



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Yan César de Sousa Moraes

**Classificações de estratégia das plantas explicam
performance ecofisiológica e a montagem das comunidades**

Rio de Janeiro

2021

Yan César de Sousa Moraes

**Classificações de estratégia das plantas explicam performance
ecofisiológica e a montagem das comunidades**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas.

Orientador: Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

M827 Moraes, Yan César de Sousa.
Classificações de estratégia das plantas explicam performance
ecofisiológica e a montagem das comunidades/ Yan César de Sousa
Moraes. – 2021.
86 f. : il.

Orientador: Bruno Henrique Pimentel Rosado
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do
Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara
Gomes.

1. Ecofisiologia vegetal - Teses. 2. Plantas - Efeito da seca. I.
Rosado, Bruno Henrique Pimentel. II. Universidade do Estado do Rio
de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 582.26

Patricia Bello Meijinhos CRB-7/ 5217- Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial
desta dissertação, desde que citada a fonte.


Assinatura

29 / 06 / 2021

Data

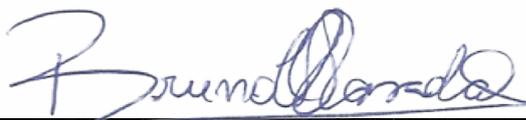
Yan César de Sousa Moraes

**Classificações de estratégia das plantas explicam performance ecofisiológica
e montagem das comunidades**

Dissertação apresentada, como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre, ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da
Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 9 de junho de 2021.

Orientador:



Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes- UERJ

Banca examinadora:



Prof.^a Dra. Eugenia Zandonà

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes- UERJ



Prof.^a Dra. Ilaine Silveira Matos

University of California at Berkeley

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

Dedico essa dissertação de mestrado à minha mãe, Valéria Cristina de Sousa, a mulher que sempre se dedicou a garantir o estudo dos filhos através de muito trabalho e resiliência na vida. Por isso devo a ela todas as minhas conquistas profissionais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família por todo apoio necessário para concluir essa dissertação de mestrado, em particular durante os períodos mais difíceis da pandemia de COVID-19.

Agradeço ao meu orientador e amigo Prof. Bruno Rosado, que foi um exemplo de orientação acadêmica, permitindo que eu adquirisse independência na execução do projeto sem deixar de estar presente nos momentos mais difíceis. Ao Prof. Bruno Rosado tenho profunda admiração pessoal e profissional.

Agradeço a toda equipe do Laboratório de Ecologia vegetal da UERJ pela ajuda em várias etapas cruciais dessa dissertação. Contar com essa rede de colaboração e trabalho em equipe foi fundamental.

Agradeço, por fim, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da minha bolsa de mestrado, e aos servidores e funcionários do Parque Nacional do Itatiaia (PNI) por todo apoio logístico para os trabalhos de campo.

RESUMO

MORAES, Y. C. S. **Classificações de estratégia das plantas explicam performance ecofisiológica e a montagem das comunidades.** 2021. 86f. Dissertação. (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

Classificar as plantas em estratégias ecofisiológicas é fundamental para prever a performance das espécies e alterações nas comunidades vegetais diante da intensificação global nos eventos de seca. Com base nas características funcionais das plantas, as estratégias ecológicas descrevem como as espécies respondem a distúrbios e escassez de recursos em geral (e.g. CSR; *Competição - C%*, *Tolerância ao estresse - S%* e *Ruderalidade - R%*), enquanto as fisiológicas descrevem como respondem especificamente à seca (e.g. *Escape*, *Evitação* e *Tolerância à desidratação*). Outras classificações avaliam a vulnerabilidade das plantas à seca a partir da combinação de diferentes mecanismos fisiológicos (e.g. índice *Tcrit*; tempo para uma planta atingir níveis críticos de estresse hídrico), mas o poder preditivo deste índice ainda não foi testado. Aqui nós avaliamos (i) a relação entre essas três classificações e (ii) se essas explicam a taxa de crescimento das plantas e a montagem das comunidades, esperando que (i) plantas menos *tolerantes ao estresse* (menor S%) sejam menos *tolerantes à desidratação* e mais vulneráveis à seca (menor *Tcrit*), logo, (ii) cresçam menos durante a estação seca. **Metodologia:** Nós medimos 13 características morfológicas e fisiológicas em 10 espécies lenhosas dos *Campos de altitude* (ambiente tropical de altitude com deficiência hídrica sazonal) e suas taxas de crescimento durante as estações seca e chuvosa. **Resultados:** Todas as espécies avaliadas exibem a estratégia S%, mas diferem no grau de *tolerância ao estresse* (62–96%) e no principal mecanismo fisiológico de resposta à seca (Capacitância vs. Resistência hidráulica), formando um contínuo de uso mais aquisitivo da água (espécies S% que *evitam a desidratação*; S-avoidadoras) ao uso mais conservativo da água (espécies S% que *toleram a desidratação*; S-tolerantes). Espécies S-avoidadoras foram classificadas pelo *Tcrit* como menos vulneráveis à seca (maior *Tcrit*), mas não houve relação *entre Tcrit* e o crescimento das plantas na estação seca. Espécies S-avoidadoras cresceram menos em ambas as estações, mas essa relação não foi significativa com a estratégia S%, apenas com as estratégias fisiológicas. **Discussão:** A existência de plantas S% com estratégias fisiológicas distintas é possível porque as estratégias CSR descrevem apenas qual a função ecológica primária das espécies (e.g. *tolerar o estresse*; S%), mas não como esta função é desempenhada ao longo do tempo (e.g. *evitando ou tolerando a desidratação*). Tal como a estratégia S%, o índice *Tcrit* não explicou o crescimento das espécies durante a seca, pois ao agrupar estratégias fisiológicas distintas numa mesma categoria não conseguimos detectar o papel individual destas para a performance das plantas, limitando o poder preditivo dessas duas classificações. O fato de as espécies com uso mais aquisitivo da água (S-avoidadoras) crescerem menos inclusive na estação chuvosa pode estar associado à maior demanda evaporativa nos *Campos de altitude*, pois a seca atmosférica pode causar estresse hídrico nas plantas mesmo com água no solo. Assim, nosso trabalho destaca a importância de distinguir as estratégias fisiológicas das plantas para prever a performance das espécies e detectar mecanismos específicos de filtragem

ambiental (origem da seca: solo ou atmosfera), mostrando que plantas *evitadoras* são mais vulneráveis à seca atmosférica.

Palavras-chave: Estratégias CSR. Estratégias fisiológicas. *Tempo crítico*. *Trade-off* crescimento-sobrevivência. vulnerabilidade à seca. filtragem ambiental.

ABSTRACT

MORAES, Y. C. S. **Plant strategy schemes explain species ecophysiological performance and community assembly**. 2021. 86f. Dissertação. (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

Identifying plant eco-physiological strategies is key to predict species performance and changes in plant communities under global change-type droughts. Based on plant functional traits, ecological strategies describe how species respond to general stresses and disturbances (e.g. CSR scheme; *Competitor - C%*, *Stress-tolerant - S%* or *Ruderal - R%*), while physiological strategies describe how species respond specifically to drought (e.g. Levitt's scheme; *dehydration Tolerance, Avoidance or Escape*). Other classifications describe how different eco-physiological mechanisms interact to determine plant survival under drought (e.g. Tcrit scheme; time for a plant to reach lethal levels of water stress). Here we assess (i) the relationship between these three schemes and (ii) whether these explain plant growth rate and community assemblage. We hypothesized that (i) plant with lower *stress-tolerance* (lower S%) exhibit lower *dehydration tolerance*, takes less time to reach water stress (lower Tcrit), and thus (ii) exhibit lower growth rates during dry season. **Methods:** We measured 13 morphological and physiological traits in 10 woody species at *Campos de altitude* (tropical mountain grasslands with seasonal water deficit) and their growth rates during dry and wet seasons. **Results:** All species exhibit S% strategy but differed in the degree of *stress-tolerance* (62-96%) and in the main physiological mechanism of drought response (Hydraulic capacitance vs. Embolism resistance), describing a spectrum from more acquisitive water use (S% species that *avoid dehydration*; S-avoiders) to more conservative water use (S% species that *tolerate dehydration*; S-tolerants). According to Tcrit, S-avoiders are less vulnerable to drought (higher Tcrit), and there was no relationship between Tcrit and plant growth rate during dry season. S-avoiders exhibit slower growth during dry and wet seasons, but this relationship was not significant with the S% strategy, only with the physiological strategies (i.e. avoider species grew slower). **Discussion:** The existence of plants with S% strategy but different physiological strategies is possible because CSR scheme describe only the primary ecological function of a species (e.g. *stress-tolerance*; S%), but not how this function is performed over time (e.g. *avoiding* or *tolerating dehydration*). Such as S% strategy, the Tcrit index did not explain species growth during drought (dry season) because both schemes group different physiological strategies into same category, thus it cannot detect the different role of each mechanism for plant performance. The fact that species with more acquisitive water use (S-avoiders) grow slower even during wet season may be associated with greater evaporative demand at *Campos de altitude*, as atmospheric drought can cause water stress on plants even with soil water availability. Our study highlights the importance of distinguishing plant physiological strategies to predict species performance and detect specific mechanisms of environmental filtering (drought origin: soil vs. atmosphere), showing that plants that *avoid dehydration* are more vulnerable to atmospheric drought.

Keywords: CSR scheme. Levitt's scheme. Tcrit index. Growth-survival trade-off. Plant vulnerability to drought. Environmental filtering.

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	11
1	METODOLOGIA	17
1.1	Área de estudo e espécies	17
1.2	Dados climáticos	18
1.3	Performance das plantas	25
1.4	Esquemas de classificação	26
1.4.1	Estratégias ecológicas.....	29
1.4.2	Estratégias eco-fisiológicas	30
1.4.3	Tempo crítico (Tcrit).....	30
1.5	Análise de dados	31
1.5.1	Relação entre esquemas de classificação.....	31
1.5.2	Performance das plantas	32
1.5.3	Esquemas de classificação vs. performance das plantas.....	32
2	RESULTADOS	33
2.1	Esquemas de classificação	36
2.2	Relação entre esquemas de classificação	37
2.3	Performance das plantas	41
2.4	Esquemas de classificação vs. performance das plantas	43
3	DISCUSSÃO	51
3.1	Estratégias eco-fisiológicas	52
3.2	Relação entre Tcrit e estratégias eco-fisiológicas	55
3.3	Esquemas de classificação explicam a performance das plantas?	56
3.3.1	Estratégias ecológicas CSR	56
3.3.2	Estratégias fisiológicas	59
3.3.3	Tempo crítico (Tcrit).....	68
3.4	Esquemas de classificação explicam a montagem da comunidade?	69

CONCLUSÃO	74
REFERÊNCIAS.....	76
APÊNDICE – Medição das características funcionais	83

INTRODUÇÃO

Em ambientes terrestres, o balanço hídrico sazonal entre precipitação e evapotranspiração é determinante para a performance ecofisiológica das plantas e, conseqüentemente, para a estrutura e dinâmica das comunidades vegetais (LEVITT, 1972; MCDOWELL et al., 2018). Nos últimos anos, eventos de seca estão associados à mortalidade de plantas e redução no crescimento de vegetações em diferentes biomas (ALLEN et al., 2010; ANDEREGG et al., 2016; YUAN et al., 2019), com potencial para alterar processos ecossistêmicos, tais como estoques de carbono e ciclos hidrológicos (ANDEREGG; VENTURAS, 2020; NOVICK et al., 2016). Esses efeitos negativos na performance de espécies e de comunidades vegetais inteiras vem ocorrendo mesmo na ausência de mudanças na precipitação (YUAN et al., 2019), e inclusive quando as condições de água no solo não são limitantes para as plantas (FONTES et al., 2018). Isso porque o aumento da temperatura global e a ocorrência de ondas de calor resultam em uma maior demanda evaporativa do ar (i.e. maior déficit de pressão de vapor de água na atmosfera; DPV), considerada atualmente o principal fator limitante à performance das plantas no contexto de mudanças climáticas globais (GROSSIORD et al., 2020; MCMAHON et al., 2018; NOVICK et al., 2016; IPCC, 2019; YUAN et al., 2019). Portanto, levando em conta a previsão de aumento em frequência, duração e intensidade dos eventos de seca (i.e. redução da precipitação, aumento do DPV; IPCC, 2019; LYRA et al., 2018; VICENTE-SERRANO et al., 2020), avaliar a vulnerabilidade de plantas à seca se torna fundamental para prever possíveis perdas de espécies e mudanças na estrutura e funcionamento de comunidades vegetais (MCDOWELL et al., 2020; PACIFICI et al., 2015).

Nesse sentido, a resposta das plantas às variações ambientais pode ser entendida a partir de suas características funcionais (LAVOREL; GARNIER, 2002), ou seja, características morfológicas, fisiológicas e fenológicas medidas no indivíduo que afetam o *fitness* através de suas taxas de crescimento, sobrevivência e reprodução (Violle et al. 2007). Porém, essas características não necessariamente variam de modo independente entre si, pelo contrário, elas frequentemente estão correlacionadas formando dimensões de variação (*trait dimensions*) que refletem demandas conflitantes (*trade-offs*) entre propriedades metabólicas e biomecânicas

dos organismos (ACKERLY, 2004; WESTOBY et al., 2002). Por exemplo, o principal contínuo de variação das plantas descreve um espectro econômico de investimento e retorno no uso de recursos resultando num *trade-off* entre o potencial de crescimento vs. Sobrevivência das espécies: Características que conferem um uso mais aquisitivo dos recursos (e.g. folhas maiores e menos densas) com retorno a curto prazo (maior taxa de crescimento) *versus* um uso mais conservativo dos recursos (e.g. folhas menores e mais densas) com retorno a longo prazo (maior taxa de sobrevivência) (DÍAZ et al., 2016; REICH, 2014; WRIGHT et al., 2010). Logo, plantas com combinações similares dessas características apresentam uma convergência funcional e, portanto, podem ser agrupadas numa mesma estratégia ecológica de uso dos recursos e de tolerância às condições ambientais (GRIME et al., 1997; WESTOBY, 1998).

Nesse sentido, o conceito de estratégia é capaz de sintetizar a diversidade de forma e função das plantas (DÍAZ et al., 2016; GRIME J.P., 1977; WESTOBY, 1998) e, conseqüentemente, permite avaliar como a combinação de características funcionais afetam a performance ecológica das espécies (ACKERLY, 2004; WESTOBY et al., 2002). Assim, a relação entre as estratégias das plantas e as condições ambientais permite investigar também os padrões de coexistência de espécies e os mecanismos de montagem das comunidades (GRIME et al., 1997; PIERCE; CERABOLINI, 2018a). Por exemplo, a teoria CSR (GRIME; PIERCE, 2012; GRIME J.P., 1977) utiliza características econômicas e de tamanho das folhas para descrever três estratégias adaptativas primárias pelas quais as espécies respondem à escassez de recursos e a regimes de distúrbio. Plantas *competidoras* (C) possuem folhas grandes e uso aquisitivo de recursos, investem em estruturas que otimizam o crescimento e são favorecidas em ambientes ricos em recursos e com poucos distúrbios. Plantas *tolerantes ao estresse* (S) investem em sobrevivência através de folhas pequenas e uso conservativo dos recursos e são favorecidas em ambientes pobres em recursos e com poucos distúrbios. Plantas *ruderais* (R) possuem folhas pequenas e uso aquisitivo de recursos, investem em reprodução clonal e/ou sexual, conseguindo se regenerar e/ou restabelecer melhor uma população em ambientes ricos em recursos e com distúrbios frequentes. Essa classificação CSR representa extremos de um *trade-off* entre os potenciais de *competição*, *tolerância ao estresse* e

ruderalidade, mas os indivíduos podem exibir diferentes proporções de cada estratégia (PIERCE et al., 2017).

Embora essas características econômicas respondam em certo grau aos padrões globais de escassez de recursos (REICH, 2014), elas podem apresentar uma relação fraca ou inexistente com gradientes de deficiência hídrica (GRIFFIN-NOLAN et al., 2018), uma vez que as estratégias de uso do carbono não necessariamente descrevem o uso da água nas plantas (Brodrribb 2017; Rosado, Dias, and Mattos 2013; Griffin-Nolan et al. 2018). Por outro lado, as características hidráulicas estão diretamente ligadas às funções fisiológicas como absorção, transporte e estocagem de água nas plantas, sendo responsáveis por regular o status hídrico dos organismos (Cruziat, Cochard, and Amaglio 2002; Tyree and Ewers 1991). Essas características, tal como as fisiológicas em geral, são consideradas mais integradoras e responsivas às variações ambientais, já que resultam da interação entre aquelas mais basais na hierarquia de características, ou seja, as características morfológicas, mais conservadas na filogenia (MARKS, 2007; ROSADO; DE MATTOS, 2017; VIOLLE et al., 2007). Logo, diferentes combinações de características morfológicas, mais basais na hierarquia, podem levar à mesma resposta fisiológica no nível do indivíduo (ACKERLY, 2004; MARKS; LECHOWICZ, 2006; ROSADO; DE MATTOS, 2010). De fato, as características hidráulicas são mais responsivas às variações na disponibilidade de água (BRODRIBB, 2017) e, conseqüentemente, estão mais associadas à mortalidade de plantas durante eventos de seca (ANDEREGG et al., 2016; CHOAT et al., 2018).

Atualmente, a falha hidráulica é o principal mecanismo que explica a relação entre características hidráulicas e taxas de mortalidade das plantas (ADAMS et al., 2017; MCDOWELL et al., 2008). Durante eventos de seca, a falha hidráulica pode ocorrer quando a desidratação dos tecidos vegetais ultrapassa o limite de tolerância do organismo, criando uma tensão no fluxo de água do xilema (*i.e.* potencial hídrico negativo) capaz de causar o rompimento da coluna d'água e a entrada e expansão de ar nos vasos (*i.e.* cavitação/embolia), dificultando o transporte de água na planta. (CRUIZIAT; COCHARD; AMEGLIO, 2002; TYREE; SPERRY, 1989). No entanto, a falha hidráulica nas plantas não depende apenas de seus limites de resistência à cavitação, mas também de outros mecanismos fisiológicos capazes de prolongar ou antecipar o tempo necessário para atingir esses limites (BLACKMAN et al., 2016;

GLEASON et al., 2014; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017). Por exemplo, as estratégias fisiológicas de Levitt (1972) classificam as plantas com base em diferentes respostas à desidratação: Plantas *tolerantes* expõem seus tecidos a um potencial hídrico mais negativo, mas são geralmente mais resistentes à embolia, conseguindo manter suas funções metabólicas sob maiores graus de desidratação (Levitt 1972). Plantas *evitadoras* são menos resistentes à embolia, mas previnem a desidratação maximizando a absorção de água, minimizando a perda de água e/ou a estocando nos tecidos (Levitt 1972). Por fim, plantas com estratégia de *escape* completam seu ciclo reprodutivo o quanto antes e perpassam períodos de seca na forma de semente ou com tecidos meristemáticos dormentes (Levitt 1972). Essa classificação, tal como na teoria CSR, representa extremos de convergência funcional, mas os indivíduos podem exibir diferentes graus de *evitação*, *tolerância* e *escape* conforme a combinação de suas características (Levitt 1972; Volaire 2018).

Considerando essa diversidade de estratégias ecológicas e fisiológicas, Volaire (2018) propôs uma classificação unificada de resposta das plantas à seca (*C-evitação*; *S-tolerância*; *R-escape*): plantas *C-evitadoras* exibem estratégia mais aquisitiva da água que permite manter seu maior crescimento vegetativo durante a seca; plantas *S-tolerantes* exibem uma estratégia mais conservativa da água que permite sobreviver durante a seca; plantas *R-escape* exibem estratégia mais aquisitiva da água que permite se reproduzirem antes da seca; (VOLAIRE, 2018). Recentemente Matos et al., (2020) observaram em uma comunidade de Campos de Altitude uma diversidade de combinações eco-fisiológicas para além das propostas por Volaire (2018), como a existência de plantas capazes de *tolerar o estresse* (S%) *evitando* ou *tolerando* a desidratação (*S-tolerantes/evitadoras*), o que está ligado ao fato de o mecanismo fisiológico não estar explícito na definição da estratégia S% (“capacidade da espécie sobreviver em ambientes improdutivos mantendo sua performance metabólica”; GRIME J.P., 1977; MATOS et al., 2020). No entanto, como a variação das estratégias eco-fisiológicas é contínua, espécies com uma mesma estratégia podem exibir diferentes graus de *tolerância ao estresse* e à *desidratação*, por exemplo, o que pode resultar em diferenças na performance das plantas. Nesse sentido, uma descrição mais detalhada da performance das espécies deve levar em conta a distinção entre plantas capazes de manter seu crescimento durante a seca (maior resistência à seca) e aquelas que reduzem ou interrompem seu crescimento (menor resistência à seca) (VOLAIRE, 2018). Com base nisso, podemos esperar que espécies com estratégia

mais aquisitiva (i.e. menos *tolerantes ao estresse e à desidratação*) sejam menos resistentes à secas intensas e/ou prolongadas, pois embora essas tenham maior potencial de crescimento sob condições favoráveis, durante a seca as condições são desfavoráveis para atender seu ponto ótimo de funcionamento metabólico (LAUGHLIN; MESSIER, 2015; VIOLLE et al., 2007). Portanto, o trade-off entre crescimento vs. sobrevivência pode não existir quando as plantas estão expostas à seca, pois se as estratégias conservativas permitem às plantas manter as funções metabólicas por mais tempo sob condições limitantes (GRIME J.P., 1977; REICH, 2014; TILMAN, 1985), então as estratégias que conferem maior sobrevivência também podem conferir maior crescimento durante a seca (i.e. maior resistência à seca).

Nesse contexto, avaliar a vulnerabilidade de plantas à seca depende da identificação de quais estratégias descrevem seus limites de tolerância fisiológica e os mecanismos que mediam o tempo de chegada nesses limites (BLACKMAN et al., 2019; CHOAT et al., 2018; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017), de modo que seja possível determinar não só quem sobrevive, mas também quem de fato resiste aos períodos de seca (VOLAIRE, 2018). Numa abordagem inovadora, e complementar às estratégias ecológicas e fisiológicas, Blackman *et al.* (2016) propuseram a combinação de diferentes características hidráulicas (e.g. regulação estomática, estocagem de água, resistência à cavitação) em um índice que descreve o Tempo crítico (T_{crit}): tempo para a planta atingir níveis críticos de desidratação sob estresse hídrico (i.e. menor T_{crit} significa maior vulnerabilidade à seca). Este modelo representa uma abordagem promissora por avaliar como diferentes mecanismos hidráulicos se integram para determinar o nível crítico de condições e recursos no qual uma espécie sobrevive, destacando o tempo como variável essencial (CHOAT et al., 2018). Entretanto, ainda não houve teste empírico do T_{crit} avaliando a performance das plantas e seu possível grau de correspondência com outros esquemas de classificação das plantas.

Diante disso, o objetivo desse trabalho foi avaliar (i) qual a relação entre os esquemas de classificação T_{crit} , estratégias CSR e as estratégias fisiológicas de Levitt, e (ii) se essas classificações explicam as taxas de crescimento das plantas, durante as estações seca e chuvosa, e a montagem das comunidades. Em um ambiente sazonalmente seco, nós medimos o crescimento de 10 espécies lenhosas

(entre as estações seca e chuvosa) e 13 características funcionais (morfológicas e fisiológicas) para testar as seguintes hipóteses: (i) plantas menos *tolerantes ao estresse* (menor S%) são menos *tolerantes à desidratação* e levam menos tempo para atingir níveis críticos de estresse hídrico (menor *Tcrit*); (ii) devido ao trade-off entre o potencial de crescimento vs. sobrevivência das plantas, aquelas com menor S%, menor *Tcrit* e menor *tolerância à desidratação* exibem menor crescimento na estação seca, porém maior crescimento na estação chuvosa,

1 METODOLOGIA

1.1 Área de estudo e espécies

Este estudo foi realizado nos *Campos de Altitude* do Parque Nacional do Itatiaia (Estado do Rio de Janeiro, Brasil, 22°22'37.0"S 44°42'28.0"O; 2490m alt.) de maio/2019 a março/2020. O clima desse ambiente é tropical de altitude (Cwb–Köppen), com temperatura anual média (MAT) de 10,1°C e precipitação anual média (MAP) de 2200 mm (Segadas-Vianna & Dau, 1965; Safford, 1999b). Essas condições se distribuem sazonalmente entre as estações seca (junho-agosto) e chuvosa (dezembro-março), com menor temperatura e precipitação na estação seca (média mensal 7,5°C e <50mm) comparado à chuvosa (média mensal 12°C e 300mm), e eventos frequentes de neblina (maior na chuvosa) e geada (maior na seca) ocorrendo em média durante 200 e 56 dias por ano, respectivamente (MATOS, 2019; SAFFORD, 1999a; SEGADAS-VIANNA; DAU, 1965). Historicamente, valores absolutos de temperatura já alcançaram máximo de 23,1°C em janeiro e mínimo de -15°C em julho, de modo que a amplitude de temperatura na qual os organismos estão expostos pode ser >35°C (Segadas-Vianna & Dau, 1965; Safford, 1999b). Nesse ambiente, a vegetação predominante é composta por uma matriz gramínea com arbustos e árvores pequenas (até 5m) esparsos ou agregados em ilhas de vegetação lenhosa, formando uma diversidade de comunidades vegetais associadas, principalmente, a substratos rochosos e/ou solos rasos e húmicos (SAFFORD, 1999b; SEGADAS-VIANNA, 1965).

