala 1:1.500.000. Disponível em: http://www.dados.mt.gov.br/publicacoes/dsee/geologia/rt/DSEEGLRT004A001.pdf> Acesso em:15 set. 2021.
- MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G. et al. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. Functional Ecology, p. 273-282, 1999.
- MORANDI, P. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H. et al. Vegetation succession in the Cerrado–Amazonian forest transition zone of Mato Grosso state, Brazil.
 Edinburgh Journal of Botany, v. 73, n. 1, p. 83-93, 2016.
- PALMER, M. A.; HONDULA, K. L.; KOCH, B. J. Ecological restoration of streams and rivers: shifting strategies and shifting goals. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 45, p. 247-269, 2014.
- PASSOS, F. B.; MARIMON, B. S.; PHILLIPS. et al. Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and "Cerrado" biomes. **Brazilian Journal Botany**, v. 41, p. 611–619, 2018.
- PEIXOTO, K. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H. et al. Assessing the effects of rainfall reduction on litterfall and the litter layer in phytophysiognomies of the

Amazonia-Cerrado transition. **Brazilian Journal Botany**, v. 41, n. 3, p. 589-600, 2018.

- PESSOA, M. J. G.; PIREDA, S. et al. Structural and histochemical attributes of secretory ducts and cavities in leaves of four species of Calophyllaceae J. Agardh in Amazonian savannas. **Plant Biology**, v. 23, n. 6, p. 1128-1140, 2021.
- PESSOA, M. J. G., GUISONI, J. J. et al. Leaf structural traits of three species of Qualea Mart.(Vochysiaceae) in a cerradão area in the Cerrado-Amazonian Forest transition. Ciência Florestal, v. 29, p. 1082-1089, 2019.
- PIREDA, S.; DA SILVA OLIVEIRA, D. et al. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. Environmental and Experimental Botany, v. 164, p. 190-202, 2019.
- PLAVCOVÁ, L.; HOCH, G. et al. The amount of parenchyma and living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in young stems and roots of temperate trees. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 4, p. 603-612, 2016.
- PRATT, R. B.; JACOBSEN, A. L. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics. Plant, Cell & Environment, v. 40, n. 6, p. 897-913, 2017.
- R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021. Disponivel em: https://www.r-project.org/> acessado no dia 10 de outubro de 2021.
- REIS, S. M.; MARIMON, B. S. et al. Climate and fragmentation affect forest structure at the southern border of Amazonia. Plant Ecology & Diversity, v. 10, p. 1-11, 2018.
- ROSSATO, D. R.; HOFFMANN, W. A. et al. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. **Trees**, v. 27, n. 4, p. 1139-1150, 2013.
- RYAN, M. G.; YODER, B. J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, v. 47, n. 4, p. 235-242, 1997.

- SAVAGE, J. A.; BEECHER, S. D. et al. Maintenance of carbohydrate transport in tall trees. **Nature plants**, v. 3, n. 12, p. 965-972, 2017.
- SCHOLZ, A.; KLEPSCH, M.; KARIMI, Z.; et al. How to quantify conduits in wood? Frontiers in plant science, v. 4, p. 56, 2013.
- SIMIONI, P. F. Diversity in anatomical and hydraulic strategies of woody species in savanna communities. 2021. f. 134. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.
- SIMIONI, P. F., EISENLOHR, P. V., PESSOA, M. J. G. et al. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics?. Flora, v. 226, p. 38-46, 2017.
- STROPP, J.; DOS SANTOS, I. M. et al. Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. **Oecologia**, v. 185, n. 3, p. 525-531, 2017.
- SUTHERLAND, W. J.; FRECKLETON, R. P. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of ecology**, v. 101, n. 1, p. 58-67, 2013.
- TRUEBA, S.; POUTEAU, R., et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. Plant, Cell & Environment, v. 40, n. 2, p. 277-289, 2017.
- VOGELMANN, T. C. Plant tissue optics. **Annual review of plant biology**, v. 44, n. 1, p. 231-251, 1993.
- WICKHAM, H.; SEIDEL, D. Scale functions for visualization. R package version 1.1. 1. 2020. Disponivel em: acessado">https://CRAN.R-project.org/package=scales>acessado no dia 09 de outubro de 2021.
- WILLIAMSON, G. B.; WIEMANN, M. C. Measuring wood specific gravity... correctly. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 3, p. 519-524, 2010.

