

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA/ ÁREA BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

VANESSA KELLY RODRIGUES DE ARAUJO

**EFEITOS DA IDADE DA FLORESTA E DA LUZ SOBRE OS
ATRIBUTOS FOLIARES, CRESCIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DE
LENHOSAS JOVENS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

RECIFE, 2019

VANESSA KELLY RODRIGUES DE ARAUJO

EFEITOS DA IDADE DA FLORESTA E DA LUZ SOBRE OS ATRIBUTOS
FOLIARES, CRESCIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DE LENHOSAS JOVENS DO
SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Tese a ser apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em Botânica
da Universidade Federal Rural de
Pernambuco (PGB-UFRPE), como parte
das exigências para a obtenção do título
de doutora em botânica.

Orientador:

Prof. Dr. Kleber Andrade da Silva (CAV-UFPE)

Coorientadores:

Profa. Dra. Elcida de Lima Araújo (Departamento de Biologia-UFRPE)

Profa. Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel (Departamento de
Biologia-UFRPE)

RECIFE, 2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

A663e Araujo, Vanessa Kelly Rodrigues de.
Efeito da idade da floresta e da luz sobre os atributos
foliares, crescimento e sobrevivência de lenhosas jovens do
semiárido brasileiro / Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo. – Recife,
2019.
134 f.: il.

Orientador(a): Kleber Andrade da Silva.
Coorientador(a): Elcida de Lima Araújo, Rejane Magalhães de
Mendonça Pimentel.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife,
BR-PE, 2019.
Inclui referências e apêndice(s).

1. Florestas 2. Floresta antropogênica 3. Floresta secas
4. Árvores 5. Regiões áridas I. Silva, Kleber Andrade da, orient.
II. Araújo, Elcida de Lima, coorient. III. Pimentel, Rejane Magalhães
de Mendonça, coorient. IV. Título

CDD 581

VANESSA KELLY RODRIGUES DE ARAUJO

**EFEITOS DA IDADE DA FLORESTA E DA LUZ SOBRE OS
ATRIBUTOS FOLIARES, CRESCIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DE
LENHOSAS JOVENS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Recife, 11 de fevereiro de 2019

BANCA EXAMINADORA

Orientadores:

Prof. Dr. Kleber Andrade da Silva

Coorientadores:

Prof. Dra. Elcida de Lima Araújo

Profa. Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel

Examinadores:

Dr. André Luiz Alves de Lima (UAST/UFRPE) - Titular

Dra. Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos (UNEAL) - Titular

Dr. André Maurício Melo Santos (CAV/UFPE) - Titular

Dra. Patrícia Barbosa Lima (SEDUC-PE) - Titular

Dra. Danielle Melo dos Santos (UFPE) - Suplente

Dra. Carmen Silvia Zickel (UFRPE) - Suplente

Dedico ao Senhor Deus e à Nossa senhora.

Posso tudo posso naquele que me fortalece
Nada e ninguém no mundo vai me fazer desistir
Quero, tudo quero, sem medo entregar meus projetos
Deixar-me guiar nos caminhos que Deus desejou para mim
E ali estar

Vou perseguir tudo aquilo que Deus já escolheu pra mim
Vou persistir, e mesmo nas marcas daquela dor
Do que ficou, vou me lembrar
E realizar o sonho mais lindo que Deus sonhou

Em meu lugar estar à espera de um novo que vai chegar
Vou persistir, continuar a esperar e crer
E mesmo quando a visão se turva e o coração só chora
Mas na alma, há certeza da vitória

Eu vou sofrendo
Mas seguindo enquanto tantos não entendem
Vou cantando minha história, profetizando
Que eu posso, tudo posso em Jesus.

Tudo Posso (Pe. Fábio de Melo)

Agradecimentos

Agradeço a Deus por ser meu criador e salvador, que me guia e ilumina meus caminhos, e que hoje me proporcionou a estar efetuando os agradecimentos que se seguem a essas pessoas maravilhosas que fizeram e fazem parte da minha vida; E à Virgem Maria, mãe de Jesus, a quem sou consagrada e tenho fé e devoção;

Ao comitê de Orientação composto por Kleber Andrade da Silva, Elcida de Lima Araújo e Rejane Magalhaes de Mendonça Pimentel, pelos importantes ensinamentos concebidos, compreensão, amizade, confiança, grande dedicação e por serem excelentes profissionais, os quais me espelho como profissionais e pessoas;

Aos órgãos de fomento CAPES pela bolsa que auxilio na execução do presente trabalho, FACEPE, pelo projeto em vigência durante parte da elaboração da tese.

Ao IPA pela infraestrutura que possibilitou a realização do trabalho em campo;

A toda a equipe que compõe os Laboratórios de Ecologia Vegetal de Ecossistemas Nordestinos (LEVEN) e Laboratório de Fitomorfologia Funcional (LAFF) da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pelo apoio e auxilio braçal nas etapas de campo e laboratório, e ensinamentos e amizade durante todos os momentos;

Aos membros da banca pelas sugestões valiosas e avaliação criteriosa;

A todos os professores, colegas e servidores do prédio da Botânica que me auxiliaram direta e/ou indiretamente ao longo da minha formação; em especial aos amigos que fiz e levarei para o resto da minha vida: Daniele, Shalon, Leonardo, Bruno, Elda, Gabriela, Júlia, Djalma, Juliana, Priscila, Diego, Josi e Kleber.

Aos meus inesquecíveis e adoráveis amigos Washington Alves, Rafaela, Ferraz, Bere, Erik e em especial a Samantha Costa, Genival Junior e Sergio Soares, por sempre estarem ao meu lado, dando-me forças e incentivando-me a seguir em frente e lutar pelos meus sonhos, agradeço a eles pela amizade e companheirismo.

Aos meus pais Fátima e Djair pela criação e formação do meu caráter.

E por fim, agradeço a todos que chamo de família, a meus irmãos Juliely, César, Thiago e Walmir; e parentes Lenilza, Cristiane, Rosi, Eliel, Stivem, Alex, Dênis, Cicero

e João, por fazerem parte da minha vida e serem tão importantes para mim. E em especial agradeço ao meu amigo e companheiro Lenilson Rodrigues pelo amor, companheirismo, apoio, incentivo, confiança, ajuda e compreensão em tudo que faço na minha vida.

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Capítulo I	
Table 1. Number of individuals selected for leaf sampling and to measure the growth rate in height and diameter, in the rainy season of year 2016, of seedling and juvenile two woody species in young and mature forests, in a semi-arid region in the northeast of Brazil.....	81
Capítulo II	
Tabela A1. Modelo linear generalizado (GLM) mostrando a variância explicada (R_2) nas características morfofuncionais de lenhosas jovens pela a diferentes iluminações. Valores $p < 0,05$ denotam diferença significativa (DF = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio, F = teste de Fisher). NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).....	125
Tabela A2. Regressão múltipla stepwise das nas características morfofuncionais foliares de lenhosas de <i>Cenostigma pyramidale</i> jovem submetidas aos tratamentos com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento em Altura e em Diâmetro. NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).....	127
Tabela A3. Regressão múltipla stepwise das características morfofuncionais foliares de <i>Myracrodruon urundeuva</i> jovem submetidas a tratamentos com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento em Altura e em Diâmetro. NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).....	129

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I	Pág.
Fig. 1 Location of mature and young forests in José Nilson de Melo Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil...	82
Fig. 2 Month variation in precipitation and temperature during the period of this study. Data were acquired in the meteorological station of the José Nilson de Melo Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil.....	83
Fig. 3 Mean for seedling leaf characteristics of woody species in young and mature forests in a semi-arid region of Northeast Brazil. *Different lower-case letters between forests differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum Test), at 5% probability.....	84
Fig. 4 Mean for juvenile leaf characteristics of woody species in young and mature forests in a semi-arid region of Northeast Brazil. *Different capital letters between years within the same forest and different lowercase letters between forests within the same year differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum Test), at 5% probability.....	85
Fig. 5 Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016 and oneyear survival time of seedlings of woody species in young and mature forests in a semiarid region in Northeast Brazil. *Different lowercase letters differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability.....	86
Fig. 6 Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016, and oneyear survival time of juveniles of woody species in young and mature forests in a semiarid region in Northeast Brazil. * Different lowercase letters differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability.....	87
 Capítulo II	
Figura A1. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de <i>Cenostigma pyramidale</i> jovem em resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo	

teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança..... 131

Figura A2. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de *Myracrodruon urundeuva* jovem em resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança. 132

SUMÁRIO

	Pág.
Resumo	14
Abstract	16
1. Introdução geral	18
2. Revisão bibliográfica	21
2.1. Ajustes funcionais.....	21
2.1.1 <i>Conceito e estado atual do conhecimento no mundo</i>	21
2.1.2 <i>Ajustes foliares em clima árido e semiárido: cenário atual do conhecimento</i>	26
2.2. Crescimento de espécies lenhosas de clima árido e semiárido.....	30
2.3. Fatores que influenciam o recrutamento e sobrevivência de plantas de clima árido e semiárido.....	32
2.4. Florestas de clima árido e semiárido com diferentes idades: condições ambientais, ajustes funcionais, crescimento e sobrevivência de plantas.....	34
2.5. Intensidade de luz e ajustes morfofuncionais em plantas de clima árido e semiárido.....	37
3. Referências da introdução geral e Revisão de Literatura	43
4. Capítulo I	58
Spatio-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation to growth and survival of young woody plants.....	59
Abstract.....	60
1. Introduction.....	60
2. Materials and methods.....	63
2.1 <i>Study area</i>	63
2.2 <i>Selected species</i>	64
2.3 <i>Leaf attributes, growth, and survival</i>	65
2.4 <i>Statistical analysis</i>	67
3. Results.....	67
3.1 <i>Leaf morphofunctional attributes</i>	67
3.2 <i>Growth rate and survival</i>	68
3.3 <i>Leaf morphofunctional attributes relation with growth and survival</i>	68
4. Discussion.....	68
4.1 <i>Leaf morphofunctional attributes</i>	68

4.2 <i>Growth rate and survival</i>	70
4.3 <i>Leaf morphofunctional attributes relation with growth and survival</i>	72
5. Author Contribution Statement.....	73
6. Acknowledgment.....	74
7. References.....	74
Figures captions.....	80
Appendix.....	81
5. Capítulo II	96
Influência da luminosidade sobre os ajustes morfofuncionais foliares e crescimento de lenhosas jovens do semiárido.....	96
Resumo.....	97
1. Introdução.....	98
2. Material e métodos.....	100
2.1. <i>Caracterização do local de coleta das sementes</i>	100
2.2. <i>Espécies selecionadas</i>	101
2.3. <i>Desenho amostral e preparação do local</i>	102
2.4. <i>Coleta de dados</i>	103
2.5. <i>Análise estatística</i>	104
3. Resultados.....	105
3.1. <i>Caracteres morfofuncionais foliares e crescimento sob diferentes luminosidades</i>	105
3.2. <i>Efeito da luz sobre a relação das características foliares com as taxas de crescimento absoluto</i>	105
4. Discussão.....	106
4.1. <i>Caracteres morfofuncionais foliares e crescimento sob diferentes luminosidades</i>	106
4.2. <i>Influência dos caracteres morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento absoluto</i>	109
5. Conclusão	111
Declaração de contribuição de autores no artigo.....	111
Agradecimentos.....	111
Referências.....	112
Lista de tabelas e figuras.....	123

Apêndices.....	124
6. Considerações finais.....	133

Araujo, Vanessa Kelly Rodrigues de; Doutorado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Efeitos da idade da floresta e da luz sobre os atributos foliares, crescimento e sobrevivência de lenhosas jovens do semiárido brasileiro. Dr. Kleber Andrade da Silva, Dra. Elcida de Lima Araújo, Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel.

RESUMO: Espécies adaptadas às regiões semiáridas apresentam diferentes estratégias que lhes permitem sobreviver e crescer sob déficit hídrico e elevadas temperatura e luminosidade. Contudo, variações nas condições ambientais, por perturbações antrópicas ou naturais, podem promover ajustes nas características foliares e afetar o crescimento e a sobrevivência nos primeiros estádios ontogenéticos da planta. Assim, essa tese teve como objetivo investigar quais os ajustes morfofuncionais de folhas de lenhosas jovens (plântulas e juvenis) de região semiárida observados em florestas de diferentes idades e em diferentes luminosidades a baixo do sub-bosque da floresta, bem como analisar a influência das características das folhas sobre a taxa de crescimento e a sobrevivência das plantas, resultando em dois capítulos. O primeiro capítulo foi desenvolvido em uma floresta de Caatinga com dois trechos em diferentes idades de regeneração, localizados no município de Caruaru-Pe, Brasil. Um trecho foi denominado de floresta jovem, com 24 anos de regeneração natural e outro trecho foi denominado de floresta madura, possuindo mais de 50 anos de regeneração natural. Nesse capítulo, foram amostradas as características foliares, taxa de crescimento em altura e diâmetro e tempo de sobrevivência de juvenis e plântulas de *Myracrodruon urundeuva* Allemão e *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis, nos dois trechos de floresta, no período de junho/2015 a agosto/2016. No segundo capítulo, foram descritas, as características funcionais foliares e o crescimento, em altura e diâmetro das mesmas espécies, submetidas, após germinação, a diferentes tratamentos de intensidade de luz: Controle ($1933,07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), luminosidade alta ($1547,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), luminosidade média ($1391,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e luminosidade baixa ($833,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Cada tratamento, com 30 repetições, sob condições controladas e irrigações diárias de até 100% da capacidade de pote (CP), em casa de vegetação. Os resultados dessa tese demonstraram, que as características morfofuncionais foliares, a taxa de crescimento e a sobrevivência de lenhosas jovens de clima semiárido sofrem ajustes em respostas a alteração na idade da floresta, e na disponibilidade de luz do ambiente, contudo as respostas dependem de características intrínsecas da espécie e da característica funcional analisada. Além disso, tais características morfofuncionais puderam explicar parte do crescimento em diâmetro e altura e a sobrevivência de lenhosas jovens, com percentual de explicação variando em função das condições de

Araujo, Vanessa Kelly Rodrigues de; Doutorado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Efeitos da idade da floresta e da luz sobre os atributos foliares, crescimento e sobrevivência de lenhosas jovens do semiárido brasileiro. Dr. Kleber Andrade da Silva, Dra. Elcida de Lima Araújo, Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel.

luminosidade do ambiente, idade da floresta e estágio ontogenético. Dessa forma, evidenciamos que espécies de clima semiárido, nos estádios iniciais as populações vegetais sofrem ajustes morfofuncionais em seu órgão foliar, afim de favorecer sua taxa de crescimento e/ou sobrevivência de acordo com as condições do ambiente. E, que apesar de serem espécies adaptadas a ambientes com alta incidência de luz, a variação na disponibilidade de luz do ambiente e na idade da floresta foram consideradas promotoras desses ajustes foliares.

Palavras chaves: Atributos funcionais, floresta antropogênica, florestas secas, luminosidade, taxa de crescimento absoluto.

Araujo, Vanessa Kelly Rodrigues de; Doutorado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Efeitos da idade da floresta e da luz sobre os atributos foliares, crescimento e sobrevivência de lenhosas jovens do semiárido brasileiro. Dr. Kleber Andrade da Silva, Dra. Elcida de Lima Araújo, Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel.

ABSTRACT: Species adapted to semi-arid regions present different strategies that allow them to survive and grow under water deficit and high temperature and luminosity. However, variations in environmental conditions due to anthropogenic or natural disturbances may promote adjustments in leaf characteristics and affect growth and survival in the plant's early ontogenetic stages. The aim of this thesis was to investigate the morphofunctional adjustments of young woody leaves (seedlings and juveniles) from the semi-arid region observed in forests of different ages and in different luminosity below the forest sub-forest, as well as to analyze the influence of leaf characteristics on the growth rate and plant survival, resulting in two chapters. The first chapter was developed in a forest of Caatinga with two stretches at different ages of regeneration, located in the municipality of Caruaru-Pe, Brazil. One stretch was called a young forest, with 24 years of natural regeneration and another stretch was called mature forest, possessing more than 50 years of natural regeneration. In this chapter, the leaf characteristics, growth rate in height and diameter and survival time of juveniles and seedlings of *Myracrodruon urundeuva* Allemão and *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis, in the two forest stretches, from June / 2015 to August / 2016. In the second chapter, the leaf functional characteristics and the growth, in height and diameter of the same species, were submitted, after germination, to different treatments of light intensity: Control ($1933.07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), high luminosity ($1547.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), medium brightness ($1391.62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and low brightness ($833.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Each treatment, with 30 replicates, under controlled conditions and daily irrigation of up to 100% pot capacity (PC), under greenhouse conditions. The results of this thesis showed that leaf morphofunctional characteristics, growth rate and survival of young trees of semi-arid climate are adjusted in response to changes in forest age, and in the availability of light from the environment, yet the responses depend on characteristics intrinsic characteristics and functional characteristics analyzed. In addition, these morphofunctional features could explain part of the growth in diameter and height and the survival of young woody, with percentage of explanation varying according to the conditions of lightness of the environment, forest age and ontogenetic stage. Thus, we show that species of the semiarid climate, in the initial stages, plant populations undergo morphofunctional adjustments in their leaf organ, in order to favor their growth rate and

Araujo, Vanessa Kelly Rodrigues de; Doutorado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Efeitos da idade da floresta e da luz sobre os atributos foliares, crescimento e sobrevivência de lenhosas jovens do semiárido brasileiro. Dr. Kleber Andrade da Silva, Dra. Elcida de Lima Araújo, Dra. Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel.

/ or survival according to environmental conditions. And, although species adapted to environments with a high incidence of light, the variation in the availability of ambient light and the age of the forest were considered as promoters of these leaf adjustments.

Keywords: Absolute growth rate, anthropogenic forest, dry forests, functional attributes, luminosity.

1. INTRODUÇÃO GERAL

As folhas são consideradas órgãos sensíveis e que respondem às alterações dos fatores ambientais, ajustando-se morfológica e fisiologicamente, para garantir a manutenção de processos metabólicos e do desenvolvimento da planta (CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al. 2004; XU et al., 2009; SILVA 2012).

Em florestas de clima semiárido, a escassez hídrica e as elevadas temperatura e incidência de luz são apontados como os principais fatores ambientais que promovem ajustes no órgão foliar (MURPHY E LUGO 1986; CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAID et al., 2011; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014).

Plantas adaptadas à baixa disponibilidade hídrica e alta irradiação reduzem o tamanho da área foliar e aumentam a espessura da folha, para minimizar a transpiração excessiva e aumentar o investimento em tecidos estruturais (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAID et al., 2011; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014). Assim maximizam a fixação do carbono e da produção de biomassa (DELAGRANGE, 2011) que são, essenciais à manutenção do metabolismo da planta (ZHU et al., 2013), para garantir o crescimento do indivíduo (LARCHER, 2000; TAIZ e ZEIGER, 2004), bem como auxiliar na capacidade da planta de competir com as outras (BALLARÉ, 2014) e no recrutamento para o estágio ontogenético seguinte (DELAGRANGE, 2011).

Além dos fatores microclimáticos locais, as florestas de regiões semiáridas são altamente ameaçadas por mudanças climáticas, sendo apontado que maiores quantitativos de chuvas favorece o aumento da área foliar (FALCÃO et al., 2015), enquanto, eventos de seca prolongado podem reduzir o potencial hídrico da planta e o quantitativo de nutrientes foliares, como nitrogênio, fósforo e potássio (ACKERLY, 2004; FALCÃO et al., 2015), conseqüentemente, afetam de modo negativo as reações e processos metabólicos nos tecidos vegetais (PALLARDY, 2008; TSUKAYA et al., 2013; FALCÃO et al., 2015).

Além disso, florestas em clima semiárido são também ameaçadas pelas pressões antropogênicas, refletindo no atual mosaico de fragmentos florestais com diferentes idades sucessionais (ANDRADE-LIMA, 1981; MURPHY; LUGO, 1986; JANZEN, 1988; ALLEN et al., 2017). Os fragmentos compostos por florestas mais jovens, em reestabelecimento, tendem a apresentar alto déficit de temperatura e pressão de vapor de

água, baixo conteúdo de água e concentração de nutrientes no solo, em comparação com fragmentos compostos por florestas maduras (MARKESTEIJN et al., 2011; HASSELQUIST et al., 2010; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; PINEDA-GARCÍA; PAZ; MEINZER, 2013; ARAUJO et al., 2017). Também, em decorrência de uma cobertura vegetal menos densa do que uma floresta madura, as florestas jovens, podem apresentar maior passagem de luz no sub-bosque da floresta (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; CHAVES; ÀVALOS, 2008; ARAUJO et al., 2017), resultando em diferenças no microclima abaixo dos sub-bosques de florestas antropogênica quando comparada com uma floresta madura (CHAVES; ÀVALOS, 2008; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). Microclimas diferentes podem interferir no recrutamento, sobrevivência, crescimento e em ajustes funcionais (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012; FALCÃO et al., 2015; ARAUJO et al., 2017) das populações de plantas abaixo do sub-bosque da floresta, como plântulas, juvenis e rebrotas (ZANELLI, 2013).

Logo, as perturbações antrópicas ou naturais, alteram as condições do ambiente, como a disponibilidade de água, luz e nutrientes (MARKESTEIJN et al., 2011; HASSELQUIST et al., 2010; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; PINEDA-GARCÍA; PAZ; MEINZER, 2013; ARAUJO et al., 2017), promovendo ajustes no órgão foliar, bem como afetando a dinâmica populacional e a taxa de crescimento das populações (ARAUJO et al., 2017).

Considerando que 1) a disponibilidade de recursos no ambiente e as condições microclimáticas locais podem promover ajustes funcionais nas folhas (VIOLLE et al., 2007; DÍAZ et al., 2013; NOCK; VOGT; BEISNER, 2016) e afetar o crescimento (POOTER; NAGEL, 2000; SILVA; NOGUEIRA, 2003; CORNELISSEN et al., 2003; CHAGAS et al., 2008; HOOZ et al., 2014) e a sobrevivência das plantas (FARJADO et al., 2007; ARAÚJO et al., 2008b; FARJADO et al., 2013); 2) que lenhosas nos estádios iniciais de crescimento apresentam grande importância para a riqueza e a diversidade do sub-bosque da florestas; e 3) que grande parte das florestas brasileiras de clima semiárido vêm sendo convertidas em áreas agrícolas e de pastagens (ANDRADE-LIMA, 1981; ALBUQUERQUE et al., 2012; PARENTE et al., 2012). Estudos em florestas antropogênicas, de regiões semiáridas, e sobre a influência das características morfofuncionais foliares no crescimento e no estabelecimento de plantas que compõem o sub-bosque, podem contribuir com a ampliação dos conhecimentos ecológicos do processo de regeneração natural nessas florestas e dos regenerantes lenhosos, além de

auxiliar na predição acerca do tempo necessário de recuperação de florestas em clima semiárido que foram perturbadas (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012; SILVA et al., 2013).

Nessa perspectiva, a presente tese buscou investigar se há 1) a variação interanual nos atributos morfofuncionais foliares de plântulas e juvenis de *Myracrodruon urundeuva* e de *Cenostigma pyramidale* em dois trechos de florestas de diferentes idades, bem como avaliar o efeito dos ajustes morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento em diâmetro e altura e a sobrevivência nas mesmas. E 2) o efeito da disponibilidade de luz sobre os ajustes morfofuncionais foliares e sobre os ajustes no crescimento em diâmetro e altura de plântulas de *M. urundeuva* e de *C. pyramidale*, evidenciando possíveis efeitos das características morfofuncionais foliares sobre o crescimento em altura e diâmetro.

Procurando responder ao longo da tese os seguintes questionamentos morfofuncionais de populações lenhosas jovens em florestas de clima semiárido: 1) As variações interanuais no microclima da floresta modificam as respostas morfofuncionais das folhas de lenhosas jovens em florestas de clima semiárido? 2) Diferenças morfofuncionais nas características foliares podem influenciar o crescimento e a sobrevivência de lenhosas jovens em florestas de diferentes idades de clima semiárido? 3) Variações na luminosidade promovem ajustes morfofuncionais nas folhas e afetam o crescimento absoluto (altura e diâmetro) de plântulas de espécies lenhosas de clima semiárido? 4) Diferentes luminosidades interferem na influência das características morfofuncionais foliares sobre a taxa de crescimento absoluto (altura e diâmetro) de plântulas de espécies lenhosas de clima semiárido?

As indagações e objetivos citados acima, contribuíram para o desenvolvimento dessa tese, estruturada inicialmente com uma revisão de literatura compostas por bases que motivaram o desenvolvimento do projeto; e de dois capítulos, resultado dos dados coletados e análises realizadas, com contribuições teóricas e científicas acerca dos ajustes das características morfofuncionais de folhas de regenerantes (plântulas e juvenis) de ambientes semiáridos e seu efeito sobre o crescimento e a sobrevivência, permitindo a ampliação das discussões a respeito dos ajustes morfofuncionais foliares e servindo como base para trabalhos de recuperação de florestas em tais regiões.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Ajustes funcionais

2.1.1 Conceito e estado atual do conhecimento no mundo

Nos últimos anos, estudos abordando a ciência ecológica têm voltando suas pesquisas para investigações das características funcionais de populações e comunidades, buscando compreender ajustes morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, estruturais, fenológicos e comportamentais do indivíduo às alterações climáticas e microclimáticas que atuam sobre a capacidade do indivíduo de colonizar, prosperar e persistir em um determinado habitat (VIOLLE et al., 2007, WEBB et al., 2010; DÍAZ et al., 2013; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013; NOCK; VOGT; BEISNER, 2016).

Esses ajustes são observados na estrutura ou na regulação das funções dos órgãos das plantas, o que pode desempenhar um papel de filtro ecológico nas espécies do ambiente, limitando a presença de populações em um microambiente e selecionando ao longo dos anos, grupos de espécies com características funcionais específicas para um determinado habitat (VIOLLE et al., 2007; WEBB et al., 2010). Logo, alterações no comportamento de uma população e no desempenho de sua função no ecossistema, após mudanças nas condições ambientais, em uma escala espacial ou temporal, podem ser indicadas a partir de conhecimentos prévios das características funcionais das populações (CORNELISSEN et al., 2003; WEBB et al., 2010).

Trazendo o paradigma proposto por Arnold (1983) acerca da influência das características funcionais sobre o desempenho do organismo no meio ambiente para a biologia de organismos vegetais, VIOLLE et al (2007) determinam o crescimento, a reprodução e a sobrevivência da planta no meio como variáveis de aptidão que podem sofrer influência de variações dos caracteres morfológicos, fisiológicos e fenológicos dos órgãos da planta. Esses caracteres respondem de forma plástica às alterações na disponibilidade de recursos e condições ambientais, pelo fato das plantas serem organismos sésseis que necessitam ajustar-se para persistirem no ambiente (PEARCY, 1999).

Vale salientar, que os ajustes encontrados nos órgãos das plantas são considerados pontuais e ocorrem como respostas rápidas às alterações do meio (POOTER; NAGEL, 2000; SILVA, 2012; SOUZA et al., 2014) no entanto, podem

persistir na planta, sendo fundamentais aos processos que envolvem o estabelecimento das espécies no ambiente, pois, permitem que as populações aumentem a variabilidade genética e a chance de aclimatação ao ambiente (PEARCY, 1999).

Entre os órgãos vegetativos da planta, as folhas são os mais sensíveis às alterações das condições abióticas, uma vez que desempenham funções de extrema importância para a vida da planta, relacionadas aos processos de fotossíntese, respiração e fotopercepção (CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al., 2004; XU et al., 2009; SILVA, 2012; TSUKAYA, 2013).

A literatura aponta algumas características morfológicas e fisiológicas das folhas como as principais variáveis que sofrem ajustes em resposta às intempéries do meio. Dentre as principais estão área foliar, área foliar específica, massa foliar específica, conteúdo de água foliar, tempo de vida das folhas e razão de massa foliar pela área foliar. Essas características estão diretamente relacionadas a aquisição e a utilização de água e nutrientes de forma econômica pela planta (WRIGHT et al., 2004). A área foliar, por exemplo, sofre influência direta da interceptação de luz, fotossíntese e evapotranspiração. Maiores valores de área foliar representam um aumento do metabolismo do vegetal, de sua capacidade e de seu rendimento fotossintético, aumentando o acúmulo de matéria seca no vegetal, conseqüentemente favorecendo o estabelecimento de plântulas, o crescimento, a nutrição e a aclimatação da planta ao ambiente (ZHANG; PAN, 2011; COSTE et al., 2011; LAURANS et al., 2012).