Segundo as projeções de mudanças climáticas, o clima no sudeste do Brasil ficará mais quente e seco até o fim do século XXI (CHOU et al., 2014; LYRA et al., 2018). No estado do Rio de Janeiro, especificamente, espera-se uma redução de 50% na MAP e aumento na duração dos períodos de seca (LYRA et al., 2018). Ondas de calor também serão mais frequentes no sudeste do Brasil, com aumento de 4°C na média da temperatura máxima em regiões montanhosas do estado do Rio de Janeiro (LYRA et al., 2018; SILVA et al., 2014). Assim, considerando as condições climáticas atuais e futuras, os *Campos de Altitude* constituem um bom modelo de estudo para avaliar a vulnerabilidade de comunidades vegetais à seca.

Neste estudo, nós elegemos as plantas lenhosas (arbustos e árvores) como espécies modelo em função de métodos mais acessíveis para medição do crescimento vegetativo e de algumas características hidráulicas nesses organismos. Nós selecionamos dez das espécies mais abundantes ocorrendo em condições edáfico-climáticas similares: *Baccharis uncinella* DC. (Asteraceae); *Baccharis platypoda* DC. (Asteraceae); *Escallonia laevis* (Vell.) Sleumer (Escalloniaceae); *Leandra sulfurea* (Naudin) Cogn (Melastomataceae); *Myrceugenia alpigena* (DC.) Landrum (Myrtaceae); *Myrsine gardneriana* A.DC. (Primulaceae); *Pleroma hospitum* (Schrank et Mart. ex DC. Triana) (Melastomataceae); *Roupala montana* (Aubl.) (Proteaceae); *Symplocos corymboclados* (Brand) (Symplocaceae); *Weinmannia paulliniifolia* Pohl ex Ser (Cunoniaceae). Para simplificação, as espécies são citadas ao longo do texto pelos seus gêneros (mais a inicial do epíteto específico para as duas espécies de *Baccharis*).

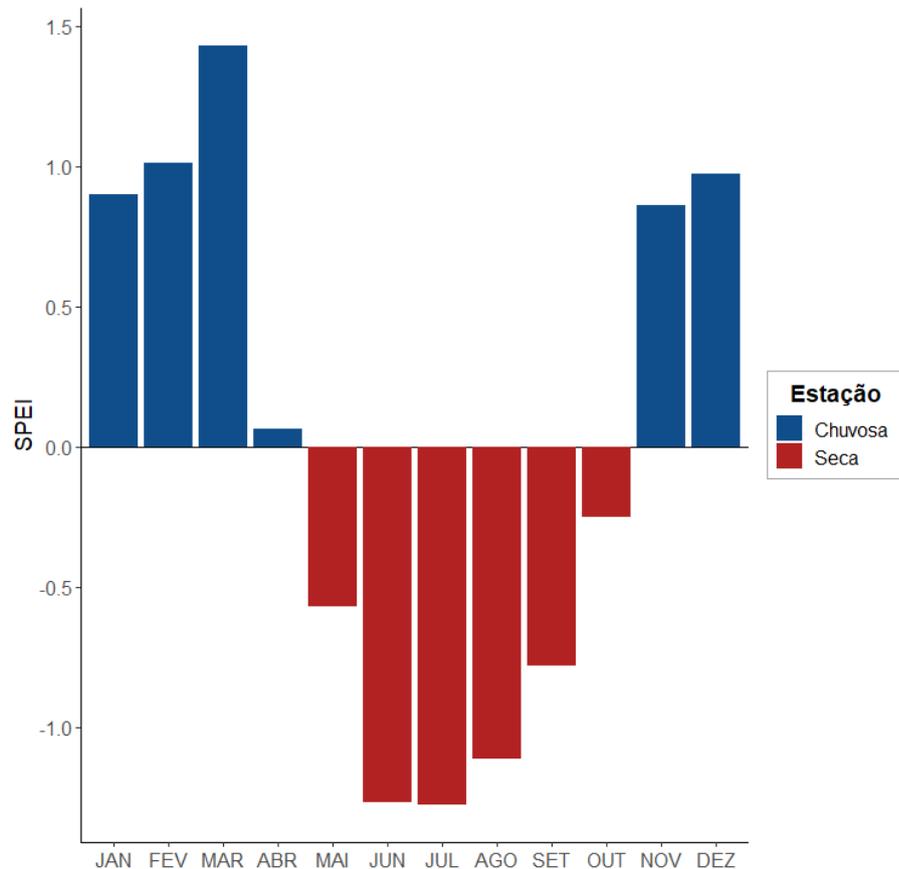
1.2 Dados climáticos

Para uma descrição mais completa do balanço hídrico climático local, nós coletamos dados climáticos de duas estações meteorológicas localizadas próximo à área de estudo – Instituto Nacional de Meteorologia (INMET; <https://portal.inmet.gov.br>) e *Weather Underground* (WU; <https://www.wunderground.com>); altitudes 2450m 2565m – permitindo assim quantificar a intensidade e duração do período de seca considerando não só a precipitação (PPT), mas também a evapotranspiração potencial (PET) do ambiente. Isso porque, com o aumento da evapotranspiração em função da altitude (via maiores DPV e radiação solar; KÖRNER, 2007; LEUSCHNER, 2000), a disponibilidade de água nesses ambientes pode, portanto, ser menor que o estimado apenas a partir da redução sazonal na precipitação (Grossiord et al., 2020; Vicente-Serrano et al., 2020). Para essa avaliação, nós utilizamos o Índice Padronizado de Precipitação e Evapotranspiração (SPEI), que permite identificar se um dado período foi mais seco ou mais úmido que o normal com base no número de desvios padrões pelo qual o balanço hídrico climático diverge da média histórica registrada (Vicente-serrano 2010; Begueria 2014). Assim, o SPEI é considerado um

método importante para padronizar como os ecólogos definem seca (Slette 2019), uma vez que o índice permite identificar não só os períodos de seca (*dry periods*) dentro da variação climática normal do ambiente (e.g. estação seca sazonal), mas também os eventos de seca (*drought events*) capazes de reduzir a disponibilidade de água a um nível maior que o esperado pela sazonalidade (e.g. secas decorrentes de *El Niño* e mudanças climáticas globais) (Vicente-serrano 2010; Begueria 2014).

A partir dos dados climáticos obtidos do INMET e WU, nós calculamos o SPEI extraindo uma série anual média (janeiro-dezembro) com base na média mensal disponível para o período de junho de 2016 a 2020, uma vez que algumas variáveis climáticas necessárias ao cálculo (e.g. radiação solar diária) possuíam dados faltantes para determinados meses. Primeiro, nós calculamos PET segundo o método Penman-Monteith no pacote “SPEI” do *software* R, utilizando a média mensal da umidade relativa (%), temperatura mínima e máxima (°C), velocidade do vento (km h⁻¹), pressão atmosférica (KPa), ponto de orvalho (°C), radiação solar diária (MJ m⁻²) e tempo de luz solar diária com >100 MJ m⁻² (horas). Com base nos valores de PPT e PET, o resultado do SPEI indicou que existe um período de deficiência hídrica (PPT < PET) no *Campos de Altitude* de maio a outubro (valores negativos), enquanto nos demais meses (novembro-abril) a precipitação supera a evapotranspiração potencial (valores positivos) (Tabela 1; Fig. 1). Segundo a escala do índice, junho-agosto foi um período moderadamente mais seco que o normal ($-1,5 < \text{SPEI} \leq -1$), fevereiro-março foi moderadamente mais úmido ($1,5 > \text{SPEI} \geq 1$), e os demais meses apresentaram condições climáticas normais ($-1 < \text{SPEI} < 1$). Entretanto, cabe destacar que esse período de seca (definido daqui em diante como PPT < PET) pode ter sido intensificado e prolongado pelo *El Niño* de 2016, indicado, por exemplo, pela redução em >700mm na precipitação observada em nossa série temporal (1531mm) comparado à MAP dos *Campos de Altitude* investigado (2200mm).

Figura 1 – Índice padronizado de precipitação e evapotranspiração (SPEI) representando o balanço hídrico climático mensal em relação à média anual registrada para a área de estudo (Parque Nacional do Itatiaia, RJ, Brasil).



Legenda: Valores positivos do SPEI indicam a intensidade na qual a precipitação supera a evapotranspiração potencial (estação chuvosa, em azul) e valores negativos o contrário (estação seca, em vermelho). A intensidade das condições climáticas segue a escala: Condições normais ($-1 < \text{SPEI} < 1$), Moderadamente seco ($-1,5 < \text{SPEI} \leq -1$) ou úmido ($1,5 > \text{SPEI} \geq 1$), Severamente seco ($-2 < \text{SPEI} \leq -1,5$) ou úmido ($2 > \text{SPEI} \geq 1,5$), Extremamente seco ($\text{SPEI} \leq -2$) ou úmido ($\text{SPEI} \geq 2$). A série anual de janeiro a dezembro (JAN - DEZ) foi obtida a partir da média mensal de uma série temporal de junho de 2016 a 2020.

Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) e Weather Underground (WU).

Tabela 1 – Dados climáticos da área de estudo (Parque Nacional do Itatiaia, RJ, Brasil).

Vento (km h ⁻¹)		Pressão (KPa)			PPT (mm)	PET (mm)	Balanco hídrico (mm)	SPEI	Mês
max	min	med	max	min					
52,00 ± 10,34	0,00 ± 0,00	76,33 ± 0,00	81,71 ± 2,68	78,23 ± 5,49	211,32 ± 07,00	130,39	80,93	0,90	Janeiro
47,20 ± 6,70	0,00 ± 0,00	76,25 ± 0,00	81,78 ± 2,69	78,37 ± 5,33	202,71 ± 165,11	108,13	94,57	1,01	Fevereiro
38,60 ± NA	0,00 ± NA	76,30 ± 0,00	81,17 ± 2,48	76,82 ± 5,44	259,13 ± 100,00	111,24	147,90	1,43	Março
51,50 ± NA	0,00 ± NA	76,28 ± 0,00	81,57 ± 2,20	76,44 ± 5,88	73,76 ± 11,00	86,19	-12,43	0,06	Abril
73,20 ± 19,37	0,00 ± 0,00	76,45 ± NA	82,57 ± 2,18	77,90 ± 7,12	63,20 ± 00,01	145,48	-82,28	-0,57	Maio
87,70 ± 1,13	0,00 ± 0,00	76,04 ± 0,00	82,09 ± 2,13	76,96 ± 5,69	23,12 ± 00,00	191,40	-168,28	-1,27	Junho
71,65 ± 37,55	0,00 ± 0,00	76,50 ± NA	83,15 ± 1,94	78,33 ± 7,66	33,94 ± 00,00	203,13	-169,19	-1,28	Julho
83,70 ± 20,51	0,00 ± 0,00	76,48 ± NA	82,80 ± 2,10	77,83 ± 7,70	46,04 ± 00,00	193,83	-147,79	-1,11	Agosto
66,00 ± 4,53	0,00 ± 0,00	76,30 ± 0,00	82,09 ± 2,12	76,03 ± 5,83	96,55 ± 00,00	203,15	-106,60	-0,78	Setembro
72,93 ± 4,89	0,00 ± 0,00	NA ± NA	84,00 ± 0,07	82,61 ± 0,12	108,98 ± 07,01	155,50	-46,52	-0,25	Outubro
54,70 ± 4,53	0,00 ± 0,00	76,15 ± NA	81,69 ± 3,44	77,77 ± 6,78	187,45 ± 00,00	110,71	76,74	0,86	Novembro
96,60 ± NA	0,00 ± NA	76,22 ± 0,00	81,92 ± 3,02	77,83 ± 6,74	225,13 ± 100,00	135,32	89,81	0,97	Dezembro

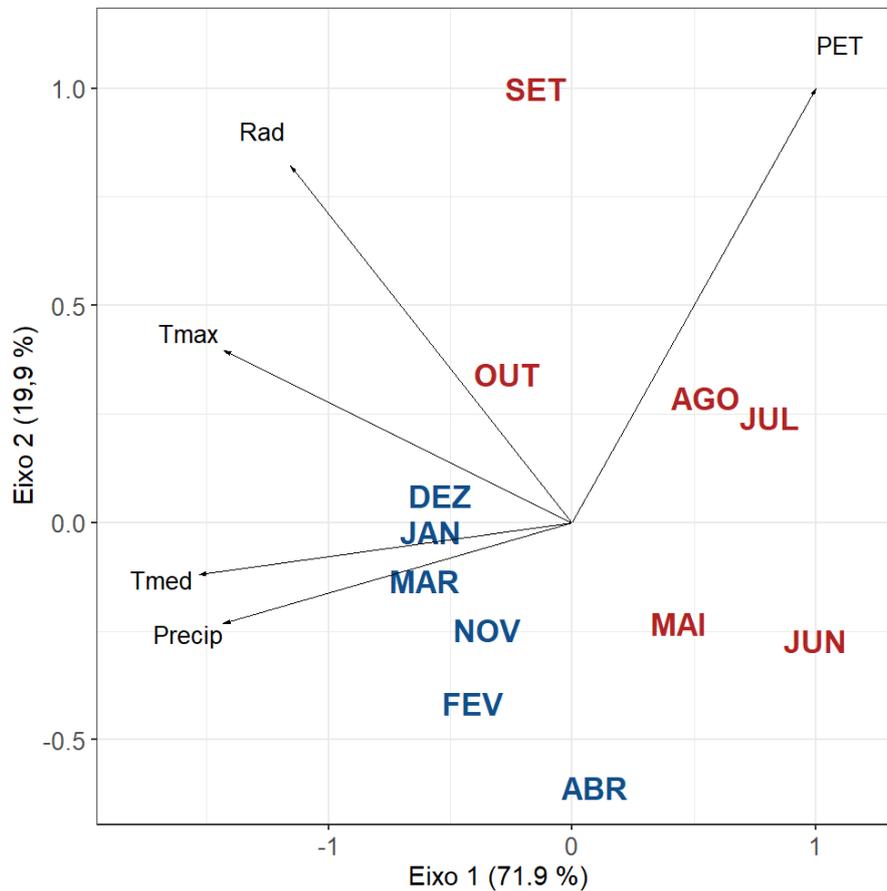
Tempo de Sol (h)	Radiação (MJ m ⁻²)
11,90 ± 0,41	16,91 ± 4,26
11,61 ± NA	15,43 ± NA
11,42 ± NA	18,11 ± NA
10,43 ± NA	15,17 ± NA
9,67 ± NA	14,91 ± NA
9,50 ± NA	11,66 ± NA
9,35 ± NA	14,66 ± NA
10,10 ± NA	15,67 ± NA
10,52 ± 0,49	20,02 ± 1,47
11,32 ± 0,05	17,22 ± 1,53
11,85 ± 0,16	16,49 ± 1,16
12,23 ± 0,00	17,53 ± 0,67

Legenda: Os valores representam a média mensal \pm desvio padrão das variáveis numa série anual de janeiro a dezembro obtida a partir da média mensal de junho de 2016 a 2020. PPT = Precipitação acumulada (mm); PET = Evapotranspiração potencial (mm); Balanço hídrico = PPT - PET (mm); SPEI = Índice padronizado de precipitação e evapotranspiração; Radiação = Radiação solar acumulada por dia (MJ m⁻²); Tempo de Sol = Horas por dia com radiação solar >100 MJ m⁻²; Temperatura do ar (°C); UR = Umidade Relativa do ar (%); Ponto de orvalho = temperatura no ponto de condensação da água (°C); Vento = Velocidade do vento (km h⁻¹); Pressão = Pressão atmosférica (KPa); med, min e max = valores médios, mínimos e máximos diário, respectivamente.

Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) e Weather Underground (WU).

Nós avaliamos também qual a contribuição de cada variável usada no cálculo do SPEI para a variação climática observada, utilizando uma análise de componente principal (PCA). Isso porque, embora radiação diária (Rad) e temperatura máxima (Tmax) façam parte do cálculo da PET, essas variáveis, bem como temperatura média (Tmed), estão relacionadas à resposta das plantas tanto à seca quanto às ondas de calor (via termorregulação), podendo causar efeitos fisiológicos independentes especialmente em ambientes montanhosos (FAUSET et al., 2018). O resultado da PCA sintetizou nos dois primeiros eixos 91,9% da variância total de 5 variáveis climáticas (71,9% e 19,9% respectivamente), e mostrou que precipitação, temperatura média e máxima (maiores scores no eixo 1) variaram de modo independente da radiação e evapotranspiração potencial (maiores scores no eixo 2) (Tabela 2; Fig. 2). O eixo 1 foi o que melhor explicou o contraste no balanço hídrico sazonal entre as estações seca e chuvosa, com menores valores PPT, Tmed e Tmax na seca (junho e julho) comparado à chuvosa (janeiro e março), enquanto o eixo 2 ficou mais associado aos períodos de transição entre estações, com maiores valores de PET e Rad na transição da seca para a chuvosa (setembro).

Figura 2 – Análise de componente principal (PCA) de 5 variáveis climáticas ao longo de uma série anual para a área de estudo.



Legenda: A série anual janeiro-dezembro (JAN-DEZ) para as variáveis foi obtida a partir da média mensal de junho de 2016 a 2020. *Variáveis* - Evapotranspiração potencial (PET), Precipitação acumulada (Precip), Radiação diária (Rad), Temperatura média (Tmed) e máxima (Tmax).
Fonte: O autor, 2020.

Tabela 2 – Análise de componente principal (PCA) de 5 variáveis climáticas.

	Eixo				
	1	2	3	4	5
Autovalores	3,60	1,00	0,21	0,16	0,03
Variância (%)	71,99	19,99	4,22	3,26	0,53
Variância Acumulada (%)	71,99	91,99	96,21	99,47	100

Climáticas					
PET	0,34	0,73	0,54	-0,07	0,26
PPT	-0,48	-0,17	0,53	-0,65	-0,18
Radiação	-0,39	0,60	-0,61	-0,35	0,00
T. média	-0,52	-0,09	0,09	0,26	0,80
T. máxima	-0,48	0,29	0,24	0,61	-0,51
Mês					
Janeiro	-1,94	-0,05	0,45	0,24	0,17
Fevereiro	-1,36	-0,97	0,38	0,18	0,04
Março	-2,02	-0,31	-0,05	-0,85	-0,04
Abril	0,31	-1,42	-1,01	0,31	0,00
Mai	1,47	-0,54	-0,41	-0,16	0,19
Junho	3,35	-0,64	0,69	0,12	0,09
Julho	2,72	0,56	0,13	-0,26	-0,31
Agosto	1,84	0,67	-0,07	-0,14	0,12
Setembro	-0,50	2,34	-0,41	-0,04	0,12
Outubro	-0,89	0,80	0,02	0,85	-0,16
Novembro	-1,17	-0,58	-0,05	-0,05	-0,24
Dezembro	-1,81	0,14	0,34	-0,20	0,02

Legenda: Variáveis - Evapotranspiração potencial (PET), Precipitação mensal acumulada (PPT), Radiação diária, Temperatura (T.) média e máxima.

Fonte: O autor, 2020.

Avaliando em conjunto os resultados de SPEI e PCA observamos que a disponibilidade de luz e água variam de modo independente na área de estudo, uma vez que não houve relação da radiação solar com o contraste no balanço hídrico entre as estações seca e chuvosa. Além disso, embora a estação seca seja marcada principalmente pela redução na precipitação em junho e julho (eixo 1), a evapotranspiração parece ser determinante para prolongar esse período de deficiência hídrica, pelo menos até setembro, através de uma maior radiação solar na transição seca-chuvosa (eixo 2).

1.3 Performance das plantas

Com base nos resultados de SPEI e da PCA, nós definimos três estações de crescimento das plantas nos *Campos de Altitude* a partir do período total de medição

(maio/2019 a março/2020, 284 dias): Estações Seca (Mai-Ago, 87 dias), Transição seca-chuvosa (Ago-Nov, 87 dias), Chuvosa (Nov-Mar, 110 dias). Para medir o crescimento das plantas ao longo do tempo (i.e. início da estação seca ao fim da estação chuvosa), nós marcamos com fita colorida cinco indivíduos bem desenvolvidos de cada espécie (1 a 3m de altura, aproximadamente). Em cada indivíduo, usamos placas de metal numeradas para marcar dois ramos apicais (10 cm de comprimento, em média), um orientado ao Norte e outro ao Sul, de modo a contemplar a exposição do indivíduo às variações da luz solar ao longo do tempo. A partir do mesmo ponto de ramificação, medimos o diâmetro e comprimento dos ramos marcados e a proporção de copa viva de cada indivíduo em maio, agosto e novembro de 2019 e março de 2020, representando as estações Seca, Transição seca-chuvosa, Chuvosa e o período total de crescimento (Mai 2019 - Mar 2020; 284 dias).

Os ramos que apresentaram danos mecânicos ao fim de alguma estação (menos de 5% do total) foram substituídos por outros com nova numeração e a numeração anterior foi excluída da análise para aquela estação específica. Os valores obtidos para cada ramo foram convertidos em uma média para o indivíduo e, com base na equação proposta por West et al. (2012), calculamos a taxa de crescimento relativo das plantas (RGR, $\mu\text{m mm}^{-1} \text{d}^{-1}$), em diâmetro e comprimento, ponderando pela proporção de copa viva do indivíduo em cada estação:

$$RGR = \frac{X_t}{X_{t-1} * D_{t-(t-1)}} * C$$

Onde X_t é o diâmetro ou comprimento do indivíduo no tempo t, X_{t-1} é o diâmetro ou comprimento do indivíduo na medida anterior ao tempo t, D é o número de dias entre t e t-1, e C é a proporção (%) de copa viva do indivíduo.

1.4 Esquemas de classificação

Além das taxas de crescimento nós medimos outras 13 características funcionais das plantas durante a estação seca, incluindo (i) aquelas necessárias ao cálculo dos esquemas de classificação Tcrit, estratégias CSR e estratégias de Levitt (detalhes dos cálculos nas próximas seções) e (ii) outras seis características ligadas ao uso da água nas plantas para complementar a descrição da respostas das espécies à seca (Tabela 3; Detalhes da medição em APÊNDICE). Nós coletamos ramos de pelo menos 3 indivíduos por espécie seguindo o protocolo padronizado de coleta e preparação do material para medição de características funcionais proposto por Perez-Harguindeguy et al., (2013). A fim de evitar possíveis efeitos da coleta sobre o crescimento das plantas, nós coletamos as amostras em indivíduos diferentes daqueles usados na medição da RGR e, portanto, calculamos os esquemas de classificação utilizando valores médios das características por espécie.

Tabela 3 – Estratégias e características funcionais das plantas e seus significados na resposta à seca medidas em dez espécies dos Campos de Altitude.