7. MATERIAL SUPLEMENTAR



Figura 11 - Anatomia da folha de *C. orinocense* e *S. Alata* evidenciando as regiões onde realizamos as medidas das 10 espécies ocorrentes no fragmento florestal (FFLO), floresta secundária (FSEC) e na savana amazônica (SA) **A-B.** Vista paradérmia da epiderme abaxial. **A.** Densidade estomática; **B.** Comprimento do poro estomático; **C.** Corte transversal na região do mesofilo. (DEST – densidade estomática; Cporo – comprimento do poro estomático; CUTAD – Espessura da cutícula adaxial; CUTAB – Espessura da cutícula adaxial; EPIAD - Espessura da epiderme adaxial; EPIAB - Espessura da epiderme adaxial; PP – Espessura do parênquima paliçádico; PP – Espessura da folha.



Figura 12 - Anatomia do lenho de *S. Alata* e *M. guianenses* evidenciando as regiões onde realizamos as medidas das 10 espécies ocorrentes no fragmento florestal (FFLO), floresta secundária (FSEC) e na savana amazônica (SA) **A-D.** Cortes transversais. **E-F.** Macerado. **A.** Densidade do vaso (DVAS); **B.** Índice de agrupamento (IAGR) que inclui a contagem dos vasos solitários juntamente com os vasos agrupados; **C.** Diâmetro tangencial do vaso (DTV) e Espessura da parede do vaso (EPVAS); **D.** Percentuais dos tecidos: axial em verde (PAXI); radial em vermelho (RADI); vasos em azul (PVAS); Fibras (PFIB); **E.** Comprimento da fibra (CFIB) e comprimento do vaso (CVAS); **F.** Medida necessária para calcular a espessura da fibra (DF - Diâmetro da fibra e LF-lúmen da fibra).

Tabela 3 - Resultados dos modelos lineares mistos examinando a relação entre atributos funcionais da folha e lenho das plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e na floresta secundária (FSEC); e das plantas ocorrentes na savana amazônica (SA).

	ALT	DM	GMAX	Kth	ALT	DM	GMAX	K _{th}
Parte	Plantas da transição				Plantas da savana	amazônica		
fixa								
DVAS	-0,46 (-0,59 – -0,33) **	0,13 (0,01 – 0,25) *	ni	199,02 (-256,19 – 654,24)	0,53 (0,37 – 0,69) **	ni	ni	ni
PAXI	173,35 (4,63 – 342,67) *	-134,49 (-293,16 – 24,19)	ni	205,55 (-265,05 – 676,16)	ni	ni	ni	ni
PFIB	179,33 (4,61 – 354,05) *	-139,18 (-303,21 – 24,84)	ni	91,09 (-116,74 – 298,91)	0,27 (0,12 – 0,42) **	ni	ni	ni
PRAD	79,28 (2,12 – 156,44) *	-61,47 (-133,90 - 10,96)	ni	93,02 (-119,19 – 305,22)	ni	ni	ni	ni
PVAS	81,05 (2,27 – 159,83) *	-62,89 (-136,85 – 11,07)	ni	ni	ni	ni	ni	ni
AF	ni	ni	0,13 (-0,06 - 0,31)	ni	ni	ni	-0,46 (-0,82 – -0,10) *	ni
DTV	ni	ni	0,14 (0,07 – 0,21) **	ni	ni	-0,25 (-0,38 – -0,12) **	ni	ni
IARG	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-0,25 (-0,46 – -0,04) *	ni
DEST	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-0,29 (-0,52 – -0,05) *
EPVAS	ni	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-0,21 (-0,44 - 0,01)
CUTAB	ni	ni	ni	ni	ni	ni	-0,49 (-0,90 – -0,07) *	ni
Parte rando	omizada							
σ²	0,1	0,09	0,08	0,74	0,21	0,25	0,45	0,83
T00 Especie	1,05	0,99	1,15	0,19	0,89	0,71	1,12	0,06
R ² marg	0,193	0,023	0,031	0,128	0,276	0,060	0,209	0,123
R ² cond	0,931	0,922	0,936	0,308	0,862	0,755	0,773	0,182

Um modelo de efeitos mistos para cada variável resposta tendo as espécies como fator randômico é apresentado por coluna. Os coeficientes padronizados do modelo, incluindo intervalos de confiança (entre parênteses), são mostrados. *ni* = não incluído no melhor modelo. Correlações significativas nos modelos selecionados (* = P < 0,05; ** = P < 0,01) são apresentados em negrito. (ALT- altura; DM – densidade da madeira; G_{max} – condutância estomática máxima teórica; K_{th} - Condutividade hidráulica teórica; AF – Área foliar; CUTAB - espessura da cutícula abaxial. EPVAS – espessura da parede do vaso; PVAS – percentual do vaso; PFIB - percentual da fibra; PRAD - percentual do parênquima radial; PAXI- percentual de parênquima axial; DTV – diâmetro tangencial do vaso; DVAS – Densidade dos elementos de vasos; IAGR – índice de agrupamento; DEST – Densidade estomática).