O tamanho da folha de *Campylotropis Polyantha* (Franch.) Schindl, uma fabaceae, no vale árido do rio Minjiang está correlacionado com a precipitação anual e com o conteúdo de água no solo (LI; BÃO, 2014). A baixa disponibilidade de água, associada à baixa nutrição do solo também limitam o crescimento das folhas, reduzindo a taxa fotossintética da planta (POOTER; NAGEL, 2000).

A área foliar específica, considerada uma outra variável funcional, determina a quantidade de área foliar para cada unidade de biomassa da folha (WESTOBY et al., 2002; CORNELISSEN et al., 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O maior tamanho da área foliar específica aumenta a captação da energia luminosa e conversão em carboidratos pela folha, refletindo em maior acúmulo de biomassa para investir no crescimento das plantas, enquanto menor área foliar específica indica maior acúmulo de

biomassa seca nas folhas e menor área foliar (BENINCASA, 2003; WRIGHT et al., 2004).

Um estudo desenvolvido com *Larix* spp., lenhosa estabelecida em uma floresta secundária temperada latifoliada, do Nordeste da China, mostrou que a área foliar específica pode apresentar-se maior em níveis intermediários da luminosidade, (como por exemplo, em 50% da incidência de luz) (YAN et al., 2016). Além disso, a área foliar específica também pode sofrer influência direta da assimilação de carbono e nitrogênio e do balanço hídrico da planta, reduzindo o seu tamanho sobre condições de estresse, como menor disponibilidade hídrica e maiores temperaturas e incidência de luz (ACKERLY; REICH, 1999; CORNELISSEN et al., 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Outra característica morfofuncional é a massa foliar específica, entendida como o inverso da área foliar específica, compreende a quantidade de massa foliar por unidade de área. Tal característica auxilia a estimar a espessura da folha, estudos apontam que maior espessura foliar reduz possíveis danos nos tecidos foliares e a perda de água da folha para o meio (WESTOBY et al., 2002; BENINCASA, 2003; POORTER et al., 2009). Essa perda de água pode ser determinada pelo (4) conteúdo de água foliar, característica que estima a quantidade de água existente nos tecidos foliares (CORNELISSEN et al., 2003).

Sabe-se que, menor valor do conteúdo de água nas folhas pode limitar a eficiência da fotossíntese e a produtividade de biomassa das plantas (JIN et al., 2017). Além disso, maiores valores de conteúdo de água foliar refletem em maiores taxas de crescimento relativo de lenhosas desde a fase plântula até a adulta e o maior tempo de duração das folhas na planta (CHATURVEDI; RAGHUBANSHI; SINGH, 2012; CORNELISSEN et al., 2003), com exceção para espécies de ambientes áridos (WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999), que apresentam espécies decíduas, as quais perdem suas folhas ao término de estação chuvosa.

A longevidade foliar compreende a duração da folha na planta. Essa característica está relacionada positivamente ao teor de matéria seca da folha, a massa foliar específica, a taxa fotossintética líquida e a concentração de nitrogênio foliar, e negativamente relacionados com a taxa de crescimento relativo em altura e com a produção foliar, assim uma planta pode produzir uma folha com estrutura física

resistente e e com maior longevidade, mas com baixa capacidade fotossintética (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1992; CORNELISSEN et al., 2003; MEDIAVILLA et al., 2008). A produção de novas folhas tende a aumentar sobre condições favoráveis do ambiente, como alta disponibilidade de água no ambiente e concentrações de nutrientes no solo (MENDIVELSO et al., 2016).

Outra característica morfofuncional bastante relevante é a razão de massa foliar pela área foliar. Ela refere-se à quantidade de recursos exportados para o órgão foliar, que podem diferir em função da genética da planta ou em resposta às condições ambientais (BENINCASA, 2003). Ao longo da vida da planta a razão de massa foliar pela área foliar tende a diminuir, reduzindo a exportação de biomassa para as folhas e aumentando a exportação desses fotoassimilados para os demais órgãos da planta (BENINCASA, 2003).

Diante disso, acredita-se que tais características chaves apontadas, podem sofrer influência direta e indireta de variações na disponibilidade de água, nutrientes e luz no ambiente, que ocorrem como respostas funcionais da folha para minimizar o efeito dessa variação sobre a planta (WRIGHT et al., 2004).

Porém, além dos fatores microclimáticos locais, alterações no clima, na geologia, na altitude ou na latitude também podem promover respostas funcionais nos órgãos foliares (CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al., 2004; SOUTO; PREMOLI; REICH, 2009; PERÉZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; LI; BÃO, 2014; GUO; LI; ZHANG, 2016).

Com relação à altitude, trabalhos vêm apontando um menor tamanho da folha, conseqüentemente redução da área da superfície de contato da folha com o ambiente e da transpiração em altitudes de 1650 m quando compara a altitudes maiores de 2200 m, permitindo que *Campylotropis Polyantha* (Franchet) Schindler, no estágio adulto (LI; BÃO, 2014). No entanto, maiores tamanhos de área foliar, comprimento, largura podem ser encontrados em baixa altitude, como observado por Gou, Li, Zhang (2016) quando comparou plântulas de *Abies georgei* Orr var. *georgei*. entre altitudes de 3700 m e 4390 m; e por Souto, Premoli e Reich (2009), ao estudar *Embothrium coccineum* J. R. et Forst. no estágio ontogenético adulto em 35 florestas tropicais que variavam em altitudes de 20 m até 1097 m. Isso, evidencia que os ajuste no tamanho das folhas mesmo que condições edafoclimáticas semelhantes diferem entre as espécies.

A influência dos gradientes latitudinais, longitudinais, elevacionais e edáficos complexos sobre características foliares foram observadas por Souto, Premoli e Reich (2009) em *Embothrium coccineum* de uma floresta de clima temperado do sul da América do Sul. Os autores observaram que em maiores latitudes ocorreram maiores valores de comprimento, largura, área foliar e massa seca das folhas. Além disso, evidenciaram que a área foliar e a massa seca diminuíram com o aumento de nitrogênio do solo e aumentaram com a presença de fósforo e carbono. Enquanto que, com o maior nível de nitrogênio no solo a área foliar específica foi maior, diminuindo com o maior teor de carbono e fósforo.

Por fim, nos últimos anos, os estudos vêm reunindo dados de características funcionais de folhas, em uma escala global e incluindo um elevando número de espécies, a fim de realizarem observações múltiplas acerca das respostas das mesmas às variações nas condições climáticas, sendo encontrado maiores valores de massa foliar por área, menores tamanhos das folhas e maiores espessura foliar em ecossistemas com temperatura e escassez hídrica mais elevadas (REICH et al., 1999; NIINEMETS, 2001; WRIGHT et al., 2005). Isso sugere, que em uma escala global a baixa disponibilidade de água ou a redução de nutrientes no solo ou o aumento da temperatura ou a alta radiação no ambiente podem promover à redução na área da folha, de algumas espécies (PERÉZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Desse modo, percebe-se que as características funcionais foliares tendem a variar entre os ecossistemas do mundo, em função das condições climáticas do local (WRIGHT et al., 2004), e, em menor escala, entre ambientes com diferenças significativas na disponibilidade de recursos, como água, luz e nutrientes, resultantes da perturbação antrópica ou natural. Sendo de extrema importância conhecer a diversidade de respostas das plantas ao longo do gradiente de recursos, como água, temperatura, luminosidade e nutrientes, para melhor compreender a dinâmica de funcionamento de um ecossistema e por fim, auxiliar na predição de futuras mudanças climatológicas locais. De modo a ampliar o conhecimento sobre características funcionais foliares na ecologia funcional, bem como ampliar as discussões acerca de questionamentos sobre as estratégias e os ajustes das plantas em resposta a uma mudança de ambiente.

2.1.2. Ajustes foliares em clima árido e semiárido: cenário atual do conhecimento

Regiões áridas e semiáridas são marcadas, principalmente, pelas irregularidades e escassez pluviométricas, elevadas temperatura e incidência de luz durante a maior parte do ano (ANDRADE-LIMA, 1981; PALLARDY, 2008). Essas características climáticas podem influenciar, fortemente, na dinâmica de funcionamento da vegetação (ANDRADE-LIMA, 1981; SILVA et al., 2004; ALBUQUERQUE et al., 2012).

Em respostas as condições climáticas, ao longo do tempo, as plantas estabelecidas em ambientes de clima árido ou semiárido desenvolveram características genéticas, fisiológicas, anatómicas e morfológicas, para realizar suas funções metabólicas, e garantir a sobrevivência, o crescimento e a reprodução do indivíduo no ambiente, sobre escassez hídrica, altas temperaturas e luminosidade no ambiente (SILVA et al., 2004; MONTEIRO et al., 2006; FAJARDO et al., 2013; SANTOS et al., 2014).

Estudos mencionam uma possível relação de genes na regulação das respostas das plantas a escassez hídrica e na produção do hormônio ácido abscísico para tolerar o estresse da seca no ambiente, uma vez que tal gene tem importante papel na codificação da aquaporina, proteína osmorreguladora da passagem de água entre os meios intracelular e extracelular (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; GASPAR, 2011). Assim, a aquaporina associada a outros fatores ambientais seriam responsáveis pelas respostas de tolerâncias ao déficit hídrico em florestas tropicais secas (GASPAR, 2011).

Além da aquaporinas, plantas estabelecidas em florestas tropicais secas também apresentam mecanismos fisiológicos, tais como o fechamento dos estômatos, o brotamento, a senescência e a abscisão foliar. Esses mecanismos auxiliam na manutenção e realização do metabolismo da planta sob condições ambientais adversas.

As plantas fecham seus estômatos como objetivo de reduzirem a perda de água para o meio externo a planta, reduzindo a transpiração foliar, diminuindo as trocas gasosas e as taxas fotossintéticas (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SILVA et al., 2004; SANTIAGO; WRIVHT, 2007; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014), conseqüentemente reduz a síntese de fotoassimilados, importante ao desenvolvimento da planta (SILVA et al., 2004). No entanto, estrategicamente a planta

pode realocar biomassa armazenadas nas folhas para exercer tal função, desencadeando o processo de senescência foliar (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

Os estômatos fecham-se em resposta a fatores internos como a produção do ácido abscísico e a alteração na pressão de turgor nas células guardas (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003), e por fatores externos como o aumento da temperatura foliar e redução da disponibilidade hídrica do solo (SILVA et al., 2004; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014). Vários estudos apontam existir forte relação entre a fenologia vegetativa e a precipitação em regiões áridas e semiáridas, sendo comum ocorrer rápida resposta de construção foliar com as primeiras chuvas, bem como rápidas respostas fisiológicas com a chegada da estação seca, resultando na senescência e abscisão foliar (AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; PARENTE et al., 2012; ESTRADA-MEDINA et al., 2013; SOUZA et al., 2014).

Anatomicamente, as plantas submetidas à condição de seca podem sofrer ajustes em várias estruturas e tecidos como forma de tolerar a escassez hídrica e elevadas temperaturas em regiões de clima árido e semiárido (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; FERREIRA et al., 2015; PAZ; PINEDA-GARCÍA; PINZÓN-PÉREZ, 2015; PEREIRA-DIAS; SANTOS, 2015).

Como exemplo, a expansão dos tecidos do mesofilo, com a finalidade de armazenamento de água nos parênquimas, característica comumente encontrada em plantas de florestas secas (PAZ; PINEDA-GARCÍA; PINZÓN-PÉREZ, 2015). A presença de um indumento denso na epiderme, presença de tricomas, além de cutículas espessas na face adaxial da folha, maior quantidade de estômatos na face abaxial, com epidermes ou hipodermes estratificadas e presença de cristas (FERREIRA et al., 2015; PEREIRA-DIAS; SANTOS, 2015). Estudos apontam que as cristas associadas aos tricomas e compostos fenólicos são importantes para a proteção da planta contra estresses abióticos, herbivoria e doenças (PEREIRA-DIAS; SANTOS, 2015).

Em regiões de clima árido e semiárido, as espécies, no geral, tendem a apresentar um padrão na morfoanatomia foliar, como alta concentração de soluto em suas células vivas, baixo potencial osmótico, esclerófila e baixa taxa fotossintética (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

Além disso, podem ser encontrados nessas espécies uma maior concentração de tricomas glandulares, cutículas e parênquimas mais espessos, conseqüentemente maior espessura da lamina foliar e células com paredes celulares menores e expressas, proporcionado pelo maior investimento nessas estruturas, a fim de fornecer maior proteção para os tecidos internos da planta contra o estresse da seca (WRIGHT et al., 2004; SAID et al., 2011).

As condições climáticas encontradas em florestas tropicais secas também podem afetar a morfologia das folhas proporcionaram menores tamanhos de folhas quando comparada a florestas tropicais úmidas (MURPHY; LUGO, 1986), evidenciando que baixa disponibilidade hídrica e alta irradiação reduzem o tamanho da área foliar e aumentam a espessura da folha, possivelmente, com o objetivo de minimizar a transpiração excessiva e aumentar o investimento em tecidos estruturais (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAID et al., 2011; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014).

Essas respostas genéticas, fisiológicas, anatômicas e morfológicas desenvolveram-se ao longo dos anos, formando grupos de espécies com caracteres funcionais específicos para sobreviver, crescer e reproduzir em condições de baixas disponibilidades de água e alta incidência de luz e temperaturas. Apesar da gama de adaptações que as plantas de regiões áridas e semiáridas apresentam alterações na disponibilidade de recursos do ambiente, proporcionado por perturbações antrópicas ou naturais, ainda podem mediar respostas rápidas, conhecidas como ajustes, nas folhas.

Os ajustes foliares, principalmente os que ocorrem na morfologia e fisiologia, ocorrem a fim de favorecer a resistência da planta a um possível prolongamento da seca, auxiliar na distribuição da espécie em diferentes microambientes, por meio da economia de água nos tecidos (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; SAID et al., 2011), e também ajuda a entender possíveis comportamentos de uma espécie para sobreviver e desenvolver em florestas primárias e em antropogênicas que sofreram perturbação antrópica (MARTÍNEZ-GARZA; HOWE, 2010; FALCÃO et al., 2015; ARAUJO et al., 2017; DERROIRE et al., 2018).

Trabalhos acerca dos ajustes morfológicos e fisiológicos foliares, ou seja, de caracteres morfofuncionais foliares, realizados em regiões áridas e semiáridas, apontam que a redução na disponibilidade de água na floresta, proporcionado pela redução da

precipitação anual ou pela redução da idade sucessional da floresta, reduz a área foliar, a área foliar específica, a eficiência fotossintética da planta e a troca gasosa, em uma leguminosa lenhosa no estágio adulto (FALCÃO et al., 2015) ou plântula (ARAUJO et al., 2017) e em espécies perenes (BOEGER e WISNIEWSKI 2002; MARTÍNEZ-GARZA; HOWE, 2010), no entanto podem também, dependendo da espécie e de seu estágio ontogenético, apresentarem em florestas mais jovens maiores tamanhos de áreas foliares (ARAUJO et al., 2017), e maiores nível de taxa fotossintética e de transpiração em plantas jovens (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2014).

Isso ocorre, pois, o teor de água na folha tende a aumentar em solo de florestas tropicais secas com o aumento da idade sucessional da floresta (MARTÍNEZ-GARZA; HOWE, 2010; DERROIRE et al., 2018), pelo fato da entrada de luz na floresta reduzir com o fechamento do dossel das árvores, consequentemente, diminui a temperatura abaixo do sub-bosque e a evaporação do solo (ARAUJO et al., 2017; DERROIRE et al., 2018). O que reflete, em espécies com maior espessura da folha, comprimento do pecíolo, área foliar, área foliar específica e menor valores de conteúdo de matéria seca da folha (DERROIRE et al., 2018).

A redução na disponibilidade hídrica pode afetar o potencial hídrico da planta, e consequentemente, reduzir a quantidade de nutrientes nas folhas da planta afetando negativamente seus processos metabólicos como na aquisição, assimilação e alocação de nutrientes entre os órgãos da planta (ACKERLY, 2004; FALCÃO et al., 2015), como a aquisição de nitrogênio, fósforo e potássio, uma vez que os nutrientes são carreados do solo para a planta através das raízes pelo fluxo de água (ACKERLY, 2004).

A escassez de nutrientes no solo, principalmente do nitrogênio pode atuar negativamente na taxa fotossintética, enquanto do potássio pode interferir no mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos (SANTIAGO; WRIGHT 2007; FALCÃO et al., 2015). O que evidencia a disponibilidade de água em florestas tropicais secas como o principal fator responsável pelos ajustes morfofuncionais nas folhas (TSUKAYA et al., 2013; FALCÃO et al., 2015), pois as plantas apresentam alta dependência de tal fator para realizarem reações e processo metabólicos nos tecidos (PALLARDY, 2008; TSUKAYA et al., 2013; FALCÃO et al., 2015).

Mas, associado com o fator hídrico, outros fatores diretamente relacionados com a idade sucessional e estatutos de preservação da floresta, tais como disponibilidade de

nutrientes, incidência de luz e temperatura, podem dirigir ajustes morfofuncionais em folhas, dependendo da espécie (FROSI et al., 2016; ARAUJO et al., 2017; DERROIRE et al., 2018), do estágio ontogenético da planta (LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014; ARAUJO et al., 2017), do grupo funcional ao qual a espécie pertence (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2014; DERROIRE et al., 2018), do estágio sucessional do meio ao qual a espécie está inserida (FALCÃO et al., 2015; PAZ; PINEDA-GARCÍA; PINZÓN-PÉREZ, 2015; FROSI et al., 2016; ARAUJO et al., 2017) e do hábito da planta (SANTIAGO; WRIGHT, 2007; FALCÃO et al., 2017).

Logo, compreender o comportamento das características morfológicas foliares de uma espécie às variações espacial e temporal em florestas de regiões áridas e semiáridas auxilia na obtenção de maiores informações a respeito de suas respostas morfológicas funcionais foliares em tais florestas brasileiras. Bem como, permite identificar características foliares significativas que possam auxiliar na interpretação dos processos de resiliência dessas florestas, já que, a compreensão de tais características associado a outras variáveis-chaves do ecossistema reúnem dados-base que auxiliam a prever acerca do tempo necessário de recuperação de uma vegetação após distúrbios (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012; SILVA et al., 2013).

2.2. Crescimento de espécies lenhosas de clima árido e semiárido

Vários estudos acerca do crescimento de espécies vegetais, submetidas ao estresse da seca vêm sendo desenvolvidos nos últimos anos, tanto em ambientes artificiais quanto naturais, em condições de variações hídricas e diferentes níveis de sombreamento (SILVA; BARBOSA, 2000; SILVA; NOGUEIRA, 2003; CABRAL et al., 2004; ARAÚJO et al., 2010; FIGUEIREDO et al., 2010; BARRY; PINKARD, 2013). A fim de, evidenciar possíveis comportamentos ecológicos das espécies a um período prolongado de seca no ambiente. Todavia, sua relação com características morfológicas foliares ainda é pouco explorada.

A literatura aponta, que o crescimento de uma planta é definido pelo aumento em tamanho, em volume e em massa de um órgão da planta no tempo, por consequência do alongamento celular nos tecidos vegetais, e podem ser mensurados utilizando modelos matemáticos (FAYAD et al., 2001; PEIXOTO; CRUZ; PEIXOTO, 2011). A mensuração do crescimento pode ser feita por meio de sucessivas medições da biomassa e de dados biométricos, em intervalos de tempo regulares, de modo a se obter

características morfogênicas da planta (FAYAD et al., 2001). Evidenciando, portanto, que o crescimento em altura e diâmetro de uma planta, possa está relacionado com seus caracteres morfológicos, fisiológicos e comportamentais, tais como o quantitativo de biomassa acima do solo, tamanho do enraizamento, propagação lateral e tamanho foliar, nos diferentes estádios do seu ciclo de vida (SILVA; NOGUEIRA, 2003; PEIXOTO; CRUZ; PEIXOTO, 2011; FIGUEIREDO et al., 2010).

Assim, através da análise do crescimento da planta podemos avaliar o desempenho e a capacidade da espécie em expressar o seu máximo potencial produtivo ou de se adaptar a novas condições do ambiente, do crescimento, logo as plantas interagem com o ambiente, sendo seu crescimento limitado ou favorecido, a depender das condições climáticas, edafológicas e nutricionais do ambiente onde vivem (BOEGER; GLUZEZAK, 2006; COLARES et al., 2007).

Também, a identificação das taxas de crescimento de cada planta permite prever informações de grande importância para trabalhos de recolonização de áreas degradadas, predizendo a melhor espécie para recolonizar determinadas áreas, visto que as de maior taxa de crescimento provavelmente serão melhores para a recolonização de uma área (MCLAREN; MCDONALD, 2003; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014).

No entanto, vários fatores ambientais e intrínsecos a planta, podem influenciar no seu crescimento, aumentando ou reduzindo o processo de diferenciação celular dos tecidos vegetais, tais como disponibilidade e intensidade luminosa, disponibilidade de água e nutrientes no ambiente e relações ecológicas como a competição e o parasitismo (QUEIROGA et al., 2003; CHAGAS et al., 2008; HOOZ et al., 2014). Esses fatores bióticos e abióticos atuando em conjunto ou isolados no ambiente são de grande importância para explicar o crescimento do vegetal, visto que, eles exercem forte influência na taxa de crescimento da planta, no tempo e no espaço (CORNELISSEN et al., 2003; ARAÚJO et al., 2008b; ARAÚJO et al., 2010).

A disponibilidade dos recursos, nutrientes, água e luz, são de extrema importância para os tecidos vegetais exercerem suas atividades fisiológicas e produzir e armazenar energia. Logo, a escassez desses recursos no ambiente pode promover uma redução nas taxas fotossintética da planta (CABRAL et al., 2004; ARAÚJO et al., 2010; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014). Como consequência de tal redução, a

planta pode apresentar um déficit na alocação de recursos para os diferentes órgãos da planta, afetando o investimento de recurso para o crescimento dos indivíduos (CARVALHO et al., 2006; CHAGAS et al., 2008; DALOSO; HOLSBACK-MENEGUCCI; SANTIAGO, 2009). Plantas sob baixos níveis de recursos no solo, como água e nutrientes, tendem a aumentar a biomassa de suas raízes, enquanto que sob baixos níveis de recursos elas tendem a aumentar a biomassa aérea (POOTER; NAGEL, 2000).

Pallardy (2008) relata, que em ambientes sobre condições de estresse de algum recurso podem ocorrer alterações na taxa crescimento do vegetal, uma vez que esse crescimento pode ser inibido nas raízes, no caule e/ou nas folhas. Já que, a alocação de recurso pela planta ocorre em proporções diferentes entre os estádios ontogenéticos (POOTER; NAGEL, 2000).

Assim, enquanto as plântulas de lenhosas tendem a investir em seu estabelecimento no ambiente, apresentando rápido crescimento da raiz principal ou axial, podendo alcançar as camadas inferiores do solo na época das chuvas e garantir a sobrevivência e o estabelecimento durante o período de estiagem (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; ARAÚJO et al., 2010); os juvenis tendem a alocar recurso para crescerem, da mesma forma que os adultos (CABRAL et al., 2004; ARAÚJO et al., 2010).

Dessa forma, estudos sobre o crescimento de plantas em seus diferentes estádios ontogenéticos amplia o conhecimento ecofisiológico da espécie e traz informações relevantes para trabalhos de recuperação de florestas antropogênicas. E conseqüentemente, na previsão do tempo necessário para completar a recuperação de florestas, que sofreram perturbações (SILVA; PAIVA, 2007).

2.3. Fatores que influenciam o recrutamento e sobrevivência de plantas de clima árido e semiárido

Os fatores abióticos podem atuar sobre o processo de regeneração do ambiente, influenciando, por exemplo na dinâmica demográfica da população vegetal, podendo limitar ou favorecer a sobrevivência e o recrutamento da planta em florestas tropicais (ROSSI et al., 2007; MCLAREN et al., 2011).

Entende-se por recrutamento, a passagem de um estágio ontogenético para o outro, por meio de modificações biométricas e morfológicas externas da planta, a qual pode ocorrer entre tempos cronológicos e fisiológicos distintos (ROSSI et al., 2007; ARAÚJO et al., 2008a; ARAÚJO et al., 2008b; ARAÚJO et al., 2010).

Todavia, o recrutamento pode ser limitado no ambiente por diversos fatores, inicialmente, pelo quantitativo de sementes dispersas e seu estabelecimento, no ambiente, que dependerá também da viabilidade e características do ambiente no momento do estabelecimento (ROSSI et al., 2007). E, após a planta está estabelecida no ambiente, fatores como a predação, o aumento da temperatura, a competição interespecífica, o sombreamento, a disponibilidade hídrica e nutrição do solo, podem então atuar, direta ou indiretamente sobre o recrutamento (FAJARDO et al., 2013).

Assim, tanto as condições microclimáticas, como precipitação, temperatura, luminosidade, quanto as ações antropogênicas, promovem alteração na planta, influenciando, por exemplo na germinação das sementes e no recrutamento da planta (ROSSI et al., 2007; ARAÚJO et al., 2008b), podendo levar ao aumento da taxa de natalidade no ambiente (FABRICANTE; ANDRADE et al., 2007; SANTOS et al., 2009).

Em florestas secas, estudos mencionam a precipitação e a temperatura, como um fator crítico para a manutenção da vida das plantas, ao longo do seu ciclo de vida (ANDRADE-LIMA, 1981; MCLAREN; MCDOLNAD, 2003; ARAÚJO et al., 2008b; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014; FAJARDO et al., 2013). Diante disso, com a finalidade de garantir sua sobrevivência, frente às variações de tais fatores abióticos, em escala temporal, as espécies nativas de tais regiões podem desenvolver ajustes em seus órgãos, principalmente nas folhas (ANDRADE-LIMA, 1981; ALBUQUERQUE et al., 2012).

Nesse contexto, ressaltam-se a importância de conhecer as características e os ajustes para o estabelecimento e o crescimento das plantas, bem como os tipos de ajustes ou de tolerância foliar, para melhor compreender o processo de regeneração natural em florestas tropicais secas de diferentes idades, sem ou com influência de perturbação antrópica (ROMERO-DUQUE; JARAMILLO; PÉREZ-JIMÉNEZ, 2007).

2.4. Florestas de clima árido e semiárido com diferentes idades: condições ambientais, ajustes funcionais, crescimento e sobrevivência de plantas.

Regiões do Brasil de clima semiárido apresentam associações de plantas e complexos florísticos com diferentes fisionomias, incluindo xerófilos, árvores decíduas, arbustos espinhosos, cactos e bromélias, variando de prados a savanas espinhosas xerófitas e bosques arbustivos (ANDRADE-LIMA, 1981; BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003), essas regiões passam por um período substancial de seca, submetendo a comunidade vegetal a longos períodos de seca, com curtos períodos de chuvas, (ANDRADE-LIMA, 1981; JANZEN, 1988; CHAVES; ÀVALOS, 2008); e o desempenho da espécie durante as chuvas será importante para o sucesso da mesma na estação seca (POORTER; MARKESTEIJN, 2008).

Apesar das florestas dessas regiões, já tenham representado mais de 40% de todas as florestas tropicais, elas estão altamente ameaçadas pelas mudanças climáticas e pelas pressões antropogênicas, refletindo no atual mosaico de fragmentos florestais com diferentes idades sucessionais (ANDRADE-LIMA, 1981; MURPHY; LUGO, 1986; JANZEN, 1988; ALLEN et al., 2017).

Os fragmentos compostos por florestas mais jovens, em reestabelecimento, tendem a apresentar alto déficit de temperatura e pressão de vapor de água, principalmente a 50 cm acima da superfície do solo, baixo conteúdo de água e 33 fragmentos compostos por florestas maduras (MARKESTEIJN et al., 2011; HASSELQUIST et al., 2010; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; PINEDA-GARCÍA; PAZ; MEINZER, 2013; ARAUJO et al., 2017).