Características e estratégias	Siglas (unid.)	Resposta à seca
Taxa relativa de crescimento	RGR ($\mu\text{m mm}^{-1} \text{d}^{-1}$)	Maior RGR descreve maior resistência à seca (i.e. maior capacidade de manter o crescimento sob estresse hídrico) ¹
Conteúdo relativo de água no qual o estômato fecha	θ_0 (g g^{-1})	Maior θ_0 permite minimizar a perda de água pelos estômatos ²
Condutância mínima foliar após o fechamento estomático	g_0 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Menor g_0 permite minimizar a perda de água pela cutícula ³
Volume de água relativo à área foliar total	V/A (g m^{-2})	Maior V/A permite manter o Ψ e transporte de água via maior estocagem de água ²
Capacitância hidráulica após a perda do turgor celular	Ct _{lp} ($\% \text{MPa}^{-1}$)	Maior Ct _{lp} permite manter o Ψ e transporte de água via maior liberação da água estocada para o xilema ⁴

Potencial osmótico no turgor máximo	Ψ_0 (MPa)	Ψ_0 mais negativo permite manter a absorção de água por mais tempo (via concentração de solutos nos tecidos) ³
Conteúdo relativo de água no qual a planta perde o turgor	θ_{tlp} (%)	Menor θ_{tlp} permite manter turgor celular por mais tempo ³
Potencial hídrico no qual a planta perde o turgor	Ψ_{tlp} (MPa)	Ψ_{tlp} mais negativo permite manter turgor celular por mais tempo ³
Módulo elástico da parede celular	ϵ (MPa)	menor ϵ (maior elasticidade) permite manter o turgor celular por mais tempo; maior ϵ (maior rigidez) permite maximizar a absorção de água após a perda do turgor ³
Potencial hídrico no qual a planta perde 50% da condutividade hidráulica	P50 (Mpa)	P50 mais negativo confere maior resistência à cavitação (i.e maior capacidade de manter o transporte de água sob estresse hídrico) ⁵
Densidade da madeira	WD (g cm ⁻³)	Maior WD confere resistência estrutural ao xilema (associado à maior resistência à cavitação) ⁶
Conteúdo de massa seca foliar	LDMC (%)	Maior LDMC confere resistência estrutural à folha (associado à maior resistência à cavitação e perda do turgor) ⁷
Área foliar	LA (mm ²)	Menor LA permite minimizar a perda de água nas folhas ⁷
Área foliar específica	SLA (mm ² mg ⁻¹)	Menor SLA permite minimizar a perda de água e está associado a um maior estoque de água nas folhas (maior suculência) ⁷
Competição	C (%)	Permite maximizar a absorção de água reduzindo sua disponibilidade para plantas vizinhas ⁸
Tolerância ao estresse	S (%)	Permite tolerar a escassez de água minimizando a perda ou estocando água nas folhas ⁸
Ruderalidade	R (%)	Permite maximizar a absorção de água e rebrotar após a seca ⁸
Escape	-	Permite escapar da desidratação maximizando a absorção de água para completar o ciclo

		reprodutivo antes da seca ou rebrotar após a seca ⁹
Evitação	-	Permite evitar a desidratação maximizando a absorção de água, minimizando sua perda ou a estocando nos tecidos ⁹
Tolerância	-	Permite tolerar a desidratação via tecidos mais resistentes à embolia ⁹
Tempo para a planta atingir níveis críticos de desidratação sob estresse hídrico	Tcrit (dias)	Maior Tcrit é alcançado via combinação de mecanismos que permitem evitar ou tolerar desidratação ²

Fonte: ¹ Volaire (2018); ² Blackman et al. (2016); ³ Sack et al. (2003); ⁴ Scholz et al. (2011); ⁵ Brodribb (2017); ⁶ Chave et al. (2009); ⁷ Wright et al. (2004); ⁸ Grime (1977); ⁹ Levitt (1972).

1.4.1 Estratégias ecológicas

Para identificar as estratégias CSR, nós utilizamos o método *StrateFy* (PIERCE et al., 2017) para quantificar a proporção relativa de *Competição* (C%), *Tolerância ao estresse* (S%) e *Ruderalidade* (R%) das plantas baseado nos valores de área foliar (LA, mm²), área específica foliar (SLA, mm² mg⁻¹) e conteúdo de massa seca foliar (LDMC, %). Este método utiliza o espectro econômico e de tamanho das plantas para descrever C% (folhas grandes e uso aquisitivo; maior LA, SLA e menor LDMC), R% (folhas pequenas e uso aquisitivo, maior SLA e menor LA e LDMC) e S% (folhas pequenas e uso conservativo, menor LA, SLA e maior LDMC). A proporção relativa das estratégias no *StrateFy* resulta da comparação entre os valores obtidos e os valores máximos dessas características no nível global (calibrados com plantas de diferentes biomas), permitindo posicionar as plantas analisadas num gráfico triangular que representa o espectro de variação global das estratégias CSR (PIERCE et al., 2017).

1.4.2 Estratégias eco-fisiológicas

Diferente da classificação CSR, o esquema de classificação fisiológico não possui um método que define quais características descrevem e quantificam o grau de *escape*, *evitação* e *tolerância*. Assim, para identificar as estratégias eco-fisiológicas nós fizemos uma Análise de Componente Principal (PCA) com dez das 13 características medidas: LA, SLA, LDMC, densidade da madeira (WD, g cm⁻³), módulo elástico da parede celular (ϵ), condutância mínima foliar (g_0), conteúdo relativo de água no qual o estômato fecha (θ_0), capacitância após a perda do turgor celular (C_{tlp}), potencial hídrico no ponto de perda do turgor celular (Ψ_{tlp}) e potencial hídrico no qual a planta perde 50% da condutividade hidráulica (P50). Nós selecionamos apenas essas características para evitar redundâncias na análise, excluindo da PCA aquelas que apresentaram alta correlação entre si e que estão mais consolidadas na literatura sobre seu papel ecofisiológico na resposta à seca (e.g., entre Ψ_{tlp} e potencial osmótico no turgor máximo (Ψ_0), selecionamos Ψ_{tlp}). Embora os valores de CSR% não tenham entrado na análise (apenas as características que compõe o cálculo; LA, SLA e LDMC), nós posicionamos no gráfico as espécies com suas cores derivadas da classificação CSR de modo a complementar a visualização das estratégias eco-fisiológicas, tal como Matos et al (2020). Assim, nós descrevemos as estratégias *evitação*, *tolerância* e *escape* com base na coordenação das características entre as principais dimensões de variação da PCA.

1.4.3 Tempo crítico (Tcrit)

Para calcular o Tcrit das espécies, nós utilizamos a fórmula do modelo segundo Blackman et al. (2016):

$$t_{crit} = \frac{(\theta_0 - C \cdot \Psi_{crit})V_W}{A_L g_0 D}$$

Onde t_{crit} é o tempo para as plantas atingirem níveis críticos de desidratação sob estresse hídrico, θ_0 é o conteúdo relativo de água no qual o estômato fecha, C é a capacitância hidráulica, Ψ_{crit} é o potencial hídrico no qual a planta perde 50% da condutividade hidráulica, $\frac{V_W}{A_L}$ é o volume de água no ramo relativo à sua área foliar total, g_0 é a condutância foliar mínima, e D é o déficit de pressão de vapor de água na atmosfera.

Segundo o modelo, plantas menos vulneráveis à seca (*i.e.*, maior T_{crit}) exibem folhas menos permeáveis à perda de água (menor g_0), maior regulação estomática (maior θ_0), maior estocagem de água relativo à sua superfície foliar transpirante (maior V/A), maior resistência do xilema à embolia (menor P_{50}) e/ou maior liberação de água estocada nos tecidos para os vasos do xilema (maior C_{tlp}). Como o cálculo do T_{crit} também depende de um valor referência de DPV, nós utilizamos um valor médio para estação seca da área de estudo ($DPV = 0,008 \text{ mol mol}^{-1}$). Assim, assumindo que esse período representa a seca mais severa na qual as plantas estão expostas nos Campos de Altitude, os valores resultantes do cálculo descrevem o T_{crit} mínimo das espécies, ou seja, o tempo mínimo que as plantas levam para atingir níveis críticos de estresse hídrico.

1.5 Análise de dados

1.5.1 Relação entre esquemas de classificação

Para avaliar se as correlações indicadas pela PCA foram estatisticamente significativas, e se o modelo T_{crit} teve correspondência com as estratégias eco-fisiológicas, nós testamos a relação entre pares de variáveis (esquemas e características) com a análise Standardised Major Axis (SMA). Comparada à regressão linear tradicional (*i.e.* Least-squares regression), esta análise é mais

apropriada quando não há distinção clara da relação de causa e efeito entre as variáveis dependente e independente (e.g. relação entre características funcionais) (WARTON et al., 2006, 2012).

1.5.2 Performance das plantas

Para avaliar o crescimento das plantas entre estações (seca, chuvosa e transição seca-chuvosa), nós usamos um teste *t* pareado com comparações múltiplas e correção de *Bonferroni* (*multiple paired t-tests*; função “*pairwise.t.test*” no *software R*), uma vez que cada observação na análise representa o mesmo indivíduo ao longo do tempo. Para cada estação, testamos a existência de *outliers* e *extreme points* utilizando o método *boxplot* (pacote *rstatix* no *software R*). Apenas uma observação foi identificada como *extreme point* e removida da análise (um indivíduo de *B. uncinella*).

1.5.3 Esquemas de classificação vs. performance das plantas

Nós utilizamos a análise SMA para testar se os eixos da PCA e se cada esquema de classificação e característica, separadamente, explicam as RGR das plantas (média por espécie) entre estações e no período total. Nesses casos, a SMA é análoga à análise de covariância, porém com um ajuste da reta mais apropriado, permitindo testar se a relação linear entre duas variáveis (e.g. RGR e estratégias) apresenta mudanças na inclinação e/ou elevação da reta comparando duas ou mais categorias simultaneamente (e.g. entre estações) (WARTON et al., 2006, 2012). Todas as análises estatísticas foram realizadas no *software R* (R Core Team, 2014).

2 RESULTADOS

Os valores das características, esquemas de classificação e performance das plantas obtidos para as dez espécies investigadas estão apresentados na Tabela 4.

Tabela 4 - Média \pm desvio padrão das características, esquemas de classificação e taxa de crescimento de dez espécies de plantas dos Campos de Altitude.

Características	Estratégias					Espécies
	Tcrit (dias)	S (%)	C (%)	R (%)		
LA (mm ²)						
277,13 \pm 93,44	8,55	76,15 \pm 11,58	10,46 \pm 1,60	13,38 \pm 12,35		<i>B. platipoda</i>
39,63 \pm 10,04	3,46	96,19 \pm 4,12	1,38 \pm 0,90	2,43 \pm 4,21		<i>B. uncinela</i>
329,63 \pm 113,71	4,57	80,11 \pm 12,10	13,15 \pm 4,02	6,74 \pm 11,67		<i>Escallonia</i>
1727,23 \pm 588,76	13,28	62,17 \pm 6,56	37,83 \pm 6,56	0,00 \pm 0,00		<i>Leandra</i>
270,70 \pm 105,50	6,07	89,92 \pm 2,48	10,08 \pm 2,48	0,00 \pm 0,00		<i>Myrceugenia</i>
1691,60 \pm 483,69	19,49	68,19 \pm 3,11	31,81 \pm 3,11	0,00 \pm 0,00		<i>Myrsine</i>
139,17 \pm 31,09	1,93	89,23 \pm 4,45	8,07 \pm 1,79	2,70 \pm 2,87		<i>Pleroma</i>
2228,32 \pm 986,81	17,27	69,23 \pm 4,99	30,77 \pm 4,99	0,00 \pm 0,00		<i>Roupala</i>
237,03 \pm 155,86	8,13	91,66 \pm 4,89	8,34 \pm 4,89	0,00 \pm 0,00		<i>Symplocos</i>
758,41 \pm 255,60	6,35	74,02 \pm 5,14	22,09 \pm 2,68	3,89 \pm 3,48		<i>Weinmannia</i>

θ_{tip} (%)	ψ_{tip} (MPa)	ψ_0 (MPa)	g₀ (mmol m ⁻² s ⁻¹)	P50 (Mpa)	V/A (g m ⁻²)	θ_0 (g g ⁻¹)	WD (g cm ⁻³)	SLA (mm ² mg ⁻¹)	LDMC (%)
86,73 ± 12,95	-1,13 ± 0,43	-1,03 ± 0,50	4,73 ± 1,18	-1,60	331,97 ± 20,99	83,73 ± 4,44	0,55 ± 0,03	13,17 ± 8,41	40,19 ± 3,72
48,39 ± 25,43	-1,34 ± 0,15	-0,59 ± 0,17	9,42 ± 5,26	-4,07	250,58 ± 26,90	89,43 ± 4,07	0,56 ± 0,04	9,74 ± 1,38	44,60 ± 6,50
86,82 ± 2,68	-2,59 ± 0,35	-2,24 ± 0,30	7,78 ± 2,29	-5,10	292,87 ± 25,38	82,54 ± 4,12	0,52 ± 0,04	10,96 ± 4,74	38,76 ± 3,57
94,02 ± 2,61	-1,56 ± 0,39	-1,49 ± 0,35	5,72 ± 2,60	-3,00	568,86 ± 25,19	91,25 ± 3,26	0,59 ± 0,02	8,48 ± 1,18	31,38 ± 1,90
91,85 ± 0,40	-2,65 ± 0,29	-1,80 ± 0,20	7,23 ± 4,63	-2,68	376,94 ± 115,65	80,35 ± 11,33	0,57 ± 0,01	4,89 ± 0,49	47,24 ± 1,63
81,47 ± 14,10	-2,21 ± 0,32	-1,84 ± 0,19	2,29 ± 0,72	-2,50	396,82 ± 32,63	77,08 ± 16,72	0,46 ± 0,04	7,27 ± 1,43	37,67 ± 2,02
83,72 ± 5,15	-1,53 ± 0,26	-1,28 ± 0,29	14,30 ± 3,00	-4,13	267,12 ± 22,40	70,71 ± 0,34	0,53 ± 0,08	10,02 ± 0,95	37,10 ± 2,12
81,65 ± 7,83	-1,68 ± 1,13	-1,33 ± 0,92	4,16 ± 0,85	-3,58	578,96 ± 13,59	85,31 ± 3,12	0,56 ± 0,04	4,44 ± 0,15	44,27 ± 0,90
59,32 ± 24,76	-2,40 ± 0,71	-1,60 ± 1,10	5,35 ± 3,00	-4,00	395,99 ± 189,73	75,19 ± 5,05	0,59 ± 0,04	4,10 ± 1,92	47,54 ± 8,38
82,60 ± 4,98	-1,88 ± 0,21	-1,46 ± 0,44	6,93 ± 2,06	-2,40	410,49 ± 85,97	73,58 ± 7,87	0,45 ± 0,00	10,53 ± 1,09	36,69 ± 1,26

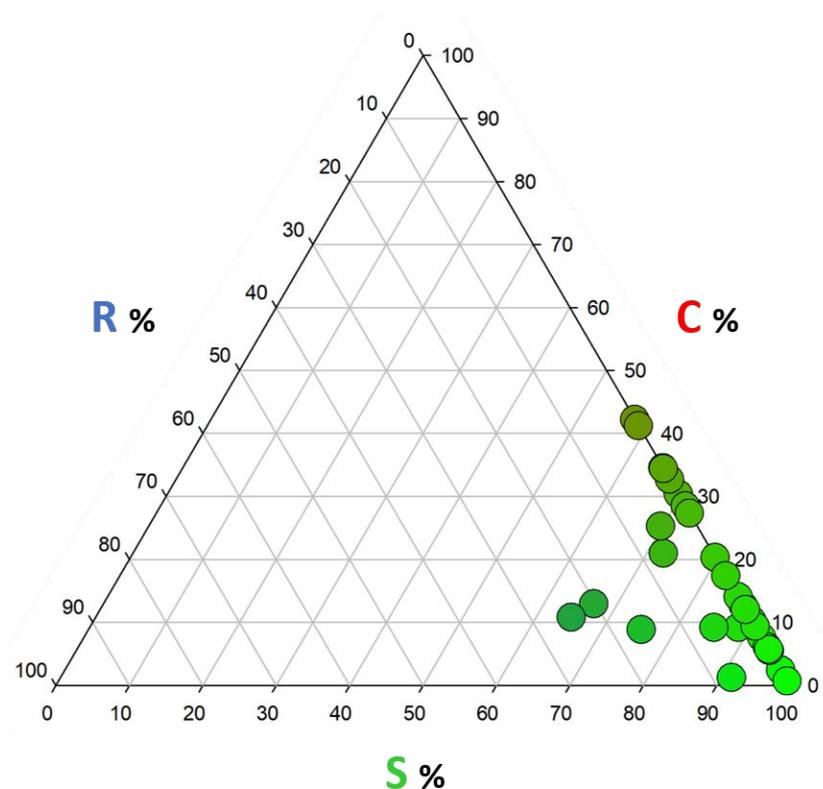
RGR comprimento ($\mu\text{m mm}^{-1} \text{ d}^{-1}$)				RGR diâmetro ($\mu\text{m mm}^{-1} \text{ d}^{-1}$)				CtIp (% MPa^{-1})	ϵ (MPa)
Total	Seca	Transição	Chuvosa	Total	Seca	Transição	Chuvosa		
4,16 \pm 1,34	9,64 \pm 2,81	11,12 \pm 6,37	8,68 \pm 2,17	3,64 \pm 1,08	8,54 \pm 2,46	9,22 \pm 2,13	9,55 \pm 2,13	0,27 \pm 0,10	31,21 \pm 41,98
6,60 \pm 5,85	15,00 \pm 11,19	11,29 \pm 3,36	11,31 \pm 5,58	5,18 \pm 1,53	11,80 \pm 1,95	11,90 \pm 2,25	10,12 \pm 1,89	0,10 \pm 0,05	1,28 \pm 0,83
4,91 \pm 1,44	10,36 \pm 1,50	13,44 \pm 2,54	9,54 \pm 2,31	5,00 \pm 1,35	9,79 \pm 1,33	12,03 \pm 1,85	11,50 \pm 2,93	0,26 \pm 0,07	16,92 \pm 2,66
6,80 \pm 4,56	9,85 \pm 2,17	14,34 \pm 4,58	11,42 \pm 5,13	4,27 \pm 1,08	10,01 \pm 1,91	11,23 \pm 2,27	9,72 \pm 1,62	0,37 \pm 0,07	23,74 \pm 6,31
4,27 \pm 0,78	12,22 \pm 0,67	13,66 \pm 3,38	8,87 \pm 1,24	4,95 \pm 1,08	11,77 \pm 1,12	13,52 \pm 1,84	10,54 \pm 0,89	0,06 \pm 0,04	21,09 \pm 1,90
3,60 \pm 0,59	9,56 \pm 1,30	10,55 \pm 1,71	7,88 \pm 1,31	3,55 \pm 0,51	9,44 \pm 1,25	10,18 \pm 1,07	8,16 \pm 1,56	0,32 \pm 0,32	15,34 \pm 7,64
3,70 \pm 1,46	9,71 \pm 2,70	9,12 \pm 3,30	11,60 \pm 3,89	4,72 \pm 2,04	9,31 \pm 2,54	11,15 \pm 3,40	11,78 \pm 3,26	0,20 \pm 0,14	7,67 \pm 1,31
4,56 \pm 1,82	10,50 \pm 1,38	12,22 \pm 2,56	10,60 \pm 3,91	4,11 \pm 0,89	10,73 \pm 1,02	11,27 \pm 1,79	10,20 \pm 1,44	0,15 \pm 0,05	12,41 \pm 8,66
4,13 \pm 0,79	10,16 \pm 1,93	10,79 \pm 2,19	10,19 \pm 2,30	4,63 \pm 1,01	10,64 \pm 2,02	10,84 \pm 2,13	10,74 \pm 2,05	0,17 \pm 0,09	13,57 \pm 8,98
4,74 \pm 1,35	9,79 \pm 2,55	11,82 \pm 3,08	9,88 \pm 2,14	4,55 \pm 1,25	10,35 \pm 2,67	11,07 \pm 2,72	9,69 \pm 2,20	0,22 \pm 0,13	8,06 \pm 3,87

Legenda: Os valores representam a média \pm desvio padrão. Para simplificação, as espécies estão representadas pelos seus gêneros, com exceção das espécies de *Baccharis*). Sigla das características em Glossário.

2.1 Esquemas de classificação

Para as plantas lenhosas dos Campos de Altitude a variação nas estratégias CSR ocorreu principalmente entre *tolerância ao estresse* (62–96%) e *competição* (1–37%), devido aos baixos valores de *ruderalidade* (0–13%) (Tabela 4; Figura 3). A estratégia S% foi predominante na comunidade (79,6 \pm 11,5%) comparado à C% (17,3 \pm 12,3%) e R% (2,9 \pm 4,3%).

Figura 3 – Estratégias CSR de dez espécies de plantas dos Campos de Altitude.



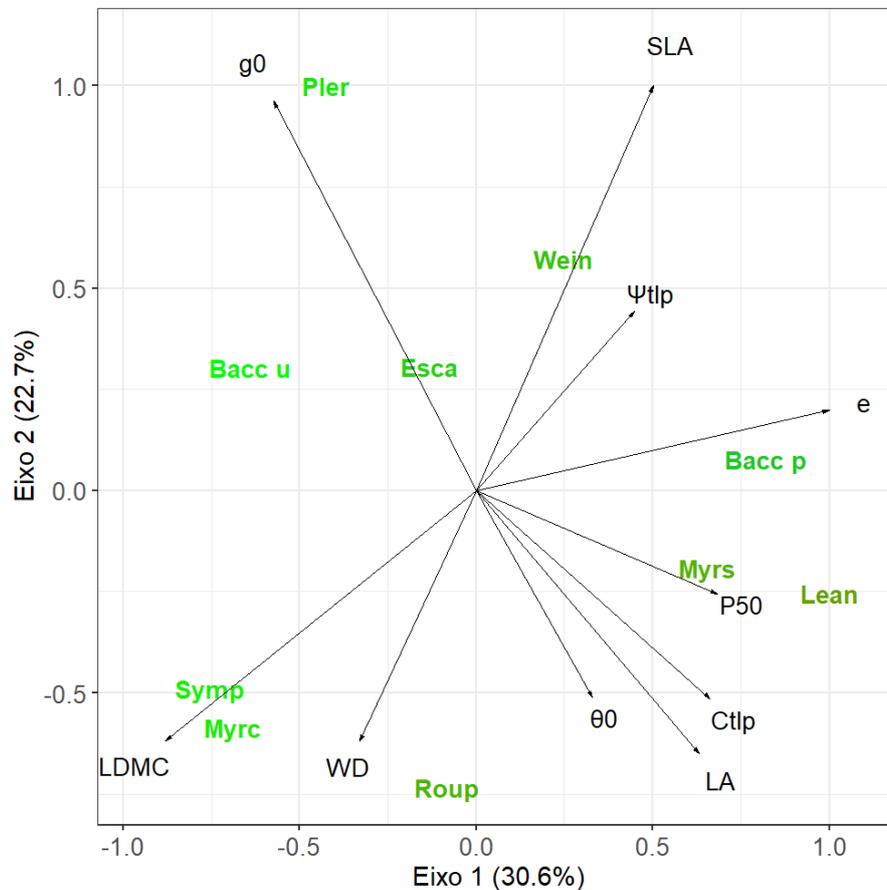
Legenda: Cada ponto representa um indivíduo das dez espécies (três por espécie), e suas cores refletem a proporção relativa de *Competição* (C% vermelho), *Tolerância ao estresse* (S% verde) e *Ruderalidade* (R% azul), segundo o método Stratify (Pierce *et al* 2017).

De acordo com o índice Tcrit, usado para classificar cada espécie separadamente, a comunidade vegetal como um todo levaria em média $8,9 \pm 5,9$ dias para atingir um nível letal de estresse hídrico após as plantas fecharem os estômatos (Tabela 4).

2.2 Relação entre esquemas de classificação

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 30,6% e 22,7% da variação observada e acumularam 53,3% da variância total dos dados (Tabela 5; Figura 5). O eixo 1, liderado por LDMC, Ctlp e P50, refletiu o *tradeoff* entre as estratégias de *tolerância e evitação*, distinguindo espécies com folhas mais densas (maior LDMC) e mais tolerantes à cavitação (P50 mais negativo) – *Symplocos* – daquelas com folhas menos densas (menor LDMC) que evitam a desidratação (maior Ctlp) – *Leandra*. O eixo 2, liderado por SLA, g0 e LA, indicou uma variação coordenada dos espectros econômico e de tamanho das folhas, associados ainda à condutância foliar mínima, ou seja, um *tradeoff* entre folhas menores (menor LA) com menor custo de construção (maior SLA) e mais permeáveis à perda de água (maior g0) – *Pleroma* – versus folhas maiores (maior LA), mais custosas (menor SLA) e menos permeáveis (menor g0) – *Roupala*. Além disso, embora a PCA não tenha contemplado os valores das estratégias CSR – apenas as características que compõe o cálculo destas – o *tradeoff* entre as estratégias C% e S% foi melhor representado no eixo 1 (ver gradiente de cores no nome das espécies; Figura 4).