Tabela 4 - Resultados da análise de componentes principais aplicada aos dados morfoanatômicos. Os valores explicativos de cada eixo estão à esquerda; a colaboração de cada atributo anatômico está à direita. Colaboração de cada atributo anatômico por eixo da análise de componentes principais (PCA).

	Autovalor	Variância (%)	Acumulado (%)	Atributo	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Eixo 1	4,37	29,15	29,15	AF	0,44	0,10	0,11	0,00	0,00
Eixo 2	2,94	19,61	48,77	DVAS	0,11	0,29	0,06	0,19	0,19
Eixo 3	1,91	12,71	61,47	DM	0,51	0,04	0,11	0,12	0,02
Eixo 4	1,51	10,08	71,56	ALT	0,23	0,14	0,07	0,32	0,00
Eixo 5	0,92	6,14	77,69	GMAX	0,60	0,02	0,26	0,00	0,00
Eixo 6	0,82	5,48	83,17	Kh	0,43	0,12	0,16	0,14	0,02
Eixo 7	0,68	4,56	87,72	EPF	0,20	0,23	0,08	0,01	0,16
Eixo 8	0,51	3,39	91,12	PFIB	0,23	0,56	0,01	0,01	0,02
Eixo 9	0,43	2,88	94,00	EPVAS	0,12	0,29	0,06	0,04	0,22
Eixo 10	0,34	2,27	96,27	PAXI	0,19	0,54	0,00	0,01	0,00
Eixo 11	0,21	1,37	97,64	DEST	0,49	0,03	0,39	0,02	0,02
Eixo 12	0,15	0,97	98,62	DTV	0,53	0,12	0,10	0,11	0,01
Eixo 13	0,10	0,65	99,26	CUTAB	0,09	0,12	0,00	0,35	0,16
Eixo 14	0,08	0,52	99,78	IAGR	0,07	0,08	0,49	0,06	0,07
Eixo 15	0,03	0,22	100,00	EPIAB	0,15	0,26	0,02	0,12	0,01

AF – Área foliar; DVAS – Densidade dos elementos de vasos; DM – densidade da madeira; ALT – altura; G_{max} – condutância estomática máxima teórica; K_{th} - Condutividade hidráulica teórica; EPF - espessura da parede da fibra; PFIB - percentual da fibra; EPVAS – espessura da parede do vaso; PAXI- percentual de parênquima radial; DEST – densidade estomática; DTV – diâmetro tangencial do vaso; CUTAB – espessura da cutícula abaxial; IAGR – índice de agrupamento dos elementos de vasos; EPIAB – espessura da epiderme abaxia

Tabela 5 - Média dos 25 atributos morfoanatômicos da folha e do lenho mensurados para cada uma das cinco plantas da transição ocorrentes no fragmento florestal (FFLO) e floresta secundária (FSEC) (média ± desvio padrão).