Além disso, estudos apontam uma maior passagem de luz ao sub-bosque da floresta, por a cobertura do dossel das florestas jovens serem menor densa que de uma floresta madura (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; CHAVES; ÀVALOS, 2008; ARAUJO et al., 2017). O que reflete em alterações no microclima abaixo do sub-bosque com o avanço da sucessão da floresta (CHAVES; ÀVALOS, 2008; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). O sub-bosque de uma floresta é composto por grupos regenerantes (plântulas, juvenis e rebrotas) de espécies do dossel, e espécies do próprio sub-bosque, em diferentes estágios de desenvolvimento (plântulas, juvenis e adultas) (ZANELLI, 2013).

O cenário abiótico distinto no sub-bosque das florestas em estágios sucessionais diferentes faz com que ocorram grupos funcionais distintos de espécies vegetais em florestas de idades diferentes (ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012).

Nesse sentido, em florestas de diferentes idades é possível observar uma tendência de menores riqueza e composição de espécies e uma maior dependência de alguns processos ecológicos em florestas, mais jovens, e maiores riqueza e composição de espécies e maior complexidade estrutural da vegetação em florestas maduras, como por exemplo, o aumento da riqueza florística, na composição do banco de sementes do solo e diferenças na época de frutificação e de dispersão de sementes entre as florestas (PEREIRA, 2001; VIEIRA; SCARIOT, 2006; TRIGUEIRO; OLIVEIRA; BEZERRA, 2009; ALVAREZ-AÑORVE et al., 2012; LOPES et al., 2012; SILVA et al., 2012; SOUZA et al., 2013; ARAUJO et al., 2014; MENDES et al., 2015). Além disso, com o aumento da idade da floresta, aumenta-se também a densidade basal, a cobertura vegetal, fotossíntese líquida, taxa de transpiração e o teor de água nos tecidos das árvores, quando comparada com florestas mais jovens (ROMERO-DUQUE; JARAMILLO; PÉREZ-JIMÉNEZ, 2007; QUESADA et al., 2009; HASSELQUIST et al., 2010; ALVAREZ-ANOVE et al., 2012).

Tais diferenças, na composição abiótica e na estrutura biótica de florestas de diferentes idades, em regiões semiáridas, podem refletir em características funcionais em populações vegetais, atuando sobre a morfologia e a fisiologia de seus órgãos vegetativos, sendo encontrada em florestas mais jovens redução do recrutamento de plântulas (ROMERO-DUQUE; JARAMILLO; PÉREZ-JIMÉNEZ, 2007; ROSSI et al., 2007), do brotamento foliar (SOUZA et al., 2014) e da concentração de minerais nas folhas, como o nitrogênio, fósforo e potássio (FALCÃO et al., 2015).

Apesar do aumento de pesquisas ecológicas e dos avanços nos estudos sobre a ecologia funcional de comunidade, em regiões áridas e semiáridas (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; SOSINSKI JUNIOR; PILAR, 2004; MARKESTEIJN et al., 2011; PINEDA-GARCÍA; PAZ; MEINZER, 2013; LOHBEC et al., 2013; LOPEZ-IGLESIAS; VILLAR; POORTER, 2014; LOHBEC et al., 2015; SOUZA et al., 2015), poucos trabalhos buscam entender o comportamento e os ajustes de uma mesma espécie, principalmente nos estádios iniciais de vida da planta, ao longo das sucessões florestais.

A exemplo, Falcão et al. (2015), Frosi et al. (2016) e Araujo et al. (2017) trabalhando com espécies lenhosas nos estádios ontogenéticos adulto, juvenil e plântula, em florestas de regiões áridas e semiáridas, observaram variações nos caracteres funcionais foliares ao longo da sucessão, as quais estavam associadas a outros fatores como o tipo da espécie, o estágio ontogenético, a média de precipitação anual e a quantidade de compostos químicos como o fosforo e nitrogênio no solo.

O aumento de pesquisas que busquem avaliar respostas interespecíficas ao longo de gradiente sucessional em florestas de regiões áridas e semiáridas, principalmente de lenhosas nos estádios ontogenéticos plântula e juvenil, são importantes para ampliar os conhecimentos acerca do comportamento e da dinâmica das espécies vegetais lenhosas nos estádios iniciais de vida nessas florestas, bem como auxiliar no entendimento de possíveis ajustes morfofuncionais de espécies adaptadas a ambientes áridos e semiáridos frente a possíveis alterações antropogênicas ou naturais no ambiente. Além disso, a compreensão de tais conhecimentos permitirá entender de forma abrangente para outras vegetações semiáridas acerca dos fatores ambientais que influenciam a variação das características funcionais da planta, que por sua vez podem determinar a resiliência desse ecossistema aos fatores de mudança ambiental, como o aquecimento global e a redução da precipitação.

Florestas de clima árido e semiárido, devido perturbações antropogênicas ou naturais, bem como em função no período de estiagem, podem apresentar consideravelmente aumento na intensidade da luz que incide sobre o sub-bosque de florestas secundárias (BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; CASTRO; NEWTON, 2015; BRITO et al., 2015; ARAUJO et al., 2017).

Estudos mais recentes, apontam modelos climáticos que preveem mudanças nos regimes de chuvas no mundo (ALLEN et al., 2017). Esse cenário, para regiões semiáridas pode além de aumentar a aridez do ambiente, pode também elevar a incidência de luz sobre plantas estabelecidas a baixo do sub-bosque. No entanto, a maioria dos estudos voltados para essas regiões buscam investigar respostas das plantas relacionadas, principalmente, a escassez hídrica, principal fator atuante em ecossistemas áridos e semiáridos (MURPHY; LUGO, 1986; BARBOSA; BARBOSA; LIMA, 2003; POORTER, 2005; CASTRO; NEWTON, 2015). Sendo escassas informações sobre o

efeito da variação no gradiente de luz do ambiente sobre plantas de florestas tropicais secas.

Nesse sentido, observa-se a grande relevância de estudos de ecofisiológicos e morfofuncionais voltados para essa região que enfoque principalmente os efeitos da variação da incidência de luz abaixo do sub-bosque ao longo do gradiente sucessional nessas florestas secas, já que, o aumento do conhecimento nessa linha de pesquisa pode auxiliar a responder questionamentos acerca do comportamento e ajustes em espécies de florestas tropicais secas ainda não foram resolvidas.

2.5. Intensidade de luz e ajustes morfofuncionais em plantas de clima árido e semiárido

A incidência de luz auxilia no aquecimento e manutenção da vida no planeta, sendo essencial para os processos fisiológicos das plantas, pois atua desde a germinação até seu desenvolvimento no ambiente (ENGEL; POGGIANI, 1991; LARCHER, 2000; VALLADARES; NINEMETS, 2008). Os fótons de luz associado com a água constituem os principais reagentes metabolizados pelas plantas, através da fotossíntese, para oxigenar o ambiente, regular enzimas do cloroplasto a fim de produzir a biomassa necessária para a manutenção da cadeia trófica dos ecossistemas e atuar no metabolismo dos demais seres vivos (LARCHER, 2000; ARAÚJO; DOMINICIS, 2009).

A quantidade de luz que incide sobre a superfície do órgão fotossintetizante da planta, no geral as folhas, em uma floresta pode diferir ao longo do dia, sazonalmente, de acordo com a sua localização na planta e de acordo com a espécie, pois cada espécie apresenta uma faixa determinada de absorções do comprimento de ondas (ENGEL; POGGIANI, 1991; ASHTON, 1995; KLICH, 2000; FALSTER; WESTOBY, 2003; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006; BALLARÉ et al., 2014).

Além disso, a posição da planta nos estratos da vegetação, também pode interferir na quantidade de luz que incide sobre ela (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001), por exemplo, as plantas no estrato superior, recebem a incidência de luz direta, enquanto que as que estão no estrato inferior, ou sub-bosque, recebem a luz que consegue atravessar o estrato superior (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Logo, a quantidade de luz que atinge o sub-bosque da floresta está diretamente relacionada com a topografia da área, a estrutura da vegetação (altura e densidade do dossel) (KLICH,

2000), com a densidade de indivíduos na população (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001), e com a fenologia do dossel das plantas (RICHARDSON et al., 2013).

O Sub-bosque de florestas, com menor entrada de luz, tende a apresentar maior umidade no solo (KLICH, 2000; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006), isso permite que as folhas de suas plantas armazenem maior quantidade de água, favorecendo a manutenção do turgor, a baixo custo energético, conseqüentemente, a folha melhora a exibição foliar e maximiza a captura de luz no ambiente (ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006), visto que elas podem sofrer, devido a menor interceptação de luz sobre as folhas com a redução no potencial de ganho diário de carbono da planta e com os níveis de fotossíntese (REICH, 2014).

Por outro lado, plantas expostas a uma maior intensidade de luz sofrem com o aumento da temperatura foliar, que conseqüentemente, aumenta a taxa respiratória em detrimento a fotossintética, levando a redução na eficiência do uso da água pela planta, (FALSTER; WESTOBY, 2003; ARAÚJO; DOMINICIS, 2009), podendo afetar negativamente a sobrevivência da planta no ambiente. No entanto, para evitar o superaquecimento, as plantas tendem a reduzir o tamanho de suas folhas e aumentar o armazenamento de água nos tecidos foliares, para compensar a alta transpiração (ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006). Portanto, espera-se que as plantas reduzam o tamanho de suas folhas para suportar maiores disponibilidades de luz e aumentam sob menor disponibilidade.

Porém, fatores intrínsecos a espécie pode influenciar nesse comportamento, por exemplo, os ajustes a alta intensidade de luz de espécies de florestas tropicais úmidas tende a diferir dos ajustes de espécies adaptadas a florestas tropicais secas.

As espécies tolerantes à sombra são comumente encontradas em florestas úmidas, nas quais, a luz é o principal recurso limitante as espécies de sub-bosque (PALLARDY, 2008; REICH, 2014), a redução na disponibilidade de luz para essas espécies pode reduzir o metabolismo dos carboidratos (POOTER; NAGEL, 2000; BRYM et al., 2011; ESCUDERO et al., 2013), a nutrição mineral nas folhas (REICH et al., 1999; POOTER; NAGEL, 2000; DELAGRANGE et al., 2011; REICH, 2014; ESCUDERO et al., 2013;), alterar a orientação espacial de galhos e folhas (ESCUDERO et al., 2013), reduzir a altura de inserção da folha na haste, a espessura foliar (POOTER; NAGEL, 2000; BRYM et al., 2011; DELAGRANGE et al., 2011;

ROYER, 2012; ESCUDERO et al., 2013;), o número de folhas (DALMOLIN et al., 2015) e folíolos (FELFILI et al., 1999), as nervuras nas folhas (XU et al., 2009) e o desempenho fotossintético da planta (REICH et al., 1999), podendo também proporcionar a expansão da área da folha (REICH et al., 1999; XU et al., 2009; BRYM et al., 2011; DELAGRANGE et al., 2011; REICH, 2014).

Esses ajustes, comumente, ocorrem para favorecer a captação da energia luminosa pela folha e aumentar a interceptação de luz pela folha, o ganho total de carbono e a biomassa foliar, levando a produção de folhas com massa foliar específica reduzida e área foliar específica maior (KLICH, 2000; POOTER; NAGEL, 2000; BRYM et al., 2011; DELAGRANGE et al., 2011; SAID et al., 2011; REICH, 2014). Por outro lado, quando plantas, tolerantes a sombra, são expostas a uma elevada disponibilidade de luz a alocação de biomassa para as folhas tende a reduzir em detrimento as raízes, a fim de favorecerem uma maior aquisição de água e nutrientes através das raízes, para sustentar as altas taxas de transpiração e as taxas de crescimento das plantas no ambiente (POOTER; NAGEL, 2000; REICH, 2014).

Considerando as espécies de florestas secas, a escassez de água é considerada o principal fator limitante, além disso, elas são expostas a maior parte do tempo às elevadas temperatura e luminosidade (CHAVES; ÀVALOS, 2008; AMISSAH et al., 2015), assim, para minimizarem a perda de água para o ambiente, tendem a reduzir o tamanho de sua área foliar por unidade de massa de plantas, aumentar o número de folíolos e o teor da matéria seca do caule e raiz, a fim de reduzir a superfície de contato da folha com o ambiente (POORTER; MARKESTEIJN, 2008; ALLEN et al., 2017). Evidenciando, que a redução da transpiração pela folha e a prevenção da cavitação do xilema no caule e raiz são elementos importantes para o sucesso das espécies florestais secas (POORTER; MARKESTEIJN, 2008).

Porém, algumas espécies como *Bonellia nervosa* (C.Presl) B.Ståhl & Källersjö, adaptada a floresta tropical seca expandem sua área foliar sob alta intensidade de luz (início da estação seca). Contudo, para evitar a perda excessiva de água pelas folhas, a planta investe no sistema radicular, para atingir camadas mais profundas do solo, e evitar o estresse hídrico da planta. Tal característica também auxilia na manutenção de suas folhagens ao longo de todo o período seco, para a planta realizar as trocas gasosas,

durante a seca, sem danificar o sistema fotossintético. Isso, evidencia a capacidade da espécie em explorar os níveis mais altos de luz (CHAVES; ÀVALOS, 2008).

As plantas produzem raízes com maior comprimento, para aumentar a captação de água e o investimento em biomassa nas raízes, evidenciando maior capacidade de armazenamento de água nos tecidos radicular. Tais características são comumente encontradas em espécies de clima árido e semiárido (POORTER; MARKESTEIJN, 2008), com a finalidade de superar o estresse hídrico do ambiente.

Contudo, vale ressaltar que as respostas plásticas na maior parte das plantas às alterações nas quantidades de luz, variam entre as espécies, podendo alterar-se também de acordo com o gradiente de intensidade de luz sob a espécie ou com a idade da floresta (ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006).

Apesar das poucas literaturas abordarem a respeito da influência da intensidade de luz sobre espécies de florestas de clima árido e semiárido (CHAVES; ÀVALOS, 2008; POORTER; MARKESTEIJN, 2008; DANTAS et al., 2009), variações da intensidade de luz nessas florestas podem ser observadas quando consideramos o sub-bosque de floresta com diferentes idades, assim como ocorre no sub-bosque de florestas tropicais úmidas.

As variações da intensidade de luz abaixo do sub-bosque de florestas de clima árido e semiárido pode ocorrer (1) Ao longo do ano, pois durante o período de seca, as plantas perdem suas folhas, conseqüentemente a cobertura do dossel da vegetal sofre redução, o que aumenta a exposição do sub-bosque da floresta a alta luminosidade, e com a chegada das chuvas ocorre redução da luminosidade no sub-bosque devido ao fechamento do dossel da floresta (CHAVES; ÀVALOS, 2008), e (2) com o aumento da complexidade da floresta, pois com o avanço da sucessão em florestas antropogênicas ocorre a redução de clareiras e o aumento da densidade da cobertura vegetal das arbóreas adultas, reduzindo a entrada de luz nesse extrato da vegetação (CHAVES; ÀVALOS, 2008; AMISSAH et al., 2015). Evidenciando, portanto que, variações na estrutura das florestas tropicais secas podem determinar a quantidades de luz que alcança ao sub-bosque da floresta.

O sub-bosque de uma floresta é bastante rico, pois abriga espécies de todo ciclo de vida do componente herbáceo, plântulas, juvenis e rebroto do componente lenhoso

(AMISSAH et al., 2015), os quais são importantes para a regeneração de florestas antropogênicas, sendo as plântulas consideradas a fase mais críticas do ciclo de vida de uma planta (POORTER; MARKESTEIJN, 2008), por serem vulneráveis às intempéries do ambiente, já que suas raízes ainda abrangem apenas a camada mais superficial do solo e ainda não estão totalmente estabelecidas no ambiente (POORTER; MARKESTEIJN, 2008). Logo, o excesso na oferta de luz pode interferir negativamente no desenvolvimento de plântulas.

Por exemplo, plântulas de lenhosas de florestas tropicais úmidas, adaptadas a baixa intensidade de luz, apresentam alta plasticidade às alterações na intensidade de luz que chega ao sub-bosque. Contudo, quando expostas a alta luminosidade, a atividade enzimática das células foliares reduz, o que limita a capacidade fotossintética dessas plântulas. Sendo encontrado comportamento oposto em plântulas de lenhosas adaptadas a alta luminosidade, as quais apresentam o ponto de saturação fotossintética maior que as plântulas que se desenvolvem em ambiente com pouca luz. (CHAVES; ÀVALOS, 2008).

Portanto, variações nas características morfológicas foliares em resposta a variação da luz, geralmente, ocorrem com o objetivo de compensar a produção de fotoassimilados e maximizar o metabolismo das plantas (CORNELISSEN et al., 2003; COELHO et al., 2014). Bem como, alterações na intensidade de luz, acima ou abaixo do ponto de compensação fotossintética da espécie, podem condicionar diferentes respostas fisiológicas rápidas nas características morfológicas, anatômicas e no crescimento da planta (ATROCH et al., 2001; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006). Tais respostas ocorrem com a finalidade de compensar a baixa produção de fotoassimilados e maximizar o metabolismo das plantas sob baixa intensidade de luz e evitar danos aos tecidos da folha sob alta luminosidade (CORNELISSEN et al., 2003; COELHO et al., 2014; VELOSO et al., 2017).

Assim, investigar as respostas funcionais de plantas de florestas de clima árido e semiárido a variações da intensidade de luz no sub-bosque da floresta auxilia na ampliação das discussões acerca das respostas das plantas a variação da condição do ambiente, podendo tais informações ser úteis para explicar sua ocorrência e distribuição a estas condições. Também, possibilita o aumento das informações sobre os ajustes dos regenerantes de florestas de clima árido e semiárido a variações da luminosidade. Sendo,

tais informações de grande importância à ciência ecológica, principalmente, quando consideramos as previsões de estudos recentes acerca do aumento gradual da temperatura da terra, em consequência do aquecimento global.

Além disso, pode auxiliar também a compreensão da resiliência da floresta após perturbações antrópicas ou naturais, as quais proporcionam a abertura de clareiras ou grandes áreas abertas, conseqüentemente, deixando os remanescentes da população existente anteriormente e de futuros diásporos expostos a maiores intensidades de luz.

Diante disso, trabalhos que buscam investigar o efeito da variação da intensidade de luz sobre regenerante de uma floresta de clima árido e semiárido podem auxiliar a entender e prever possíveis ajustes morfológica e fisiologicamente que as espécies possam apresentar em diferentes intensidades de luz (GRATANI, 2014; VALLADARES et al., 2016).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D.; REICH, P. B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. **American Journal Of Botany**, v. 86, n. 9, p.1272-1281, set. 1999.

ACKERLY, D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p.25-44, jan. 2004.

ALBUQUERQUE, U. P. et al. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. **The Scientific World Journal**, v. 2012, p.1-18, 11 de aug. 2012. <http://dx.doi.org/10.1100/2012/205182>.

ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p.023001.1-15, 1 fev. 2017. <http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>.

ALVAREZ-AÑORVE, M. Y. et al. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. **American Journal Of Botany**, v. 99, n. 5, p.816-826, maio 2012.

AMISSAH, L. et al. The Effects of Drought and Shade on the Performance, Morphology and Physiology of Ghanaian Tree Species. **Plos One**, v. 10, n. 4, p. e0121004-1-22, 2 abr. 2015.

AMORIM, I. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; ARAÚJO, E. L. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga do Seridó, RN. **Revista Árvore**, v. 33, n. 3, p.491-499, jun. 2009.

ANDRADE-LIMA, D. **The Caatingas dominium**. **Revista Brasileira de Botanica**, São Paulo, v. 4, n. 2, p.149-153, jun. 1981.

ARAÚJO, E. L.; NOGUEIRA, R. J. M. E.; SILVA, S. L.; SILVA, K. A.; SILVA, P. P. A.; SANTOS, A. V. C.; SANTIAGO, G. A. S. Ecofisiologia de plantas da Caatinga e implicações na dinâmica das populações e do ecossistema. In: u.P. Albuquerque; AN. Moura & E.L. Araújo (eds). **Biodiversidade, potencial econômico e**

processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos. Comunigraf Editora, Recife, v. 1, p. 329-361, 2008a.

_____, E. L.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Ontogenia e variações alométricas na relação comprimento-diâmetro do caule em plantas lenhosas da Caatinga. In: UP. Albuquerque; A. Moura & E.L. Araújo (eds). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos.** Comunigraf Editora, Recife, v. 1, p 81-104, 2008b.

_____, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Revisão Fotoinibição da Fotossíntese. **Brazilian Journal Of Biosciences**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p.463-472, 06 nov. 2009.

_____, E. L.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Estádios ontogenéticos e variações no crescimento anual do caule de duas espécies lenhosas em uma área de vegetação de Caatinga, Pernambuco, Brasil. In: ALBUQUERQUE, U. P.; MOURA, A. N.; ARAÚJO, E.L. (Org.). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos.** Bauru, São Paulo, v. 2, p. 385-410, 2010.

ARAUJO, V. K. R. et al. Influência do status da floresta e da variação sazonal sobre o banco de sementes no semiárido brasileiro. **Gaia Scientia (UFPB)**, João Pessoa, v. 8, n. 1, p.136-149, 25 ago. 2014.

_____, V. K. R. et al. Influence of leaf morphometric variations on the growth of seedlings and juveniles of woody species in a semiarid environment. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, n. 4, p.1019-1028, 26 jul. 2017.

ASHTON, M. S. Seedling growth of co-occurring Shorea species in the simulated light environments of a rain forest. **Forest Ecology And Management**, v. 72, n. 1, p.1-12, mar. 1995.

BALLARÉ, C. L. Light Regulation of Plant Defense. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, n. 1, p.335-363, 29 abr. 2014.

BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**, cap. 16, pg. 657-694, 2003.

BARRY, K. M.; PINKARD, E. A. Growth and photosynthetic responses following defoliation and bud removal in eucalypts. **Forest Ecology And Management**, v. 293, p.9-16, abr. 2013.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas** (noções básicas). Jaboticabal: Funep, 1988.41p.

BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia. Série botânica**, v. 61, n. 1-2, p. 73-82, dec. 2006.

_____, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p.61-72, mar. 2003.

BRITO, S. F. et al. Influence of light on the initial growth of invasive *Cryptostegia madagascariensis* Bojer in the Brazilian semiarid region. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 37, n. 3, p.385-392, 1 jul. 2015.

BRYM, Z. T. et al. Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understory woody plant community. **Journal Of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p.1098-1106, 14 set. 2011.

CABRAL, E. L.; BARBOSA, D. C. A.; SIMABUKURO, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 2, p.241-251, jun. 2004.

CARVALHO, N. O. S. et al. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 30, n. 3, p.351-357, jun. 2006.

CASTRO, C. C.; NEWTON, A. C. Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest. **Colombia Forestal**, v. 18, n. 1, p.117-138, 1 jan. 2015.

CHAGAS, M. G. S. et al. Leaves Variations in Plant Functional Groups of a Landscape of Restinga, Pernambuco-Brazil. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 1, n. 2, p.50-63, 1 jan. 2008.

CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Effect of grazing and harvesting on diversity, recruitment and carbon accumulation of juvenile trees in tropical dry forests. **Forest Ecology And Management**, v. 284, p.152-162, nov. 2012.

CHAVES, O. M.; ÁVALOS, G. Do seasonal changes in light availability influence the inverse leafing phenology of the neotropical dry forest understory shrub *Bonellia nervosa* (Theophrastaceae)? **Revista de Biología Tropical**, v. 56, n. 1, p.257-268, 23 jul. 2006.

_____, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 3, p.239-264, jan. 2003.

COELHO, D. S. et al. Respostas fisiológicas em variedades de feijão caupi submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 12, n. 1, p. 14, 11 feb. 2014.

COLARES, I. G. et al. Efeito da temperatura e do fotoperíodo no crescimento e nas respostas fotossintéticas de *Potamogeton pectinatus* L. (potamogetonaceae), em cultivo experimental. **Estudos de Biologia**, v. 29, n. 68/69, p.297-306, 27 nov. 2007.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p.335-380, 22 sept. 2003.

COSTE, S. et al. A cost–benefit analysis of acclimation to low irradiance in tropical rainforest tree seedlings: leaf life span and payback time for leaf deployment. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 11, p.3941-3955, 21 abr. 2011.

DALMOLIN, A. C. et al. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, p. 41-48, 16 jan. 2015.

DELAGRANGE, S. Light- and seasonal-induced plasticity in leaf morphology, N partitioning and photosynthetic capacity of two temperate deciduous species. **Environmental And Experimental Botany**, v. 70, n. 1, p.1-10, jan. 2011.

DERROIRE, G. et al. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p.1-11, 10 jan. 2018.

DÍAZ, S. et al. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology And Evolution**, v. 3, n. 9, p.2958-2975, 30 jul. 2013.

DALOSO, D. M.; HOLSBACK-MENEGUCCI, Z.; SANTIAGO, E. F. Efeitos da radiação ultravioleta-C sobre a simetria e morfoanatomia foliar de *Rapanea ferruginea* (Ruiz et. Pav) Mez. (Myrsinaceae). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 31, n. 2, p.167-172, 14 maio 2009.

ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia**, v.3, n.1, p.39-45, 29 may. 1991.

ESCUADERO, A. et al. Distribution of leaf characteristics in relation to orientation within the canopy of woody species. **Acta Oecologica**, v. 48, p.13-20, abr. 2013.

ESTRADA-MEDINA, H. et al. Source water, phenology and growth of two tropical dry forest tree species growing on shallow karst soils. **Trees**, v. 27, n. 5, p.1297-1307, 13 abr. 2013.

FABRICANTE, J.R.; ANDRADE, L.A. de. Análise Estrutural de um remanescente de Caatinga no Seridó Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**, v 11, n 3, p.341-349, jul. 2007.

FAJARDO, L. et al. Restoration of a degraded tropical dry forest in Macanao, Venezuela. **Journal of Arid Environments**, v. 88, p.236-243, jan. 2013.

FALCÃO, H.M. et al. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 340, p.62-69, mar. 2015.

_____, H. M. et al. Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. **Theoretical And Experimental Plant Physiology**, v. 29, n. 2, p.95-108, jun. 2017.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p.509-525, 16 abr. 2003.

FAYAD, J. A. et al. Crescimento e produção do tomateiro cultivado sob condições de campo e de ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, v. 19, n. 3, p.365-370, nov. 2001.

FELFILI, J. M. et al. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, p.297-301, 1 out. 1999.

FERREIRA, C. S. et al. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. **Acta Amazonica**, v. 45, n. 4, p.337-346, dez. 2015.

FIGUEIREDO, L. S. et al. Sítios de estabelecimentos e relações alométricas em populações lenhosas da Caatinga. **Revista de Geografia (Recife)** -ISSN: 0104-5490, v. 27, n. 2, p. 155-167, mai. 2010.

FROSI, G. et al. Increase in biomass of two woody species from a seasonal dry tropical forest in association with AMF with different phosphorus levels. **Applied Soil Ecology**, v. 102, p.46-52, jun. 2016.

GUARIGUATA, M. R; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology And Management**, v. 148, n. 1-3, p.185-206, jul. 2001.

GASPAR, M. Aquaporinas: de canais de água a transportadores multifuncionais em plantas. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 34, n. 4, p.481-491, dez. 2011.

GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. **Advances In Botany**, v. 2014, p.1-17, 24 mar. 2014.

GUO, Q.; LI, H.; ZHANG, W. Variations in leaf functional traits and physiological characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* along the altitude gradient in the Southeastern Tibetan Plateau. **Journal of Mountain Science**, v. 13, n. 10, p.1818-1828, 9 set. 2016.

HASSELQUIST, N. J.; ALLEN, M. F.; SANTIAGO, L. S. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. **Oecologia**, v. 164, n. 4, p.881-890, 24 jul. 2010.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural And Forest Meteorology**, v. 216, p.20-36, jan. 2016..

JANZEN, D. H. Tropical ecological and biocultural restoration. **American Association for the Advancement of Science**, v. 239, n. 4837, p. 243-244, 15 jan. 1988.