Figura 4 – Relação entre as estratégias eco-fisiológicas de dez espécies de plantas dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise de componente principal (PCA) com dez características funcionais para as dez espécies de plantas. Siglas em preto representam as características e siglas coloridas representam as dez espécies com suas respectivas cores derivadas da classificação CSR. Para simplificação, as espécies estão representadas pelas iniciais de seus gêneros (mais inicial do epíteto específico para as duas espécies de *Baccharis*).

Tabela 5 – Análise de componente principal (PCA) de dez características para dez espécies de plantas dos Campos de Altitude.

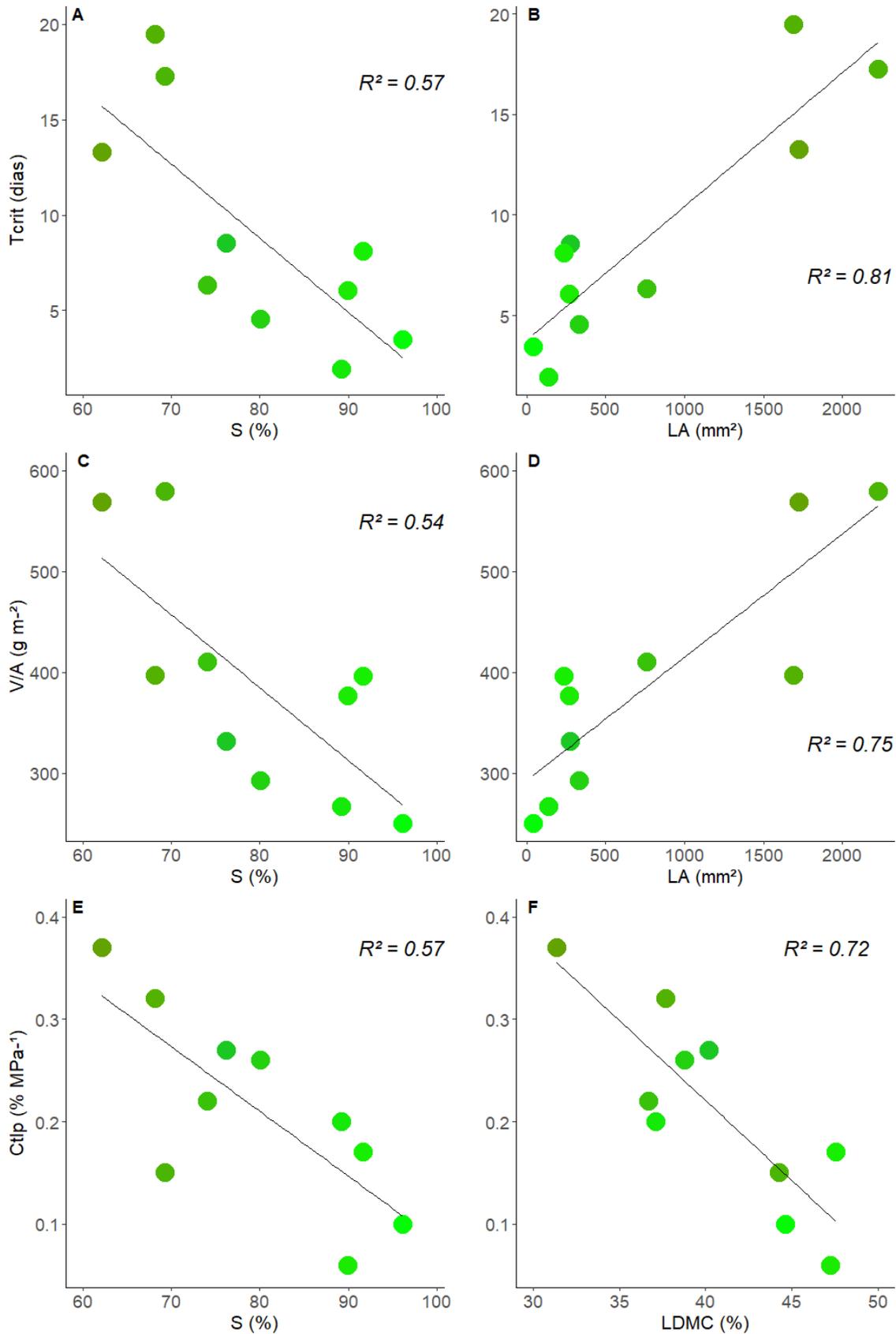
	Eixo									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Autovalores	3,06	2,27	1,69	1,19	0,93	0,50	0,23	0,12	0,01	0,00
Variância (%)	30,64	22,72	16,87	11,92	9,31	5,01	2,26	1,19	0,09	0,00
Variância Acumulada (%)	30,64	53,36	70,23	82,14	91,46	96,47	98,73	99,91	100	100
Espécies										
<i>Baccharis p</i>	2,20	0,21	-1,45	-2,15	0,13	-0,14	-0,41	-0,26	0,01	0,00

<i>Baccharis u</i>	-1,72	0,82	-1,79	0,56	1,16	-0,95	-0,01	0,35	0,06	0,00
<i>Escallonia</i>	-0,35	0,84	0,23	0,69	-1,91	-1,09	0,01	-0,34	-0,03	0,00
<i>Leandra</i>	2,69	-0,70	-1,37	1,21	-0,71	0,61	0,34	0,39	-0,03	0,00
<i>Myrceugenia</i>	-1,85	-1,60	0,18	-1,40	-0,36	0,16	0,93	0,01	0,04	0,00
<i>Myrsine</i>	1,76	-0,52	2,22	0,24	0,30	-0,28	-0,17	0,14	0,18	0,00
<i>Pleroma</i>	-1,14	2,73	-0,04	0,31	-0,07	1,29	-0,01	-0,23	0,07	0,00
<i>Roupala</i>	-0,22	-2,01	-0,09	1,22	1,19	0,17	-0,08	-0,61	-0,05	0,00
<i>Symplocos</i>	-2,03	-1,34	0,44	-0,28	-0,65	0,44	-0,88	0,36	-0,06	0,00
<i>Weinmannia</i>	0,67	1,56	1,67	-0,40	0,91	-0,21	0,27	0,19	-0,18	0,00
Características										
LA	0,31	-0,33	0,18	0,48	0,27	0,19	0,17	-0,50	-0,11	0,36
LDMC	-0,44	-0,31	-0,04	-0,29	0,18	-0,23	-0,36	-0,26	0,42	0,42
SLA	0,25	0,50	-0,21	-0,21	-0,07	-0,42	-0,06	-0,28	-0,38	0,43
WD	-0,16	-0,31	-0,57	0,04	-0,24	0,41	-0,15	0,21	-0,41	0,30
θ_0	0,16	-0,26	-0,55	0,26	0,03	-0,53	0,38	0,18	0,27	-0,04
P50	0,34	-0,13	0,08	-0,57	0,41	0,19	0,34	0,37	0,03	0,29
g0	-0,28	0,48	-0,21	0,09	-0,09	0,40	0,46	-0,15	0,42	0,25
Ψ_{tlp}	0,22	0,22	-0,46	0,01	0,57	0,24	-0,40	-0,16	0,13	-0,32
C _{tlp}	0,50	0,10	0,09	0,20	-0,34	0,09	-0,43	0,30	0,45	0,31
e	0,33	-0,26	-0,15	-0,44	-0,46	0,15	0,10	-0,50	0,17	-0,28

Legenda: Resultado da PCA com as pontuações das espécies e das características em cada eixo. Para simplificação, as espécies estão representadas pelos seus gêneros (e inicial do epíteto específico para as duas espécies de *Baccharis*). Sigla das características em Glossário.

A partir das tendências de covariação identificadas pela PCA, nós observamos algumas relações significativas com a regressão linear entre pares de características (Tabela 6; Figura 5). Na análise Standardised Major Axis (SMA), C_{tlp} teve uma relação negativa com a estratégia S% ($R^2 = 0,57$; $P = 0,011$) e com LDMC ($R^2 = 0,72$; $P = 0,002$), indicando que plantas *evitadoras* (maior capacitância) exibiram folhas com maior conteúdo de água (menor LDMC) e menor *tolerância ao estresse* (S%). Para além das correlações indicadas pela PCA, a análise SMA mostrou também uma relação negativa da estratégia S% com V/A ($R^2 = 0,54$; $P = 0,015$) e com o Tcrit ($R^2 = 0,57$; $P = 0,01$), enquanto LA, ao contrário, teve uma relação positiva com V/A ($R^2 = 0,75$; $P = 0,001$) e com Tcrit ($R^2 = 0,81$; $P < 0,001$). Ou seja, plantas com folhas menores e aquelas mais *tolerantes ao estresse* exibiram menor estocagem de água nos tecidos e, segundo o modelo Tcrit, levariam menos tempo para atingir um nível letal de estresse hídrico (menor Tcrit).

Figura 5 – Relação entre características e entre esquemas de classificação de dez espécies de plantas dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise SMA entre (A) *Tempo crítico* (Tcrit, dias) e *Tolerância ao estresse* (S, %) ($y = -0,51x + 49,56$; $R^2 = 0,57$; $P = 0,01$); (B) Tcrit e *Área foliar* (LA, mm²) ($y = -0,01x + 3,25$; $R^2 = 0,81$; $P < 0,001$); (C) S% e *Volume de água do ramo em relação à sua área foliar total* (V/A, g.m⁻²) ($y = -9,8x + 1167,74$; $R^2 = 0,54$; $P = 0,015$); (D) V/A e LA ($y = 0,14x + 278,30$; $R^2 = 0,75$; $P = 0,001$); (E) *Capacitância no ponto de perda de turgor* (CtIp) e S ($y = -0,01x + 0,88$; $R^2 = 0,57$; $P = 0,011$); (F) CtIp e *Conteúdo de massa foliar seca* (LDMC) ($y = -0,02x - 0,96$; $R^2 = 0,72$; $P = 0,002$). Cada ponto representa uma das dez espécies de plantas com suas respectivas cores derivadas da classificação CSR.

Tabela 6 – Análise SMA entre características e esquemas de classificação para dez espécies dos Campos de Altitude.

Características		R ²	P	a	IC (a)		b	IC (b)	
					Inf.	Sup.		Inf.	Sup.
Tcrit	S	0,58	0,011	-0,51	-0,85	-0,31	49,56	27,76	71,37
Tcrit	LA	0,81	<0,001	0,01	0,01	0,01	3,25	0,41	6,08
V/A	S	0,54	0,015	-9,80	-16,61	-5,78	1167,74	731,49	1604,00
V/A	LA	0,75	0,001	0,14	0,09	0,21	278,30	214,32	342,29
CtIp	S	0,57	0,011	-0,01	-0,01	-0,01	0,88	0,52	1,23
CtIp	LDMC	0,72	0,002	-0,02	-0,03	-0,01	0,96	0,63	1,29

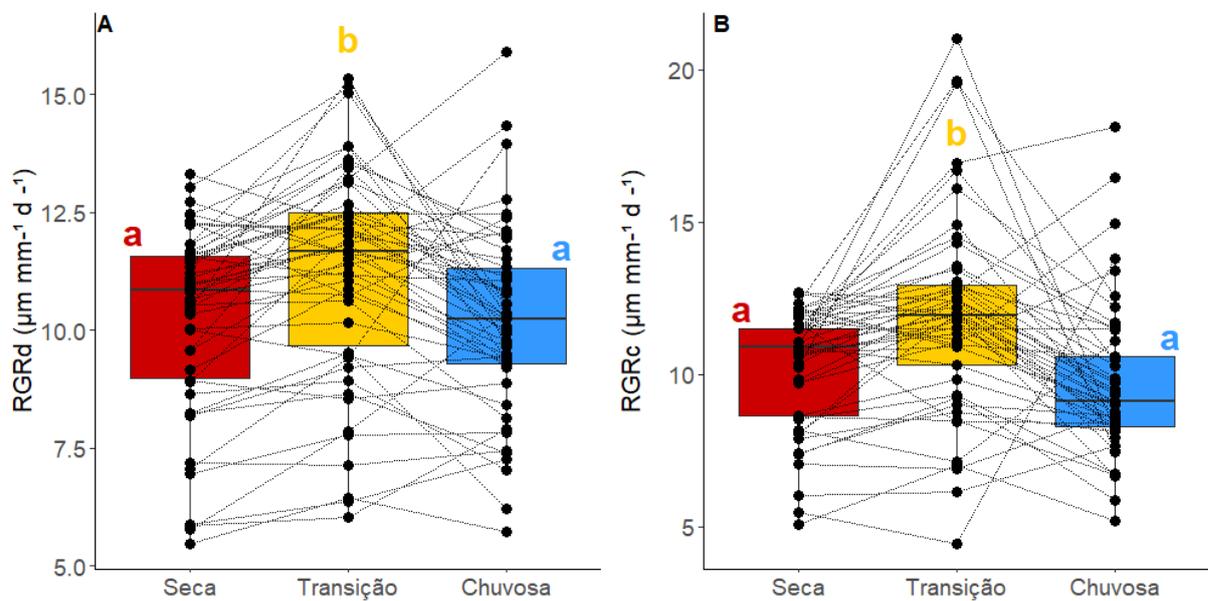
Legenda: R² = coeficiente de regressão; P = valor de significância; a = coeficiente angular; b = intercepto; IC = intervalo de confiança (95%) superior e inferior. Estão apresentadas apenas as relações significativas ($p < 0,05$).

2.3 Performance das plantas

A taxa de crescimento relativo (RGR) das espécies não diferiu entre as estações seca e chuvosa (RGRd, $t = 0,15$, $P = 1,00$; RGRc, $t = 1,76$, $P = 0,26$; Figura 6, Tabela 7). A média do crescimento foi maior no período de transição seca-chuvosa comparado à estação seca (RGRd, $t = -5,50$, $P < 0,001$; RGRc, $t = -4,54$, $P < 0,001$) e à estação chuvosa (RGRd, $t = 3,66$, $P < 0,001$; RGRc, $t = 4,26$, $P < 0,001$). Entretanto, essa diferença foi significativa para RGRc apenas quando retiramos da análise um

indivíduo da espécie *Baccharis uncinata*, único “outlier extremo” (nas estações seca e chuvosa) em ambas as métricas da RGR (ver teste de outliers em Metodologia).

Figura 6 – Taxa de crescimento relativo das plantas entre estações para indivíduos de dez espécies dos Campos de Altitude.



Legenda: Teste t pareado com comparações múltiplas da taxa de crescimento relativo das plantas em diâmetro (RGRd, painel A) e comprimento (RGRc, painel B) durante as estações seca, chuvosa, e transição seca-chuvosa. Os pontos representam indivíduos das dez espécies de plantas (cinco por espécie). Letras diferentes no *boxplot* (a e b) indicam diferenças significativas entre estações ($p < 0,05$).

Tabela 7 - Teste t pareado com comparações múltiplas da RGR das plantas entre estações para indivíduos de dez espécies dos Campos de Altitude.

RGR	Estações		<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>P (ajustado)</i>
RGRd	Seca	Transição	-5,50	49	<0,001	<0,001
	Seca	Chuvosa	0,15	49	0,89	1
	Transição	Chuvosa	3,66	49	<0,001	<0,001
RGRc	Seca	Transição	-4,54	48	<0,001	<0,001
	Seca	Chuvosa	1,44	48	0,16	0,47
	Transição	Chuvosa	4,26	48	<0,001	<0,001

Legenda: Taxa de crescimento relativo em diâmetro (RGRd) e comprimento (RGRc). *t* = Student *t*-statistic; *df* = graus de liberdade; *P* = valor de significância; *P (ajustado)* = *P* com correção de *bonferroni* para comparações múltiplas.

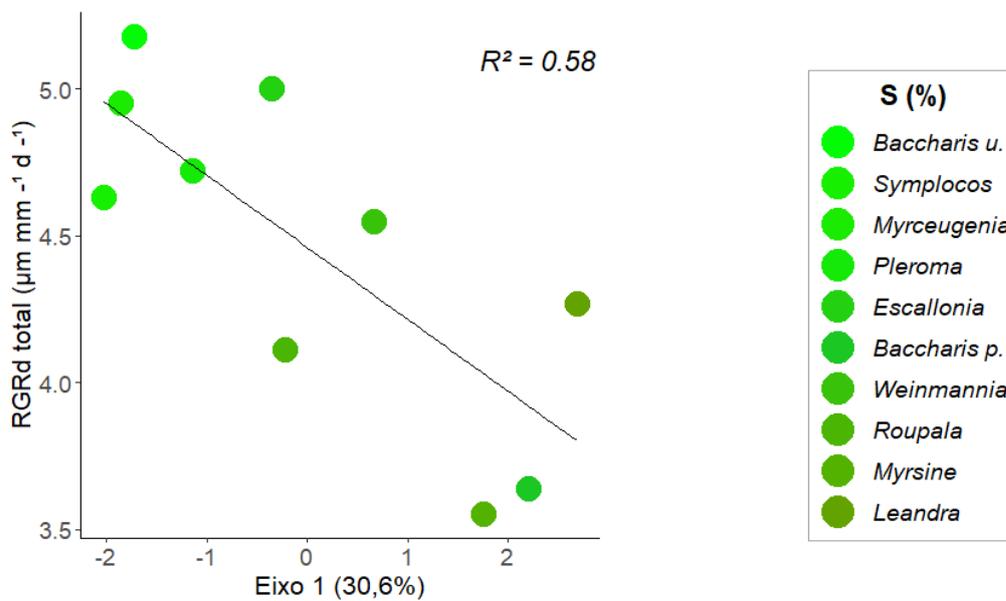
No período total, as espécies que mais cresceram foram *Baccharis u.* e *Leandra* (RGRd= $5,18 \pm 1,53$; RGRc= $6,80 \pm 4,56$, respectivamente), ao passo que *Myrsine* teve a menor taxa de crescimento (RGRd= $3,55 \pm 0,51$; RGRc= $3,60 \pm 0,59$). Avaliando a posição das espécies no *ranking* da RGR em cada estação, observamos que aquelas com maior crescimento no período total, *B. uncinela* e *Leandra*, lideram o *ranking* em períodos diferentes do ano (estação seca e transição, respectivamente), enquanto *Myrsine* se manteve na última posição do *ranking* durante todos os períodos de crescimento, exceto na transição quando ficou em penúltima com base apenas na RGRc.

2.4 Esquemas de classificação vs. performance das plantas

Com base nas análises PCA e regressão linear (SMA), observamos que algumas características e esquemas de classificação explicaram o crescimento das espécies tanto no período total, quanto entre estações. Primeiro, considerando as dimensões de variação das características, a RGRc não apresentou relação significativa com nenhum dos eixos da PCA, enquanto RGRd teve relações significativas com os eixos 1 e 7, embora este tenha contemplado apenas 2,26% da variância total das características (Tabela 8; Figuras 7 e 8). Plantas posicionadas no lado negativo do Eixo 1 - mais *tolerantes ao estresse* e à *cavitação* - apresentaram maior taxa de crescimento relativo durante as estações seca ($R^2 = 0,44$; $P = 0,037$),

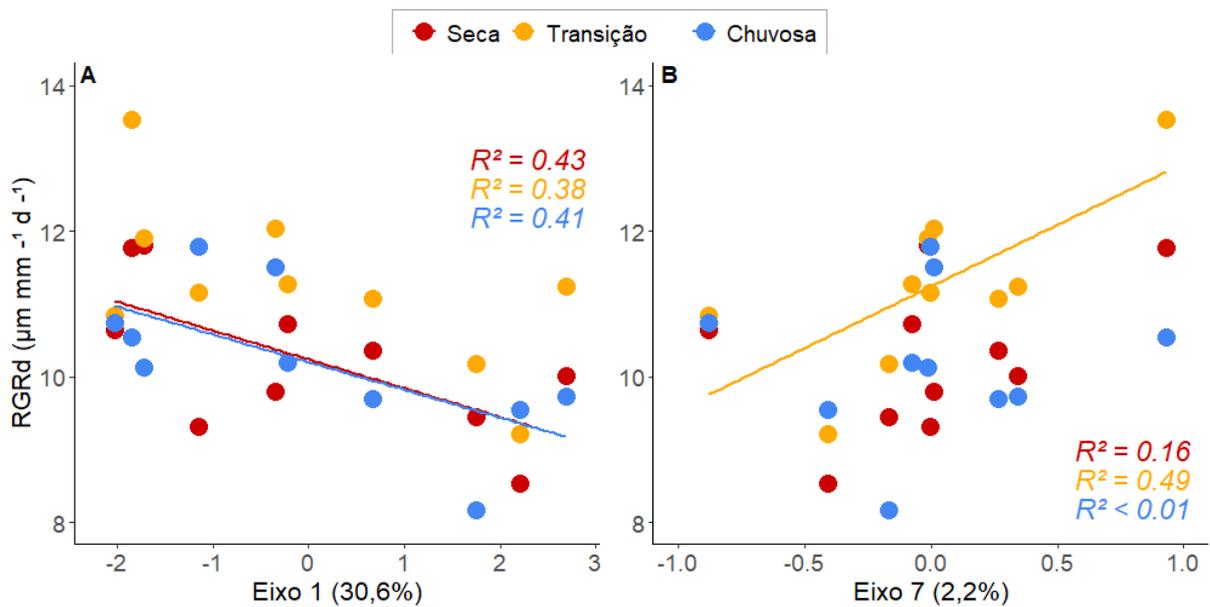
chuvosa ($R^2 = 0,41$; $P = 0,045$) e no período total ($R^2 = 0,59$; $P = 0,01$), exceto na transição seca-chuvosa em que não houve relação significativa com o eixo 1 ($R^2 = 0,39$; $P = 0,054$). Neste período, o eixo 7, composto por g_0 , C_{tlp} e Ψ_{tlp} , teve uma relação positiva com a RGRd ($R^2 = 0,50$; $P = 0,02$), indicando que plantas com folhas menos permeáveis à perda de água (menor g_0), que evitam reduções no Ψ (maior C_{tlp}) e perdem o turgor celular com Ψ menos negativo (maior Ψ_{tlp}) cresceram menos no período de transição seca-chuvosa.

Figura 7 – Relação da RGR total das plantas com os eixos da PCA para dez espécies dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise SMA da Taxa de crescimento relativo em diâmetro (RGRd) no período total com o eixo 1 da Análise de Componente Principal (PCA) ($y = -0,51x + 4,46$; $R^2 = 0,58$, $P = 0,01$). Cada ponto representa uma das 10 espécies de plantas com suas respectivas cores derivadas da classificação CSR. Quadro ao lado representando o gradiente decrescente de tolerância ao estresse (S%) das respectivas espécies. Para simplificação, as espécies estão representadas pelos seus gêneros (e inicial do epíteto específico para as espécies de *Baccharis*).

Figura 8 – Relação da RGR das plantas entre estações com os eixos da PCA para dez espécies dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise SMA da (A) Taxa de crescimento relativo das plantas entre estações em diâmetro (RGRd) com o eixo 1 da Análise de Componente Principal (PCA) (seca, $y = -0,51x + 10,23$; $R^2 = 0,43$; $P = 0,037$; chuvosa, $y = -0,51x + 10,20$; $R^2 = 0,41$; $P = 0,045$) e da (B) RGRd com o eixo 7 da PCA (transição seca-chuvosa, $y = 2,00x + 11,24$; $R^2 = 0,49$; $P = 0,023$). Cada ponto representa uma das dez espécies nas estações seca (vermelho), chuvosa (azul) e transição seca-chuvosa (amarelo). Apenas as relações significativas estão apresentadas nas equações e retas dos gráficos.