	Atributo	Siglas	Unidades	Xylopia amazônica	Spondias mombin	Cochlospermum orinocense	Senna alata	Enterolobium schomburgkii
Planta	Altura	ALT	m	10,65 ± 1,3	$10,64 \pm 4,94$	8,09 ± 1,45	$2,72 \pm 0,62$	18,59 ± 2,62
Folha	Área foliar	AF	CM ²	6,48 ± 0,87	50,99 ± 13,59	106,35 ± 20,48	51,85 ± 11,45	52,33 ± 3,2
	Densidade estomática	DEST	mm²	41,56 ± 6,05	78,4 ± 5,21	31,04 ± 2,75	58,08 ± 5,24	50 ± 0,85
	Espessura da folha	EFLA	μm	164,52 ± 15,71	187,44 ± 14,92	144,59 ± 11,08	141,53 ± 21,48	132,68 ± 16,57
	Parenquima paliçadico	PALI	μm	63,65 ± 13,02	58,92 ± 10,62	38,94 ± 6,13	66,72 ± 6,84	51,06 ± 9,29
	Parenquima lacunoso	LACU	μm	61,35 ± 11,39	90,67 ± 5,55	64,3 ± 11,35	52,94 ± 5,93	46,63 ± 7,53
	Epiderme adaxial	EPIAD	μm	21,94 ± 2,22	17,21 ± 2,07	25,72 ± 4,17	13,34 ± 1,98	7,09 ± 1,17
	Epiderme abaxial	EPIAB	μm	11,21 ± 1,83	8,76 ± 1	12,75 ± 2,5	8,69 ± 1,44	9,79 ± 3,12
	Cuticula adaxial	CUTAD	μm	$3,3 \pm 0,4$	4,22 ± 0,67	2,46 ± 0,85	2,77 ± 0,35	5,66 ± 1,44
	Cuticula abaxial	CUTAB	μm	2,64 ± 0,5	3,34 ± 0,54	1,76 ± 0,37	1,75 ± 0,19	3,2 ± 0,87
	Condutância estômática máxima teórica	GMAX	mm.s-1	336 ± 45,77	693,63 ± 61,65	323,2 ± 30,65	677,17 ± 87,59	457 ± 8,94
Ramo	Densidade da madeira	DM	g.cm-3	0,39 ± 0,03	0,34 ± 0,07	0,27 ± 0,02	0,35 ± 0,03	0,68 ± 0,07
	Densidade de vaso	DVAS	mm²	55,6 ± 7,23	79,93 ± 33,43	17,4 ± 5,38	41 ± 5,86	50 ± 19,73
	Comprimento do vaso	CVAS	μm	297,16 ± 80,72	275,38 ± 67,94	381,58 ± 70,27	212,23 ± 62,3	269,48 ± 52,44
	Índice de agrupamento	IAGR	μm	1,81 ± 0,2	1,49 ± 0,29	2,85 ± 0,96	1,29 ± 0,1	1,46 ± 0,27
	Diâmetro tangencial do vaso	DTV	μm	83,23 ± 12,95	99,95 ± 26,81	117,36 ± 28,57	77,54 ± 15,54	100,52 ± 26,71
	Condutividade hidráulica teórica	Kh	kg.s-¹.m	5,73*09 ± 3,38*09	1,35*10 ± 1,07*10	2,15*10 ±1,52*10	4,09*09 ± 3,39*09	1,36*10 ± 9,92*09
	Espessura da parede do vaso	EPVAS	μm	2,71 ± 0,6	2,02 ± 0,45	2,53 ± 0,54	2,48 ± 0,44	$3,99 \pm 0,84$
	Diâmetro da fibra	DF	μm	21,42 ± 4,45	21,8 ± 3,47	28,43 ± 5,67	21,14 ± 2,82	14,33 ± 1,76
	Diâmetro do lúmen da fibra	DL	μm	14,89 ± 3,37	15,24 ± 2,69	$23,02 \pm 5,62$	15,63 ± 2,57	5,27 ± 1,79
	Espessura da parede da fibra	EPF	μm	3,26 ± 1,07	$3,28 \pm 0,5$	2,71 ± 0,66	2,76 ± 0,57	4,53 ± 0,95
	Percentual de parênquima axial	PAXI	%	7,31 ± 2,83	4,98 ± 1,48	12,87 ± 8,38	16,71 ± 6,59	32,16 ± 9,58
	Percentual de parênquima radial	PRAD	%	11,88 ± 4,66	9,45 ± 2,2	18,05 ± 4,31	9,31 ± 4,7	7,74 ± 3,15
	Percentual de vaso	PVAS	%	15,92 ± 4,11	16,88 ± 5,84	10,79 ± 5,02	11,12 ± 2,43	17,87 ± 4,98
	Percentual de fibra	PFIB	%	64,88 ± 5,26	68,7 ± 6,89	58,28 ± 9,54	62,85 ± 7,02	42,23 ± 9,41

Tabela 6 -Média dos 25 atributos morfoanatômicos da folha e do lenho mensurados para cada uma das cinco plantas da savana amazônica (média ± desvio padrão).