JIN, X. et al. Determination of Leaf Water Content by Visible and Near-Infrared Spectrometry and Multivariate Calibration in *Miscanthus*. **Frontiers In Plant Science**, v. 8, n. 721, p.1-8, 19 maio 2017.

KLICH, M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental And Experimental Botany**, v. 44, n. 3, p.171-183, nov. 2000.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000. 531 p

LAURANS, M. et al. Functional traits and their plasticity predict tropical trees regeneration niche even among species with intermediate light requirements. **Journal Of Ecology**, v. 100, n. 6, p.1440-1452, 13 ago. 2012..

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. **Journal Of Tropical Ecology**, v. 27, n. 05, p.477-489, 2 ago. 2011.

LI, F. L.; BAO, W. K. Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China. **Journal of Arid Environments**, v. 108, p.1-9, set. 2014.

LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p.1211-1216, jun. 2013.

_____, M. et al. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. **Plos One**, v. 10, n. 4, p. e0123741.1-15, 28 abr. 2015.

LOPES, C. G. R. et al. Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. **Forest Ecology And Management**, v. 271, p.115-123, maio 2012.

LOPEZ-IGLESIAS, B.; VILLAR, R.; POORTER, L. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. **Acta Oecologica**, v. 56, p.10-18, abr. 2014.

MARKESTEIJN, L. et al. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p.480-495, 7 abr. 2011.

MARTÍNEZ-GARZA, C.; HOWE, H. F. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. **Boletín de La Sociedad Botànica de México**, v. 86, n. 1, p.1-10, jun. 2010.

MCLAREN, K. P.; MCDONALD, M. A. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. **Forest Ecology And Management**, v. 183, n. 1-3, p.61-75, set. 2003.

MEDIAVILLA, S. et al. Testing the correlations between leaf life span and leaf structural reinforcement in 13 species of European Mediterranean woody plants. **Functional Ecology**, v. 22, n. 5, p.787-793, out. 2008.

MENDES, L. B. et al. What happens to the soil seed bank 17 years after clear cutting of vegetations? **Revista de Biología Tropical**, v. 63, n. 2, p.321-332, 1 jun. 2015.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 216, p.20-36, jan. 2016.

MONTEIRO, J. M. et al. Use patterns and knowledge of medicinal species among two rural communities in Brazil's semi-arid northeastern region. **Journal Of Ethnopharmacology**, v. 105, n. 1-2, p.173-186, abr. 2006.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of Tropical Dry Forest. Annual Review Of Ecology And Systematics, v. 17, n. 1, p.67-88, nov. 1986. **Annual Reviews**.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, n. 2, p.453-469, fev. 2001.

NOCK, C. A.; VOGT, R. J.; BEISNER, B. E. Functional Traits. **Els**, p.1-8, 15 fev. 2016.

PALLARDY, S.G. **Physiology of woody plant**. 3. ed. Massachusetts, Eua: Academic Press, 2008. 453 p. ISBN: 978-0-12-088765-1.

PARENTE, H.N. et al. Influência do pastejo e da precipitação sobre a fenologia de quatro espécies em área de Caatinga. **Revista Árvore**, v. 36, n. 3, p.411-421, jun. 2012.

PAZ, H.; PINEDA-GARCÍA, F.; PINZÓN-PÉREZ, L.F. Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia*, v. 179, n. 2, p.551-561, 6 jun. 2015.

PEARCY, R.W. Response of plant to heterogeneous light environments. In: PUGNAIRE, F.I.; VALLADARES, F. Handbook of functional plant ecology. Florida, Usa: Crc Press, Boca Raton, 1999. p. 269-314.

PEIXOTO, C. P.; CRUZ, T. V.; PEIXOTO, M. F. S. Análise quantitativa do crescimento de plantas: conceitos e prática. **Enciclopédia biosfera**, v. 7, n. 13, p. 51-76, 2011.

PEREIRA, I. M. et al. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste paraibano. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 3, p.413-426, dez. 2001.

PEREIRA-DIAS, F.; SANTOS, M. Adaptive strategies against water stress: a study comparing leaf morphoanatomy of rupicolous and epiphytic species of Gesneriaceae. **Brazilian Journal Of Botany**, v. 38, n. 4, p.911-919, jun. 2015.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 8, p.715-716, 2016.

PINEDA-GARCÍA, F.; PAZ, H.; MEINZER, F. C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 2, p.405-418, 13 ago. 2013.

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 12, p.595-607, 2000.

_____, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, n. 3, p.565-588, 16 abr. 2009.

POORTER, L. et al. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. **Journal Of Ecology**, v. 93, n. 2, p.256-267, abr. 2005.

_____, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p.321-331, maio 2008.

QUEIROGA, J. L. et al. Estimativa da área foliar do feijão-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.) por meio da largura máxima do folíolo central. **Horticultura Brasileira**, v. 21, n. 1, p.64-68, mar. 2003.

QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology And Management**, v. 258, n. 6, p.1014-1024, set. 2009.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p.365-392, fev. 1992.

_____, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, v. 80, n. 6, p.1955-1969, set. 1999.

_____, P. B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal Of Ecology**, v. 102, n. 2, p.275-301, 19 fev. 2014.

RICHARDSON, A.D. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 169, p. 156-173, 2013.

ROMERO-DUQUE, L. P.; JARAMILLO, V. J.; PÉREZ-JIMÉNEZ, A. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. **Forest Ecology And Management**, v. 253, n. 1-3, p.38-47, dez. 2007.

ROSSI, L. M. B. et al. Modelagem de recrutamento em florestas. **Floresta**, v. 37, n. 3, p.453-467, 11 dez. 2007.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, n. 2, p.207-216, abr. 2006.

ROYER, D. L. Leaf Shape Responds to Temperature but Not CO₂ in *Acer rubrum*. **Plos One**, v. 7, n. 11, p. e49559.1-5, 12 nov. 2012.

SAID, S.A. et al. Inter-population variability of leaf morpho-anatomical and terpenoid patterns of *Pistacia atlantica* Desf. ssp. *atlantica* growing along an aridity gradient in Algeria. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 4, p. 397-405, abr. 2011.

SANTIAGO, L. S.; WRIGHT, S. J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, v. 21, n. 1, p.19-27, fev. 2007.

SANTOS, J. M. F. F. et al. Dinâmica de duas populações herbáceas de uma área de Caatinga, Pernambuco, Brasil. **Revista de Geografia**, v. 26, n. 2, p. 142-160, aug. 2010.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theoretical And Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p.83-99, 8 fev. 2014.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Crescimento de quatro espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico em casa-de-vegetação. **Revista Ceres**, v. 50, p. 203-218, jan. 2003.

_____, E. C. et al. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **IHERINGIA**, v. 59, n. 2, p.201-205, jan. 2004.

SILVA, L. M. B.; BARBOSA, D. C. A. Crescimento e sobrevivência de *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan (Leguminosae), em uma área de Caatinga, Alagoinha, PE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 14, n. 3, p.251-261, dez. 2000.

SILVA, O. N.; PAIVA, J. G. A. Estudos morfológicos e anatômicos em folhas adultas de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae Lindley). **Boletín latinoamericano y del Caribe de plantas medicinales y aromáticas**, v. 6, n. 2, p. 36-43, mar. 2007.

SILVA, M. D. **Resiliência e susceptibilidade de tipos funcionais vegetais na paisagem no semiárido nordestino**. 2012. 121 f. Tese (Doutorado) - Curso de Geografia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2012.

SILVA, S. O. et al. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga com diferentes históricos de uso no agreste pernambucano. **Revista Árvore**, v. 36, n. 3, p.441-450, jun. 2012.

SILVA, K. A. et al. Spatio-temporal variation in a seed bank of a semi-arid region in northeastern Brazil. **Acta Oecologica**, v. 46, p.25-32, jan. 2013.

SOSINSKI JÚNIOR, E. E.; PILLAR, V. D. Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39, n. 1, p.1-9, jan. 2004.

SOUTO, C.P.; PREMOLI, A.C.; REICH, P.B. Complex bioclimatic and soil gradients shape leaf trait variation in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) among austral forests in Patagonia. **Revista Chilena de História Natural**, v. 82, n. 2, p.209-222, jun. 2009.

SOUZA, J. T. et al. Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate? **Plant Biology**, v. 16, n. 4, p.748-756, 8 nov. 2013.

SOUZA, D. N. N. et al. Estudo fenológico de espécies arbóreas nativas em uma unidade de conservação de Caatinga no Estado do Rio Grande do Norte, Brasil. **Biotemas**, v. 27, n. 2, p.31-42, 6 fev. 2014.

SOUZA, B. C. et al. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. *Rodriguésia*, v. 66, n. 1, p.21-32, mar. 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Tradução Eliane Romanato Santarém et al. 3.ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TRIGUEIRO, E. R. C.; OLIVEIRA, V. P. V.; BEZERRA, C. L. F. Indicadores Biofísicos e a dinâmica da degradação/desertificação no bioma Caatinga: estudo de caso no município de Tauá, Ceará. **REDE-Revista Eletrônica do PRODEMA**, v. 3, n. 1, jun. 2009

TSUKAYA, H. Leaf Development. **The American Society Of Plant Biologists**, v. 11, n. 2013, p.1-21, 7 jul. 2013.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics**, v. 39, n. 1, p.237-257, dez. 2008.

_____, F. et al. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. **Plant Ecology & Diversity**, v. 9, n. 3, p.237-251, 3 mai 2016.

VELOSO, A. C. R. et al. Intraspecific variation in seed size and light intensity affect seed germination and initial seedling growth of a tropical shrub. **Acta Botanica Brasílica**, v. 31, n. 4, p.736-741, 21 set. 2017.

VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 1, p.11-20, mar. 2006.

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

WEBB, C.T. et al. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p.267-283, mar. 2010.

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.

WILSON, P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p.155-162, jul. 1999.

WRIGHT, I. J. et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. **Global Ecology And Biogeography**, v. 14, n. 5, p.411-421, 18 ago. 2005.

_____, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p.821-827, abr. 2004.

XU, Fei et al. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? **Progress In Natural Science**, v. 19, n. 12, p.1789-1798, dez. 2009.

YAN, Q. et al. Variation in survival and growth strategies for seedlings of broadleaved tree species in response to thinning of larch plantations: Implication for converting pure larch plantations into larch-broadleaved mixed forests. **Environmental And Experimental Botany**, v. 129, p.108-117, set. 2016.

ZANELLI, C. B. **Florística e fitossociologia da Comunidade lenhosa no sub-bosque de um cerrado em assis, SP**. 43f. (Dissertação em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Instituto Biologia, Campinas-SP, 2013.

ZHANG, L.; PAN, L. Allometric models for leaf area estimation across different leaf-age groups of evergreen broadleaved trees in a subtropical forest. **Photosynthetica**, v. 49, n. 2, p.219-226, jun. 2011.

ZHU, S. et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 4, p.879-891, 8 nov. 2012.

4. CAPÍTULO I (Spatio-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation to growth and survival of young woody plants)

Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo; Gabriela Bispo da Silva; Elcida de Lima Araújo; Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel; Kleber Andrade da Silva

Publicado no periódico Brazilian Journal of Botany (Qualis B2/ F.I. 0.779), sob o DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-018-00511-0>, 08 de janeiro de 2019.

Normas da revista estão disponíveis na web site:
<http://www.scielo.br/revistas/rbb/iinstruc.htm>

1 Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo^{1*}; Gabriela Bispo da Silva¹; Elcida de Lima
2 Araújo¹; Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel¹; Kleber Andrade da Silva²

3
4 **Spatio-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation**
5 **to growth and survival of young woody plants**

6
7 ¹Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife-PE.

8 ²Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo
9 Antão-PE.

10 *Corresponding author: [vanessa.rodriguesdearaujo@gmail.com/](mailto:vanessa.rodriguesdearaujo@gmail.com)

11 +55(81)33206308/

12 ORCID:0000-0001- 8.992-5.154

13

14

Declaration of Interests:

The authors read and approved the manuscript content, and certify that they have no commercial or associative interest that represents a conflict of interest in connection with the manuscript.

1 Abstract

2 Leaves present adjustments in response to reducing the availability of environmental
3 resources, which may reflect in the plant development. The study investigated the
4 interannual variation in the morphofunctional foliar attributes of seedlings and juveniles
5 of *Myracrodruon urundeuva* Allemão and *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnom &
6 G.P. Lewis, besides the survival time and growth rates of individuals from two forests
7 of different ages. We analyzed the relationships of the leaf characteristics with plant
8 growth rate and survival time. In two young forests (24 years) and one mature (> 55
9 years) from the Brazilian semi-arid, data sampling of the specific leaf area, specific leaf
10 mass, leaf water content, and mean number of leaves was conducted for two years, the
11 growth rate in diameter and height was evaluated during the rainy season of 2016 and
12 the survival time. Most leaf characteristics, growth, and survival rates presented higher
13 values in the young forest, besides more relationships between the leaf attributes and the
14 survival time, according to the species and ontogenetic stage.

15 Keywords: Anthropogenic forest, arboreal, seedlings, semiarid, traits functional.

16 1. Introduction

17 Seasonally dry forests, which reestablish after disturbance, present a reduction in
18 plant cover and the basal diameter of their individuals (Romero-Duque et al. 2007;
19 Alvarez-Añorve et al. 2012). Changes are also observed in ecological processes such as
20 phenology, seed rain, seed bank, and population dynamics (Alvarez-Añorve et al. 2012;
21 Lopes et al. 2012; Silva et al. 2013). As consequence of such changes, higher light
22 incidence and temperature, and lower water availability in the soil superficial layers
23 may occur within a young forest when compared to a mature forest (Araújo et al. 2017).

24 Changes in the microclimatic conditions of the understory can negatively affect
25 plant recruitment, growth, and survival in the environment (Gerhardt 1996; McLaren and
26 Mcdolnad, 2003; Araújo et al. 2008; Fajardo et al. 2013; Lopez-Iglesias et al. 2014),
27 especially in the initial stages of plant life, the most critical (Romero-Duque et al. 2007;
28 Rossi et al. 2007). These changes may also promote leaf adjustments, a common
29 behavior, as it is the most plastic organ of plants (Wright et al. 2004; Poorter et al.
30 2009).

1 In response to increasing light incidence and by consequent increasing
2 temperature and soil water loss, typical of disturbed habitats in semi-arid regions, plants
3 can reduce: 1) leaf area, 2) water content inside your organs, 3) budding of new
4 branches and leaves, 4) leaves lifetime, and 5) leaf concentration of minerals, such as
5 nitrogen, phosphorus, and potassium (Falcão et al. 2015; Souza et al. 2015; Araujo et al.
6 2017). It occurs to maximize plant metabolic functions and to promote its survival,
7 growth, and reproduction in young anthropic forests, with a higher light incidence
8 (Fajardo et al. 2013; López-Iglesias et al. 2014; Nock et al. 2016).

9 However, the opposite behavior was recently described. Seedlings and juveniles
10 of woody species from understory of young anthropogenic forests can increase their leaf
11 area and individual size, because of the more open canopy, in comparison to individuals
12 established in mature forests, which are more conserved and have a more closed canopy
13 (Araujo et al. 2017). Such behavior also recorded for adult individuals (Falcão et al.
14 2015), representing an essential strategy to recruit individuals to more advanced
15 ontogenetic stages during the short rainy season, improving the survival during the dry
16 season (Araújo et al. 2010; Falcão et al. 2015). Therefore, the morphometric responses
17 of the woody species to the microclimatic variations in the understorey from semi-arid
18 seasonally dry forests may follow two trends: increasing on leaf area and individual
19 size, or decreasing on leaf area and individual size, with the succession from young-to-
20 mature occurs in the forest (Araujo et al. 2017). It is noteworthy that this data comes
21 from a low number of species, few functional characteristics and does not take into
22 account the effect of temporal variation of precipitation.

23 In addition to the age of the forest, interannual precipitation variations can
24 generate adjustments in the foliar organ (Martínez-Garza and Howe 2010; Álvarez-
25 Añorve et al. 2012; Falcão et al. 2015; Paz et al. 2015), since they are stimulated by the
26 reduction of water availability (Chaves et al. 2003; Falcão et al. 2015). Although
27 changes in leaf characteristics may favor water saving, plant photosynthetic
28 performance, growth, and survival under stress conditions (Chaves et al. 2003;
29 Martínez-Garza and Howe 2010; Said et al. 2011; Álvarez-Añorve et al. 2012; López-
30 Iglesias et al. 2014), it is still lacking information on about the influence of interannual
31 variations in rainfall and forest conservation status on leaf morphofunctional attributes
32 of young woody plants. These studies are relevant for a better understanding of plant

1 functional characteristics role in the population dynamics of seedlings and juveniles of
2 woody species, throughout the process of natural forest regeneration.

3 Most of the Brazil north-eastern region is occupied by seasonally dry forests,
4 known as *Caatinga*. It has annual precipitation ranging from 252 to 1200 mm, and its
5 vegetation is arboreal, deciduous, thorny, and hypoxerophytic. A significant part of
6 *Caatinga* native vegetation has been replaced by livestock and agriculture. Commonly,
7 some of these areas are abandoned after land use, and the vegetation naturally
8 regenerates. Consequently, landscapes of *Caatinga* vegetation are often composed of
9 young and mature forest fragments (Araújo et al. 2007; Lopes et al. 2012; Silva et al.
10 2015; Santos et al. 2016; Araujo et al. 2017). Therefore, the *Caatinga* becomes a good
11 model for monitoring the effect of forest conservation status and precipitation temporal
12 variation on leaf morphofunctional attributes of populations.

13 Selected species for this study were *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnom &
14 G.P. Lewis and *Myracrodruon urundeuva* Allemão. They are abundant, deciduous,
15 native, and widely distributed within the *Caatinga* vegetation (Lopes et al. 2012;
16 Mendonça et al. 2016). *C. pyramidale* wood is widely used for fence construction, while
17 *M. urundeuva* is included in the vulnerable category of the official list of endangered
18 Brazilian flora species (Queiroz 2009; Albuquerque et al. 2010). Therefore, studies
19 about their population dynamics are extremely important to generate knowledge and
20 contribute to conservation decision-making, and sustainable use of these species.

21 During the initial stages of *C. pyramidale* and *M. urundeuva* development, it has
22 been observed that leaf area and individuals size are larger in a conserved mature forest
23 and reduced in young anthropogenic forests (Araujo et al. 2017). However, that is lack
24 information on changes in specific leaf area, leaf number, leaf water content, and
25 specific leaf mass in forests of different ages, and how these attributes and their
26 interactions can influence growth and survival rates over time. Knowledge about the
27 relationship between leaf attributes and plant dynamics will help to predict needed time
28 to recover native and anthropogenic forests in arid and semi-arid regions (Alvarez-
29 Añorve et al. 2012; Silva et al. 2013), allowing a broader discussion on the functional
30 role of leaf plasticity in the dynamics of plant communities and the resilience of
31 anthropogenic forests.

1 Considering that understory microclimatic variations from young and mature
2 forests of semi-arid regions can alter the foliar attributes to favor the growth and the
3 survival of the plants, and the registered trend of increasing leaf area and individual size
4 in conserved mature forest for two selected species (Araujo et al. 2017). This study
5 investigate the following hypotheses: seedlings and juveniles of *C. pyramidale* and *M.*
6 *urundeuva* established in a mature forest will present higher 1) leaf number, 2) specific
7 leaf area, 3) specific foliar mass, 4) leaf water content, 5) growth rate in height and
8 diameter, and 6) survival; seedlings and juveniles established in a young forest will
9 present opposite behaviors. We also hypothesized that leaf attributes are directly related
10 to seedling and juvenile growth and survival in young and mature forests. To test these
11 hypotheses, we investigated the variations in leaf morphofunctional attributes, growth,
12 and survival time of seedlings and juveniles of *C. pyramidale* and *M. urundeuva*
13 established in fragments of young and mature forests, from a semi-arid region in
14 northeastern Brazil.

15 2. Materials and methods

16 2.1 Study área

17 The study was carried out in *Caatinga* (semi-arid) vegetation located at the José
18 Nilson de Melo Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State
19 (08°14'20.62"S; 35°55'13.00" W, 574 m asl – Fig. 1), between years 2015 and 2016.
20 The local climate is semi-arid BSh type, according to Köppen and Geiger, with a
21 historical mean of annual precipitation of approximately 663 mm (APAC 2017), and
22 mean temperature of 21.7°C (climate-data.org 2017). The total precipitation recorded in
23 the study years were 484.9 mm in 2015, and 513.7 mm in 2016. Fig. 2 shows the
24 precipitation and temperature monthly variation during the study period (data obtained
25 from the IPA meteorological station). The rainy season occurs between March and
26 August, and drought conditions characterize the other months. However, rainfall may
27 also occur in the dry season, as well as dry events within the rainy season (Araujo et al.
28 2017). The soil of the experimental station is classified as eutrophic yellow Podzolic,
29 abrupt to moderate, sandy-loam texture, with rocky outcrops belonging to the
30 northeastern core of the Brazilian Shield, specifically to the Borborema Structural
31 Province, and the Olaria stream drains it, a tributary from Ipojuca river (Araújo et al.
32 2010; Lopes et al. 2012).

1 Inside the experimental station, there is a 32 ha fragment with native vegetation,
2 conserved since 1959, where the transit of domestic animals, extraction of vegetal
3 resources, and hunting of fauna species are not allowed. Currently, it has a high
4 herbaceous and woody species richness, and adult individuals presenting mean height
5 around 5 m (Lopes et al. 2012; Araújo et al. 2017). In this study, this fragment is
6 considered a mature forest (Fig. 1).

7 In 1994, a 3ha section of the mature forest fragment was subjected to a shallow
8 cut of the vegetation to implement an experimental *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.
9 (“palma gigante”) cultivation, using fire and no fertilizer addition. After six months,
10 cultivation was abandoned, and vegetation has been recovering naturally for 24 years. In
11 this study, this fragment is considered the young forest (Fig. 1). The young forest
12 fragment is located at a 5 m distance from the mature forest. A dirt road separates these
13 two fragments. The young forest vegetation is abundant in herbaceous species, with the
14 presence of some woody, it is poorly developed, and there are few adult individuals at
15 the reproductive phase, which have a mean height of around 2.5 to 3 m (Araújo et al.
16 2010; Lopes et al. 2012; Araujo et al. 2017).

17 Table S1 shows soil chemical and microclimatic characterization of mature and
18 young forests.

19 2.2 Selected species

20 In both forests, two of the most representative woody species in abundance were
21 selected for the study development: *Cenostigma pyramidale* and *Myracrodruon*
22 *urundeuva* (Lopes et al. 2012). They are deciduous, native, and widely distributed in the
23 Caatinga vegetation. The species present great ecological and apicultural importance
24 (Mendonça et al. 2016). They are important for the economy of local communities and
25 widely used for construction, firewood, forage, and pharmacological application,
26 besides other uses (Queiroz 2009; Albuquerque et al. 2010; Mendonça et al. 2016).

27 *Myracrodruon urundeuva*, popularly known as “aroeira” or “aroeira-do-sertão”,
28 belongs to Anacardiaceae family, is a deciduous, heliophyte, and selective xerophyte
29 species (Lorenzi 1992). Its natural distribution is limited to the Northeast, Southeast,
30 and Center-West regions of Brazil, and the Chaco region of Bolivia, Paraguay, and
31 Argentina. It is currently among the most exploited tree species in the Caatinga

1 vegetation, and it is included in the vulnerable category of the official list of endangered
2 Brazilian flora species (Queiroz 2009; Albuquerque et al. 2010).

3 *Cenostigma pyramidale*, popularly known as “catingueira”, is typical from
4 Caatinga area, belongs to Leguminosae family and Caesalpinioideae subfamily. It
5 occurs from Maranhão and Ceará to Bahia, with a disjunction in the Amazon. Its wood
6 is widely used for fence construction (Queiroz 2009; Albuquerque et al. 2010).

7 2.3 Leaf attributes, growth, and survival

8 Initially, seeds from adult individuals were collected in the study area and
9 allowed to germinate in vegetation house following the methodology of Araújo et al.
10 (2006). A database was assembled with photographs, herbal specimens, and
11 characterization of the external morphology of seedlings and juveniles that grew in the
12 greenhouse, besides images available from the literature (Feliciano et al. 2013;
13 Mendonça et al. 2016). These data were used to identify the ontogenetic stages
14 (seedlings and juveniles) of the species selected for the study.

15 Seedlings were considered as the recruited individuals that presented cotyledons;
16 tender stems with chlorophyll and without connection with other plants at the ground
17 level (Araújo et al. 2008; Araujo et al. 2017). To determine if the individual had an
18 independent root system, originated from seed instead of clone, careful excavations
19 were performed to examine whether the plant root system was connected to other
20 individuals, avoiding damage to the root system of the seedling. The juvenile stage was
21 characterized by the presence of lignification in the stem and absence of stem branching
22 or only first order branching (Araújo et al. 2008; Araujo et al. 2017).

23 In June 2015, 50 parcels of 25 m² were randomly plotted into a one ha area from
24 each forest. Within the parcels, were numbered and identified 47 juveniles of *M.*
25 *urundeuva* in the young forest and 53 in the mature forest, and 146 juveniles of *C.*
26 *pyramidale* in the young forest and 93 in the mature forest. Seedlings were identified
27 and numbered at the beginning of the rainy season, taking into account the germination
28 period and seedling establishment (Araújo et al. 2010). A total of 60 seedlings of *M.*
29 *urundeuva* were recorded in the young forest and 44 in the mature forest, and 79 *C.*
30 *pyramidale* seedlings in young forest and 167 in mature.

1 A wholly expanded and intact leaf located in the middle portion of the main axis
2 was collected from each of the two species, in both young and mature forests (Table 1).
3 The sampling of adult leaves was performed three months after the rainy season
4 beginning, in 2015 and 2016, following a protocol proposed by Cornelissen et al.
5 (2003). Collected leaves were identified according to the individual number,
6 ontogenetic stage, forest age, and species, and properly conditioned to avoid water loss.
7 Subsequently, leaf samples were transported into a cool box to the laboratory, where
8 they were weighed (fresh mass) and photographed with a scale in centimeters. Leaf
9 images generated a digital database and used to estimate the leaf area, through the
10 Image J software (Rasband 2016).

11 Afterward, leaves were oven-dried at 60 °C for 72 hours and weighed to
12 determine the dry mass (mg). The difference between the fresh and dry mass
13 corresponds to the leaf water content (g) (LWC). Ratio between leaf area (cm²) and dry
14 leaf mass (g) corresponded to the specific leaf area (SLA), and the ratio of dry leaf mass
15 (g) and fresh leaf area (cm²) corresponded to specific leaf mass (SLM), which
16 corresponds to an estimate of leaf thickness (Perez-Harguindeguy et al. 2013).

17 During the rainy season of 2016 in both forests, the seedling and juvenile
18 individuals from the two species were measured in height and diameter using a
19 measuring tape and digital pachymeter, respectively (Table 1). Measurements were
20 made in two periods: initial time (t_0), at the rainy season beginning, or after seedling
21 birth; and final time (t_1), at the end of the rainy season, aiming to determine the monthly
22 growth rate of the marked plants that survived until the end of the rainy season. The first
23 measurement site was red ink marked on the plant so that subsequent measurements
24 could be made at the same point, in the case of the diameter, or from the same point in
25 the case of height. The absolute growth rate of seedlings and juveniles of both forests
26 was determined by the difference in the height and diameter sizes (t) of the individuals
27 between the interval of measurement in relation to time (T), through the formula (t_1-t_0)
28 $/T$. Height and diameter growth analysis were performed only for individuals who
29 survived by the end of the rainy season of 2016.

30 From July 2015 to August 2016, parcels were monitored monthly for recording
31 births, mortalities, and recruitments of the seedlings and juveniles, to identify the time,

1 in months, of plant survival in the forests. The number of leaves produced by each was
2 also counted to identify the monthly produced mean number of leaves (MNL).

3 2.4 Statistical analysis

4 Mann–Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum Test) non-parametric analysis of
5 variance), at 5% probability, was used for determining the presence of 1- variations in
6 the values of leaf characteristics between young and mature forests in the two years
7 study and between the years 2015 and 2016, 2- variations in growth rates of height and
8 diameter of 2016 rainy season between forests, and 3- variations in survival time
9 between young and mature forests over the two years study.