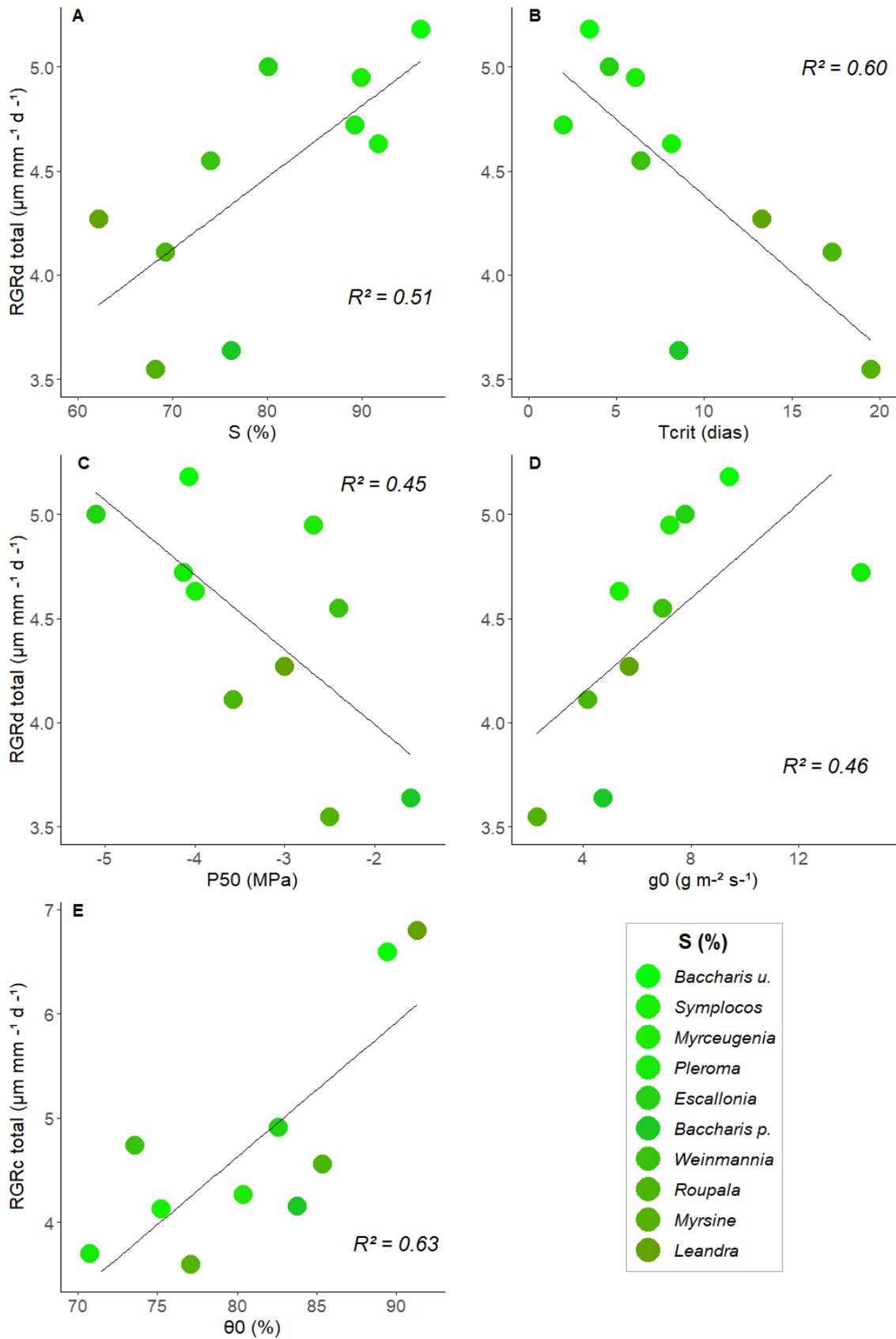
Tabela 8 – Análise SMA da RGR das plantas (total e entre estações) com os eixos da PCA para dez espécies dos Campos de Altitude.

RGR	Eixo	Estação	R^2	P	a	IC (a)		b	IC (b)	
						Inf.	Sup.		Inf.	Sup.
RGRd	1	Total	0,59	0,010	-0,52	-0,70	-0,38	4,46	4,00	4,92
		Seca	0,44	0,037	-0,52	-0,70	-0,38	10,24	9,61	10,87
		Transição	0,39	0,054	-0,52	-0,70	-0,38	11,24	10,54	11,95
		Chuvosa	0,41	0,045	-0,52	-0,70	-0,38	10,20	9,56	10,84
	7	Total	0,11	0,359	2,01	1,43	2,79	4,46	3,74	5,18
		Seca	0,16	0,249	2,01	1,43	2,79	10,24	9,39	11,09
		Transição	0,50	0,023	2,01	1,43	2,79	11,24	10,61	11,88
		Chuvosa	<0,01	0,922	2,01	1,43	2,79	10,20	9,13	11,27

Legenda: Taxa de crescimento relativo em diâmetro (RGRd) e os eixos 1 e 7 das Análise de componente principal (PCA). R^2 = coeficiente de regressão; P = valor de significância; a = coeficiente angular; b = intercepto; IC = intervalo de confiança (95%) superior e inferior. Estão apresentados apenas as relações significativas ($p < 0,05$) com a RGR total ou em pelo menos uma estação.

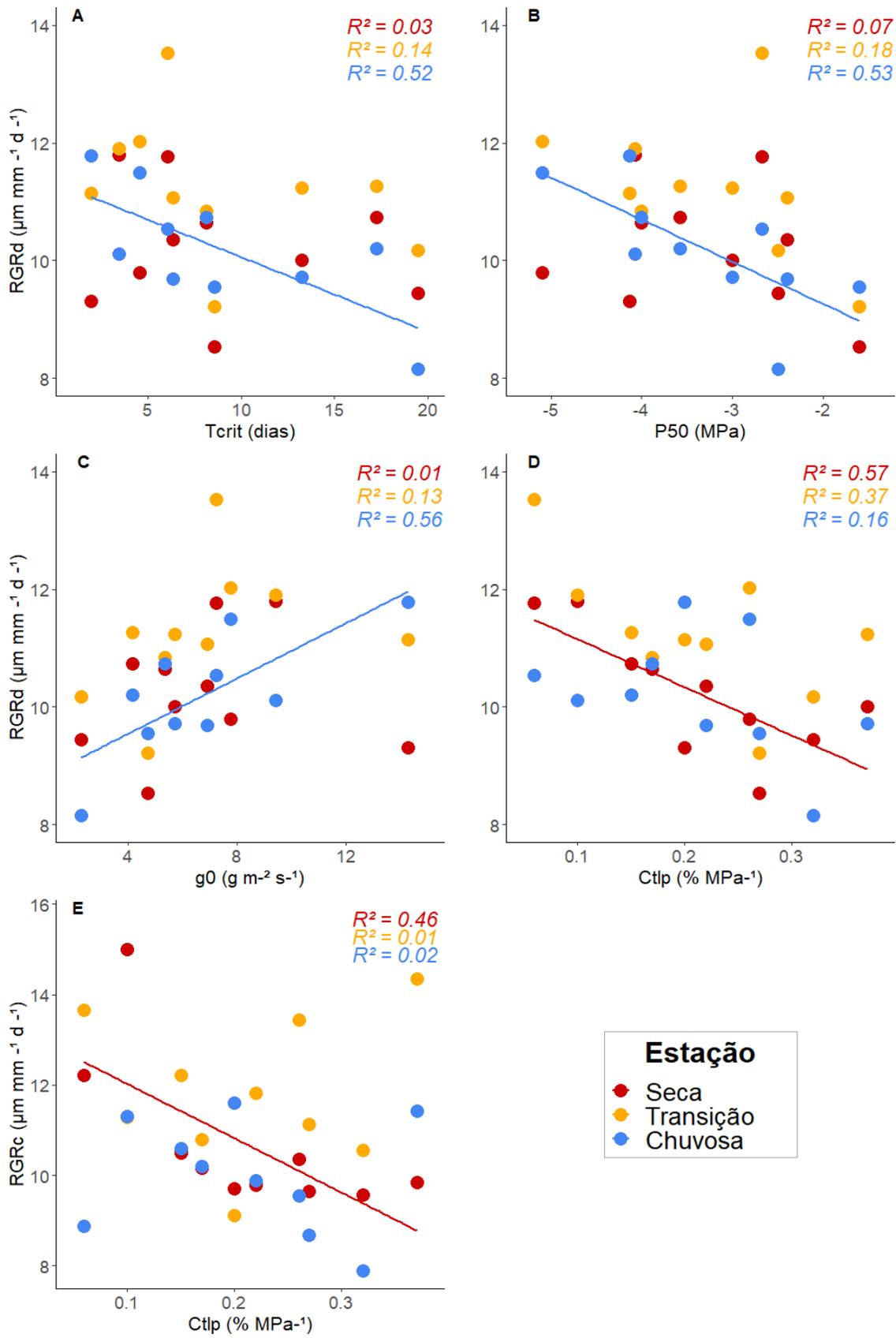
Segundo, considerando a análise SMA, observamos que a performance ecológica das plantas respondeu não só às dimensões de variação, identificadas pela PCA, mas também a alguns esquemas e características separadamente (Tabela 9; Figuras 9 e 10). No período total, a RGRc teve uma relação positiva com $\theta 0$ ($R^2 = 0,63$; $P = 0,006$), enquanto RGRd teve uma relação positiva com S% ($R^2 = 0,5$; $P = 0,021$) e $g0$ ($R^2 = 0,46$; $P = 0,032$) e negativa com P50 ($R^2 = 0,45$; $P = 0,033$) e Tcrit ($R^2 = 0,60$; $P = 0,009$). De modo similar, a RGRd durante a estação chuvosa teve uma relação negativa com P50 ($R^2 = 0,53$; $P = 0,018$) e Tcrit ($R^2 = 0,52$; $P = 0,018$) e positiva com $g0$ ($R^2 = 0,56$; $P = 0,012$), mas não teve relação significativa com a estratégia S% ($P = 0,087$). A RGR durante a estação seca foi explicada apenas pela Ctlp, apresentando uma relação negativa com ambas as métricas, RGRd ($R^2 = 0,57$, $P = 0,012$) e RGRc ($R^2 = 0,46$, $P = 0,030$). No período de transição seca-chuvosa, não houve relações significativas entre RGR e os esquemas ou características na análise SMA. Em resumo, espécies menos *tolerantes à desidratação* (*evitadoras*; maior capacitância) apresentaram menor RGR durante a estação seca. Durante a estação chuvosa e no período total, plantas mais tolerantes à cavitação (menor P50), com folhas mais permeáveis (maior $g0$), ou que levam menos tempo para atingir um nível letal de estresse hídrico (menor Tcrit) apresentaram maior RGR. Além disso, no período total também cresceram mais rápido plantas com maior *tolerância ao estresse* (S%) e aquelas com maior regulação estomática ($\theta 0$) (*i.e.* fechamento estomático com menor grau de desidratação).

Figura 9 – Relação da RGR das plantas no período total com as características e esquemas de classificação para dez espécies dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise SMA da taxa de crescimento relativo das plantas no período total em diâmetro (RGRd) ou comprimento (RGRc) com (A) Tolerância ao estresse (S) ($y = 0,08x - 1,63$; $R^2 = 0,51$; $P = 0,021$), (B) Tempo crítico (Tcrit) ($y = -0,15x + 5,78$; $R^2 = 0,60$; $P = 0,008$), (C) potencial hídrico no qual a condutividade hidráulica atinge 50% (P50) ($y = -0,86x + 1,61$; $R^2 = 0,45$; $P = 0,033$), (D) condutância cuticular (g_0) ($y = 0,27x + 2,61$; $R^2 = 0,46$; $P = 0,032$), (E) conteúdo relativo de água no qual o estômato fecha (θ_0) ($y = 0,2x - 11,35$; $R^2 = 0,63$; $P = 0,006$). Cada ponto representa uma das 10 espécies de plantas, e suas respectivas cores derivam da classificação CSR. Legenda: gradiente decrescente de tolerância ao estresse (S%) das respectivas espécies.

Figura 10 – Relação da RGR das plantas entre estações com as características e esquemas de classificação para dez espécies dos Campos de Altitude.



Legenda: Análise SMA da taxa de crescimento relativo das plantas entre estações em diâmetro (RGRd) ou comprimento (RGRc) com (A) Tcrit (chuvosa, $y = -0,15x + 11,52$; $R^2 = 0,52$; $P = 0,018$), (B) P50 (chuvosa, $y = -0,86x + 7,35$; $R^2 = 0,53$; $P = 0,018$), (C) g0 (chuvosa, $y = 0,27x + 8,35$; $R^2 = 0,56$; $P = 0,012$), (D) Ctlp (seca, $y = -15,02x + 13,86$; $R^2 = 0,46$; $P = 0,30$), (E) Ctlp (seca, $y = -9,72x + 12,30$; $R^2 = 0,57$; $P = 0,012$). Cada ponto representa uma das dez espécies nas estações seca (vermelho), chuvosa (azul) e transição seca-chuvosa (amarelo). Apenas as relações significativas estão apresentadas nas equações e retas dos gráficos.

Tabela 9 – Análise SMA da RGR das plantas entre estações com as características e esquemas de classificação para dez espécies dos Campos de Altitude.

RGR	Característica	Estação	R ²	P	a	IC (a)		b	IC (b)	
						Inf.	Sup.		Inf.	Sup.
RGRd	S	Total	0,51	0,021	0,08	0,05	0,11	-1,63	-3,78	0,52
		Seca	0,22	0,176	0,08	0,05	0,11	4,14	1,91	6,38
		Transição	0,17	0,234	0,08	0,05	0,11	5,15	2,88	7,41
		Chuvosa	0,32	0,087	0,08	0,05	0,11	4,11	1,90	6,31
	Tcrit	Total	0,60	0,009	-0,15	-0,21	-0,11	5,78	5,16	6,40
		Seca	0,03	0,627	-0,15	-0,21	-0,11	11,56	10,51	12,61
		Transição	0,14	0,292	-0,15	-0,21	-0,11	12,56	11,57	13,55
		Chuvosa	0,52	0,018	-0,15	-0,21	-0,11	11,52	10,81	12,23
	P50	Total	0,45	0,033	-0,86	-1,19	-0,62	1,61	0,52	2,69
		Seca	0,07	0,464	-0,86	-1,19	-0,62	7,38	6,06	8,71
		Transição	0,18	0,216	-0,86	-1,19	-0,62	8,39	7,10	9,67
		Chuvosa	0,53	0,018	-0,86	-1,19	-0,62	7,35	6,24	8,46
	g0	Total	0,46	0,032	0,27	0,20	0,38	2,61	1,80	3,41
		Seca	0,01	0,802	0,27	0,20	0,38	8,39	7,19	9,58
		Transição	0,13	0,306	0,27	0,20	0,38	9,39	8,29	10,49
		Chuvosa	0,56	0,012	0,27	0,20	0,38	8,35	7,53	9,17
Ctlp	Total	0,36	0,065	-9,72	-13,14	-7,11	6,52	5,64	7,40	
	Seca	0,57	0,012	-9,72	-13,14	-7,11	12,30	11,44	13,16	
	Transição	0,37	0,062	-9,72	-13,14	-7,11	13,30	12,32	14,28	
	Chuvosa	0,16	0,252	-9,72	-13,14	-7,11	12,26	11,19	13,33	
RGRc.	Ctlp	Total	0,01	0,799	-15,02	-20,95	-10,66	7,93	6,04	9,82
		Seca	0,46	0,030	-15,02	-20,95	-10,66	13,86	12,32	15,40
		Transição	0,01	0,800	-15,02	-20,95	-10,66	15,02	12,91	17,13
		Chuvosa	0,02	0,719	-15,02	-20,95	-10,66	13,18	11,36	15,00
	θ0	Total	0,63	0,006	0,20	0,15	0,27	-11,35	-16,57	-6,13
		Seca	0,20	0,193	0,20	0,15	0,27	-5,42	-10,76	-0,09
		Transição	0,39	0,054	0,20	0,15	0,27	-4,26	-9,54	1,02
		Chuvosa	0,04	0,561	0,20	0,15	0,27	-6,10	-11,44	-0,77

Legenda: Taxa de crescimento relativo em diâmetro (RGRd) e comprimento (RGRc). R² = coeficiente de regressão; P = valor de significância; a = coeficiente angular; b = intercepto; IC = intervalo de confiança (95%) superior e inferior. Estão apresentadas apenas as relações significativas (p < 0,05) com a RGR total ou em pelo menos uma estação.

3 DISCUSSÃO

Nos Campos de altitude as plantas lenhosas avaliadas exibem a estratégia ecológica S%, mas a despeito dessa convergência funcional, nós identificamos divergências no grau de *tolerância ao estresse* (62–96%) e no principal mecanismo hidráulico de resposta à seca – resistência à cavitação (P50 mais negativo) vs. capacitância (maior C_{ltp}) –, distinguindo assim duas estratégias eco-fisiológicas na comunidade: Espécies *S-tolerantes* exibem maior estratégia S%, folhas com menor conteúdo de água (maior LDMC), menor capacitância no ponto de perda de turgor (menor C_{ltp}) e *toleram a desidratação* via maior resistência do xilema à embolia (P50 mais negativo), enquanto espécies *S-evitadoras* exibem menor estratégia S%, folhas com maior conteúdo de água (menor LDMC), menor resistência à embolia (P50 menos negativo) e *evitam a desidratação* via maior liberação de água dos tecidos para o xilema (maior C_{ltp}). Dessa forma, essas estratégias eco-fisiológicas descrevem, dentro da estratégia S%, um contínuo de *tolerância ao estresse e à desidratação*, partindo do uso mais conservativo da água – *S-tolerância* – ao uso mais aquisitivo da água – *S-evitação*.

Nesse contexto, a composição de plantas S% nos Campos de altitude é compatível com as predições da teoria CSR, pois reflete as condições limitantes desse ambiente como a deficiência hídrica sazonal (GRIME; PIERCE, 2012; GRIME J.P., 1977), mas por outro lado, a existência de plantas *S-evitadoras* é incompatível com a classificação eco-fisiológica proposta por Volaire (2018, *C-evitação, S-tolerância, R-escape*). Diferente do esperado na primeira hipótese, o índice T_{crit} não teve relação com as estratégias fisiológicas, apenas com as estratégias CSR: plantas menos *tolerantes ao estresse* (menor S%) foram classificadas como menos vulneráveis à seca (maior T_{crit}), indicando uma contradição com o fato de essas espécies terem uma estratégia mais aquisitiva comparadas às demais. Diferente do esperado na segunda hipótese, T_{crit} e estratégia S% não tiveram relação com o crescimento das plantas durante a seca, apenas as estratégias fisiológicas, em que plantas menos *tolerantes à desidratação* (*S-evitadoras*) cresceram menos durante a seca, tal como esperado. Diante essas questões são discutidas em detalhes.

3.1 Estratégias eco-fisiológicas

Classificar as plantas com base em estratégias eco-fisiológicas é fundamental para entender questões como coexistência de espécies, montagem das comunidades e vulnerabilidade das plantas à seca (GRIME J.P., 1977; VOLAIRE, 2018; WESTOBY et al., 2002). Nesse sentido, o esquema de classificação CSR representa o primeiro passo ao identificar as estratégias primárias das plantas, utilizando um método simples e eficiente para quantificar C-S-R% – StrateFy – a partir de apenas três características funcionais – LA, SLA e LDMC – (PIERCE et al., 2013, 2017; PIERCE; CERABOLINI, 2018). Com base nisso, nós identificamos que as plantas lenhosas dos Campos de altitude exibem a estratégia ecológica S%, mas a despeito dessa convergência funcional, as espécies diferem no grau de *tolerância ao estresse* (62–96%). Por sua vez, o esquema de classificação fisiológico não possui um método que define quais características descrevem e quantificam o grau de *escape*, *evitação* e *tolerância*, o que representa um desafio para classificar essas estratégias diante da diversidade de mecanismos de resposta das plantas à seca (FENG et al., 2018).

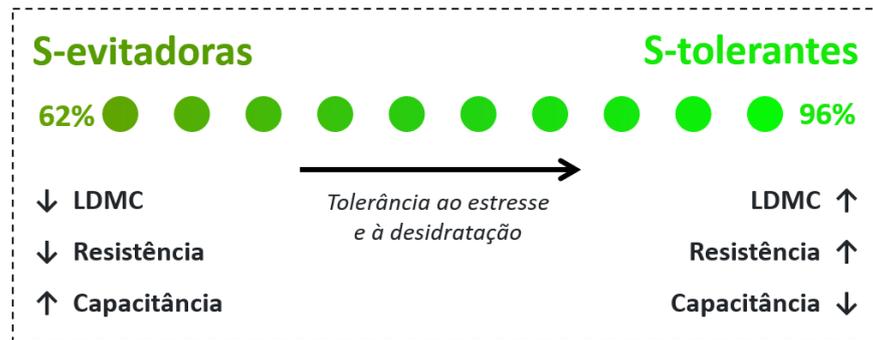
Por exemplo, as plantas podem evitar a desidratação maximizando a absorção de água (*water spenders*), minimizando a perda de água (*water savers*) ou a estocando nos tecidos e liberando para o xilema (*water savers*) (LEVITT, 1972; CHIRINO; BELLOT; SÁNCHEZ, 2011; VOLAIRE, 2018). Logo, a condutância foliar mínima (g_0), que descreve a taxa de perda de água nas folhas após o fechamento estomático, pode ser utilizada para classificar a estratégia de evitação via *water saving* (DUURSMA et al., 2019; MACHADO et al., 2021). Entretanto, o *tradeoff* entre custos e benefícios da permeabilidade foliar pode tornar essa classificação controversa, pois folhas mais permeáveis – maior g_0 – favorecem não só a saída, mas também a entrada de água através da epiderme (e.g. via cutícula ou fechamento incompleto dos estômatos) (FERNÁNDEZ et al., 2017; GUZMÁN-DELGADO; MASON EARLES; ZWIENIECKI, 2018; KERSTIENS, 1996). Logo, plantas com maior g_0 podem potencialmente absorver mais água pelas folhas (*foliar water uptake*; FWU) durante eventos de molhabilidade foliar (e.g. neblina e orvalho; BINKS et al., 2020), um mecanismo que também é utilizado para descrever a estratégia de evitação, pois permite às plantas manterem o Ψ mais positivo maximizando a absorção de água

(*water spending*) (CAVALLARO et al., 2020; MATOS et al., 2020). Assim, o *tradeoff* por trás da g_0 – potencial de perda vs. absorção de água foliar – pode tornar controversa uma classificação baseada nessa característica, pois permite classificar como *evitadoras* plantas com menor g_0 (evitam a desidratação minimizando a perda de água; *water savers*) ou maior g_0 (evitam a desidratação maximizando a FWU; *water spenders*).

Além disso, nosso resultado mostrou que a condutância mínima (g_0) e o fechamento estomático (θ_0) – outro mecanismo amplamente utilizado para descrever evitação via *water saving* (KLEIN, 2014) – não estão relacionados com o principal *tradeoff* hidráulico observado nas espécies, resistência (menor P50) vs. capacitância (maior Ctlp). Essa ausência de correlação vai ao encontro de vários trabalhos mostrando que g_0 não está ligada a outras características hidráulicas – dentro ou entre grupos funcionais – (DUURSMA et al., 2019; MACHADO et al., 2021; SCHUSTER; BURGHARDT; RIEDERER, 2017), e que durante a seca espécies menos resistentes à cavitação que regulam o Ψ – *evitadoras* – podem inclusive fechar os estômatos mais tarde comparado às demais espécies (B. ELLER et al., 2018; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017; MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2020). Isso ocorre porque espécies menos resistentes à cavitação podem ter maior capacitância (liberação de água dos tecidos para o xilema; Ctlp), o que permite evitar reduções no Ψ mesmo com maior perda de água (menor θ_0 , maior g_0). Por sua vez, espécies mais resistentes à cavitação (P50 mais negativo), mas que perdem mais água durante a seca (maior g_0 e menor θ_0), podem ultrapassar mais rápido esse limite tolerância, uma vez que essas características aceleram o processo de falha hidráulica nas plantas. Juntas, essas evidências indicam que a regulação da condutância nas folhas (e.g. via θ_0 e g_0) é um processo fisiológico independente da manutenção do Ψ e condutividade hidráulica no xilema (e.g. via Ctlp e P50), tal como observado em nossos resultados (DUURSMA et al., 2019; MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017). Portanto, embora g_0 e θ_0 sejam fundamentais para descrever o tempo necessário para as plantas atingirem a falha hidráulica durante a seca, essas características podem não ser as mais adequadas para classificar a estratégia de *evitação*, não só pela controvérsia no uso da g_0 – *water saving* vs. *spending* (via FWU) – mas principalmente porque a manutenção do Ψ – que caracteriza “*evitar a desidratação*” (LEVITT, 1972) – não depende exclusivamente dessas duas características.