		0.1		Kielmeyera	Parkia	Maprounea	Macairea	Simarouba
	Atributo	Siglas	Unidades		cachimboensis	guianensis	radula	versicolor
Planta	Altura	ALT	m	1,59 ± 0,07	2,42 ± 0,12	$3,93 \pm 0,86$	3,2 ± 0,14	3,1 ± 0,87
Folha	Área foliar	AF	cm²	16,33 ± 2,46	39,32 ± 7,45	18,21 ± 2,54	16,99 ± 2,48	17,65 ± 2,25
	Densidade estomática	DEST	mm²	27,53 ± 3,52	25,27 ± 3,69	27,93 ± 4,04	34,93 ± 5,46	25,4 ± 3,38
	Espessura da folha	EFLA	μm	201,39 ± 26,65	144,79 ± 14,53	179,56 ± 28,1	419,21 ± 30,38	414,17 ± 51,58
	Parenquima paliçadico	PALI	μm	75,6 ± 16,53	72,05 ± 11,23	56,08 ± 11,41	153,91 ± 3,67	151,55 ± 29,11
	Parenquima lacunoso	LACU	μm	88,15 ± 20,02	40,29 ± 10,22	78,34 ± 16,44	0 ± 0	197,26 ± 25,12
	Epiderme adaxial	EPIAD	μm	11,48 ± 1,9	20,52 ± 2,94	16,55 ± 3,24	14,66 ± 1,44	15,8 ± 1,65
	Epiderme abaxial	EPIAB	μm	8,87 ± 1,48	9,39 ± 1,1	10,85 ± 1,23	30,07 ± 4,81	17,32 ± 1,52
	Cuticula adaxial	CUTAD	μm	1,89 ± 0,53	2,66 ± 0,56	5,3 ± 1,24	8,14 ± 2,88	8,12 ± 1,17
	Cuticula abaxial	CUTAB	μm	1,23 ± 0,3	2,24 ± 0,46	4,65 ± 0,51	3,41 ± 0,83	5,87 ± 0,77
	Condutância estomatica maxima teorica	GMAX	mm.s-1	162,92 ± 33,93	184,45 ± 47,07	174,2 ± 30,15	271,13 ± 48,98	199,64 ± 41,16
Ramo	Densidade da madeira	DM	g.cm-3	0,58 ± 0,06	0,5 ± 0,03	$0,48 \pm 0,03$	$0,64 \pm 0,03$	0,51 ± 0,04
	Densidade de vaso	DVAS	mm²	46,53 ± 17,69	55,6 ± 14,99	46,07 ± 12,66	96,87 ± 16,36	76,33 ± 32,03
	Comprimento do vaso	CVAS	μm	432,95 ± 70,81	190,06 ± 50,76	$437,5 \pm 97,84$	335,77 ± 118,47	312,28 ± 77,7
	Índice de agrupamento	IAGR	μm	$2,23 \pm 0,48$	1,87 ± 0,36	$1,65 \pm 0,2$	2,15 ± 0,19	3,51 ± 1,5
	Diâmetro tangencial do vaso	DTV	μm	63,22 ± 12,23	72,97 ± 26,21	60,83 ± 10,28	49,51 ± 8,57	73,84 ± 21,76
	Condutividade hidráulica teórica	Kh	kg.s-¹.m	1,86*09 ± 1,25*09	5,00*09 ± 6,67*09	1,57*09 ± 1,30*09	6,92*08 ±5,32*09	4,61*09 ± 4,97*09
	Espessura da parede do vaso	EPVAS	μm	2,64 ± 0,38	3,35 ± 0,99	3,78 ± 1,07	2,83 ± 0,82	2,37 ± 0,45
	Diâmetro da fibra	DF	μm	17,87 ± 2,59	15,91 ± 1,66	15,72 ± 2,05	14,92 ± 2,21	14,12 ± 2,16
	Diâmetro do lúmen da fibra	DL	μm	7,28 ± 1,91	6,32 ± 1,88	8,08 ± 1,3	7,05 ± 2,26	8,58 ± 2,1
	Espessura da parede da fibra	EPF	μm	5,3 ± 1,06	4,8 ± 0,92	3,86 ± 0,77	3,93 ± 1,09	2,77 ± 0,45
	Percentual de parênquima axial	PAXI	%	22,87 ± 15,33	32,8 ± 10,05	25,18 ± 7,21	13,28 ± 3,18	15,2 ± 4,05
	Percentual de parênquima radial	PRAD	%	16,25 ± 5,21	10,63 ± 2,15	11,89 ± 3,48	11,73 ± 4,36	17,81 ± 3,97
	Percentual de vaso	PVAS	%	16,38 ± 3,91	13,03 ± 3,55	18 ± 3,28	13,13 ± 3,6	13,22 ± 4,31
	Percentual de fibra	PFIB	%	44,5 ± 12,16	43,54 ± 9,27	44,93 ± 7,01	61,87 ± 6,44	53,77 ± 4,94