10 The existence of a relation between leaf attributes and the growth rate in height
11 and diameter and the survival time was verified through a stepwise multiple regression
12 analysis. Statistical tests were performed with the software Bioestat 5.0.

13 3. Results

14 3.1 Leaf morphofunctional attributes

15 In the early months of 2015, occurred high mortality after the emergence of
16 *Myracrodruon urundeuva* and *Cenostigma pyramidale* seedlings in young and mature
17 forests, so only the emergent seedlings of 2016 were analyzed. It was verified that only
18 the seedlings of *C. pyramidale* presented a higher mean number of leaves, larger
19 specific leaf area, and higher specific leaf mass in the young forest (Fig. 3a, c, d).

20 Considering the juveniles, only the mean number of leaves of *C. pyramidale* was
21 higher in 2016 in the young forest, whereas that of *M. urundeuva* reduced in 2016 only
22 in the mature forest (Fig. 4a, e). The leaf water content of *M. urundeuva* and *C.*
23 *pyramidale* was higher in 2015 in the young forest and, in 2016, in the mature forest
24 (Fig. 4b, f), already the two species presented greater specific leaf area in 2015 and
25 greater specific leaf mass in 2016, in young and mature forests (Fig. 4c, d, g, h).

26 However, between the forests the mean number of leaves, the specific leaf area,
27 and the specific foliar mass of the two species were similar between young and mature
28 forests during the two years (Fig. 4a, c-h). While in *M. urundeuva* it has not changed of
29 the leaf water content among the forests (Fig. 4b).

3.2 Growth rate and survival

The growth rate in height and diameter of the seedlings of both species was similar between young and mature forests (Fig. 5). However, the survival time of the seedlings of both species was higher in the young forest (Fig. 5). In the juvenile stage, the growth rate in the height of *C. pyramidale* was higher in the young forest, and for *M. urundeuva* it did not change among the forests (Fig. 6). The survival time of juveniles of *M. urundeuva* was higher in young forest, and for *C. pyramidale* it did not change among forests (Fig. 6).

3.3 Leaf morphofunctional attributes relation with growth and survival

The growth in height and diameter of the seedlings was little affected by the foliar attributes. In general, seedlings of both species, with a higher number of leaves and higher leaf water content, showed higher growth in height in the young forest, these leaf variables explained 33% and 93%, respectively, of growth in height (Table S2). In the mature forest, only the specific foliar mass explained (20%) the variation in growth in diameter of *C. pyramidale* seedlings (Table S2). All leaf attributes and its interactions had a significant effect on the survival time of seedlings of both species in the young forest, with percentages of explanation varying from 36% to 51% (Table S2). Leaf water content and leaf specific mass explained (24% and 48%) the survival of the seedlings of both species in the mature forest (Table S2).

In the young forest, all leaf attributes and its interactions explained (from 12% to 53%) height growth of juveniles from both species (Table S3). In the mature forest, juveniles of *M. urundeuva* and *C. pyramidale* with a higher number of leaves and higher leaf water content (from 2% to 23%) showed a larger growth in height (Table S3). Leaf attributes did not explain the juvenile growth in diameter of the two species from young and mature forests (Table S3). All leaf attributes showed a significant effect on the survival time of juveniles of *M. urundeuva* and *C. pyramidale*, with explanatory percentages varying from 22% to 62% in young forest, and from 13% to 33% in mature forest (Table S3).

4. Discussion

4.1 Leaf morphofunctional attributes

1 We have verified that changes in the morphofunctional foliar attributes, recorded
2 in the young and mature forests, depend on the species and the ontogenetic stage of the
3 individuals, as well, variations in leaf morphofunctional attributes may change over the
4 years. *C. pyramidale* seedlings may have a larger leaf area in mature forest and *M.*
5 *urundeuva* seedlings in the young forest (Araújo et al. 2017). However, we observed
6 that *C. pyramidale* seedlings presented higher specific leaf area, a number of leaves and
7 specific foliar mass in the young forest, while the morphofunctional leaf attributes of *M.*
8 *urundeuva* seedlings were similar among the forests. Also, juveniles of *C. pyramidale*
9 and *M. urundeuva* may present a larger leaf area in the mature forest (Araújo et al.
10 2017). However, we verified that the specific leaf area, number of leaves, and specific
11 leaf mass of the two species were similar between young and mature forests. Besides,
12 juvenile individuals established in the young forest accumulate a more considerable
13 amount of water in their leaves. Considering that precipitation has been similar for
14 years, our evidence suggests that the morphofunctional foliar attributes of seedlings and
15 juveniles established in semi-arid regions change stochastically over time. So, our initial
16 hypothesis of an increase in values of leaf morphofunctional attributes in mature forests
17 was not accepted.

18 Responses recorded in this study suggest that *M. urundeuva* seedlings are better
19 able to withstand environments with higher temperatures, incident light, wind speed,
20 and low relative humidity, besides changes of soil nutrient availability (potassium,
21 phosphorus, magnesium, and calcium), without needing adjustments in the analyzed
22 leaf characteristics. On the other hand, the foliar adjustments observed in the *C.*
23 *pyramidale* seedlings reflect species strategies to support the abiotic conditions found in
24 the young forest. Probably, the *C. pyramidale* seedlings increased investment in the
25 leaves, as a way to adjust for accumulating resources and subsequently invest in growth.
26 It guarantees the recruitment to the juvenile stage and increases the chances of survival
27 (Chagas et al. 2008; Hooz et al. 2014). With the drought arrival, the young forest
28 presents more restriction on the availability of resources in comparison to the mature
29 forest, which can lead to higher mortality of seedlings (Rossi et al. 2007; Araújo et al.
30 2008).

31 Literature shows that individuals can conserve water available, even under a
32 higher incidence of light and temperature (Chaves et al. 2003; Kichenin et al. 2013; Paz
33 et al. 2015). Therefore, the leaves may show a reduction in the number of stomata for

1 greater protoplasmic tolerance (Mariano et al. 2009), increasing the resistance to a rapid
2 reduction of soil water availability (Chaves et al. 2003). So it is possible that young
3 individuals established in the young forest can increase the water content stored in the
4 leaves and minimize its use by the plant during the favorable period.

5 Therefore, the way young plants acquire, conserve and use its resources differ in
6 forests of different ages (Chaves et al. 2003; Chaturvedi et al. 2012; Nock et al. 2016).
7 Thus, in semi-arid forests, in seedlings, and juveniles of woody species, there are
8 different functional adjustments (Martínez-Garza and Howe 2010; Araujo et al. 2017).
9 The evidence shows that some species, at the seedling stage, can increase the biomass to
10 reach the juvenile stage in a young forest; at the juvenile stage, in arid region plants tend
11 to present a higher water acquisition and storage during the period with greater
12 availability, as well as, a better optimization of the water use in the environment, in
13 order to improve some plant metabolic functions, such as photosynthesis and
14 transpiration.

15 4.2 Growth rate and survival

16 *Cenostigma pyramidale* seedlings may have a higher growth rate in mature
17 forest and *M. urundeuva* seedlings in the young forest (Araujo et al. 2017). However,
18 we found that growth rates of the seedlings of two species were similar among the
19 forests. Juveniles of both species may present higher growth rates in mature forest
20 (Araujo et al. 2017). But, we found that the growth rate of juveniles of *C. pyramidale*
21 was higher in the young forest, and *M. urundeuva* was similar between forests. We also
22 verified that the survival of the seedlings of both species and the juveniles of *M.*
23 *urundeuva* was higher in the young forest. Considering that precipitation has been
24 similar for years, the evidence suggests that the growth rates of seedlings and juveniles
25 established in semi-arid regions also change stochastically with increasing forest age
26 and in consecutive years. So, our hypothesis of increased growth rate and survival in
27 more conserved forests was not accepted.

28 Mature forests show higher density and richness of species and populations with
29 a higher basal area than the young anthropogenic forests (Romero-Duque et al. 2007;
30 Alvarez-Añorve et al. 2012). As consequence, there may be greater competition for the
31 available resources in the mature forest (Gerhardt 1996; Chagas et al. 2008; Hooz et al.
32 2014). Because seedlings have limited roots, they depend on the water available on the

1 surface and the first layers of the soil to perform the physiological processes (López-
2 Iglesias et al. 2014). So, the competition for resources may have been responsible for
3 the differences found in survival time.

4 Thus, in a mature forest, seedling growth and survival in the environment may
5 be adversely affected (Gerhardt 1996; McLaren and McDonald 2003; Rossi et al. 2007;
6 López-Iglesias et al. 2014), which may have reflected in growth rates of *C. pyramidale*
7 and *M. urundeuva* seedlings, similar in the two forests and in the lesser survival time of
8 the two species in the mature forest.

9 Also, seedlings of woody species, established in the mature forest, germinate in
10 a microenvironment with higher humidity and low light incidence during the rainy
11 season. It makes seedlings more susceptible to mortality with the arrival of the dry
12 season when foliar senescence occurs, and the vegetation cover is reduced,
13 consequently increasing light availability and temperature of the understory (Chaves et
14 al. 2003; Araújo et al. 2010; Araujo et al. 2017). On the other hand, seedlings
15 established in the young forest germinated during the rainy season in an environment
16 with higher light incidence and higher temperature in the understory. This might
17 activate an adjustment system to protect it from water stress during the dry season, and
18 the recruitment for the juvenile ontogenetic stage (Chaves et al. 2003). This fact may
19 also justify the more prolonged survival time of *M. urundeuva* juveniles in the young
20 forest.

21 We observed that, when the surviving *C. pyramidale* seedlings were recruited to
22 the juvenile stage, there was a similarity in the survival time of juveniles between young
23 and mature forests. It may occur because individuals have overcome the stress of
24 competition for resources, which is responsible for reducing the survival time in the
25 mature forest. During the seedling stage, individuals tend to allocate more resources to
26 favor the establishment in the environment. In the juvenile stage, this allocation of
27 resources is more directed to invest in the stem elongation (Araújo et al. 2010; Araujo et
28 al. 2017). As a consequence, there was sufficient growth to increase the survival time of
29 juveniles of *C. pyramidale* established in the mature forest.

30 Furthermore, the soil of young forest presented higher amounts of
31 macronutrients than the mature forest. Nutrient availability in the soil is important for
32 cell production and tissue formation (Ackerly 2004; Poorter et al., 2009; Chaturvedi et

1 al. 2012). Thus, the greater availability of nutrients may have helped *C. pyramidale*
2 overcome the microclimatic conditions of young forest and contribute to its increase in
3 the growth rate. Further studies are needed to test this hypothesis. Therefore, changes in
4 growth rates of diameter and height, and survival time along the plant succession of
5 semi-arid regions will depend on ecological strategies of the species and the ontogenetic
6 stage.

7 4.3 Leaf morphofunctional attributes relation with growth and survival

8 Changes in leaf morphofunctional attributes of the species, in response to
9 changes in forest age, may favor growth rate in height and diameter and survival time
10 (Wright et al. 2004; Poorter et al. 2009; Álvarez-Ñorve et al. 2012; Lopez-Iglesias et
11 al. 2014; Araujo et al. 2017). In general, we found that the mean number of leaves, leaf
12 area, leaf water content, and specific leaf mass contributed significantly to the growth
13 and survival of *C. pyramidale* and *M. urundeuva* in the young and mature forests.
14 Therefore, the hypothesis that the morphofunctional leaf attributes of the species present
15 a direct relationship with the growth and survival of seedlings and juveniles in young
16 and mature forests was accepted.

17 The literature points out that, among the leaf characteristics, the specific leaf
18 area and the specific leaf mass are strongly correlated with the carbon fixation capacity
19 and soil nutrient uptake (Cornelissen et al. 2003; Poorter et al. 2009). Thus, the higher
20 the biomass acquisition for leaf construction, more reserves of nutrients and organic
21 substances will be required to invest in the relative plant growth (Poorter et al. 2009).

22 In seasonally dry environments, plants under favorable resource conditions tend
23 to retain the nutrients and organic substances to ensure the use during the period of
24 scarcity (Kichenin et al. 2013). Subsequently, it reallocates stored nutrients in the leaves
25 to invest in development and survival. Thus, during the drought, plants can reduce the
26 synthesis of photo - assimilated products essential to perform such functions (Chaves et
27 al. 2003; Ackerly 2004), so they are able to withstand more prolonged periods of stress.
28 In this study, the specific leaf area and leaf specific mass had a positive relationship
29 with growth. The species *C. pyramidale* and *M. urundeuva* probably invested in
30 biomass for leaf construction and, consequently, increase the reserves of nutrients and
31 organic substances to invest in growth and increase the probability of survival.

1 We verified that morphofunctional leaf attributes had greater power of
2 explanation for growth and survival in the young forest. So, plant performance differs
3 according to the functional adjustment in response to the environment condition (Webb
4 et al. 2010). Moreover, it was also observed that leaf water content favored plant growth
5 and survival rate in both forests. It is known that, along with water transportation from
6 the soil to the leaves, also occurs the transport of nutrients, such as nitrogen,
7 phosphorus, and potassium, which are directly correlated with plant growth (Ackerly
8 2004). The storage of water and these nutrients in leaves help the plant to maintain
9 metabolism under extreme conditions (Pallardy 2010). Thus, during the favorable
10 period, in high-luminosity and water-scarcity environments, woody species in the
11 seedling and juvenile stages tend to increase the water content stored in the leaves and
12 minimize the plant's water use in order to conserve water, even in environments with a
13 higher light incidence (Chaves et al. 2003; Kichenin et al. 2013; Paz et al. 2015), as
14 occurs in semi-arid regions.

15 Our findings show that variations in leaf morphology of seedlings and juveniles
16 woody in semi-arid regions depend of the stage ontogenetic and species, ranging in
17 forests of different ages and between years. However, patterns of variations were not
18 found, as well as to for growth rate in diameter and height. The survival time of the
19 woody young in this region tended to be higher in the young forest, suggesting the
20 occurrence of low microclimatic changes below the understorey of young forests with
21 the end of the rainy season in relation to the mature forest.

22 Finally, it is evidenced that size, thickness, water quantity, and mean number of
23 leaves produced by *C. pyramidale* and *M. urundeuva* during the early stages of life,
24 exerted a strong influence on the survival time and the rates growth. It suggests that
25 factors such as the water content and the mean number of produced leaves are good
26 predictors for the survival and height growth of regenerating woody species adapted to
27 semi-arid regions, regardless of the age of the forest where they are established.

28 5. Author Contribution Statement

29 Author Contributions: VKRA, ELA, and KAS originally formulated the idea,
30 VKRA, ELA and RMMP developed a methodology, VKRA and GBS conducted
31 fieldwork, VKRA, GBS and KAS collaborated in data analysis, VKRA and KAS

1 performed statistical analyses, and VKRA, ELA, RMMP and KAS wrote the
2 manuscript.

3 6. Acknowledgment

4 Authors thank the Instituto de Pesquisa Agropecuária (IPA) of Caruaru for
5 logistic support; the researchers of the Laboratório de Ecologia Vegetal e Ecossistemas
6 Nordestinos (LEVEN) and of the Laboratório de Fitomorfologia Funcional (LAFF) for
7 the support in the sampling and analysis of the data; to Coordenação de
8 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), and to Conselho de
9 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the productivity grants of Elcida
10 Araújo and Rejane Pimentel, and the Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de
11 Pernambuco (FACEPE) for scholarship and financial support to the project (APQ-
12 0083.2.05-15).

13 7. References

14 Ackerly D (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water
15 deficit and disturbance. *Ecol Monograph* 74: 25-44 <https://doi.org/10.1890/03-4022>

16 Albuquerque UP, Florentino ATN, Almeida ALS, Almeida CMAD, Lins Neto EMF,
17 Vieira FJ, Silva FS, Soldati GT, Sousa LG, Santos LL, Ramos MA, Cruz MP, Alencar
18 NL, Medeiros PM, Araújo TAS, Nascimento VT (2010) Caatinga: biodiversidade e
19 qualidade de vida. NUPEEA, Recife

20 Alvarez-Añorve MY, Quesada M, Sánchez-Azofeifa GA, Avila-Cabadilla LD, Gamon
21 JA (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in
22 a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *Am. J. Bot* 99: 816-826 doi:
23 <https://doi.org/10.3732/ajb.1100200>

24 Monitoramento Pluviométrico. Agência Pernambucana de Águas e Clima – APAC
25 2017: <http://www.apac.pe.gov.br>. (24-Oct-2017, last accessed)

26 Araújo EL, Canuto VTB, Leite FA, Lima VC, Canuto NN (2006) Germinação e
27 protocolo de quebra de dormência de plantas do semi-árido nordestino. In: Giulietti
28 AM, (Ed). Instituto Milênio do Semi-árido. Recife, pp. 73-100

- 1 Araújo EL, Castro CC, Albuquerque UP (2007) Dynamics of Brazilian Caatinga – A
2 Review Concerning the Plants, Environment and People. *Func Ecosyst Commun* 1:15-
3 28
- 4 Araújo EL, Martins FR, Santos FAM (2008) Ontogenia e variações alométricas na
5 relação comprimento-diâmetro do caule em plantas da Caatinga. In: Moura NA, Araújo
6 EL, Albuquerque UP (Eds.). *Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-
7 fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Comunigraf/Nupeea, Recife, pp 81-104
- 8 Araújo EL, Martins FR, Santos FAM (2010) Estádios ontogenéticos e variações no
9 crescimento anual do caule de duas espécies lenhosas em uma área de vegetação de
10 Caatinga, Pernambuco, Brasil. In: *Biodiversidade, potencial econômico e processos
11 eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos*. Bauru, São Paulo, 2: 385-410
- 12 Araujo VKR, Santos JMFF, Araújo EL, Pimentel RMM, Silva KA (2017) Influence of
13 leaf morphometric variations on the growth of seedlings and juveniles of woody species
14 in a semiarid environment. *Braz. J. Bot* 40: 1019-1028 doi: 10.1007/s40415-017-0398-8
- 15 Chagas MGS, Silva MD, Galvíncio JD, Pimentel RMM (2008). Variações foliares em
16 grupos funcionais vegetais de uma paisagem de restinga, Pernambuco-Brasil. *R. bras.
17 Geogr. Fís* 1: 50-63 doi: <https://doi.org/10.5935/1984-2295.20080010>
- 18 Chaturvedi RK, Raghubanshi AS, Singh JS (2012) Effect of grazing and harvesting on
19 diversity, recruitment and carbon accumulation of juvenile trees in tropical dry forests.
20 *Forest Ecol Manag* 284: 152-162 doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.053>
- 21 Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought-
22 from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol* 30: 239-264 doi:
23 <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- 24 Climate-data.org. Clima: Caruaru-PE. <https://pt.climate-data.org/location/34674/>. (24-
25 Oct-2017, last accessed date)
- 26 Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB,
27 Ter-Steege H, Morgan HD, Van Der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A
28 handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits
29 worldwide. *Aust J Bot* 51: 335-380 doi: <https://doi.org/10.1071/BT02124>

- 1 Fajardo L, Rodríguez JP, González V, Briceño-Linares JM (2013) Restoration of a
2 degraded tropical dry forest in Macanao, Venezuela. *J. Arid Environ* 88: 236-243 doi:
3 <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.009>
- 4 Falcão HM, Medeiros CD, Silva BLR, Sampaio EVSB, Almeida-Cortez JS, Santos MG
5 (2015) Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest
6 chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *For. ecol. manag* 340: 62-
7 69 doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.029>
- 8 Feliciano ALP, Marangon LC, Holanda AC (2008) Morfologia de sementes, de
9 plântulas e de plantas jovens de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão).
10 BIOTERRA 8: 198-206 Disponível em:
11 <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=50080112>. (21-feb-2017, last accessed date)
- 12 Gerhardt K (1996) Effects of root competition and canopy openness on survival and
13 growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecol Manag* 82: 33-48
14 doi: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03700-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03700-4)
- 15 Hooz AM, Camarero JJ, Gutiérrez E, Zuidema PA (2014) Time-dependent effects of
16 climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: Short-term tolerance vs.
17 long-term sensitivity. *Agric For Meteorol* 188: 13-23 doi:
18 <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.12.010>
- 19 Kichenin E, Wardle DA, Peltzer DA, Morse CW, Freschet GT (2013) Contrasting
20 effects of plant inter and intraspecific variation on community level trait measures along
21 an environmental gradient. *Funct Ecol* 27:1254-1261 doi: [https://doi.org/10.1111/1365-](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12116)
22 [2435.12116](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12116)
- 23 Lopes CGR, Ferraz EMN, Castro CC, Lima EN, Santos JMFF, Araújo EL (2012) Forest
24 succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *Forest*
25 *Ecol Manag*, 271: 115-123 doi: [10.1016 / j.foreco.2012.01.043](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.043)
- 26 Lopez-Iglesias B, Villar R, Poorter L (2014) Functional traits predict drought
27 performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecol* 56: 10-18
28 doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.003>
- 29 Lorenzi H (ed) (1992) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas
30 arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa, SP.

- 1 Mariano KR, Barreto LS, Silva AHB, Neiva GKP, Amorim S (2009) Fotossíntese e
2 tolerância protoplasmática foliar em *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. Submetida ao
3 déficit hídrico. Rev. Caatinga 22: 72-77
4 <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=237117625010> (14-dec-2016, last accessed date)
- 5 Martínez-Garza C, Howe HF (2010) Características foliares y tasas vitales de árboles
6 sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. Bol. Soc. Bot. México 86: 1-10
7 <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57713498001> (12-jan-2016, last accessed date)
- 8 Mendonça AVR, Freitas TAS, Souza LS, Fonseca MDS, Souza JS (2016) Morphology
9 of fruit and seed and germination on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz,
10 comb. Ciência Flor 26: 375-387 doi: <http://dx.doi.org/10.5902/1980509822738>
- 11 McLaren KP, McDonald MA (2003) Effects of moisture and shade on seed germination
12 and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. Forest Ecol Manag 183: 61-75
13 doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00100-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00100-2)
- 14 Nock CA, Vogt RJ, Beisner BE (2016) Functional Traits. Encyclopedia of Life
15 Sciences eLS, 1-8 doi: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- 16 Pallardy SG (2008) Physiology of woody plant. 3^a ed. Academic Press, Massachusetts,
17 EUA.
- 18 Paz H, Pineda-García F, Pinzón-Pérez LF (2015) Root depth and morphology in
19 response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession
20 in a tropical dry forest. Oecol 179: 551-561 doi: 10.1007 / s00442-015-3359-6
- 21 Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-
22 Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C (2013). New handbook
23 for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot 6:167-
24 234 doi: 15– 716 Corrigendum http://dx.doi.org/10.1071/BT12225_CO
- 25 Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences
26 of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytol 182: 565-588
27 doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- 28 Queiroz LP (2009) Leguminosas da Caatinga. UEFS, Feira de Santana, BA

- 1 Rasband WS (2016) ImageJ, U. S. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland,
2 USA. <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2016
- 3 Romero-Duque LP, Jaramillo VJ, Pérez-Jiménez A (2007) Structure and diversity of
4 secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest*
5 *Ecol Manag*, 253: 38-47 doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.002>
- 6 Rossi LMB, Koehler HS, Arce JE, Sanquetta CR (2007) Modelagem de recrutamento
7 em florestas. *Rev. Floresta* 37: 453-467 doi: <http://dx.doi.org/10.5380/rev.v37i3.9942>
- 8 Said SA, Fernandez C, Greff S, Derridj A, Gauquelin T, Mevy JF (2011) Inter-
9 population variability of leaf morpho-anatomical and terpenoid patterns of *Pistacia*
10 *atlantica* Desf. ssp. *atlantica* growing along an aridity gradient in Algeria. *Flora* 206:
11 397-405 doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.08.002>
- 12 Santos DM, Silva KA, Santos JMFF, Araújo VKR, Araújo EL (2016) Composition,
13 species richness, and density of the germinable seed bank over 4 years in young and
14 mature forests in Brazilian semiarid regions. *J Arid Environ* 129:93-101.
15 doi:<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.02.012>
- 16 Silva KA, Santos DM, Santos JMFF, Albuquerque UP, Ferraz EMN, Araújo EL (2013).
17 Spatio-temporal variation in a seed bank of a semi-arid region in northeastern Brazil.
18 *Acta Oecol* 46: 25-32 doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.10.008>
- 19
- 20 Silva KA, Santos JMFF, Santos DM, Andrade JR, Ferraz EMN, Araújo EL (2015)
21 Interactions between the herbaceous and shrubby-arboreal components in a semiarid
22 region in the northeast of Brazil: competition or facilitation? *Rev Caatinga* 28:157-165.
23 Doi:10.1590/1983-21252015v28n318rc.
- 24 Souza BC, Oliveira RS, Araújo FS, Lima ALA, Rodal MJN (2015) Divergências
25 funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes
26 tropicais. *Rodriguésia* 66: 21-32 doi: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566102>
- 27 Webb CT, Hoeting JA, Ames GM, Pyne MI, Poff NL (2010) A structured and dynamic
28 framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Lett* 13:
29 267-283 doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01444.x>

1 Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch ZZ, Bongers F, Cavender-Bares
2 J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J,
3 Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C (2004) The worldwide leaf economics
4 spectrum. *Nature* 428: 822-828 doi: 10.1038 / nature02403

5

1 **Figures captions**

2 **Table 1.** Number of individuals selected for leaf sampling and to measure the
3 growth rate in height and diameter, in the rainy season of 2016, of seedling and juvenile
4 two woody species in young and mature forests, in a semi-arid region in the northeast of
5 Brazil

6 **Fig. 1** Location of mature and young forests in José Nilson de Melo
7 Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil.

8 **Fig. 2** Month variation in precipitation and temperature during the period of this
9 study. Data were acquired in the meteorological station of the José Nilson de Melo
10 Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil.