Frente a essas questões, nós classificamos as estratégias fisiológicas das plantas dos Campos de altitude usando apenas o principal *trade-off* hidráulico exibido pelas espécies – resistência à cavitação (P_{50} mais negativo) vs. capacitância (maior C_{tlp}) –, e consideramos que θ_0 e g_0 não constituem as estratégias fisiológicas em si, mas sim mecanismos adicionais que mediam o tempo necessário para as plantas atingirem seus limites fisiológicos. Durante a seca, plantas mais resistentes à cavitação (menor P_{50}) podem se expor às reduções no Ψ pois conseguem manter a condutividade hidráulica no xilema sob Ψ mais negativo, o que permite *tolerar a desidratação*, enquanto plantas com maior capacitância (maior C_{tlp}) podem prevenir reduções no Ψ liberando mais água dos tecidos para o xilema, o que permite *evitar a desidratação* (via *water saving*) (KOIDE et al., 1989; TYREE et al., 1991). Nesse sentido, com base na divergência das espécies no grau de *tolerância ao estresse* (62–96%) e nas estratégias fisiológicas (*tolerância vs. evitação*), nós identificamos duas principais estratégias eco-fisiológicas coexistindo nos Campos de altitude: Espécies *S-tolerantes* exibem maior estratégia $S\%$, folhas com menor conteúdo de água (maior LDMC), maior resistência à cavitação (P_{50} mais negativo) e menor capacitância (menor C_{tlp}), enquanto espécies *S-evitadoras* exibem menor estratégia $S\%$, folhas com maior conteúdo de água (menor LDMC), menor resistência à cavitação (P_{50} menos negativo) e maior capacitância (maior C_{tlp}). Assim, essas estratégias eco-fisiológicas descrevem, dentro da estratégia $S\%$, um *trade-off* entre dois componentes fundamentais da arquitetura hidráulica das plantas (*resistência vs. capacitância*), e formam um contínuo de *tolerância ao estresse e à desidratação* partindo do uso mais conservativo da água – *S-tolerantes* – ao uso mais aquisitivo da água – *S-evitadoras* (KOIDE et al., 1989; TYREE et al., 1991).

Figura 11 – Estratégias eco-fisiológicas de 10 espécies lenhosas dos Campos de altitude.



Legenda: Os círculos representam cada uma das dez espécies distribuídas num contínuo de *tolerância ao estresse e à desidratação*. Espécies *S-evitadoras* exibem menor estratégia S%, menor LDMC (maior conteúdo de água) menor resistência à embolia e maior capacitância hidráulica. Espécies *S-tolerantes* exibem maior estratégia S%, maior LDMC (menor conteúdo de água), maior resistência à embolia e menor capacitância hidráulica. O gradiente de cores deriva da porcentagem de estratégia S% das espécies (verde mais escuro 62%; verde mais claro 96%; ver Figura 3).

Fonte: O autor (2021).

Diante disso, a existência da estratégia *S-avoidance* observada nos Campos de altitude é incompatível com a classificação eco-fisiológica proposta por Voltaire (2018; *C-avoidance*, *S-tolerance*, *R-escape*), e já foi observado em outras espécies desse e de outros ambientes com deficiência hídrica (MATOS et al., 2020; ROSADO; DE MATTOS, 2017). Isso se deve ao fato de a classificação CSR agrupar plantas *tolerantes* e *evitadoras* dentro de uma mesma estratégia ecológica, pois o mecanismo fisiológico não está explícito na definição da estratégia S% (“capacidade da espécie sobreviver em ambientes improdutivos mantendo sua performance metabólica”; GRIME J.P., 1977). De fato, é surpreendente que a classificação de Voltaire (2018) não contemple a existência de diferentes combinações eco-fisiológicas, visto que estas já estavam previstas por Grime & Pierce (2012), onde os autores apontam que as estratégias CSR descrevem qual a função ecológica primária de uma planta (e.g. *tolerar o estresse*), mas não necessariamente como essa função é executada ao longo do tempo (e.g. *tolerando* ou *evitando* a desidratação).

3.2 Relação entre Tcrit e estratégias eco-fisiológicas

Contrário à nossa primeira hipótese, espécies menos tolerantes ao estresse (menor S%) foram classificadas pelo índice Tcrit como as menos vulneráveis à seca (maior Tcrit), o que se deve ao fato de o Tcrit, assim como a estratégia S%, agrupar plantas *tolerantes* e *evitadoras* dentro de uma mesma métrica (BLACKMAN et al., 2016). Por exemplo, a resistência à cavitação (P50 mais negativo), estocagem de água no caule (V/A) e liberação de água nos tecidos para o xilema (CtIp) são mecanismos que podem descrever *tolerância* (P50 mais negativo) e *evitação via 'water saving'* (maior CtIp e V/A), mas durante a seca, todos estes podem contribuir para prolongar o tempo que as plantas levam para atingir níveis letais de desidratação (maior Tcrit) (BLACKMAN et al., 2016; GLEASON et al., 2014; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017). Portanto, como a estratégia S% exibiu uma relação negativa com CtIp e V/A e está associada a um P50 mais negativo, consequentemente espécies menos *tolerantes ao estresse e à desidratação – S-evitadoras* – foram classificadas como menos vulneráveis à seca (maior Tcrit). Ao propor o Tcrit, Blackman *et al.* (2016) destacam que o índice não pretende avaliar a contribuição relativa de cada mecanismo de uso da água, mas a resultante final destes para determinar a vulnerabilidade das plantas à seca, entretanto, é curioso que as plantas com uso mais aquisitivo dos recursos (menor S%, maior CtIp, maior V/A e P50 menos negativo) levem mais tempo para atingir níveis críticos de desidratação durante a seca. Essa questão será discutida com mais detalhes na próxima seção, avaliando o efeito de Tcrit e das estratégias eco-fisiológicas sobre o crescimento das espécies.

3.3 Esquemas de classificação explicam a performance das plantas?

3.3.1 Estratégias ecológicas CSR

Durante a estação seca, tanto as espécies *S-tolerantes* quanto as *S-evitadoras* foram capazes de continuar crescendo sob deficiência hídrica (i.e. resistência à seca *sensu* Voltaire; 2018), confirmando que a *tolerância ao estresse* (S%) permite que as plantas mantenham suas funções metabólicas em condições limitantes,

independentemente do mecanismos fisiológico (GRIME J.P., 1977). No entanto, plantas com diferentes graus de *tolerância ao estresse* (62–96%) exibiram uma performance similar apenas na capacidade de sobreviver e continuar crescendo nos Campos de altitude, pois as estratégias CSR não explicaram as diferentes taxas de crescimento das plantas. Apesar da relação positiva da estratégia S% com o crescimento total das plantas, a variação de S% foi altamente coordenada com as estratégias de *evitação* – maior Ctlp – e *tolerância* – P50 mais negativo –, o que pode superestimar a importância das estratégias CSR, comparado às estratégias fisiológicas, para descrever a performance das espécies (ROSADO; DE MATTOS, 2017). Por exemplo, mesmo com uma relação significativa entre S% e capacitância (CtIp), a estratégia S% não explicou o crescimento das plantas em nenhuma das estações, enquanto CtIp teve uma relação significativa com o crescimento na estação seca, tal como P50 na estação chuvosa. Esse resultado indica uma limitação preditiva das estratégias CSR frente às estratégias fisiológicas, o que já foi observado por outros autores (e.g. ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017).

Por exemplo, Rosado & de Matos (2017) relataram que numa comunidade vegetal de *Restinga*, um ambiente costeiro com baixa retenção de água no solo, a estratégia S% foi predominante nas 10 espécies investigadas, mas não houve relação entre *tolerância ao estresse* e a dominância das plantas, enquanto espécies com a mesma estratégia fisiológica – *evitação* – exibiram maiores graus de dominância mesmo com valores contrastantes da estratégia S% (ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017). De fato, uma diversidade de características funcionais, para além daquelas que compõe as estratégias CSR – LA, SLA e LDMC –, tem se mostrado fracos preditores de performance das plantas, como taxas de crescimento (PAINE et al., 2015; POORTER et al., 2018) e vulnerabilidade à seca (GRIFFIN-NOLAN et al., 2018), especialmente aquelas mais utilizadas em estudos ecológicos (i.e. *fashionable traits* ROSADO; DIAS; MATTOS, 2013). Isso ocorre porque estas características diferentes das hidráulicas, não estão diretamente ligadas ao uso da água nas plantas, logo, não são tão informativas sobre como as plantas respondem à seca (GRIFFIN-NOLAN et al., 2018). Além disso, as espécies podem exibir fenótipos alternativos (*alternative designs*), ou seja, diferentes combinações de características que levam uma performance similar em dada condição ambiental, como por exemplo a capacidade de *tolerar o estresse* (S%) e sobreviver à seca *evitando* ou *tolerando a desidratação* (DIAS et al., 2019; MARKS; LECHOWICZ, 2006; ROSADO; DE MATTOS, 2017).

Logo, como características fisiológicas resultam da interação daquelas mais basais na hierarquia de características (e.g. LA, SLA e LDMC), as características fisiológicas são consideradas mais integradoras (i.e. *integrative traits*) e, portanto, podem explicar como as plantas com diferentes valores de S% exibem taxas de crescimento similares (ROSADO; DE MATTOS, 2017; ROSADO; DIAS; MATTOS, 2013).

Isso não significa, entretanto, que algumas características sejam menos importantes que outras, porque na verdade as características “funcionais” refletem diferentes aspectos do “funcionamento” das plantas, o que pode ser entendido a distinção conceitual entre aquelas que descrevem padrões ou processos ecofisiológicos (*pattern vs. process traits*) (ROSADO; DIAS; MATTOS, 2013; VOLAIRE; GLEASON; DELZON, 2020). Características medidas numa dada condição ambiental, geralmente uma única vez (e.g. LA, SLA e LDMC, que compõe CSR%), identificam como a matéria e energia são alocadas no organismo (*pattern traits*), mas não a dinâmica destas ao longo do tempo (i.e. a resposta temporal das funções fisiológicas). Assim, estas características detectam apenas as estratégias primárias dos indivíduos (e.g. *tolerante ao estresse*) e qual a viabilidade destas frente aos principais filtros ambientais atuando sobre as comunidades (e.g. escassez de recursos; REICH, 2014; VOLAIRE; GLEASON; DELZON, 2020). Por outro lado, características como aquelas obtidas a partir de curvas de vulnerabilidade (e.g. P50, Ctlp, Ψ_{tlp} , θ_0 , g0) medem a trajetória das funções fisiológicas, quantificando a resposta dos organismos em condições ambientais que variam ao longo do tempo (*process traits*). Assim, estas características são capazes de identificar limites de tolerância fisiológica do organismo (e.g. P50, Ψ_{tlp}) e quais mecanismos mediam a chegada nesses limites (e.g. Ctlp, θ_0 , g0), logo, podem explicar com maior acurácia a performance das plantas (VOLAIRE; GLEASON; DELZON, 2020). Portanto, ao descrever dois diferentes aspectos dos sistemas biológicos – estrutura (*patterns*) e dinâmica (*processes*) – a importância relativa das estratégias ecológicas e fisiológicas significa que, ao invés de antagônicas, estas são na verdade complementares para investigar questões ecológicas (ROSADO; DE MATTOS, 2017; VOLAIRE; GLEASON; DELZON, 2020).

3.3.2 Estratégias fisiológicas

3.3.2.1 Estação seca

Como esperado na nossa segunda hipótese, espécies menos *tolerantes à desidratação* – *S-evitadoras* (menor Ctlp) – cresceram menos que as demais durante a estação seca, indicando que embora essa estratégia permita às plantas continuar crescendo sob deficiência hídrica (i.e. resistência à seca), esta não é suficiente para conferir maiores taxas de crescimento (i.e. maior resistência à seca) comparado às *S-tolerantes*. A capacitância hidráulica (Ctlp) é considerada um componente chave em modelos preditivos de vulnerabilidade das plantas à seca, como o índice Tcrit por exemplo (BLACKMAN et al., 2016), pois uma maior liberação de água dos tecidos para o fluxo do xilema – maior Ctlp – permite que durante a seca as plantas sejam menos dependentes da água no solo para manter suas funções fisiológicas (BORCHERT; POCKMAN, 2005; GLEASON et al., 2014; SCHOLZ et al., 2011). Entretanto, as plantas não podem *evitar a desidratação* indefinidamente, pois a capacitância permite a manutenção do Ψ e condutividade hidráulica por até alguns dias, mas não é suficiente para manter essas funções sob maiores períodos de deficiência hídrica, tornando inevitável a desidratação gradual de seus tecidos (GLEASON et al., 2014; MEINZER et al., 2009). Logo, como as secas mais intensas e/ou prolongados podem levar a grandes reduções no estoque de água das plantas, espécies que dependem mais dessas reservas internas, como as *S-evitadoras*, não conseguem manter suas funções fisiológicas por muito tempo e, conseqüentemente, crescem menos que as demais em períodos de deficiência hídrica (i.e. menor resistência à seca) (GLEASON et al., 2014; MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020).

Além da deficiência hídrica, é possível que a performance das plantas nesse período seja limitada também pelas temperaturas negativas e eventos de geadas, condições frequentes durante a estação seca e fria dos Campos de altitude (SAFFORD, 1999a; SEGADAS-VIANNA; DAU, 1965). Isso porque temperaturas negativas podem levar ao congelamento da água dentro dos tecidos vegetais,

formando cristais de gelo capazes de danificar suas células e, conseqüentemente, dificultar a expansão e divisão celular (TAIZ; ZEIGER, 2015). Sob essas condições, espécies como as *S-avoidoras*, que possuem maior conteúdo de água na folhas – menor LDMC – e mantêm o Ψ menos negativo – maior C_{tlp} , podem ser especialmente prejudicadas a partir do seguinte mecanismo: como a menor concentração de solutos na água (i.e. Ψ menos negativo) aumenta o ponto de congelamento da água dentro dos tecidos vegetais (i.e. a água congela sob temperaturas menos negativas), plantas maior conteúdo de água na folhas e que mantêm seus tecidos sob Ψ menos negativo podem ser mais vulneráveis aos danos fisiológicos quando expostas às temperaturas negativas (BRISTIEL et al., 2018; TAIZ; ZEIGER, 2015). Portanto, *evitar a desidratação* em períodos de deficiência hídrica pode representar um custo quando um outro filtro ambiental – temperaturas negativas – atua no mesmo período, visto que a manutenção do Ψ pode impedir que as plantas continuem crescendo por muito tempo durante períodos muito frios, tais como a estação seca dos Campos de altitude.

3.3.2.2 Transição seca-chuvosa

Plantas *S-avoidoras* e *S-tolerantes* exibiram suas maiores taxas de crescimento durante a transição seca-chuvosa, indicando que o aumento gradual da precipitação associado à maior disponibilidade de luz – maior radiação solar – favorece o crescimento da vegetação dos Campos de altitude, independentemente de suas estratégias eco-fisiológicas. No entanto, plantas que coordenam a estratégia *S-avoidança* com menor g_0 e Ψ_{tlp} menos negativo cresceram menos que as demais, o que é curioso, pois como estratégias mais aquisitivas conferem maior eficiência fotossintética, por exemplo, seria esperado que espécies *S-avoidoras* crescessem mais que *S-tolerantes* sob maior disponibilidade de recursos – luz e água no solo (LUSK; JORGENSEN, 2013; REICH, 2014; STERCK et al., 2014, 2012). Essa aparente contradição se deve ao significado da radiação solar para as plantas, que por um lado aumenta disponibilidade de recursos – luz – mas, quando em excesso, pode intensificar a evapotranspiração potencial (PET) e causar um estresse hídrico nas plantas, já que aumentos na PET estão diretamente relacionados a aumentos no

déficit de pressão de vapor de água na atmosfera (DPV) (GROSSIORD et al., 2020; MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020; NOVICK et al., 2016). De fato, a radiação solar foi a principal responsável pela maior PET na transição seca-chuvosa (i.e. maior seca atmosférica), o que prolongou a deficiência hídrica por pelo menos até metade desse período. Portanto, como as plantas não podem *evitar a desidratação* indefinidamente, espécies S-evitadoras que contam com os estoques internos de água para continuar crescendo sob deficiência hídrica – maior C_{tlp} – podem ter essas reservas reduzidas quando expostas à seca atmosférica mais intensa e/ou prolongada, limitando o uso dos recursos disponíveis – luz e água no solo – para otimizar a fotossíntese e o crescimento (GLEASON et al., 2014; MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020).

Nesse sentido, levando em conta que as espécies S-evitadoras que cresceram menos na transição seca-chuvosa exibiram também menor condutância mínima (g_0) e Ψ menos negativo no ponto de perda de turgor (maior Ψ_{tlp}), essas características ajudam a explicar seu menor crescimento nesse período. Por exemplo, o *trade-off* entre capacitância (C_{tlp}) e o Ψ no qual as plantas perdem o turgor (Ψ_{tlp}) já foi observado por alguns autores e está ligado ao fato de Ψ_{tlp} descrever outro limite de tolerância fisiológica, a manutenção do crescimento, uma vez que o turgor celular é essencial para divisão e expansão das células vegetais (MARÉCHAUX et al., 2018; SANTIAGO et al., 2018). Assim, é possível que plantas S-evitadoras que perdem o turgor celular mais cedo durante a seca – Ψ_{tlp} menos negativo – não consigam crescer por muito tempo na transição seca-chuvosa, um padrão similar ao observado por Maréchaux et al. (2018) em que plantas com Ψ_{tlp} menos negativo mantém o transporte de água por menos tempo durante períodos de seca. É notável, entretanto, que folhas menos permeáveis à perda de água – menor g_0 – também conferem menor crescimento num período com maior seca atmosférica, o que pode estar ligado ao *trade-off* entre custos e benefícios da permeabilidade foliar e aos eventos de neblina dos Campos de altitude, que se tornam mais frequentes com o aumento gradual da precipitação (MATOS, 2019; OLIVEIRA et al., 2014; SAFFORD, 1999a).

Quando expostas à seca atmosférica mais intensa, as plantas podem alcançar alto grau de desidratação de seus tecidos, mesmo com água disponível no solo, mas os eventos de neblina podem aliviar esse estresse hídrico reduzindo temporariamente o DPV – via maior umidade relativa do ar – e permitindo que essa água atmosférica se acumule sobre as folhas – molhabilidade foliar – e possam ser absorvidas (*Foliar water uptake*, FWU (BINKS et al., 2019). Assim, ainda que não tenhamos medido

diretamente FWU, isso pode explicar por que plantas S-avoidoras com menor g_0 crescem menos durante a transição seca-chuvosa, pois plantas com folhas menos permeáveis – menor g_0 – possuem menor potencial de absorver água pela epiderme – menor FWU – (DUURSMA et al., 2019; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013), o que limita o uso dessa fonte adicional de água atmosférica. Esse resultado vai ao encontro de vários trabalhos mostrando que durante a seca a FWU é um mecanismo fundamental para as plantas aliviarem o estresse hídrico, manter funções fisiológicas e otimizar taxas de fotossíntese e de crescimento (BINKS et al., 2019; CASSANA et al., 2016; CAVALLARO et al., 2020; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013; HOLANDA et al., 2019). Em resumo, a seca atmosférica mais intensa na transição seca-chuvosa – maior PET – faz um contrapeso à maior disponibilidade de luz e água no solo, possivelmente impedindo que plantas com estratégia mais aquisitiva – espécies que coordenam S-avoidância com menor g_0 e Ψ_{tlp} menos negativo – alcancem seu maior potencial de crescimento, visto que estas não conseguem manter um Ψ favorável por muito tempo durante a seca

3.3.2.3 Estação chuvosa

Curiosamente, na estação chuvosa as espécies avaliadas exibiram em média taxas de crescimento similares às taxas da estação seca, mesmo com balanço hídrico climático positivo (precipitação > evapotranspiração potencial). Isso pode estar ligado à maior frequência de nuvens e eventos neblina nos Campos de altitude, condições climáticas que caracterizam ambientes montanhosos e ocorrem com maior frequência, intensidade e duração na estação chuvosa deste ambiente (MATOS, 2019; OLIVEIRA et al., 2014; SAFFORD, 1999a). Por um lado, essas condições resultam em redução do DPV e fontes alternativas de água atmosférica, que favorecem a performance das plantas, mas por outro também são capazes de limitar a taxa fotossintética das plantas a partir dos seguintes mecanismos (BERRY; GOLDSMITH, 2020). As partículas de água em suspensão na atmosfera podem difundir a radiação solar – luz difusa – que incide sobre as folhas (i.e. menor disponibilidade de luz) e/ou se acumular sobre a superfície das folhas – molhabilidade

foliar – que, embora possa favorecer a absorção de água foliar (FWU), cria também uma barreira para a absorção de CO₂ por este se difundir mais lentamente na água que no ar (BRODERSEN et al., 2008; EARLES et al., 2017; URBAN et al., 2014). Assim, essas condições ambientais – luz difusa e molhabilidade foliar – poderiam explicar porque as espécies reduziram em média suas taxas de crescimento durante a estação chuvosa, o que é compatível com vários trabalhos mostrando que tais condições podem limitar a performance das plantas independentemente de suas estratégias eco-fisiológicas (BERRY; GOLDSMITH, 2020; DAWSON; GOLDSMITH, 2018). No entanto, avaliando a performance entre as estratégias, espécies *S-evitadoras* – P50 menos negativo – e aquelas com menor g₀ cresceram menos que as demais, indicando que a limitação no crescimento das espécies na estação chuvosa pode estar associada a outros fatores para além da escassez de luz e CO₂, visto que essas características – P50 e g₀ – são diretamente ligadas ao uso da água nas plantas (BRODRIBB, 2017; DUURSMA et al., 2019).

Por exemplo, em maiores escalas de tempo (e.g. anual, mensal) o balanço hídrico num dado ambiente (PPT-PET) está de fato correlacionado com o DPV, porém, como a distribuição das chuvas não é uniforme e o DVP é altamente responsivo às variações de temperatura, essas métricas – balanço hídrico e DPV – podem variar de modo independente em menores escalas de tempo (e.g. semanal, diária) (GROSSIORD et al., 2020; NOVICK et al., 2016). Nesse sentido, levando em conta que os valores de PET observados em nosso trabalho representam a média mensal, ainda que a PET seja moderada na estação chuvosa é possível que em dias mais quentes e secos (i.e. intervalos das chuvas e eventos de neblina) ocorra períodos com DPV alto durante o dia ou vários dias (*dry spells*), em especial quando a temperatura atinge seus valores máximos. Isso é compatível com o observado por outros autores mostrando que, mesmo com água disponível no solo, curtos períodos de maior DPV são suficientes para limitar a performance ecofisiológica das plantas, visto que o DPV representa uma segunda e principal origem de estresse hídrico para as plantas (i.e. seca atmosférica) (FONTES et al., 2018; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; NOVICK et al., 2016; ROSADO et al., 2016; YUAN et al., 2019). Assim, isso pode explicar, de modo mais mecanístico que a escassez de luz e CO₂, o fato de espécies *S-evitadoras* – menos tolerantes à cavitação (P50 menos negativo) – terem crescido menos na estação chuvosa. Quando DPV é muito alto, a taxa de transpiração

nas plantas pode exceder sua capacidade de transporte de água, induzindo a cavitação do xilema e consequente falha hidráulica, logo, espécies que perdem a condutividade hidráulica com menor grau de desidratação – *S-evitadoras* (P50 menos negativo) – mantêm suas funções fisiológicas por menos tempo durante período de maior DPV, pelo menos até recuperarem um status hídrico mais favorável (MCDOWELL et al., 2018).

Além disso, as espécies que perdem menos água após fecharem os estômatos – menor condutância mínima (g_0) – também crescem menos nesse período, tal como na transição seca-chuvosa, mas nesse caso independentemente de suas estratégias eco-fisiológicas (i.e. *S-evitadoras* ou *S-tolerantes* que exibem menor g_0 cresceram menos). Assumindo que a seca atmosférica – maior DPV – é o principal limitante ao crescimento das plantas durante a estação chuvosa, esse resultado reforça a existência do *trade-off* por trás da g_0 – potencial de perda vs. absorção de água foliar (FWU) –, indicando que quando fontes alternativas de água estão mais disponíveis, como a neblina na estação chuvosa, folhas mais permeáveis podem ser favorecidas mesmo em períodos com maior seca atmosférica. De fato, o mecanismo de FWU se torna mais propício quando há maior alternância entre condições atmosféricas contrastantes – seca vs. neblina – por conta da inversão do gradiente de Ψ entre planta-atmosfera. Por exemplo, após períodos de maior DPV as plantas podem alcançar alto grau de desidratação de seus tecidos, mesmo com água disponível no solo (FONTES et al., 2018; GROSSIORD et al., 2020), e quando esses períodos são seguidos de eventos de neblina, o Ψ na planta pode ficar mais negativo que na atmosfera, favorecendo a entrada de água nas folhas (BERRY et al., 2019; BINKS et al., 2020; OLIVEIRA et al., 2014). Portanto, faz sentido que espécies com menor g_0 tenham crescido menos na estação chuvosa, visto que estas são menos capazes de usar fontes atmosféricas de água para aliviar o estresse hídrico após períodos de maior DPV.