11 **Fig. 3** Mean for seedling leaf characteristics of woody species in young and
12 mature forests in a semi-arid region of Northeast Brazil. *Different lower-case letters
13 between forests differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum
14 Test), at 5% probability

15 **Fig. 4** Mean for juvenile leaf characteristics of woody species in young and
16 mature forests in a semi-arid region of Northeast Brazil. *Different capital letters
17 between years within the same forest and different lowercase letters between forests
18 within the same year, differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-
19 Sum Test), at 5% probability

20 **Fig. 5** Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016 and
21 one-year survival time of seedlings of woody species in young and mature forests in a
22 semi-arid region in Northeast Brazil. *Different lowercase letters differ statistically by
23 the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability

24 **Fig. 6** Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016, and
25 one-year survival time of juveniles of woody species in young and mature forests in a
26 semi-arid region in Northeast Brazil. * Different lowercase letters differ statistically by
27 the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability

Table 1. Number of individuals selected for leaf sampling and to measure the growth rate in height and diameter, in the rainy season of 2016, of seedling and juvenile two woody species in young and mature forests, in a semi-arid region in the northeast of Brazil

Ongenetic stage (sampling year)	Registered characters	<i>Myracrodruon urundeuva</i>		<i>Cenostigma pyramidale</i>	
		Forest young	Forest mature	Forest young	Forest mature
Juvenile (2015)	Sampling of leaves	30	10	33	41
	measure the growth in height and diameter	-	-	-	-
Juvenile (2016)	Sampling of leaves	44	40	41	36
	measure the growth in height and diameter	60	40	71	81
Seedling (2016)	Sampling of leaves	17	23	31	25
	measure the growth in height and diameter	54	167	55	37

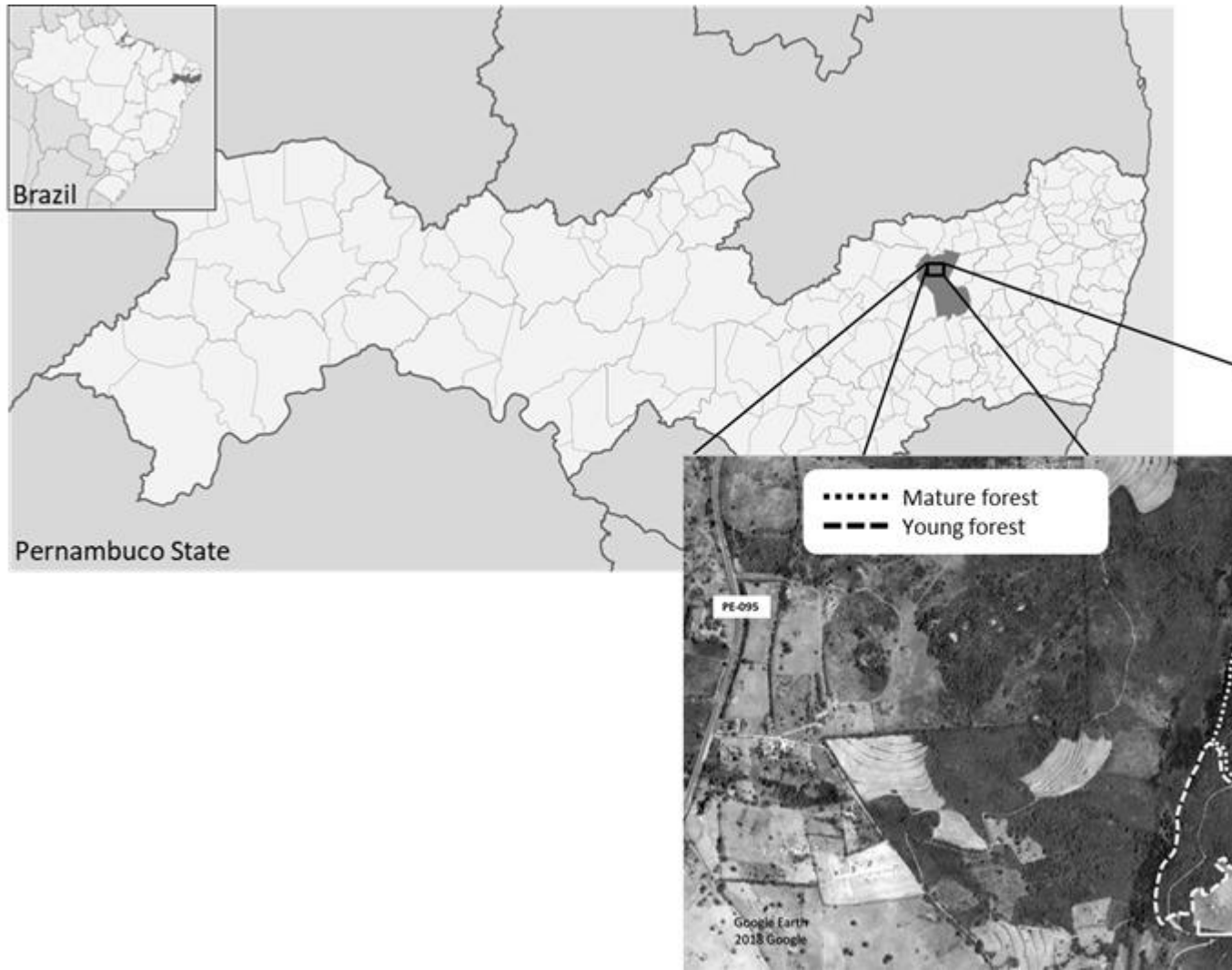


Fig. 1 Location of mature and young forests in José Nilson de Melo Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil.

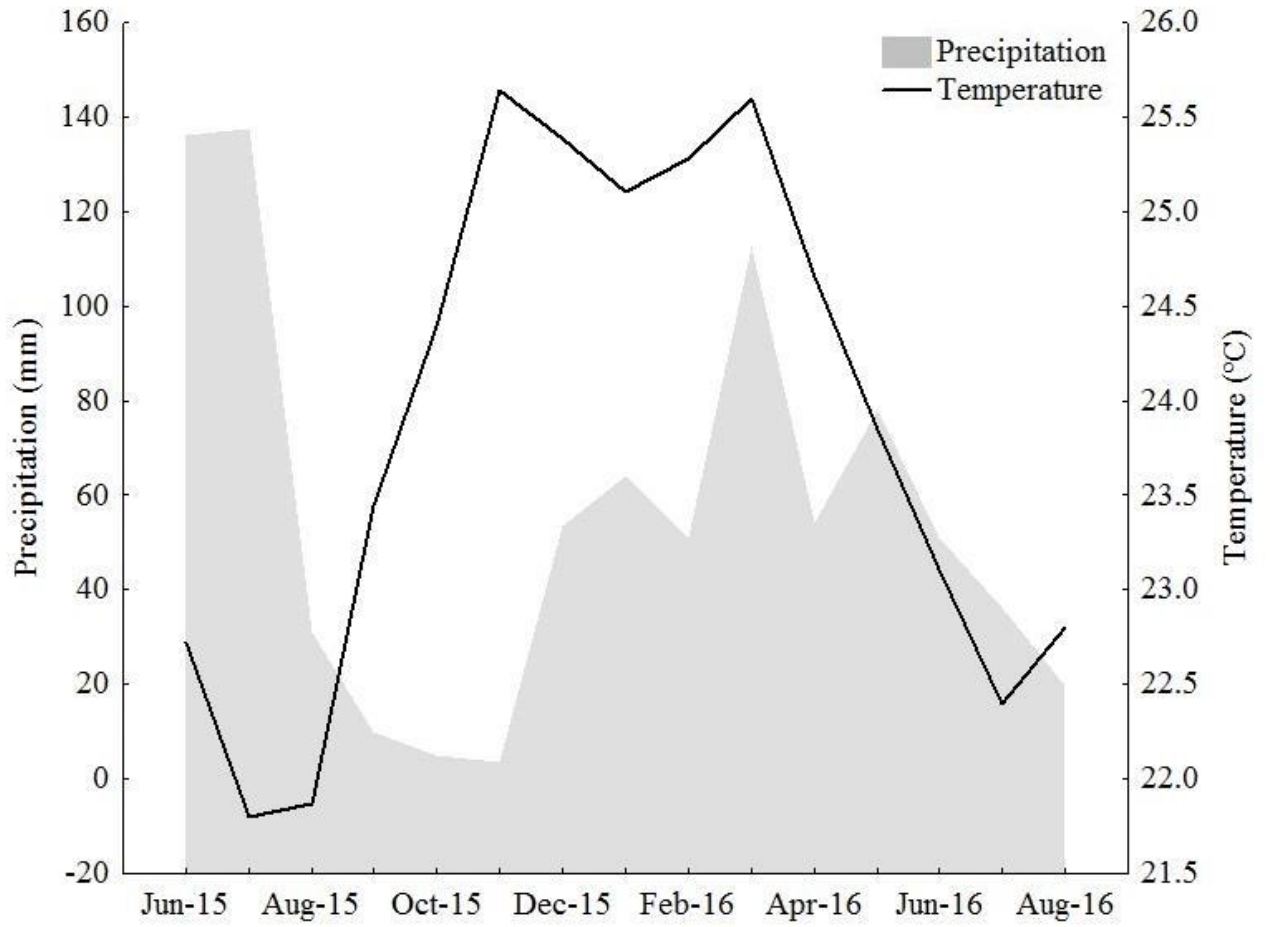


Fig. 2 Month variation in precipitation and temperature during the period of this study. Data were acquired in the meteorological station of the José Nilson de Melo Experimental Station (IPA), in Caruaru municipality, Pernambuco State, Brazil.

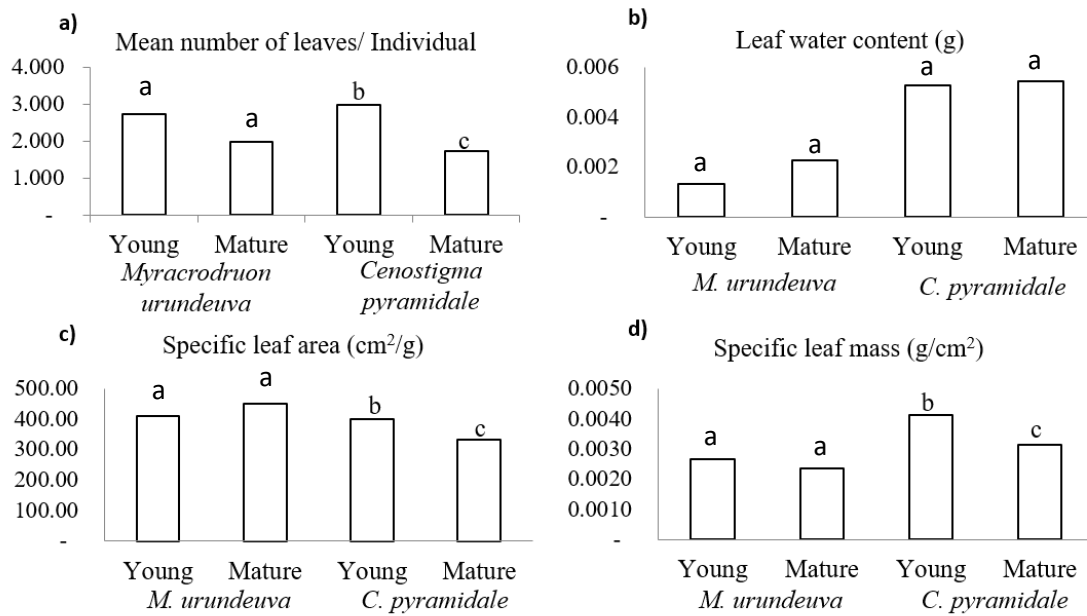


Fig. 3 Mean for seedling leaf characteristics of woody species in young and mature forests in semi-arid region of Northeast Brazil. *Different lower-case letters between forests differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum Test), at 5% probability.

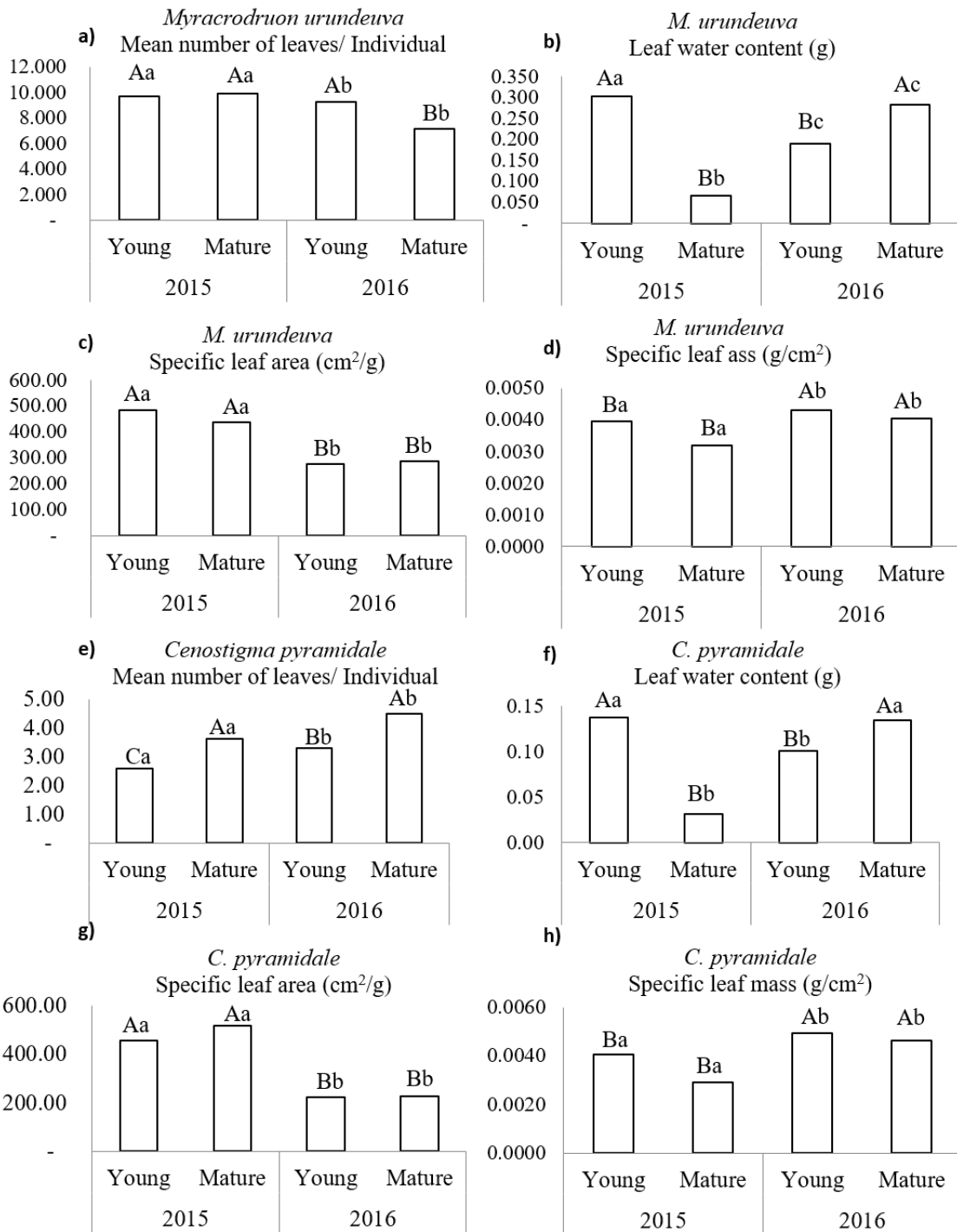


Fig. 4 Mean for juvenile leaf characteristics of woody species in young and mature forests in a semi-arid region of Northeast Brazil. *Different capital letters between years within the same forest and different lowercase letters between forests within the same year, differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank-Sum Test), at 5% probability.

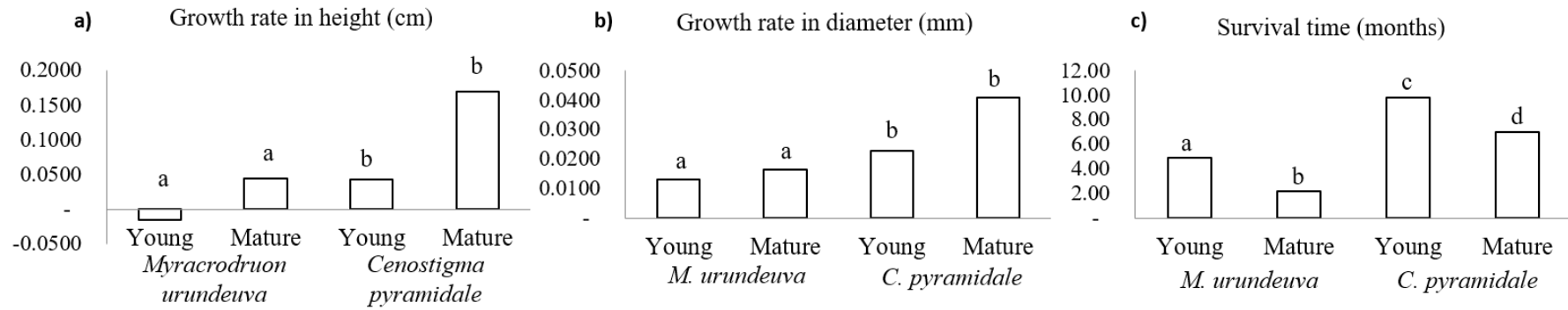


Fig. 5 Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016 and one-year survival time of seedlings of woody species in young and mature forests in a semi-arid region in Northeast Brazil. *Different lowercase letters differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability.

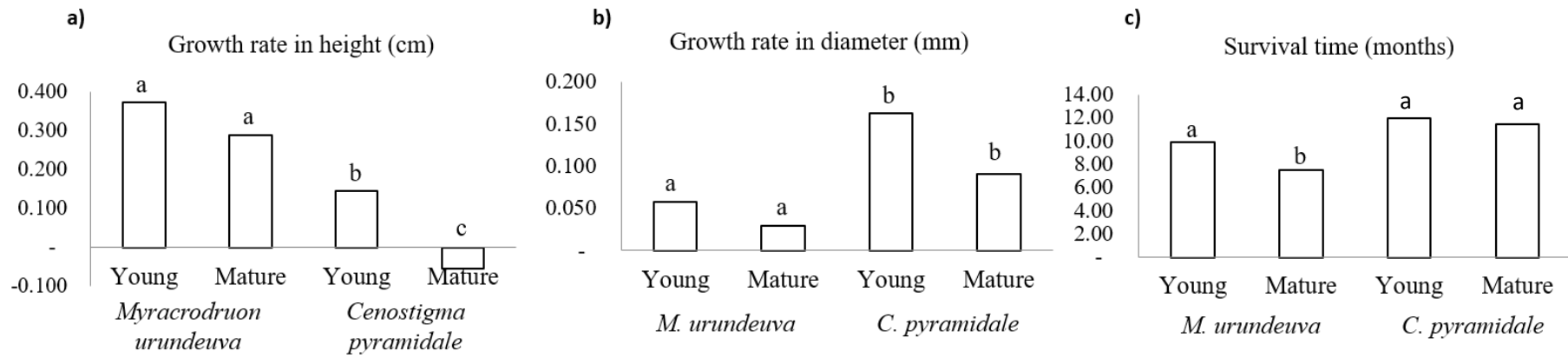


Fig. 6 Mean growth rates in height and diameter of the rainy season of 2016, and one-year survival time of juveniles of woody species in young and mature forests in a semi-arid region in Northeast Brazil. * Different lowercase letters differ statistically by the Mann-Whitney test (Wilcoxon Rank - Sum Test), at 5% probability.

Material complementar

Table S1. Soil chemical and microclimatic characterization of mature and young forests in a semi-arid region in the northeast of Brazil. The soil chemical analysis was done by Laboratório de Fertilidade do Solo & Meio Ambiente (LABFERT). Records of the abiotic data were carried out by the Digital Thermo Hygro Anemometer and Luximeter Model Thal 300.

Variables	Mature forest		Young forest	
Soil				
pH		5.20		5.90
Phosphorus (mg.dm ⁻¹)		6.78		13.65
Potassium (mg.dm ¹)		104.00		70.00
Calcium (mmol.dm ⁻³)		1.02		2.55
Magnesium (mmol.dm ⁻³)		0.37		0.56
Microclimate	2015	2016	2015	2016
Luminosity (lux)	9121.9±6286.9	14567.7±4736.3	1115.5±4150.34	14940.2±2963.1
Temperature (°C)	27±2.53	33±2.8	27±2.13	31.9±5.5
Wind speed (m.s ⁻¹)	0.1±0.07	0.64±0.99	0.32±0.03	0.79±0.8
Relative air humidity (%)	46±2.83	47±10.48	51.8±14.4	47.8±19.4

Table S2. Stepwise multiple regression of leaf characteristics of 2016 with the growth rate in height and diameter and the time of survival of woody species seedlings in young and mature forests in a semi-arid region in Northeast Brazil. MNL = Mean number of leaves (number of leaves per individual), LWC = Leaf water content (g), SLA = Specific leaf area (cm²/g), SLM = Specific leaf mass (g/cm²).

Forest	Species	Variables	Growth rate in height				GL	F	p-value	QM Erro	Variable
			R	R ²	Variation R ²						
Young	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	SLM	0.4847	23.49%	23.49%	1.9	2.7632	0.1283	1.1881	SLM	
		SLM*MNL	0.5673	32.18%	8.69%	2.8	1.8984	0.211	1.1847	MNL	
		SLM*MNL*SLA	0.6174	38.12%	5.94%	3.7	1.4376	0.3107	1.2354	SLA	
		SLM*MNL*SLA*LWC	0.9687	93.84%	55.71%	4.6	22.8356	0.0016	0.1436	LWC	
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.5785	33.47%	33.47%	1.30	15.0932	0.0008	0.1468	MNL	
		MNL*LWC	0.5844	34.15%	0.68%	2.29	7.5201	0.0027	0.1504	LWC	
		MNL*LWC*SLM	0.743	55.21%	21.06%	3.28	11.5052	0.0001	0.1059	SLM	
		MNL*LWC*SLM*SLA	0.7441	55.37%	0.16%	4.27	8.3732	0.0003	0.1095	SLA	
Mature	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	MNL	0.69	47.61%	47.61%	1.3	2.7261	0.197	0.1152	MNL	
		MNL*LWC	0.7032	49.45%	1.84%	2.2	0.9781	0.5055	0.1668	LWC	
		MNL*LWC*SLM	0.7034	49.48%	0.03%	3.1	0.3265	0.822	0.3333	SLM	
		MNL*LWC*SLM*SLA	0.2667	07.11%	-42.37%	1.3	0.2297	0.6639	0.2043	SLA	
<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.1552	2.41%	2.41%	1.21	0.518	0.5139	0.4003	MNL		
	MNL*LWC	0.1806	3.26%	0.85%	2.20	0.3371	0.7221	0.4167	LWC		
	MNL*LWC*SLA	0.1921	3.69%	0.43%	3.19	0.2427	0.8659	0.4366	SLA		
	MNL*LWC*SLA*SLM	0.1933	3.74%	0.05%	4.18	0.1747	0.9464	0.4607	SLM		

Continuation table 2

Forest	Species	Variables	Growth rate in diameter							
			R	R ²	Variation R ²	GL	F	p- value	QM Erro	Variable
Young	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	SLA	0.4153	17.25%	17.25%	1.9	1.8756	0.2023	0.0057	SLA
		SLA*LWC	0.4234	17.92%	0.68%	2.8	0.8735	0.5434	0.0064	LWC
		SLA*LWC*SLM	0.6288	39.54%	21.62%	3.7	1.5262	0.2895	0.0054	SLM
		SLA*LWC*SLM*MNL	0.8037	64.59%	25.05%	4.6	2.7367	0.1305	0.0037	MNL
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.0507	0.26%	0.26%	1.30	0.0774	0.7792	0.0572	MNL
		MNL*SLM	0.0581	0.34%	0.08%	2.29	0.0491	0.9522	0.0591	SLM
		MNL*SLM*LWC	0.0714	0.51%	0.17%	3.28	0.0478	0.9853	0.0611	LWC
		MNL*SLM*LWC*	0.0845	0.71%	0.20%	4.27	0.0485	0.9927	0.0632	SLA
Mature	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	MNL	0.6199	38.43%	38.43%	1.3	1.8728	0.2647	0.0002	MNL
		MNL*SLA	0.6644	44.14%	5.71%	2.2	0.7903	0.5585	0.0002	SLA
		MNL*SLA*SLM	0.8597	73.91%	29.77%	3.1	0.9443	0.6193	0.0002	SLM
		MNL*SLA*SLM*LWC	0.4992	24.92%	-48.99%	1.3	0.9959	0.6064	0.0002	LWC
<i>Cenostigma pyramidale</i>	SLM	0.4493	20.19%	20.19%	1.21	5.3122	0.0298	0.0101	SLM	
	SLM*SLA	0.4504	20.28%	0.09%	2.20	2.5442	0.1022	0.0106	SLA	
	SLM*SLA*MNL	0.474	22.47%	2.19%	3.19	1.8352	0.1742	0.0108	MNL	
	SLM*SLA*MNL*LWC	0.4863	23.65%	1.18%	4.18	1.3938	0.2754	0.0113	LWC	

Continuation table 2

Forest	Species	Variables	Survival time			GL	F	p-value	QM Erro	Variable
			R	R ²	Variation R ²					
Young	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	LWC	0.6317	39.91%	39.91%	1.23	15.2761	0.001	12.9835	LWC
		LWC*SLA	0.6778	45.94%	6.03%	2.22	9.3466	0.0015	12.2124	SLA
		LWC*SLA*MNL	0.6785	46.04%	0.10%	3.21	5.9717	0.0044	12.7704	MNL
		LWC*SLA*MNL*SLM	0.7173	51.45%	5.41%	4.20	5.2984	0.0047	12.064	SLM
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.6072	36.86%	36.86%	1.37	21.6042	0.0001	3.8126	MNL
		MNL*LWC	0.609	37.09%	0.22%	2.36	10.6115	0.0004	3.9047	LWC
		MNL*LWC*SLM	0.7092	50.30%	13.21%	3.35	11.8059	0.0001	3.173	SLM
		MNL*LWC*SLM*SLA	0.7096	50.35%	0.05%	4.34	8.6189	0.0002	3.263	SLA
Mature	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	LWC	0.4948	24.48%	24.48%	1.20	6.4829	0.0183	3.4482	LWC
		LWC*SLM	0.5172	26.75%	2.27%	2.19	3.4685	0.0509	3.5208	SLM
		LWC*SLM*MNL	0.5211	27.16%	0.41%	3.18	2.2372	0.1181	3.6954	MNL
		LWC*SLM*MNL*SLA	0.5265	27.72%	0.56%	4.17	1.63	0.212	3.8826	SLA
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	SLA	0.3304	10.92%	10.92%	1.23	2.8185	0.1033	5.9647	SLA
		SLA*MNL	0.3353	11.24%	0.33%	2.22	1.3934	0.2687	6.213	MNL
		SLA*MNL*SLM	0.6551	42.91%	31.67%	3.21	5.2618	0.0074	4.1864	SLM
		SLA*MNL*SLM*LWC	0.6942	48.19%	5.28%	4.20	4.6509	0.0082	3.9892	LWC

Table S3. Stepwise multiple regression of leaf characteristics of 2016 with the growth rate in height and diameter and the time of survival of woody species juvenile in young and mature forests in a semi-arid region in Northeast Brazil. MNL = Mean number of leaves (number of leaves per individual), LWC = Leaf water content (g), SLA = Specific leaf area (cm²/g), SLM = Specific leaf mass (g/cm²).