3.3.2.4 Crescimento total

No período de crescimento total das plantas, espécies *S-avoidoras* (menor S% e P50 menos negativo) cresceram menos que *S-tolerantes* (maior S% e P50 mais negativo). Esse resultado reflete o papel central da seca nos Campos de altitude, pois as espécies *S-avoidoras* perdem sua condutividade hidráulica mais cedo durante a seca (P50 menos negativo), o que não permite que estas cresçam por muito tempo quando expostas a secas mais intensa e/ou prolongadas, como as que ocorrem neste ambiente. Em outras palavras, embora as plantas reduzam seu crescimento sob estresse hídrico independentemente de suas estratégias (e.g. estações seca e chuvosa), quando avaliamos a relação estratégia-performance as espécies *mais tolerantes ao estresse e à desidratação* – *S-tolerantes* – crescem mais que as *S-avoidoras* porque conseguem manter funções fisiológicas por mais tempo durante a seca, resultando em maior crescimento total. Assim, nossos resultados reforçam que a relação estratégia-performance das plantas é mediada pelas condições e recursos disponíveis, pois caso estas sejam desfavoráveis para atender o ponto ótimo de funcionamento do organismo, seu potencial de crescimento não será alcançado (LAUGHLIN; MESSIER, 2015; REICH, 2014; VIOLLE et al., 2007). Logo, como as estratégias mais aquisitivas conferem maior demanda metabólica por recursos e menor tolerância às condições ambientais (GRIME J.P., 1977; TILMAN, 1985), embora plantas *S-avoidoras* possam crescer mais que *S-tolerantes* em condições ótimas (i.e. *crescimento potencial*), essas crescem menos nas condições limitantes dos Campos de altitude (i.e. *crescimento realizado*). De fato, outros trabalhos já relataram que plantas com estratégia mais aquisitiva – folhas menos densas (BRISTIEL et al., 2018), menor tolerância à cavitação (RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2020) e maior capacidade fotossintética (COLESIE; STANGL; HURRY, 2020; GRADY et al., 2013) – crescem menos que as demais quando submetidas a condições e recursos limitantes, tais como deficiência hídrica e extremos de temperatura. Portanto, faz sentido que exista um *trade-off* entre crescimento-sobrevivência quando há condições favoráveis para às plantas alcançarem seu potencial metabólico, como em florestas tropicais úmidas (ELLER et al., 2018; REICH, 2014; WRIGHT et al., 2010), mas não em condições limitantes como nos Campos de altitude (BRISTIEL et al., 2018; COLESIE; STANGL; HURRY, 2020; GRADY et al., 2013; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2020), visto que as estratégias que conferem maior sobrevivência também conferem maior crescimento sob estresse hídrico (i.e. maior resistência à seca).

Para além das estratégias eco-fisiológicas *S-avoidance* e *S-tolerance*, outras duas características hidráulicas também explicaram a performance final das plantas nos Campos de altitude. Espécies com menor fechamento estomático (menor θ_0) e menor condutância mínima (menor g_0) cresceram menos que as demais, independentemente do grau de *tolerância ao estresse e à desidratação*. De acordo com a literatura, plantas que fecham os estômatos mais tarde durante a seca (menor θ_0) levam menos tempo para atingir níveis letais de desidratação, já que isso reduz a margem de segurança hidráulica entre o ponto em que o estômato fecha (Ψ ou conteúdo relativo de água) e seu limite crítico de tolerância fisiológica (e.g. P50) (BLACKMAN et al., 2016; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017; MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017). Logo, embora essa menor margem de segurança permita maior assimilação de CO₂ durante a seca (KLEIN, 2014), isso também pode resultar em um Ψ desfavorável para converter o carbono assimilado em maiores taxas fotossintéticas, impedindo que espécies com menor θ_0 cresçam por muito tempo em ambientes com secas prolongadas, como nos Campos de altitude. Após o fechamento estomático, plantas com menor condutância mínima (menor g_0) podem adiar a desidratação durante a seca minimizando a perda de água pelas folhas, (BLACKMAN et al., 2016; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017; MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017), entretanto, como foi discutido, isso confere também menor potencial para absorver água pelas folhas e aliviar o estresse hídrico durante eventos de neblina (DUURSMA et al., 2019; KERSTIENS, 1996). Consequentemente, folhas menos permeáveis (menor g_0) podem também dificultar a reidratação via LWU e limitar a manutenção de um Ψ favorável ao crescimento em ambientes com condições contrastantes, como períodos de seca com eventos frequentes de molhabilidade foliar, o que é compatível com o observado em outros ambientes secos (CAVALLARO et al., 2020; HOLANDA et al., 2019).

Por fim, nossos resultados reforçam que as espécies podem exibir fenótipos alternativos (i.e. diferentes combinações de características que resultam numa performance final similar em dada condição ambiental), visto que θ_0 e g_0 explicaram o crescimento total das plantas independentemente das estratégias *S-tolerance* e *S-avoidance*. Alguns autores propõem que a hierarquia de características é o mecanismo por trás da existência de fenótipos alternativos (DIAS et al., 2019; ROSADO; DE MATTOS, 2017), em que aquelas mais basais (e.g. LA, SLA e LDMC) podem se coordenar de diferentes formas para determinar o fenótipo indivíduo, de modo que as

características fisiológicas resultantes da interação entre estas são mais integradoras, responsivas e, portanto, descrevem melhor a performance final do indivíduo (DIAS et al., 2019; ROSADO; DE MATTOS, 2017; VIOLLE et al., 2007). Por um lado, isso de fato pode explicar, por exemplo, como duas espécies com valores mínimo e máximo de *tolerância ao estresse* ($S\%$) – *Leandra* (62%) e *B. uncinella* (96%) – exibiram um crescimento total similar, pois estas são as que fecham os estômatos mais cedo durante a seca (maior θ_0). Por outro lado, o fechamento estomático (θ_0), tal como a condutância mínima (g_0), explicaram crescimento total das plantas de modo independente inclusive do grau de *tolerância à desidratação* (i.e. variação de P50), visto que *Leandra* e *B. uncinella*, por exemplo, também exibem estratégias fisiológicas contrastante (*S-avoidance* e *S-tolerance*, respectivamente).

Em outras palavras, isso significa que várias das características que ocupam posições acima na hierarquia podem explicar a performance final das espécies de modo independente umas das outras (i.e. não coordenadas entre si; e.g. θ_0 , g_0 , P50). Possivelmente, isso se deve ao desacoplamento de funções hidráulicas nas plantas, porque a regulação da condutância nas folhas (via θ_0 e g_0) pode ser independente da manutenção do Ψ e condutividade hidráulica no xilema (via C_{tlp} e P50), tal como observado aqui e em outros trabalhos (B. ELLER et al., 2018; DUURSMA et al., 2019; MARTIN-STPAUL; DELZON; COCHARD, 2017; MARTÍNEZ-VILALTA; GARCIA-FORNER, 2017; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2020). Nesse sentido, mesmo que características fisiológicas sejam mais integradoras e responsivas comparado àquelas mais basais na hierarquia, essas também podem se coordenar de diferentes formas para otimizar as funções hidráulicas das plantas em dada condição ambiental. Portanto, isso indica que, para além da hierarquia de características, o desacoplamento de funções hidráulicas nas plantas representa um mecanismo adicional mediando a existência de fenótipos alternativos. Nesse contexto, nossos resultados ampliam o entendimento sobre o papel dos fenótipos alternativos para a coexistência de espécies (DIAS et al., 2019), pois esse mecanismo pode se tornar especialmente importante para aumentar a diversidade funcional em ambientes com condições contrastantes, como seca atmosférica e fontes alternativas de água.

3.3.3 Tempo crítico (Tcrit)

Contrário à nossa segunda hipótese, espécies classificadas como menos vulneráveis à seca (maior Tcrit) cresceram menos num ambiente com deficiência hídrica sazonal, o que representa uma aparente contradição. Segundo o índice Tcrit, após as plantas fecharem os estômatos, aquelas com maior capacitância (Ct_{lp}) e menor condutância mínima (g₀) são capazes de adiar o processo de falha hidráulica (i.e. são menos vulneráveis à seca) (BLACKMAN et al., 2016), entretanto, espécies com pelo menos uma dessas características cresceram menos em todas as estações avaliadas (seca, chuvosa e transição). Esse resultado se deve ao fato de o Tcrit agrupar mecanismos fisiológicos distintos numa mesma métrica, tal como a teoria CSR, mas como a viabilidade destes depende de condições ambientais mais específicas, as espécies podem ser erroneamente classificadas como menos vulneráveis à seca (BOANARES et al., 2020; PIVOVAROFF et al., 2016). Por exemplo, sob estresse hídrico, planta com estratégias mais aquisitiva da água – *S-evitadoras* (maior Ct_{lp}) – não conseguem manter suas funções fisiológicas por muito tempo, logo, estas são na verdade mais vulneráveis quando expostas às secas mais intensa e prolongada, tal como nos Campos de altitude (GLEASON et al., 2014; MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020; PIVOVAROFF et al., 2016).

Além disso, a limitação preditiva do Tcrit se deve ainda ao *trade-off* por trás da condutância mínima (g₀), pois uma menor g₀ pode também limitar a capacidade de reidratação foliar quando períodos de seca são seguidos por eventos de molhabilidade foliar (e.g. neblina). Logo, embora não tenhamos medido diretamente a absorção de água pelas folhas (FWU), esse *trade-off* pode explicar por que espécies com menor g₀ foram classificadas como menos vulneráveis à seca – menor Tcrit – mas cresceram menos nos Campos de altitude. De fato, a negligência da via inversa de absorção de água nas plantas (i.e. Contínuo Atmosfera–Planta–Solo) é apontada como uma das principais causas de inconsistências nos modelos que buscam prever a vulnerabilidade das plantas à seca (BOANARES et al., 2020). Ao propor o índice Tcrit, Blackman et al (2016) destacaram que o modelo não pretende avaliar a contribuição relativa dos diferentes mecanismos de uso da água para a vulnerabilidade das plantas à seca, porém, nossos resultados mostram que essa mescla de estratégias

fisiológicas distintas numa mesma métrica, bem como a negligência do Contínuo Atmosfera–Planta–Solo, são exatamente as causas da discrepância entre as predições do *Tcrit* e a performance observada das plantas dos Campos de altitude.

3.4 Esquemas de classificação explicam a montagem da comunidade?

Um padrão bem conhecido na literatura é que plantas lenhosas com diferentes estratégias fisiológicas, como *evitação* e *tolerância*, podem sobreviver e coexistir mesmo em ambientes secos, que restringem a diversidade funcional (ACKERLY, 2004; MATOS et al., 2020; MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020; PIVOVAROFF et al., 2016; ROSADO; DE MATTOS, 2010). Nos Campos de altitude, nós observamos que isso ocorre porque as espécies compartilham a estratégia ecológica mais viável para lidar com a seca, a *tolerância ao estresse* (S%), o que é compatível com outros trabalhos (MATOS et al., 2020; ROSADO; DE MATTOS, 2017) e reforça a capacidade da teoria CSR em descrever padrões de coexistência e detectar os principais filtros ambientais atuando sobre as comunidades (GRIME; PIERCE, 2012; GRIME J.P., 1977). Por outro lado, nosso resultado mostrou também que a estratégia S% não é capaz de explicar as diferenças de performance (i.e. crescimento) das espécies neste ambiente, reforçando a limitação da teoria CSR em prever os mecanismos de montagem das comunidades (ROSADO; DE MATTOS, 2017). No contexto de montagem das comunidades, essa limitação se deve à existência de dois níveis de filtragem ambiental que atuam sobre os organismos, determinando, primeiro, a composição de espécies na comunidade e, em seguida, quais destas exibem uma melhor performance e se tornam dominantes (CINGOLANI et al., 2007; KEDDY, 1992; ROSADO; DE MATTOS, 2017). Em um aprimoramento dessa ideia, Grime & Pierce (2012) propõem a hipótese do *twin-filter model*, em que o primeiro filtro seleciona as estratégias CSR viáveis em dada condição ambiental, determinando quais espécies podem coexistir frente às principais pressões evolutivas atuando na comunidade (*CSD filter*, C: competição; S: estresse; D: distúrbio), enquanto o segundo filtro (*proximal filter*) seleciona características que não constituem as estratégias primárias de alocação de recursos, mas estão ligadas a mecanismos mais específicos que podem favorecer a performance das espécies para além da sobrevivência.

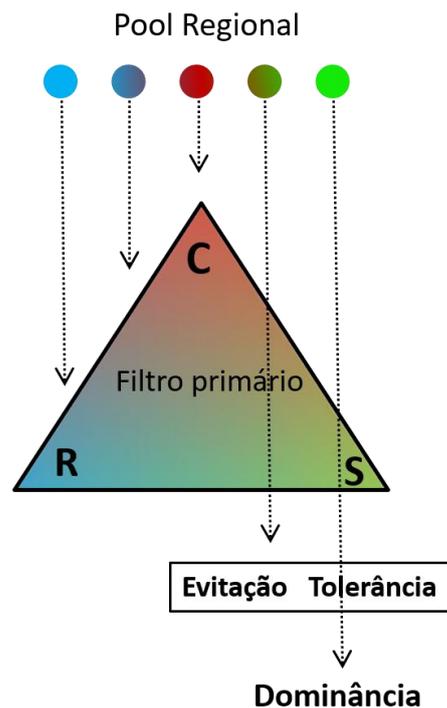
Nesse sentido, a teoria CSR é eficaz em prever a performance das plantas quando diferentes estratégias CSR coexistem, como em ambientes mais amenos (CERABOLINI et al., 2016; DE PAULA et al., 2015), enquanto que em ambientes limitantes, onde as plantas exibem valores próximos de CSR%, essas estratégias não são suficientes para explicar a performance diferencial das espécies, tal como observado aqui e por outros autores (ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017). Isso significa que o poder preditivo da teoria CSR está condicionado à diversidade de estratégias ecológicas na comunidade, de modo que, quando os filtros ambientais levam à convergência nas funções primárias das plantas (i.e. C-S-R), as estratégias fisiológicas podem descrever com maior acurácia a performance das espécies (ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017). Assim, nosso resultado é compatível com a ideia do *twin-filter model*, pois mostra ainda que dentre as espécies com estratégia S%, aquelas com menor *tolerância à desidratação* (S-*evitadoras*) crescem menos nos Campos de altitude e, portanto, são menos viáveis. No entanto, é curioso que plantas *evitadoras* sejam mais viáveis que as *tolerantes* em ambientes com solos arenosos e menor precipitação anual média (MAP; Campos de altitude = 2400mm), como por exemplo Restinga (espécies *evitadoras* são dominantes sob MAP = 1200mm) e *Mountain sandstone fynbos* (*evitadoras* crescem mais sob MAP = 1100mm) (ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017; WEST et al., 2012).

De modo similar, Méndez-Toribio et al. (2020) observaram numa floresta tropical seca que espécies *evitadoras* – menor LDMC e P50 e Ψ_{tlp} menos negativos – exibem menor dominância em áreas com solos mais úmidos, porém com maior aridez atmosférica – maior PET e/ou DPV –, e dominam áreas com solo mais secos e menor aridez atmosférica, onde espécies *tolerantes* são mais raras. Isso ocorre porque, como as espécies *evitadoras* são menos resistentes à seca comparado às *tolerantes*, estas crescem menos quando a seca é mais intensa – no solo e/ou atmosfera – e otimizam seu crescimento durante períodos mais favoráveis através de seu uso mais aquisitivo da água (MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020). Porém, quando períodos de maior disponibilidade de recursos coincidem com uma maior seca atmosférica, como nos Campos de altitude (i.e. água na estação chuvosa e luz na transição seca-chuvosa), todos os períodos se tornam desfavoráveis para plantas *evitadoras*, fazendo com que seu menor crescimento esperado para a estação seca não possa ser compensado nos períodos subsequentes, resultando numa performance reduzida comparada às *tolerantes à desidratação*. (MÉNDEZ-TORIBIO

et al., 2020). Com base nisso, estes autores propõem que a estratégia fisiológica mais viável em dada condição ambiental depende da origem do estresse hídrico, ou seja, se o principal fator limitante é a seca no solo ou na atmosfera (MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020).

Nesse contexto, faz sentido que uma estratégia mais conservativa da água – *tolerância* – seja mais viável para lidar com a seca atmosférica dos Campos de altitude, por exemplo, enquanto uma estratégia mais aquisitiva da água – *evitação* – se torna mais viável em ambientes com baixa retenção de água no solo, pois permite às plantas aproveitar melhor os pulsos de água disponível no solo via maior absorção e/ou estocagem de água (ROSADO; DE MATTOS, 2010, 2017; WEST et al., 2012). Em resumo, nossos resultados reforçam a hipótese de que a origem do estresse hídrico – solo vs. atmosfera – pode selecionar estratégias fisiológicas distintas, o que representa uma nova perspectiva sobre os mecanismos de montagem das comunidades vegetais (MÉNDEZ-TORIBIO et al., 2020). Por exemplo, aplicando a ideia do *twin-filter model* em ambientes secos (Figura 12), o estresse hídrico pode representar o primeiro nível de filtragem para plantas lenhosas (*CSD filter*), determinando que apenas espécies mais *tolerantes ao estresse* (S%) podem sobreviver e coexistir, enquanto origem do estresse hídrico pode representar o segundo nível de filtragem (*proximal filter*), determinando qual estratégia eco-fisiológica é mais viável, *S-evitação* ou *S-tolerância* (GRIME; PIERCE, 2012).

Figura 12 – Esquema ilustrativo da filtragem ambiental sobre as estratégias eco-fisiológicas das plantas lenhosas dos Campos de altitude.



Legenda: Os círculos representam um pool regional de espécies hipotéticas com diferentes graus das estratégias C% (vermelho) S% (verde) e R% (azul). As setas pontilhadas representam a trajetória das espécies frente aos filtros ambientais de um dado ambiente. O triângulo representa o primeiro filtro ambiental selecionando as estratégias CSR viáveis para a sobrevivência das espécies. O retângulo representa o segundo filtro ambiental selecionando as estratégias fisiológicas *evitação* ou *tolerância* mais viáveis para as espécies alcançarem maior crescimento e/ou dominância.

Fonte – O autor (2021) adaptado de Grime & Pierce (2012).

Para além das estratégias eco-fisiológicas *S-evitação* e *S-tolerância*, o fato de a condutância mínima (g_0), por exemplo, não estar necessariamente associada a grupos funcionais (DUURSMA et al., 2019; MACHADO et al., 2021; SCHUSTER; BURGHARDT; RIEDERER, 2017), indica que o *trade-off* por trás dessa característica pode estar ligado ao terceiro nível de filtragem ambiental, já que o ‘filtro proximal’ consiste na prática em uma série de filtros mais específicos atuando sobre as comunidades (GRIME; PIERCE, 2012). Por exemplo, alguns trabalhos de revisão mostram que g_0 não está relacionada aos gradientes de evapotranspiração potencial (DUURSMA et al., 2019; SCHUSTER; BURGHARDT; RIEDERER, 2017), o que tem levado alguns desses autores a questionar em quais condições ambientais essa característica exerce um papel adaptativo para as plantas. Com base em nossos resultados, nós apontamos que o *trade-off* por trás da g_0 – potencial de perda vs.

absorção de água foliar – pode ser chave para esse entendimento, mostrando que folhas mais permeáveis podem ser favorecidas em ambientes com maior seca atmosférica quando fontes de água na atmosféricas também são mais disponíveis, o que é compatível com os altos valores de g_0 observado por Kerstiens (1996) em árvores de ambientes de maior altitude. Assim, em ambientes com essas condições atmosféricas contrastantes, a disponibilidade de fontes alternativas de água pode representar o terceiro nível de filtragem, determinando que, após as espécies *S-tolerantes* serem favorecidas sob maior seca atmosférica, as *S-tolerantes* com folhas mais permeáveis (maior g_0) são as espécies mais viáveis nesse tipo de ambiente. Diante disso, trabalhos futuros podem investigar melhor essas hipóteses de modo a ampliar o entendimento sobre a vulnerabilidade de plantas e sobre a teoria de montagem das comunidades.

CONCLUSÃO

Nos Campos de altitude as plantas lenhosas coexistem a partir de duas estratégias eco-fisiológicas: espécies *tolerantes ao estresse* (S%) que evitam (*S-evitadoras*) ou toleram a desidratação (*S-tolerantes*), visto que a estratégia S% não distingue os mecanismos fisiológicos de resposta à seca. Como esperado na primeira hipótese, as espécies menos *tolerantes ao estresse* são menos *tolerantes à desidratação – S-evitadoras* (menor S%, P50 menos negativo, maior Ctlp e V/A). No entanto, diferente do esperado, espécies *S-evitadoras* foram classificadas pelo *Tcrit* como menos vulneráveis à seca (maior *Tcrit*), já que este índice é composto de mecanismos de *tolerância* e *evitação*, mas confere um peso maior ao segundo (i.e. maior Ctlp, V/A e P50 mais negativo = maior *Tcrit*).

Contrário à segunda hipótese, *Tcrit* e estratégia S% não explicaram o crescimento das espécies, diferentes das estratégias fisiológicas, pois ao agrupar mecanismos fisiológicos distintos numa mesma métrica (*Tcrit* e S%), não detectam a contribuição relativa destes mecanismos para a performance das plantas. Como esperado na segunda hipótese, plantas com estratégia mais aquisitiva da água – *S-evitadoras* – cresceram menos que plantas com estratégia mais conservativa – *S-tolerantes* – nos Campos de altitude, pois embora *S-evitadoras* possam crescer mais em condições ótimas (i.e. maior crescimento potencial), comparado às *S-tolerantes*, essas não conseguem manter suas funções fisiológicas por muito tempo em condições limitantes e, conseqüentemente, crescem menos (i.e. menor crescimento realizado). Além disso, dentre as espécies *S-evitadoras* ou *S-tolerantes*, aquelas com menor regulação estomática (menor θ_0) e menor potencial de absorver água pelas folhas (menor g_0) também cresceram menos que as demais, visto que, independentemente de suas estratégias eco-fisiológicas, essas características podem acelerar a desidratação ou limitar a reidratação das plantas sob condições atmosféricas contrastantes – seca e fontes alternativas de água – e assim limitar o crescimento das espécies.

Diante disso, esses resultados destacam duas questões centrais do nosso trabalho. Primeiro, as diferentes combinações de mecanismos de uso da água observadas nos Campos de altitude ilustrando o desafio em classificar as estratégias fisiológicas na ausência de um método padronizado que define quais características

descrevem o grau de *escape*, *evitação* e *tolerância*, reforçando também a necessidade de considerar a existência de fenótipos alternativos e a via inversa de absorção de água nas plantas (i.e. Contínuo Atmosfera–Planta–Solo). Segundo, agrupar estratégias fisiológicas distintas numa mesma métrica pode ser útil até certo ponto, como para detectar os principais filtros ambientais atuando sobre as comunidades (*CSD filters*; GRIME; PIERCE, 2012), entretanto, isso também limita o poder preditivo dos esquemas de classificação, como Tcrit e CSR, em ambientes que restringem a diversidade funcional, casos em que estratégias eco-fisiológicas específicas descrevem melhor a performance das plantas (ROSADO; DE MATTOS, 2017). Ao investigar essas duas questões fundamentais, nosso trabalho amplia a diversidade de estratégias eco-fisiológicas proposta por Volaire (2018) e o entendimento sobre a importância relativa das estratégias ecológicas e fisiológicas das plantas, o que contribui para aperfeiçoar os esquemas de classificação e descrever melhor os mecanismos de montagem das comunidades e a vulnerabilidade de plantas à seca.