Growth rate in height										
Forest	Species	Variables	R	R²	Variation R²	GL	F	p-value	QM Erro	Variable
Young	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	SLM	0.3489	12.18%	12.18%	1.27	3.7431	0.0606	2.6786	SLM
		SLM*SLA	0.4954	24.54%	12.36%	2.26	4.2273	0.0251	2.39	SLA
		SLM*SLA*LWC	0.5769	33.28%	8.74%	3.25	4.1569	0.0159	2.1977	LWC
		SLM*SLA*LWC*MNL	0.6102	37.24%	3.96%	4.24	3.56	0.0202	2.1534	MNL
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.4975	24.75%	24.75%	1.36	11.8412	0.0018	1.2477	MNL
		MNL*SLM	0.6248	39.04%	14.29%	2.35	11.2066	0.0003	1.0397	SLM
		MNL*SLM*LWC	0.6299	39.68%	0.64%	3.34	7.4541	0.0008	1.0591	LWC
		MNL*SLM*LWC*SLA	0.7326	53.67%	13.99%	4.33	9.5569	0.0001	0.838	SLA
Madura	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	MNL	0.4853	23.55%	23.55%	1.25	7.7001	0.01	29.1717	MNL
		MNL*LWC	0.5221	27.26%	3.71%	2.24	4.4961	0.0215	28.9134	LWC
		MNL*LWC*SLM	0.5284	27.92%	0.66%	3.23	2.9691	0.0522	29.8966	SLM
		MNL*LWC*SLM*SLA	0.5512	30.39%	2.47%	4.22	2.4007	0.0802	30.1845	SLA
<i>Cenostigma pyramidale</i>	MNL	0.3961	15.69%	15.69%	1.34	6.3272	0.016	5.2992	MNL	
	MNL*LWC	0.4151	17.23%	1.54%	2.33	3.434	0.043	5.3603	LWC	
	MNL*LWC*SLA	0.4263	18.18%	0.95%	3.32	2.3693	0.088	5.4645	SLA	
	MNL*LWC*SLA*SLM	0.4306	18.54%	0.37%	4.31	1.7641	0.1605	5.6154	SLM	

Continuation table 3

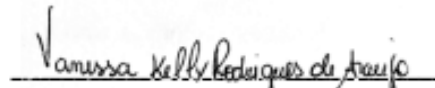
Growth rate in diameter										
Forest	Species	Variables	R	R ²	Variation R ²	GL	F	p-value	QM Erro	Variable
	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	LWC	0.3355	11.26%	11.26%	1.27	3.425	0.0719	0.0185	LWC
		LWC*SLM	0.3507	12.30%	1.04%	2.26	1.8229	0.1801	0.0189	SLM
		LWC*SLM*SLA	0.365	13.32%	1.02%	3.25	1.2805	0.3024	0.0195	SLA
		LWC*SLM*SLA*MNL	0.3669	13.46%	0.14%	4.24	0.9334	0.5371	0.0203	MNL
Young	<i>Cenostigma pyramidale</i>	SLA	0.1324	1.75%	1.75%	1.36	0.642	0.5662	0.0155	SLA
		SLA*SLM	0.1492	2.23%	0.48%	2.35	0.3987	0.6796	0.0158	SLM
		SLA*SLM*MNL	0.1594	2.54%	0.31%	3.34	0.2955	0.8299	0.0162	MNL
		SLA*SLM*MNL*LWC	0.1789	3.20%	0.66%	4.33	0.2728	0.8928	0.0166	LWC
	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	LWC	0.225	5.06%	5.06%	1.25	1.3328	0.2583	0.1052	LWC
		LWC*MNL	0.3852	14.84%	9.78%	2.24	2.0907	0.144	0.0983	MNL
		LWC*MNL*SLM	0.3945	15.56%	0.73%	3.23	1.4131	0.2638	0.1017	SLM
		LWC*MNL*SLM*SLA	0.3965	15.72%	0.16%	4.22	1.0262	0.4167	0.1061	SLA
Mature	<i>Cenostigma pyramidale</i>	LWC	0.3325	11.05%	11.05%	1.34	4.2248	0.045	0.0142	LWC
		LWC*MNL	0.3412	11.64%	0.59%	2.33	2.1744	0.1279	0.0145	MNL
		LWC*MNL*SLM	0.3783	14.31%	2.67%	3.32	1.7817	0.1694	0.0145	SLM
		LWC*MNL*SLM*SLA	0.4028	16.22%	1.91%	4.31	1.5008	0.2253	0.0147	SLA

Continuation table 3

Forest	Species	Variables	Survival time			GL	F	p-value	QM Erro	Variable
			R	R ²	Variation R ²					
Young	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	SLA	0.5885	34.64%	34.64%	1.27	14.3073	0.0011	12.7054	SLA
		SLA*SLM	0.6078	36.94%	2.30%	2.26	7.6142	0.0028	12.7298	SLM
		SLA*SLM*MNL	0.6335	40.13%	3.19%	3.25	5.5853	0.0048	12.5689	MNL
		SLA*SLM*MNL*LWC	0.6339	40.18%	0.05%	4.24	4.0296	0.0122	13.082	LWC
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	SLA	0.469	22.00%	22.00%	1.36	10.1528	0.0033	9.0529	SLA
		SLA*LWC	0.7882	62.12%	40.12%	2.35	28.6991	0.000	4.5219	LWC
		SLA*LWC*SLM	0.7888	62.22%	0.10%	3.34	18.6638	0.000	4.6428	SLM
		SLA*LWC*SLM*MNL	0.7898	62.37%	0.15%	4.33	13.6761	0.000	4.7639	MNL
Mature	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	LWC	0.5201	27.05%	27.05%	1.25	9.2683	0.0055	10.4167	LWC
		LWC*SLA	0.578	33.41%	6.37%	2.24	6.0211	0.0077	9.904	SLA
		LWC*SLA*SLM	0.5781	33.42%	0%	3.23	3.8475	0.0225	10.334	SLM
		LWC*SLA*SLM*MNL	0.5815	33.81%	0.39%	4.22	2.8093	0.0499	10.7399	MNL
	<i>Cenostigma pyramidale</i>	SLA	0.3661	1.34%	1.34%	1.34	5.2613	0.0265	7.4791	SLA
		SLA*LWC	0.3825	14.63%	1.23%	2.33	2.8272	0.072	7.5965	LWC
		SLA*LWC*SLM	0.431	18.57%	3.95%	3.32	2.4331	0.082	7.4719	SLM
		SLA*LWC*SLM*MNL	0.5116	26.17%	0.76%	4.31	2.7475	0.0452	6.9931	MNL

DECLARATION ON RESEARCH
INVOLVING SPECIES AT RISK OF EXTINCTION

I, Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo, enrolled in the CPF under no. 014.322.164-73 and RG no. 7334588, SDS_PE issuing body, declare for the proper purposes that the research entitled "Spatial-temporal variation in leaf morphofunctional attributes and relation to growth and survival of young woody plants "is the product of my doctoral thesis entitled" Foliar morphometric attributes favor the growth and survival of young plants in the semi-arid environment? "The thesis is linked to the Postgraduate Program in Botany by the Universidade Federal Rural of Pernambuco (UFRPE) and involves only the collection of botanical material for morphometric analysis of the species *Cenostigma pyramidale* and *Myracrodruon urundeuva*, with no access to the genetic patrimony. According to IBAMA Ordinance No. 06-N, of January 15, 1992, of the Official List of Flora Threatened Extinction, only *Myracrodruon urundeuva* is classified in the category vulnerable to extinction. However, I emphasize that throughout the study, only plant tissue samples (one leaf) of a small sample of regenerants (seedlings and juveniles) from each population (30 individuals per population) were carried out, disregarding the sample containing the number of leaf ≤ 2 , to avoid possible impacts on the natural regeneration of forests. I also emphasize here that the studied forests are part of the lands of the Instituto Agronômico de Pernambuco (IPA), in the municipality of Caruaru-PE, from which we are authorized to conduct research and collection in the area.



Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo

5. CAPÍTULO II (Influência da luminosidade sobre os ajustes morfofuncionais foliares e crescimento de lenhosas jovens do semiárido)

Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo; Bruno Ayron de Souza Aguiar; Gabriela Bispo da Silva; José Djalma de Souza; Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel; Elcida de Lima Araújo; Kleber Andrade da Silva

A ser enviado ao periódico Journal of Arid Environments (Qualis-A2/ F.I. 1,835)

Normas da revista estão disponíveis no site:
<https://www.journals.elsevier.com/journal-of-arid-environments>

Influência da luminosidade sobre os ajustes morfofuncionais foliares e crescimento de lenhosas jovens do semiárido

Vanessa Kelly Rodrigues de Araujo^{A*}; Bruno Ayron de Souza Aguiar^A;
Gabriela Bispo da Silva^A; José Djalma de Souza^A; Rejane Magalhães de Mendonça
Pimentel^A; Elcida de Lima Araújo^{A**}; Kleber Andrade da Silva^{B***}

^AUniversidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia - Área de Botânica, Rua Manoel de Medeiros, SN. Dois Irmãos. CEP: 52171-900. Recife-PE, Brasil.

^BUniversidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Vitória. R. Alto do Reservatório, SN, Bela Vista, CEP: 55608-680. Vitória de Santo Antão-PE, Brasil.

*vanessa.rodriguesdearaujo@gmail.com

elcida.araujo@ufrpe.br; *kleberandradedasilva@hotmail.com

Resumo

A luminosidade abaixo do sub-bosque, em florestas de clima semiárido, varia entre os estágios sucessionais. Considerando a luz como indutora de ajustes funcionais, avaliou-se o efeito da luminosidade sobre a taxa de crescimento absoluto (altura e diâmetro), a produção foliar mensal (PMF), o número médio de folhas (NMF), a área foliar específica (AFE), massa foliar específica (MFE) e o conteúdo de água foliar (CAF) em lenhosas do semiárido brasileiro, nos estádios iniciais de crescimento. Através dos tratamentos: Controle ($1933,07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), luminosidade alta ($1547,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), luminosidade média ($1391,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e luminosidade baixa ($833,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Em ambiente com maior luminosidade, as espécies adotaram ajustes para armazenar água e recurso nos tecidos foliares e no caule, resultando em maiores MFE e taxa de crescimento em diâmetro. Também, maior CAF e menor taxa de crescimento absoluto em altura foi visto Apenas em *C. pyramidale*, mostrando diferentes ajustes entre as espécies. O poder de explicação das características morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro é afetado pela variação na intensidade de luz. Evidenciando, a capacidade das duas espécies para estabelecer e

crescer em florestas que sofreram perturbações antrópicas ou naturais, resultando em aumento da oferta de luz.

Palavras-chaves: Caatinga; ajustes funcionais, desenvolvimento, luminosidade, sub-bosque.

1. Introdução

Regiões de clima semiárido são caracterizadas por apresentarem grande insolação local (Araújo, 2005; Chaves e Àvalos, 2008), e apresentarem níveis de saturações da luz pelas plantas, comumente, acima do ponto de saturação das plantas C_3 (Araújo, 2005). Apesar disso, a incidência de luz no interior de suas florestas pode sofrer variações, principalmente quando consideramos o microambiente do sub-bosque de florestas em diferentes estágios sucessionais (Bazzaz, 1979; Guariguata e Ostertag, 2001; Scalon et al., 2013), pois, em florestas mais jovens a cobertura do dossel de indivíduos lenhosos adultos é menos denso que o dos encontrados em florestas maduras (Chaves e Àvalos, 2008; Araujo et al., 2017; Derroire et al., 2018).

Assim, a quantidade de luz que alcança o sub-bosque pode: 1) reduzir com o aumento da complexidade da floresta, da densidade do dossel e com o avanço da sucessão (Boeger e Wisniewski, 2003; Bazzaz, 1979), o que auxilia a manutenção da umidade do solo (Martínez-Garza e Howe, 2010; Derroire et al., 2018); e 2) aumentar com a senescência foliar, em resposta à redução da disponibilidade hídrica e aumento da temperatura, ou com aberturas de clareiras, resultante de ações antrópicas ou naturais, o que consequentemente aumenta a exposição do solo a luz e reduz o teor de água nas primeiras camadas do solo (Bazzaz, 1979; Klich, 2000; Boeger e Wisniewski, 2003; Martínez-Garza e Howe, 2010; Derroire et al., 2018). Portanto, podemos admitir que as populações abaixo do sub-bosque da floresta podem ser afetadas por variações espaciais e temporais na disponibilidade de luz.

O ambiente abaixo do sub-bosque de uma floresta apresenta alta riqueza de espécies, abrigando dentre outros componentes da vegetação, plântulas e os juvenis do componente lenhoso, além de rebrotos (Figueirôa et al., 2004; Amissah et al., 2015). Mas, dentre esses, o estágio plântula é considerado o mais crítico, podendo ocorrer elevada mortalidade desses indivíduos por serem vulneráveis às intempéries do ambiente (Poorter e Markesteijn, 2008; Andrade et al., 2015; Silva et al. 2016). Logo, é

possível que o aumento na oferta de luz no sub-bosque da floresta, proveniente de perturbações antrópicas ou naturais, possa interferir negativamente na sobrevivência e no crescimento de lenhosas, durante seus primeiros estádios de vida e afetar a regeneração natural das florestas (Bazzar, 1979). Bem como, possa promover respostas funcionais em órgãos, como as folhas para garantir sua sobrevivência e crescimento no ambiente (Araujo et al., 2017).

A literatura aponta, que em ambientes com baixa luminosidade, as plantas tendem a aumentar o tamanho de suas folhas para maximiza a captura de luz no ambiente para a fotossíntese e posterior obtenção de fotoassimilados para a manutenção do metabolismo da planta (Falster e Westoby, 2003; Rozendaal et al., 2006; Araújo e Dominicis, 2009; Reich, 2014). Por outro lado, sobre luminosidade alta, para evitar o superaquecimento foliar, as plantas reduzem o tamanho de suas folhas e tendem a armazenar maior suprimento de água, afim de compensar a alta transpiração (Rozendaal et al., 2006).

A redução do tamanho da área foliar e conseqüente aumento da espessura da folha, minimiza a transpiração excessiva e aumenta o investimento em tecidos estruturais (Murphy e Lugo, 1986; Chaves et al., 2003; Said et al., 2011; Lopez-Iglesias et al., 2014), através da fixação do carbono e da produção biomassa (Pooter e Nagel, 2000; Brym et al., 2011; Delagrange, 2011; Escudero et al., 2013), essenciais à manutenção do metabolismo da planta (Zhu et al., 2013), para o crescimento em altura e diâmetro (Larcher, 2000; Taiz e Zeiger, 2004), à eficiência na competição por recursos (Ballaré, 2014) e ao recrutamento para o próximo estágio ontogenético (Delagrange, 2011).

Considerando, que o aumento ou a redução da luminosidade no ambiente podem promover respostas funcionais nas folhas e no crescimento de plantas (Falster e Westoby, 2003; Rozendaal et al., 2006; Araújo e Dominicis, 2009; ; Lopez-Iglesias et al., 2014; Reich, 2014), este estudo tem as seguintes hipóteses: 1) o aumento na disponibilidade de luz induz mudanças nas características formofuncionais foliares, as quais influenciaram positivamente as taxa de crescimento em diâmetro e altura de lenhosas jovens.

Nós esperamos, que o aumento na disponibilidade de luz resulte em plantas com maior massa foliar específica, conteúdo de água foliar e taxas de crescimento em

diâmetro e altura. Por outro lado, para evitar a transpiração excessiva, as plantas reduzem a superfície de contato foliar com ambiente, resultando em menor área foliar específica e redução no número de folhas. Nós também esperamos que o ajustes nas características morfofuncionais foliares tenha um efeito positivo sobre a taxa de crescimento em altura e diâmetro nas diferentes intensidades de luz.

Para testar nossas hipóteses, nós monitoramos as mudanças nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento em altura e diâmetro, em um experimento controlado de diferentes níveis de disponibilidade de luz, durante os primeiros estádios ontogenéticos dos indivíduos das espécies *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G. P. Lewis e *Myracrodruon urundeuva* Allemão, que habitam uma região com clima semiárido no Nordeste do Brasil.

2. Material e métodos

2.1. Caracterização do local de coleta das sementes

As sementes foram coletadas na Estação Experimental José Nilson de Melo (IPA), no município de Caruaru-PE (08° 14' 20,62" S e 35° 55' 13,00" O, 574 m de altitude). A região é ocupada por uma floresta sazonalmente seca, conhecida localmente como Caatinga, com fragmentos de floresta de diferentes idades (Lopes et al., 2012) e predominância de clima quente e úmido do tipo semiárido e subtipo BSh, de acordo com a classificação de Köppen (1948). A precipitação média é de aproximadamente 660 mm (APAC, 2019), e a temperatura média local é de 21,7°C (CLIMATE-DATA.ORG, 2019). A estação chuvosa geralmente ocorre entre março e agosto e os demais meses são marcados pela seca. Todavia, podem ocorrer eventuais chuvas na estação seca, bem como veranicos na estação chuvosa (Araújo et al., 2005). A média de luminosidade registrada mensalmente durante a estação de crescimento (estação chuvosa) foi de 121,156 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Araujo et al., 2017).

O solo da estação experimental é classificado como Podzólico Amarelo eutrófico, abrupto a moderado, textura franco-arenosa, com afloramentos rochosos pertencentes ao núcleo nordestino do Escudo Brasileiro, especificamente à Província Estrutural da Borborema, sendo drenado pelo riacho Olaria, afluente do rio Ipojuca (Araújo et al., 2010; Lopes et al., 2012).

2.2. Espécies selecionadas

No interior da floresta foram selecionadas para o estudo duas das espécies lenhosas mais representativas em abundância: *Cenostigma pyramidale* e *Myracrodruon urundeuva* (Lopes et al., 2012). Ambas são caducifólias nativas da vegetação da Caatinga, com ampla distribuição em toda a vegetação e de grande importância, por apresentarem potencial apícola (Mendonça et al., 2016). São importantes para a economia das comunidades locais, sendo bastante utilizadas para construção, lenha, forragem e aplicação farmacológica, além de outros usos (Queiroz, 2009; Albuquerque et al., 2010; Mendonça et al., 2016).

A espécie *C. pyramidale*, popularmente conhecida como “catingueira”, por ser típica de área de Caatinga, pertence à família Leguminosae e subfamília Caesalpinioideae, ocorre do Maranhão até a Bahia, com uma disjunção no Amazonas (Queiroz, 2009; Lima et al., 2012). Sua floração e a frutificação ocorrem durante o período chuvoso (Parente, 2012). É uma espécie hermafrodita, tem dispersão barocórica que ocorre na transição chuva-seca e sementes ortodoxas e quiescentes, as quais germinam rapidamente pós embebição do tegumento (Andrade, 2016). Em adição possuem uma ampla faixa de tolerância a variação do ambiente, sendo altamente plásticas (Falcão et al., 2015; Frosi et al., 2016).

A espécie *M. urundeuva*, popularmente conhecida como “aroeira” ou “aroeira-do-sertão”, pertence à família Anacardiaceae, é uma espécie decídua, heliófita e xerófita (Lorenzi, 1992). Sua distribuição natural limita-se às regiões Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil até a região chaquenha da Bolívia, Paraguai e Argentina. Atualmente está entre as espécies arbóreas mais exploradas na vegetação da Caatinga, estando inserida na categoria vulnerável da lista oficial de espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção (Queiroz, 2009; Albuquerque et al., 2010). *M. urundeuva* é dióica, anemocórica e dispersa sementes na transição seca-chuva, com sementes recalcitrantes que perdem a viabilidade em cerca de três meses pós dispersão. (Araújo et al., 2006; Leite, 2002). Considerada uma espécie oportunista de rápido crescimento, com taxas fotossintéticas relativamente altas e sistema radicular extenso e profundo (Slot e Poorter et al., 2007).

2.3. Desenho amostral e preparação do local

No IPA, foram realizadas coletas de frutos provenientes de 10 indivíduos adultos, durante o período de frutificação e dispersão de *C. pyramidale* (agosto de 2016

a outubro de 2016) e *M. urundeuva* (dezembro de 2016 a fevereiro de 2017), os quais apresentam um distanciamento entre si de pelo menos 100 metros, visando melhor representar a variabilidade genética das populações (Silva e Dantas, 2012). Os frutos foram colhidos manualmente, tomando-se o cuidado para evitar danos mecânicos nos mesmos, e acondicionados em sacos de papel Kraft (Silva e Dantas, 2012).

Também foram realizadas coletas de solo no entorno da floresta, aproximadamente 1.200 kg, acondicionado em sacos plásticos e encaminhado para laboratório. Para eliminar a microbiota e evitar a germinação de outras espécies e consequente competição por água e nutrientes, o solo foi peneirado e autoclavado.

A pesquisa foi conduzida nos laboratórios de 1) Ecologia de Ecossistemas Naturais (LEVEN), 2) Fitomorfologia Funcional (LAFF), e em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), localizado no município de Recife (PE) e situado sob as coordenadas geográficas de 8°04'03''S e 34°55'00''O, no período de dezembro de 2016 a junho de 2017.

No Laboratório, os frutos foram beneficiados (lavar, despolar, secar ao ar livre) (Silva e Dantas, 2012; Lima et al., 2012). Como as sementes de *M. urundeuva* apresentam dormência, foi adotado o tratamento de quebra de dormência, conforme indicados em Araújo et al. (2006), visando maximizar a germinação. As sementes sadias e de tamanhos semelhantes, de cada espécie, foram colocadas para germinar em potes de produção de mudas, contendo solo da área de estudo e irrigadas diariamente em casa de vegetação a temperatura de 25 a 30°C.

As plântulas germinadas do terceiro dia para *M. urundeuva* e do segundo dia para *C. pyramidale*, períodos de pico de germinação das espécies, foram selecionadas e transplantadas para sacos individuais de polietileno com capacidade de 5 kg, contendo solo da área de coleta. Considerou-se como germinação, a emissão da radícula das sementes (Araújo et al., 2006).

Por apresentarem diferenças no tempo de emissão total das primeiras folhas, 40 dias para *M. urundeuva* e 10 dias para *C. pyramidale*, as plântulas foram aclimatadas em períodos distintos. Sendo 45 dias de aclimação para *M. urundeuva* e 15 dias para *C. pyramidale*, com irrigações diariamente até 100% da capacidade de pote do solo

(CP), ou seja, 800 ml de água, determinado antes do transplante das plântulas, através do método gravimétrico (Souza et al., 2000).

Já aclimatadas, 120 plântulas de cada espécie, foram submetidas a quatro tratamentos de diferentes intensidades de luz, com 30 repetições em cada tratamento. Foi construída uma estrutura com canos de PVC de 25 mm, que foi coberta com telas de sombrite de 30%, 50% e 70%, nas laterais e no teto, resultado nos seguintes tratamentos: 1) Controle - permitiu a passagem da luz direta, sem a utilização de telas de sombrite; 2) luminosidade alta - com passagem de 70% da luz difusa; 3) luminosidade média - com passagem de 50% da luz difusa; 4) luminosidade baixa - com passagem de 30% da luz difusa.

Durante o experimento, foram registrados em três horários do dia (8h – 12h – 17h) a quantidade de luxes, temperatura, umidade relativa do ar e velocidade do vento em cada tratamento, com auxílio de um termo higro anemometro e luxímetro digital modelo Thal 300. Posteriormente, a quantidade de lux foi convertida para densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Basic Quantum meter, 2016). A conversão foi realizada através do produto da quantidade de lux pela constante de luz solar 0,0185. Obtendo-se as seguintes médias em cada tratamento: 1933,07 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para o controle; 1547,38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para luminosidade alta, 1391,62 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para luminosidade média e 833,26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para luminosidade baixa. Os valores de temperatura, umidade relativa do ar e velocidade do vento foram semelhantes entre os tratamentos, sendo registradas médias de 28,7°C, 71,9%, 0,2 m/s, respectivamente.

Após aplicação dos tratamentos de luminosidade os indivíduos foram monitorados diariamente até completar 180 dias de experimento, que corresponde ao tempo máximo de duração do estágio plântula na vegetação de Caatinga de onde as sementes foram selecionadas (Araújo et al., 2008). Durante o período de monitoramento, os indivíduos foram irrigados diariamente até 100% da CP.

2.4. *Coleta de dados*

Em cada tratamento foi registrado o número de folhas produzidas diariamente. Posteriormente, foi determinado o número médio mensal de folhas por indivíduo e calculada a taxa (%) de produção mensal de folhas por indivíduo. Também se mensurou, mensalmente, a altura (do colo do indivíduo até o ápice caulinar) e o

diâmetro dos indivíduos, com auxílio de régua e paquímetro digital, respectivamente. Posteriormente, calculada a taxa de crescimento absoluto mensal em altura (cm) e diâmetro (mm), a qual foi determinada pela diferença no tamanho (t) dos indivíduos (altura e diâmetro) entre intervalo de medição em relação ao tempo (T), através da fórmula $(t_1 - t_0) / T$. O local da primeira medição foi marcado na planta com tinta nanquim vermelha para que a medida do tempo final fosse feita no mesmo ponto, no caso do diâmetro ou a partir do mesmo ponto no caso da altura.

Foi considerada como folha, a constituição do limbo, raque e pecíolo. Ao término dos 180 dias do experimento, foi coletada uma folha íntegra, totalmente expandida e localizada no terceiro nó, a partir do ápice caulinar. O método de coleta da folha foi baseado nos protocolos de Garnier et al. (2001) e Cornelissen et al. (2003).

Após a coleta das amostras foliares realizou-se a pesagem (peso fresco), com balança analítica com precisão de 0,001g Toletto Prix, e a obtenção de imagem digital em resolução de 300 dpi, com escala em cm, através de scanner da Hp Officejet pro 8600. As imagens das folhas digitalizadas foram utilizadas para estimar a área foliar (cm^2), através do programa Image J 1.44j (National Institutes of Health, Bethesda, MD) (Abràmoff et al., 2004; Gaoue et al., 2011; Juneau e Tarasoff, 2012).

Posteriormente, as folhas, devidamente identificado, por espécie, tratamento e indivíduo, foram colocadas em estufa para a secagem a 60°C , durante 72h e pesadas para determinação do peso seco (g). A diferença entre os pesos fresco e seco corresponderá ao conteúdo de água da folha (g). A área foliar específica ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), foi calculada a razão da área foliar da folha (cm^2) pelo peso seco da folha (g). A massa foliar específica ($\text{g}.\text{cm}^{-2}$) foi calculada a razão do peso seco da folha pela área foliar (cm^2). Todas as folhas foram coletadas durante o período diurno para garantir a mesma turgidez (Gaoue et al., 2011; Juneau e Tarasoff, 2012).

2.5. *Análise estatística*

O efeito das diferentes intensidades de luz sobre as características morfofuncionais foliares e sobre as taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro foi verificado através de um modelo linear generalizada (ANOVA), com teste a posteriori de Tukey, a 5% de probabilidade. Influências das características morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro

foram determinadas pela análise de regressão linear múltipla *stepwise*. Os testes estatísticos foram realizados com os programas Statistica 7.0 e Bioestat 5.0, respectivamente.

3. Resultados

3.1. *Caracteres morfofuncionais foliares e crescimento sob diferentes luminosidades*

Os diferentes níveis de luminosidade explicaram as mudanças na massa foliar específica, área foliar específica e taxa de crescimento absoluto em diâmetro das duas espécies (Tabela A1; Fig. A1a, b, e; Fig A2a-c). Além disso, o conteúdo de água foliar e taxa de crescimento absoluto em altura de *C. pyramidale* também foram explicados pelos diferentes níveis de luminosidade (Tabela A1).

O número médio de folhas e a taxa de produção mensal de folhas das duas espécies não foram afetadas pela luminosidade. O conteúdo de água foliar e a taxa de crescimento absoluto em altura de *M. urundeuva* também não foram afetadas pela luminosidade (Tabela A1).

Em *C. pyramidale*, o aumento na luminosidade resultou em maior massa foliar específica, conteúdo de água foliar e taxa de crescimento absoluto em diâmetro (Fig A1b, c, e). Por outro lado, houve redução na área foliar específica e na taxa de crescimento absoluto em altura com o aumento da luminosidade (Figura A1a, d). Em *M. urundeuva*, o aumento na intensidade de luz resultou em maior massa foliar específica (Figura A2b), maior taxa de crescimento absoluto em diâmetro (Figura A2c) e menor área foliar específica (Figura A2a).

3.2. *Influência dos caracteres morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento absoluto*

Em *C. pyramidale*, todas as características morfofuncionais foliares explicaram a taxa de crescimento em altura no tratamento de luminosidade média e apenas o conteúdo de água foliar e a taxa de produção mensal de folhas explicaram a altura no tratamento de luminosidade baixa (Tabela A2). E, todas as características morfofuncionais foliares tiveram um efeito positivo sobre a taxa de crescimento em altura de *M. urundeuva*, quando houve redução na disponibilidade de luz (Tabela A3).

Para a taxa de crescimento em diâmetro, todas as características morfofuncionais foliares de *C. pyramidale* tiveram um efeito positivo, quando houve aumento na disponibilidade de luz (Tabela A2). Por outro lado, as características morfofuncionais foliares explicaram a taxa de crescimento em diâmetro de *M. urundeuva* em todos os tratamentos de disponibilidade de luz (Tabela A3).

4. Discussão

4.1. Caracteres morfofuncionais foliares e crescimento sob diferentes luminosidades

Durante os estádios iniciais de crescimento, *M. urundeuva* e *C. pyramidale*, apresentam diferentes ajustes morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto sobre diferentes intensidade de luz solar. Portanto, nossa hipótese de maior massa foliar específica, maior taxa de crescimento em diâmetro e menor área foliar específica para as duas espécies; e maior conteúdo de água foliar apenas em *C. pyramidale*; nos indivíduos que cresceram sob maior luminosidade foi aceita. Nossos achados também mostraram que a taxa de crescimento em altura dos indivíduos de *M. urundeuva* foi semelhante entre os diferentes níveis de luminosidade. Em *C. pyramidale* houve um comportamento inverso ao esperado, a taxa de crescimento em altura reduziu com o aumento da luminosidade, rejeitando nossa hipótese para a altura.

Estudos apontam que, folhas de indivíduos expostos a alta intensidade de luz aumentam a temperatura e a taxa respiratória da folha e, para evitar o superaquecimento, as folhas reduzem a áreas foliares específicas (Falster e Westoby, 2003; Rozendaal et al., 2006), garantindo a economia e a eficiência no uso da água pela planta (Falster e Westoby, 2003; Rozendaal et al., 2006), para evitar danos ao tecido foliar (Westoby et al., 2002; Benincasa, 2003; Rozendaal et al., 2006). Portanto, as plantas adaptadas a clima semiárido sobre maior intensidade de luz, tendem a alocar mais carbono para investir na espessura da folha do que na área foliar.