No atual cenário de mudanças climáticas, esse conhecimento se torna especialmente importante para prever possíveis perdas de espécies e alterações na estrutura e dinâmica das comunidades vegetais. Segundo as projeções para a região sudeste do Brasil e áreas montanhosas do Rio de Janeiro, especificamente, o clima ficará mais quente e seco até o fim do século XXI, levando os eventos de neblina a ocorrerem em maiores altitudes (*cloud uplift*) (BITTENCOURT et al., 2019; CHOU et al., 2014; LYRA et al., 2018; SILVA et al., 2014). Conseqüentemente, o menor acesso à essa fonte atmosférica de água pode agravar ainda mais os efeitos da seca atmosférica sobre a vegetação desses ambientes, em particular para as plantas *S-evitadoras* que exibem menor regulação estomática (menor θ_0) e menor potencial de absorver água pelas folhas (menor g_0). Com base nisso, nós recomendamos que espécies com essas características, tal como *Myrsine* e *Weinmannia*, sejam priorizadas nas ações de manejo e conservação nos Campos de altitude.

REFERÊNCIAS

- LEVITT, J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. New York, NY: Academic Press.
- ACKERLY, D. Functional Strategies of Chaparral Shrubs in Relation To. **Ecological monographs**, v. 74, n. 1, p. 25–44, 2004a.
- ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 9, p. 1285–1291, set. 2017.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 660–684, fev. 2010.
- ANDEREGG, W. R. L. et al. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 18, p. 5024–5029, 3 maio 2016.
- ANDEREGG, W. R. L.; VENTURAS, M. D. Plant hydraulics play a critical role in Earth system fluxes. **New Phytologist**, v. 226, n. 6, p. 1535–1538, jun. 2020.
- B. ELLER, C. et al. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 3, p. 548–562, 2018.
- BERRY, Z. C. et al. Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. **Plant Cell and Environment**, v. 42, n. 2, p. 410–423, 2019.
- BERRY, Z. C.; GOLDSMITH, G. R. Diffuse light and wetting differentially affect tropical tree leaf photosynthesis. **New Phytologist**, v. 225, n. 1, p. 143–153, 18 jan. 2020.
- BINKS, O. et al. Foliar water uptake in Amazonian trees: Evidence and consequences. **Global Change Biology**, v. 25, n. 8, p. 2678–2690, 2019.
- BINKS, O. et al. Equivalence of foliar water uptake and stomatal conductance? **Plant Cell and Environment**, v. 43, n. 2, p. 524–528, 2020.
- BITTENCOURT, P. R. L. et al. The fog regime in a tropical montane cloud forest in Brazil and its effects on water, light and microclimate. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 265, p. 359–369, fev. 2019.
- BLACKMAN, C. J. et al. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. **Plant Cell and Environment**, v. 39, n. 10, p. 2342–2345, 2016.
- BLACKMAN, C. J. et al. Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. p. 910–924, 2019.
- BOANARES, D. et al. The Neglected Reverse Water Pathway: Atmosphere–Plant–Soil Continuum. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 11, p. 1073–1075, 2020.
- BORCHERT, R.; POCKMAN, W. T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. **Tree Physiology**, v. 25, n. 4, p. 457–466, 1 abr. 2005.
- BRISTIEL, P. et al. Experimental evaluation of the robustness of the growth–stress tolerance trade-off within the perennial grass *Dactylis glomerata*. **Functional Ecology**, v. 32, n. 8, p. 1944–1958, 2018.
- BRODERSEN, C. R. et al. A new paradigm in leaf-level photosynthesis: Direct and diffuse lights are not equal. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 1, p. 159–164, 2008.
- BRODRIBB, T. J. Progressing from ‘functional’ to mechanistic traits. **New Phytologist**, v. 215, n. 1, p. 9–11, jul. 2017.
- CASSANA, F. F. et al. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. **Plant and Soil**, v. 399, n. 1–2, p. 147–157, fev. 2016.
- CAVALLARO, A. et al. Foliar water uptake in arid ecosystems: seasonal variability and

ecophysiological consequences. **Oecologia**, v. 193, n. 2, p. 337–348, 2020.

CERABOLINI, B. E. L. et al. Why are many anthropogenic agroecosystems particularly species-rich? **Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 150, n. 3, p. 550–557, 3 maio 2016.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHIRINO, E.; BELLOT, J.; SÁNCHEZ, J. R. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. **Trees - Structure and Function**, v. 25, n. 4, p. 593–606, 2011.

CHOAT, B. et al. Triggers of tree mortality under drought. 2018.

CHOU, S. C. et al. Evaluation of the Eta Simulations Nested in Three Global Climate Models. **American Journal of Climate Change**, v. 03, n. 05, p. 438–454, 2014.

CINGOLANI, A. M. et al. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? **Journal of Vegetation Science**, v. 18, n. 6, p. 911–920, dez. 2007.

COLESIE, C.; STANGL, Z. R.; HURRY, V. Differences in growth-economics of fast vs. slow growing grass species in response to temperature and nitrogen limitation individually, and in combination. **BMC Ecology**, v. 20, n. 1, p. 63, 1 dez. 2020.

CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMEGLIO, T. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. **Annals of Forest Science**, v. 59, n. 7, p. 723–752, 18 jun. 2002.

DAWSON, T. E.; GOLDSMITH, G. R. The value of wet leaves. **New Phytologist**, v. 219, n. 4, p. 1156–1169, 2018.

DE PAULA, L. F. A. et al. Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2239–2253, 2015.

DIAS, A. T. C. et al. Alternative plant designs: consequences for community assembly and ecosystem functioning. **Annals of Botany**, v. 125, n. 3, p. 391–398, 4 nov. 2019.

DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016.

DUURSMA, R. A. et al. On the minimum leaf conductance: its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. **New Phytologist**, v. 221, n. 2, p. 693–705, 2019.

DUURSMA, R.; CHOAT, B. fitplc - an R package to fit hydraulic vulnerability curves. **Journal of Plant Hydraulics**, v. 4, p. e002, 2017.

EARLES, J. M. et al. Excess diffuse light absorption in upper mesophyll limits CO₂ drawdown and depresses photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 174, n. 2, p. 1082–1096, 2017.

ELLER, C. B.; LIMA, A. L.; OLIVEIRA, R. S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **New Phytologist**, v. 199, n. 1, p. 151–162, 2013.

FAUSET, S. et al. Differences in leaf thermoregulation and water use strategies between three co-occurring Atlantic forest tree species. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 7, p. 1618–1631, 2018.

FENG, X. et al. The ecohydrological context of drought and classification of plant responses. **Ecology Letters**, v. 21, n. 11, p. 1723–1736, nov. 2018.

FERNÁNDEZ, V. et al. Physico-chemical properties of plant cuticles and their functional and ecological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 19, p. 5293–5306, 2017.

FONTES, C. G. et al. Dry and hot : the hydraulic consequences of a climate change – type drought for Amazonian trees. 2018.

GLEASON, S. M. et al. Whole-plant capacitance, embolism resistance and slow transpiration rates all

- contribute to longer desiccation times in woody angiosperms from arid and wet habitats. **Tree Physiology**, v. 34, n. 3, p. 275–284, 1 mar. 2014.
- GRADY, K. C. et al. Conservative leaf economic traits correlate with fast growth of genotypes of a foundation riparian species near the thermal maximum extent of its geographic range. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 428–438, 2013.
- GRIFFIN-NOLAN, R. J. et al. Trait selection and community weighting are key to understanding ecosystem responses to changing precipitation regimes. **Functional Ecology**, v. 32, n. 7, p. 1746–1756, jul. 2018.
- GRIME, J. P. et al. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. **Oikos**, v. 79, n. 2, p. 259–281, jun. 1997.
- GRIME, J. P.; PIERCE, S. **The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems**. [s.l.: s.n.].
- GRIME J.P. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary. 1977.
- GROSSIORD, C. et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, v. 226, n. 6, p. 1550–1566, 20 jun. 2020.
- GUZMÁN-DELGADO, P.; MASON EARLES, J.; ZWIENIECKI, M. A. Insight into the physiological role of water absorption via the leaf surface from a rehydration kinetics perspective. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 8, p. 1886–1894, 2018.
- HOLANDA, A. E. R. et al. How do leaf wetting events affect gas exchange and leaf lifespan of plants from seasonally dry tropical vegetation? **Plant Biology**, v. 21, n. 6, p. 1097–1109, 2019.
- IPCC. **Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems**. [s.l.] In press., 2019.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157–164, abr. 1992.
- KERSTIENS, G. Cuticular water permeability and its physiological significance. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 305, p. 1813–1832, 1996.
- KLEIN, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1313–1320, dez. 2014.
- KOIDE, R. T. et al. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. **Plant Physiological Ecology**, p. 161–183, 1989.
- KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 11, p. 569–574, nov. 2007.
- LAUGHLIN, D. C.; MESSIER, J. Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n. 8, p. 487–496, ago. 2015.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545–556, 2002.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico Author (s): Edwin Lebrija-Trejos , Eduardo A . Pérez-García , Jorge A . Meave , Lourens Poorter and Frans Bongers Source : Journal of Tropical Ecology , SEPTEMBER 2011 . v. 27, n. 5, p. 477–489, 2011.
- LEUSCHNER, C. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? **Ecology**, v. 81, n. 5, p. 1425–1436, 2000.
- LUSK, C. H.; JORGENSEN, M. A. The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. **Functional Ecology**, v. 27, n. 6, p. 1286–1294, 1 dez. 2013.

- LYRA, A. et al. Climate change projections over three metropolitan regions in Southeast Brazil using the non-hydrostatic Eta regional climate model at 5-km resolution. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 132, n. 1–2, p. 663–682, abr. 2018.
- MACHADO, R. et al. Where do leaf water leaks come from? Trade-offs underlying the variability in minimum conductance across tropical savanna species with contrasting growth strategies. **New Phytologist**, v. 229, n. 3, p. 1415–1430, 2021.
- MARÉCHAUX, I. et al. Dry - season decline in tree sapflux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. **Functional Ecology**, v. 32, n. 10, p. 2285–2297, 21 out. 2018.
- MARKS, C. O. THE CAUSES OF VARIATION IN TREE SEEDLING TRAITS: THE ROLES OF ENVIRONMENTAL SELECTION VERSUS CHANCE. **Evolution**, v. 61, n. 2, p. 455–469, fev. 2007.
- MARKS, C. O.; LECHOWICZ, M. J. Alternative Designs and the Evolution of Functional Diversity. n. February, 2006.
- MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, n. 11, p. 1437–1447, 2017.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J.; GARCIA-FORNER, N. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 6, p. 962–976, jun. 2017.
- MATOS, I. S. Estabilidade de comunidades vegetais diante das mudanças climáticas: o efeito da diversidade funcional e das fontes alternativas de água na resposta das vegetações campestres à seca. p. 216, 2019.
- MATOS, I. S. et al. Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. **Journal of Ecology**, n. July, p. 1–15, 2020.
- MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719–739, jun. 2008.
- MCDOWELL, N. et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 851–869, 2018.
- MCDOWELL, N. G. et al. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. **Science**, v. 368, n. 6494, p. eaaz9463, maio 2020.
- MEINZER, F. C. et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. **Functional Ecology**, v. 23, n. 5, p. 922–930, 2009.
- MÉNDEZ-TORIBIO, M. et al. Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a tropical dry forest. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 4, p. 1347–1357, 26 jul. 2020.
- NOVICK, K. A. et al. The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 11, p. 1023–1027, 5 nov. 2016.
- OLIVEIRA, R. S. et al. The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. **Annals of Botany**, v. 113, n. 6, p. 909–920, 2014.
- PACIFICI, M. et al. Assessing species vulnerability to climate change. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 3, p. 215–224, mar. 2015.
- PAINE, C. E. T. T. et al. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 4, p. 978–989, 1 jul. 2015.
- PEREIRA, L. et al. Plant pneumatics : stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics. **New Phytologist**, n. February, p. 357–370, 2016.
- PEREIRA, L. et al. The Pneumatron: An automated pneumatic apparatus for estimating xylem vulnerability to embolism at high temporal resolution. **Plant Cell and Environment**, v. 43, n. 1, p. 131–142, 1 jan. 2020.

- PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167–234, 2013.
- PIERCE, S. et al. Allocating CSR plant functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 1002–1010, 2013.
- PIERCE, S. et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. **Functional Ecology**, v. 31, n. 2, p. 444–457, 7 fev. 2017.
- PIERCE, S.; CERABOLINI, B. E. L. Plant economics and size trait spectra are both explained by one theory Plant economics and size trait spectra are both explained by one theory. n. June, 2018a.
- PIERCE, S.; CERABOLINI, B. E. L. Plant economics and size trait spectra are both explained by one theory Biodiversità Rete Natura 2000 View project Effect of regional and landscape patterns on biodiversity in fragmented tropical forests View project. **Economics and Size in Ecology**, n. June, 2018b.
- PIVOVAROFF, A. L. et al. Multiple strategies for drought survival among woody plant species. **Functional Ecology**, v. 30, n. 4, p. 517–526, 2016.
- POORTER, L. et al. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. **New Phytologist**, v. 219, n. 1, p. 109–121, jul. 2018.
- RAMÍREZ-VALIENTE, J. A. et al. Correlated evolution of morphology, gas exchange, growth rates and hydraulics as a response to precipitation and temperature regimes in oaks (*Quercus*). **New Phytologist**, v. 227, n. 3, p. 794–809, 2020.
- REICH, P. B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, mar. 2014.
- ROSADO, B. ENRIQUE P.; DE MATTOS, E. A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 1, p. 43–54, 2010.
- ROSADO, B. H. P. et al. Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 1, p. 47–61, 2016.
- ROSADO, B. H. P.; DIAS, A. T. C.; MATTOS, E. A. DE. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems | Eduardo de Mattos - Academia.edu. v. 11, n. July, p. 15–22, 2013.
- ROSADO, B. H. P. P.; DE MATTOS, E. A. On the relative importance of <scp>CSR</scp> ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. **Functional Ecology**, v. 31, n. 10, p. 1969–1974, 24 out. 2017.
- SACK, L. et al. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 8, p. 1343–1356, ago. 2003.
- SAFFORD, H. D. F. Brazilian Paramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 713–737, jul. 1999a.
- SAFFORD, H. D. F. Brazilian Paramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 693–712, jul. 1999b.
- SANTIAGO, L. S. et al. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 1015–1024, 2018.
- SCHOLZ, F. G. et al. Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. n. June, p. 341–361, 2011.
- SCHUSTER, A.-C.; BURGHARDT, M.; RIEDERER, M. The ecophysiology of leaf cuticular transpiration: are cuticular water permeabilities adapted to ecological conditions? **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 19, p. 5271–5279, 9 nov. 2017.

SEGADAS-VIANNA, F. **Ecology of Itatiaia range southeastern Brazil. I - Altitudinal zonation of the vegetation.pdf**, 1965.

SEGADAS-VIANNA, F.; DAU, L. **Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. II - Climates and altitudinal climatic zonation.pdf**, 1965.

SILVA, W. L. et al. Future Changes in Temperature and Precipitation Extremes in the State of Rio de Janeiro (Brazil). **American Journal of Climate Change**, v. 03, n. 04, p. 353–365, 2014.

STERCK, F. et al. Sapling performance along resource gradients drives tree species distributions within and across tropical forests. **Ecology**, v. 95, n. 9, p. 2514–2525, 1 set. 2014.

STERCK, F. J. et al. Understanding trait interactions and their impacts on growth in Scots pine branches across Europe. **Functional Ecology**, v. 26, n. 2, p. 541–549, 1 abr. 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology (Sixth Edition)**. [s.l: s.n.]. v. 1

TILMAN, D. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. **The American Naturalist**, v. 125, n. 6, p. 827–852, jun. 1985.

TYREE, M. T. et al. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. . nov. 1991, p. 345–360.

TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 40, n. 1, p. 19–36, jun. 1989.

URBAN, O. et al. Impact of elevated CO₂ concentration on dynamics of leaf photosynthesis in *Fagus sylvatica* is modulated by sky conditions. **Environmental Pollution**, v. 185, p. 271–280, 1 fev. 2014.

VICENTE-SERRANO, S. M. et al. Unraveling the influence of atmospheric evaporative demand on drought and its response to climate change. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change**, v. 11, n. 2, p. 1–31, 2020.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

VOLAIRE, F. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. **Global Change Biology**, v. 24, n. 7, p. 2929–2938, 2018.

VOLAIRE, F.; GLEASON, S. M.; DELZON, S. What do you mean “functional” in ecology? Patterns versus processes. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 21, p. 11875–11885, 15 nov. 2020.

WARTON, D. I. et al. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, v. 81, n. 02, p. 259, 30 maio 2006.

WARTON, D. I. et al. smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 257–259, 2012.

WEST, A. G. et al. Diverse functional responses to drought in a Mediterranean-type shrubland in South Africa. **New Phytologist**, v. 195, n. 2, p. 396–407, jul. 2012.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. p. 213–227, 1998.

WESTOBY, M. et al. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, nov. 2002.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. v. 12, p. 821–827, 2004.

WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, dez. 2010.

YUAN, W. et al. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. p. 1–13, 2019.

SACK, L.; PASQUET-KOK, J. PrometheusWiki contributors. “Leaf pressure-volume curve parameters”, **PrometheusWiki**. 30 June 2010. [WWWdocument] URL <http://prometheuswiki.org/tiki-index.php?page=Leaf+pressure-volume+curve+parameters>.

SACK, L.; SCOFFONI, C. PrometheusWiki contributors. "Minimum epidermal conductance (gmin, a.k.a. cuticular conductance)", **PrometheusWiki**, 28 May 2010. [WWWdocument] URL <http://prometheuswiki.org/tiki-index.php?page=Minimum+epidermal+conductance+%28gmin%2C+a.k.a.+cuticular+conductance%29&highlight=MINIMUM%20epidermal>

APÊNDICE – Medição das características funcionais

Para medição de todas as 13 características nós coletamos ramos ($\cong 70$ cm) de pelo menos 3 indivíduos por espécie ($N \geq 30$), cortamos um pedaço do caule submerso em água e deixamos as amostras reidratarem por pelo menos 2h. Repetimos esse procedimento para medir (i) as características morfológicas e (ii) para cada uma das curvas de vulnerabilidade hidráulica (cavitação, pressão-volume, condutância-volume e condutância mínima). Todas as etapas seguiram as recomendações de Perez-Harguindeguy et al., (2013) para preparação das amostras e medição de características funcionais.

1 Características morfológicas

A partir amostras já reidratadas, nós cortamos ramos apicais ($\cong 15$ cm) e medimos a massa saturada de cada ramo com folhas (MFr, g) com uma balança de precisão (0,0001g) e em seguida a área foliar total do ramo (LAr, m²) com scanner (resolução 300 dpi) e o software Image J. Em paralelo, nós selecionamos três folhas maduras por ramo para medir a massa saturada (MF, g) e a área foliar (LA, mm²). Posteriormente secamos todos os ramos na estufa à 50°C por 72h para medir a massa seca dos ramos (MSr, g) e das três folhas por ramo (MS, g). Com base nessas medidas, nós usamos LA, MF e MS para calcular a área específica foliar [SLA = LA/MS, mm² mg⁻¹] e o conteúdo de massa seca foliar [LDMC = (MS/MF)*100, %], bem como os valores de MFr, LAr e MSr para calcular o volume de água no ramo relativo à sua área foliar total [V/A = (MFr-MSr)/LAr, g m⁻²]. Para medir a densidade da madeira (WD, g cm⁻³) nós cortamos uma seção de 5 cm do caule, removemos a casca com um canivete e deixamos reidratar por 30 min. Em seguida, medimos o volume do caule (cm³) a partir do princípio de Arquimedes do deslocamento da água, tal como Rosado & de Mattos (2010), deixamos as amostras secarem na estufa à 50°C por 5 dias para obter sua massa seca e assim calculamos WD = massa seca/volume do caule. Todos os procedimentos acima foram realizados para as 10 espécies entre maio e julho/2019.

2 Curva de cavitação

Nós medimos o Ψ no qual as plantas perdem 50% da condutividade hidráulica (P50) para 5 das 10 espécies (*Leandra*, *Symplocos*, *Escallonia*, *Weinmannia* e *Baccharis platipoda*) no mês de setembro/2019. Para as demais espécies nós usamos dados obtidos por Zorger (2019, dados não publicados) na mesma área de estudo. Para melhor padronização dos dados, nós replicamos a metodologia usada por Zorger (2019). Nós medimos o P50 usando um ramo ($\cong 70$ cm) por indivíduo a partir das amostras já reidratadas (N= 15 ramos), os acoplamos ao método pneumático proposto por Pereira et al., (2016, 2020) e deixamos as plantas dessecarem na bancada (T= 25°C, UR= 70%) de um a dois dias. Ao longo do tempo, nós quantificando a perda de condutividade hidráulica no xilema (PLC) e, imediatamente em seguida, o potencial hídrico de cada ramo (Ψ) usando uma câmara de pressão (modelo 1505D-EXP, PMS, Albany, OR, USA). Mais detalhes das medições em Pereira et. al. (2016, 2019). A partir desses valores nós calculamos o P50 com base nas curvas de vulnerabilidade à cavitação usando o pacote “*fitplc*” (com ajuste sigmoidal) no software R (DUURSMA; CHOAT, 2017).

3 Curva pressão-volume

Para medir os parâmetros da curva pressão-volume nós usamos um ramo apical ($\cong 15$ cm) por indivíduo a partir amostras já reidratadas (N= 30 ramos). Nós deixamos as plantas dessecarem na bancada (T= 25°C, UR= 70%) de um a dois dias quantificando a massa dos ramos saturada de água e ao longo da dessecação (com a balança de precisão) e imediatamente em seguida o Ψ de cada ramo (com a câmara de pressão). Depois disso, medimos a área foliar total de cada ramo (com o scanner e software Image J) e os secamos na estufa à 50°C por 72h para medir a massa seca. Com base nesses valores, nós usamos a planilha de cálculo de Sack and Pasquet-Kok (2011) para gerar curvas pressão-volume por indivíduo e obter as seguintes características: potencial osmótico celular (Ψ_0 , MPa), módulo elástico celular (ϵ , Mpa), capacitância no ponto de perda do turgor celular (Ct_{tp}, % MPa⁻¹), potencial hídrico no ponto de perda do turgor celular ($\Psi_{t\text{tp}}$, MPa) e conteúdo relativo de água no ponto de

perda do turgor celular (θ_{lp} , %). Todos os procedimentos acima foram realizados para as 10 espécies em agosto/2019.

4 Curva condutância-volume

Para calcular o conteúdo relativo de água no qual o estômato fecha (θ_0 , %) nós usamos um ramo apical ($\cong 15$ cm) por indivíduo a partir amostras já reidratadas (N= 30 ramos). Nós deixamos as plantas dessecarem na bancada (T= 18°C, UR= 70%) de um a dois dias quantificando a massa dos ramos saturada de água e ao longo da dessecação (com a balança de precisão) e, imediatamente em seguida, a condutância foliar (g_s) com um porômetro digital (modelo SC1, Decagon Devices, Pullman, WA, USA). Depois disso secamos os ramos na estufa à 50°C por 72h para medir a massa seca. Como não existe método específico para calcular θ_0 , nós usamos a planilha de cálculo da curva pressão-volume (Sack and Pasquet-Kok, 2011) para adaptar a regressão linear ajustada. Nós substituímos os valores de Ψ por g_s , adaptando assim a regressão entre Ψ vs. conteúdo relativo de água (RWC, em inglês) para g_s vs. RWC. Com base nisso, nós extraímos os valores de θ_0 a partir do primeiro ponto da parte linear da curva, onde a condutância foliar se estabiliza indicando o fechamento dos estômatos. Todos os procedimentos acima foram realizados para as 10 espécies entre maio-julho/2019.

5 Curva condutância mínima

Para medir a condutância foliar mínima (g_0) nós selecionamos 2 folhas por indivíduo (N= 60 folhas) a partir das amostras reidratadas e seguimos o protocolo de Sack & Scoffoni (2010). Nós selamos os pecíolos das folhas e as penduramos em um varal de barbante esticado à 1,5m acima do solo. Em seguida deixamos as folhas dessecarem (T= 15°C, UR= 70%) por pelo menos 1h para induzir o fechamento estomático e medimos a massa foliar ao longo do tempo (com a balança de precisão). Posteriormente nós medimos a área das folhas (com o scanner e software Image J) e as deixamos secar na estufa à 50°C por 72h para medir a massa seca. Mais detalhes das medições em Sack & Scoffoni (2010). A partir dessas medidas nós usamos a

planilha de cálculo de Sack (2010) para obter os valores de g_0 . Todos os procedimentos acima foram realizados para as 10 espécies entre maio-julho/2019.