De acordo com Tsukaya (2005), o parênquima paliçádico das folhas de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, apresenta maior número de camadas de células sob maior intensidade da luz, quando comparada com folhas expostas a baixa intensidade de luz. Isso, é um reflexo do crescimento polarizado das células na direção da lâmina foliar, e resulta em maior massa específica foliar. Também, a maior massa foliar específica pode ser explicada pela presença de células com paredes mais espessas e

espaços intercelulares reduzidos nos tecidos foliares, como observado por Niinemets (2001) em espécies perenes sob altas temperatura e incidência de luz.

Com relação ao conteúdo de água nas folhas, o maior acúmulo de água nas folhas favorece a eficiência fotossintética e a produtividade de biomassa da planta (Jin et al., 2017), o que auxiliará o investimento no crescimento seja em altura ou em diâmetro e em maior espessura foliar (Rozendaal et al., 2006; Li e Bão, 2014). Além disso, o maior quantitativo de água nos tecidos foliares, sob maior intensidade de luz, evita a rápida desidratação da folha (Tsukaya, 2005), o que impede danos drásticos à sobrevivência da planta (Rozendaal et al., 2006).

Contudo, os indivíduos de *M. urundeuva* jovem não apresentaram diferenças no conteúdo de água foliar entre os tratamentos de luminosidade, o que sugere, que para a espécie sobreviver em diferentes intensidades de luz, ela armazene água em outros órgãos, como a raiz e caule. Figueirôa et al. (2004) evidência que plântulas de *M. urundeuva* apresentam maior alocação de reservas (água e amido) para a radícula, resultando em tuberosidade na raiz principal, como estratégia de adaptação a restrição hídrica. Assim, a planta prioriza a absorção de água e amido para as raízes e reduz a alocação para as folhas, conseqüentemente ela evita a perda excessiva da água pelas folhas através da transpiração (Figueirôa et al., 2004).

O diâmetro de espécies lenhosas do semiárido, nos primeiros estádios ontogenético da população aumenta com o aumento da incidência de luz no ambiente. Estudos apontam que, o estresse de recursos essenciais à fotossíntese no ambiente, como água, carbono, fosforo, potássio ou luz, pode afetar negativamente a taxa de crescimento de um órgão da planta em detrimento de outro (Pallardy, 2010). Assim, a planta investe no crescimento absoluto em altura e diâmetro do caule de forma antagônicas (Boeger e Gluzezak, 2006; Colares et al., 2007; Araújo et al., 2010; Figueiredo et al., 2010).

O armazenamento de água no caule da planta, os torna mais espessos, essa característica é importante para manutenção dos tecidos meristemáticos vivos, devido ao alto custo respiratório por unidade de massa em função da atividade contínua da divisão celular nesses tecidos (Paz et al., 2015). Isso sugere, que *C. pyramidale* e *M. urundeuva* sob maior intensidade de luz, tendem a armazenar água em seu caule, possivelmente, para superar o estresse luminoso do ambiente e evitar a desidratação.

Também, maior taxa de crescimento em diâmetro sob maior intensidade de luz é uma característica de espécies lenhosas decíduas e heliófitas, e está estreitamente relacionado à capacidade da planta de ajustar-se com eficiência e maximizar a aquisição de recursos que podem tornar-se escassos no ambiente (Melo e Cunha, 2009). Sendo registrado, que plântulas caducifólias de ambientes semiáridos armazenam água em seus caules, a fim de suportarem o período de estiagem (Araújo et al., 2010). Visto que, com a chegada da seca, a alta incidência de luz sobre o solo exposto, resultado da queda das folhas dos indivíduos adultos, promove o aumento da evaporação de água no solo, reduzindo sua disponibilidade nas primeiras camadas do solo (Pagotto et al., 2015; Paz et al., 2015), e causando danos na estrutura do tecido das plantas jovens, podendo levar a sua morte.

Sabe-se que populações de *C. pyramidale* são comumente encontradas em ambientes com maior disponibilidade de luz, como florestas jovens e campos abertos (Santana e Souto, 2006), apresentam rápido crescimento em florestas depois da ocorrência de perturbações antrópicas (Sampaio et al., 1998; Silva, 2015). Além de habilidade para desenvolver-se em locais com maior disponibilidade de luz, alta temperatura e baixa disponibilidade hídrica (Silva, 2015). Logo, trata-se de uma espécie com alta capacidade para competir por luz, o que favorece sua dominância em florestas antropogênicas (Sampaio et al., 1998). Isso, pode justificar a maior taxa de crescimento absoluto em altura registrado para essa espécie, sob a luminosidade baixa, cujos indivíduos investiram no alongamento do caule em busca de local com maior intensidade luminosa.

Diferentemente de *C. pyramidale* a taxa de crescimento absoluto em altura de *M. urundeuva* não respondeu aos diferentes tratamentos de luminosidade. Tal fato, pode estar relacionado ao maior investimento de *M. urundeuva*, durante o estágio plântulas, para as raízes do que para a parte aérea (Scalon et al., 2013).

Logo, tais resultado mostra que sob incidência direta da luz, *M. urundeuva* e *C. pyramidale*, nos primeiros estádios ontogenético, investem mais em biomassa para o diâmetro do caule e para a espessura das folhas. O que evidencia que, apesar dos primeiros estádios ontogenéticos de lenhosas, serem os mais vulneráveis as condições do ambiente, as *C. pyramidale* e as *M. urundeuva*, nos primeiros estádios ontogenéticos,

sob maior intensidade de luz desenvolvem ajustes morfofuncionais em suas folhas para garantir a manutenção da taxa fotossintética e evitar a perda de água para o ambiente.

4.2 Efeito da luz sobre a relação das características foliares com as taxas de crescimento absoluto

O estudo mostrou que diferentes intensidades de luz que incide sobre os estádios iniciais de crescimento de *C. pyramidale* e *M. urundeuva* afeta o poder de explicação das características morfofuncionais foliares sobre as taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro, confirmando nossa hipótese.

No controle (sob incidência direta da luz solar), a produção mensal de folhas e o conteúdo de água foliar apresentaram maiores percentuais de explicação sobre o diâmetro dos indivíduos de *C. pyramidale*, sugerindo que a alta produção mensal de folhas e a quantidade de água neste órgão favorece o aumento do diâmetro no caule dos indivíduos desta espécie. Também, sob o mesmo tratamento, a produção mensal de folhas e a área foliar específica foram as características que mais afetaram o diâmetro dos indivíduos de *M. urundeuva*.

O conteúdo de água foliar e a área foliar específica foram as características que mais afetaram o crescimento em altura das plantas, sugerindo que os maiores tamanhos de área foliar favorecem tanto o diâmetro quanto a altura nessa espécie. O crescimento em altura de uma planta pode correlacionar-se, alometricamente com a biomassa acima do solo, o crescimento das raízes, a propagação lateral e o tamanho da folha, favorecendo a competição por luz no ambiente (Cornelissen et al., 2003). Isto sugere que o processo fisiológico do crescimento seja significativamente influenciado pela habilidade competitiva da espécie, bem como sugere que a área foliar seja uma característica foliar preditora da taxa de crescimento da planta (Wright et al., 2010) sob maior disponibilidade de luz, possivelmente explicando as taxas de crescimento registrada para *M. urundeuva*.

Considerando plantas sob luminosidade alta (70%), a característica que mais afetou o diâmetro de *C. pyramidale* foi o número médio de folhas, não sendo observada relação entre as características foliares com a taxa de crescimento em altura nesse tratamento. Nesta mesma condição o diâmetro e a altura de *M. urundeuva* foram afetados pelo número médio de folhas e pelo conteúdo de água foliar, que, juntos,

explicaram mais da metade das variações. Esse fato indica que a redução de, aproximadamente, 30% da luz solar promove ajustes na quantidade de água armazenada pelas folhas, bem como na quantidade de folhas produzidas pela planta, a fim de favorecer seu crescimento, tanto em altura como em diâmetro. Logo, indivíduos submetidos à alta disponibilidade de luz tendem a armazenar e a investir na manutenção de água em seus tecidos para garantir sua atividade metabólica, sem risco de dessecação dos tecidos, resultando em maior diâmetro caulinar e conteúdo de água na folha.

No tratamento sob luminosidade média (50%) percebeu-se que o número médio de folhas influenciou a taxa de crescimento, em altura, das duas espécies e apenas no diâmetro caulinar de *M. urundeuva*. Do mesmo modo, houve a influência do conteúdo de água foliar sobre as duas taxas de crescimento absoluto. Todavia, não foi constatada a influência das características foliares analisadas sobre a taxa de crescimento absoluto em diâmetro de *C. pyramidale*.

Considerando sob luminosidade baixa (30%), as características foliares influenciaram apenas na taxa de crescimento absoluto do diâmetro caulinar de indivíduos de *C. pyramidale*, com destaque para o número médio de folhas e o seu conteúdo de água. Tal fato evidencia, que sob menor disponibilidade de luz, os indivíduos de *C. pyramidale* no estágio jovem aumentam a quantidade de folhas e o armazenamento de água em suas folhas para investir no crescimento em diâmetro caulinar da espécie (Carvalho et al., 2006). Já os indivíduos de *M. urundeuva*, sob uma mesma condição de luminosidade, aumentaram a quantidade de folhas e a área foliar, características que juntas explicaram mais de 50% da taxa de crescimento absoluta em altura da espécie, mostrando existirem estratégias diferentes entre as espécies sob baixa condição de luz para investir no crescimento em altura e em diâmetro.

Assim, podemos observar que o número de folhas foi a característica morfofuncional que mais influenciou a taxa de crescimento absoluta em altura das plantas, indicando que, quanto mais folhas a planta possui, mais ela investe em seu crescimento absoluto em altura. Para compensar a redução da luz, a planta tende a aumentar seu número de folhas para produzir mais biomassa e investir no seu crescimento em altura, a fim de alcançar maiores disponibilidades de luz no alto do dossel.

5. Conclusão

As respostas das perguntas deste estudo, levam-nos a concluir que a intensidade de luz que incide sobre populações lenhosas do semiárido, nos primeiros estádios ontogênicos, afetam a morfofisiologia das folhas, causando ajustes principalmente na massa foliar específica, na área foliar específica, e no conteúdo de água foliar, bem como nas taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro, sob disponibilidade hídrica adequada. Ajustes esses, com o objetivo de minimizar a transpiração excessiva e aumentar o investimento em tecidos estruturais. O que sugere, grande capacidade de ajustes de tais lenhosas jovens a alterações na estrutura da floresta, que exponha o solo da floresta a incidência direta da luz.

Por fim, foi possível observar que algumas das características foliares influenciaram as taxas de crescimento absoluto em altura e em diâmetro, porém tal influência ocorria de modo diferente em cada espécie, sob diferentes iluminações solar. Indicando que, os ajustes morfofuncionais ocorrem nos estádios iniciais de lenhosas de clima semiárido, como respostas a alterações na disponibilidade de luz do ambiente. Porém, esses ajustes dependeram de estratégias intrínsecas as espécies e da forma como essas espécies utilizam os recursos disponíveis no ambiente.

Isso sugere, que as espécies *C. pyramidale* e *M. urundeuva*, no estágio jovem, podem ajustar-se a possíveis variações de luminosidade do ambiente, sendo capazes de estabelecer-se e desenvolver-se em florestas que sofreram perturbações antrópicas ou naturais, resultando em aumento da oferta de luz, auxiliando na regeneração natural da floresta.

Declaração de contribuição de autores no artigo

Contribuições dos autores: VKRA, ELA, RMMP e KAS originalmente formularam a ideia do trabalho; VKRA, ELA, RMMP e BASA desenvolveram a metodologia; VKRA, BASA, JDS e GBS coletaram material botânico e solo no campo; VKRA, BASA, JDS e GBS montaram e realizaram a coleta dos dados do experimento; VKRA, BASA, JDS e GBS colaboraram no processamento e análise dos dados; VKRA e KAS realizaram análises estatísticas, e VKRA, ELA, RMMP e KAS escreveram o manuscrito.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Instituto de Pesquisa Agropecuária (IPA) de Caruaru e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB) da UFREPE pelo apoio logístico; com reconhecimento dos pesquisadores do Laboratório de Ecologia Vegetal e Ecossistemas Nordestinos (LEVEN) e do Laboratório de Fitomorfologia funcional (LAFF) pelo apoio na coleta e análises dos dados. A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pelo apoio financeiro (APQ 0083.2.05-15). A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), e do Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de pesquisas concedidas.

Referências

Abrámoff, MD, Magalhaes, PJ, Ram, SJ, 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7): 36-42. <https://dspace.library.uu.nl/handle/1874/204900>. (Accessed 16 march 2015).

Albuquerque, UP, Florentino, ATN, Almeida, ALS, Almeida, CMAD, Lins Neto, EMF, Vieira, FJ, Silva, FS, Soldati, GT, Sousa, LG, Santos, LL, Ramos, MA, Cruz, MP, Alencar, NL, Medeiros, PM, Araújo, TAS, Nascimento, VT, 2010. *Caatinga: biodiversidade e qualidade de vida*. NUPEEA, Recife.

Amissah, L, Mohren, GM, Kyereh, B, Poorter, L, 2015. The effects of drought and shade on the performance, morphology and physiology of Ghanaian tree species. *PloS one*, 10(4), e0121004. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121004>.

Andrade, JR, 2016. *Regeneração e dinâmica em florestas de Caatinga jovem e madura*. 125f. (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife.

Andrade, JR, Silva, KA, Santos, JMFF, Santos, DM, Guerra, TP, Araújo, EL, 2015. Influence of microhabitats on the performance of herbaceous species in areas of mature and secondary forest in the semiarid region of Brazil. *Revista biologia tropical*, 63: 357 - 368. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.15484>.

Monitoramento Pluviométrico, 2017. Agência Pernambucana de Águas e Clima – APAC. <http://www.apac.pe.gov.br>. (Accessed 24 october 2017).

Araújo, EL, 2005. Estresse abiótico e biótico como força modeladora da dinâmica de populações vegetais da Caatinga. In: Nogueira RMC, Araújo EL, Willadino LG, Cavalcante UMT (Ed). *Estresse ambientais: Danos e benefícios em plantas*. UFRPE Imprensa Universitária. Recife, pp. 50-64.

Araújo, EL, Silva, KA, Ferraz, EMN, Sampaio, EVSB, Silva, SI, 2005. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru, PE, Brasil. *Acta botanica brasílica*, 19(2): 285-294. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062005000200011>.

Araújo, EL, Canuto, VTB, Leite, FA, Lima, VC, Canuto, NN, 2006. Germinação e protocolo de quebra de dormência de plantas do semiárido nordestino. In: Giuliatti, AM, (Ed). Instituto Milênio do Semiárido. Recife, pp. 73-100.

Araújo, EL, Martins, FR, Santos, FAM, 2008. Ontogenia e variações alométricas na relação comprimento-diâmetro do caule em plantas da Caatinga. In: Moura, NA, Araújo, EL, Albuquerque, UP (Eds.). Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos. Comunigraf/Nupeea, Recife, pp 81-104.

Araújo EL, Martins, FR, Santos, FAM, 2010. Estádios ontogenéticos e variações no crescimento anual do caule de duas espécies lenhosas em uma área de vegetação de Caatinga, Pernambuco, Brasil. In: Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos. Bauru, São Paulo, 2: 385-410.

Araújo, VKR, Santos, JMFF, Araújo, EL, Pimentel, RMM, Silva, KA, 2017. Influence of leaf morphometric variations on the growth of seedlings and juveniles of woody species in a semiarid environment. *Brazilian Journal Botany*, 40(4): 1019-1028. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0398-8>

Baker, TR, Swaine, MD, Burslem, DFRP, 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2): 21-36. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00040>

Basic Quantum meter, 2016. STEP Systems GmbH. Instruction manuals. Germany: Printed, 13 p.

Bazzaz, FA, 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, 10: 351-371. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.002031>

Benincasa, MMP, 2003. Análise de crescimento de plantas: noções básicas. Jaboticabal: FUNEP, 41 p.

Boeger, MRT, Gluzejak, RM, 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, Porto Alegre, 61 (1-2); 73-82.

http://www.fzb.rs.gov.br/upload/20140328134524ih61_p73_82.pdf. (Accessed 02 mai 2017).

Boeger, MRT, Wisniewski, C, 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26 (1): 61-72. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042003000100007>

Brym, ZT, Lake, JK, Allen, D, Ostling, A, 2011. Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understorey woody plant community. *Journal of Applied Ecology*, 48 (5): 1098-1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02049.x>

Carvalho, NOS, Pelacani, CR, Rodrigues, MOS, Crepaldi, IC, 2006. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (MART) BECC) em diferentes níveis de luminosidade. *Revista Árvore*, 30 (3): 351-357. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622006000300005>

Chaves, MM, Maroco, JP, Pereira, JS, 2003. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional plant biology*, 30 (3), 239-264 doi: 101071 / FP02076. <http://dx.doi.org/10.1071/fp02076>.

Chaves, OM, Àvalos, G, 2008. Do seasonal changes in light availability influence the inverse leafing phenology of the neotropical dry forest understory shrub *Bonellia nervosa* (Theophrastaceae)? *Revista de biologia tropical*, 56 (1) 257-268. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i1.5522>

Climate-dataorg Clima, 2017. Caruaru-PE <https://ptclimate-dataorg/location/34674/> (Accessed 24 october 2017).

Coelho, DS, Marques, MAD, da Silva, JAB, Garrido, MS, Carvalho, PGS, 2014. Respostas fisiológicas em variedades de feijão caupi submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências*, 12(1), 14-19. <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/2781>

Cornelissen, JHC, Lavorel, S, Garnier, E, Díaz, S, Buchmann, N, Gurvich, DE, Reich, PB, Ter-Steege, H, Morgan, HD, Van, Der Heijden, MGA, Pausas, JG, Poorter, H, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal Botany*, 51: 335-380. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/bt02124>.

Colares, IG, Batista, T de L, Magalhães, UAS, Santos, LC dos, Schlee, MDB, 2007. Efeito da temperatura e do fotoperíodo no crescimento e nas respostas

fotossintéticas de *Potamogeton pectinatus* L (Potamogetonaceae), em cultivo experimental. Revista de estudos de biologia, 29 (68-69): 297-306. <http://dx.doi.org/10.7213/reb.v29i68/69.22783>

Dantas, BF, Lopes, AP, Silva, FFS, Lúcio, AA, Batista, PF, Pires, MMML, Aragão, CA, 2009. Taxas de crescimento de mudas de catingueira submetidas a diferentes substratos e sombreamentos. Revista *Árvore*, 33 (3): 413-423. doi: <http://dxdoiorg/101590/S0100-67622009000300003>.

Delagrangue, S, 2011. Light- and seasonal-induced plasticity in leaf morphology, N partitioning and photosynthetic capacity of two temperate deciduous species. *Environmental and Experimental Botany*, 70: 1-10. doi:10.1016 / j.envexpbot.2010.05.008

Derroire, G, Poderes, JS, Hulshof, CM, Varela, LEC, healey, JR, 2018. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. *Scientific Reports*, 8, (285): 1-11. doi:101038/s41598-017-18525-1.

Escudero, A, Fernández, J, Cordero, A, Mediavilla, S, 2013. Distribution of leaf characteristics in relation to orientation within the canopy of woody species. *Acta oecologica*, 48: 13-20. doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.01.014>

Falcão, HM, Medeiros, CD, Silva, BLR, Sampaio, EVSB, Almeida-Cortez, JS, Santos, MG, 2015. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *Forest Ecology Management*, 340: 62-69. doi:<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.029>

Falster, DS, Westoby, M, 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, 158 (3): 509-525. doi:<https://doi-orgez1periodicosapesgovbr/101046/j1469-8137200300765x>.

Figueiredo, LS, Ferraz, EMN, Rodal, MJN, Pimentel, RMM, Araújo, EL, 2010. Sítio de estabelecimento e relações alométricas em populações lenhosas da Caatinga. *Revista de Geografia Recife: UFPE*, 27 (2): 155-166. <https://periodicos.ufpe.br/revistas/revistageografia/article/view/228821>. (Accessed 23 march 2015).

Figueirôa, JMD, Barbosa, DCDA, Simabukuro, EA, 2004. Growth of young plants of *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), under water stress *Acta Botanica Brasilica*, 18(3), 573-580. <http://dxdoiorg/101590/S0102-33062004000300015>

Gaoue, OG, Sack, L, Ticktin, T, 2011. Human impacts on leaf economics in heterogeneous landscapes: the effect of harvesting non-timber forest products from African mahogany across habitats and climates. *Journal of Applied Ecology*, 48 (4): 844-852. doi: 10.1111 /j.1365-2664.2011.01977.x

Garnier, E, Shipley, B, Roumet, C, Laurent, G, 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15 (5):688 - 695. doi:https://doiorg/101046/j0269-8463200100563x.

Gratani, L, 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, 2014: 1-17. doi:http://dxdoiorg/101155/2014/208747.

Guariguata, MR, Ostertag, R, 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148: 185-206. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00535-1

Jin, X, Shi, C, Yu, CY, Yamada, T, Sacks, EJ, 2017. Determination of Leaf Water Content by Visible and Near-Infrared Spectrometry and Multivariate Calibration in *Miscanthus*. *Frontiers in plant science*, 8, p. 721. doi:http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2017.00721.

Juneau, KJ, Tarasoff, CS, 2012. Leaf area and water content changes after permanent and temporary storage. *PLoS One*, 7 (8), e42604. doi:https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042604

Klich, MG, 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 44: 171-183. doi:https://doi.org/10.1016/S0098-8472(00)00056-3

Leite, EJ, 2002. State-of-knowledge on *Myracrodruon urundeuva* Fr Allemão (Anacardiaceae) for genetic conservation in Brazil. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5 (3), 193-206. doi:https://doiorg/101078/1433-8319-00034.

Li, FL, Bão, WK, 2014. Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China. *Journal of Arid Environments*, 108: 1-9. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.04.011.

Lima, CRD, Bruno, RDLA, Silva, KDRGD, Pacheco, MV, Alves, EU, Andrade, APD, 2012. Physiological maturity of fruits and seeds of *Poincianella pyramidalis* (Tul.) LP Queiroz. *Revista Brasileira de Sementes*, 34 (2), 231-240. doi:http://dx.doi.org/10.1590/S0101-31222012000200007

Lopes, CGR, Ferraz, EMN, de Castro, CC, de Lima, EN, dos Santos, JM FF, dos Santos, DM, Araújo, EL, 2012. Forest succession and distance from preserved patches

in the Brazilian semiarid region. *Forest Ecology and Management*, 271: 115-123. doi:<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.043>

Lorenzi, H, 1992. *Árvores Brasileiras*, Vol 1 Plantarum, Nova Odessa.

Lopez-Iglesias, B, Villar, R, Poorter, L, 2014. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. *Acta Oecologica*, 56 (1): 10-18. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.003>.

Martínez-Garza, C, Howe, HF, 2010. Características foliares y tasas vitales de árboles sucesionales tardíos de un bosque tropical perennifolio. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86: 1-10. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S036621282010000100001&script=sci_abstract. (Accessed 26 november 2015).

Mclaren, KP, Mcdonald, MA, 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183: 61–75. doi:[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00100-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00100-2)

Melo, RR, Cunha, MDCL, 2009. Initial growth of *Erythrina velutina* Wild Changes under different luminosity levels. *Ambiência*, 4 (1), 67-77. ISSN 2175-9405

Mendonça, AVR, Freitas, TAS, Souza, LS, Fonseca, MDS, Souza, JS, 2016. Morphology of fruit and seed and germination on *Poincianella pyramidalis* (Tul) L P Queiroz. *Ciência Florestal*, 26: 375-387. doi: <http://dxdoiorg/105902/1980509822738>

Niinemets, Ü, 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469 doi:101890/0012-9658(2001)082[0453:GSCCOL]20CO,2.

Pagotto, MA, Roig, FA, Ribeiro, AR, Lisi, CS, 2015. Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil. *Dendrochronologia*, 35: 14-23. doi:<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.007>

Pallardy, SG, 2010. *Physiology of woody plants* Academic Press.

Parente, HN, Andrade, AP, Silva, DS, Santos, EM, Araujo, KD, Parente, MOM, 2012. Influência do pastejo e da precipitação sobre a fenologia de quatro espécies em área de Caatinga. *Revista Árvore*, 36 (3): 411-421. doi:<http://dx.doi.org/10.1590/s0100-67622012000300003>.

Paz, H, Pineda-García, F, Pinzón-Pérez, LF, 2015. Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary

succession in a tropical dry forest. *Oecologia*, 179: 551-561. doi:101007 / s00442-015-3359-6.

Peréz-Harguindeguy, N, Diaz, S, Garnier, E, Lavorel, S, Poorter, H, Jaureguiberry, P, Bret-harte. MS, Cornwell, WK, Craine, JM, Gurvich, DE, Urcelay, C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61 (3):167-234. doi:http://dx.doi.org/10.1071/bt12225_co.

Pinto, JRS, Dombroski, JLD, dos Santos Junior, JH, de Souza, GO, de Freitas, RMO, 2016. Crescimento de *Mimosa caesalpiniiifolia* benth, sob sombreamento no semiárido nordestino. *Revista Caatinga*, 29 (2): 384-392. doi:http://dx.doi.org/10.1590/1983-21252016v29n215rc.

Poorter, H, Nagel, O, 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* 27: 1191-1191. doi:https://doi.org/10.1071/PP99173_CO

Poorter, H, Niinemets, Ü, Poorter, L, Wright, IJ, Villar, R, 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol* 182: 565-588. doi: https://doiorg/101111/j1469-8137200902830x.

Poorter, L, Markesteijn, L, 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40 (3): 321-331. doi:https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x

Queiroz LP, 2009. Leguminosas da Caatinga Feira de Santana – BA: Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 467 p.

Reich, PB, 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102 (2): 275-301. doi: 101111/1365-274512211.

Rozendaal, DMA, Hurtado, VH, Poorter, L, 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light, relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20 (2): 207-216. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x

Said, SA, Fernandez, C, Greff, S, Derridj, A, Gauquelin, T, Mevy, JF, 2011. Inter- population variability of leaf morpho-anatomical and terpenoid patterns of *Pistacia atlantica* Desf ssp *atlantica* growing along an aridity gradient in Algeria. *Flora* 206: 397- 405 doi: https://doiorg/101016/jflora201008002.

Sampaio, EVDSB, Araújo, EL, Salcedo, IH, Tiessen, H, 1998. Regeneração da vegetação de Caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 33 (5): 621-632. <https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/4890>. (Accessed 25 may 2015).

Santana, JAS, Souto, JS, 2006. Diversidade e Estrutura Fitossociológica da Caatinga na Estação Ecológica do Seridó-RN. Revista Bioterra, 6 (2): 232-242. <http://www.redalyc.org/articuloa?id=50060215> (Accessed 11 march 2017).

Scalon, SP, Mota, LH, Mussury, RM, 2013. Osmotic conditioning and shading on the germination and on the initial growth of *Myracrodruon urundeuva* Allemão seedlings. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 85 (2): 799-812. doi:<http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652013005000031>.

Silva, EC, Nogueira, RJMC, de Azevedo Neto, AD, de Brito, JZ, Cabral, EL, 2004. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. Iheringia, Série Botânica, 59 (2): 201-205. <http://oaji.net/articles/2015/1747-1426264698.pdf>. (Accessed 15 june 2015).

Silva, KA, Santos, JMFF, Andrade, JR, Lima, EN, Albuquerque, UP, Ferraz, EMN, Araújo, EL, 2016. The influence of microhabitat on the population dynamics of four herbaceous species in a semiarid area of northeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 76: 45-54. doi:<http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.10014>

Silva, FFS, Dantas, BF, 2012. Coleta e beneficiamento de sementes da Caatinga. Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes-ABRATES, 22 (3): 16-19. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/130626/1/ID-49322.pdf>. (Accessed 28 july 2016).

Silva, CCA, 2015. Caracteres de resiliência e usos antrópicos em espécies vegetais da Caatinga 155f (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Filosofia e Ciências Humana, Recife.

Slot, M, Poorter, L, 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. Biotropica, 39 (6): 683-690. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00328.x>.

Souza, CD, Oliveira, FAD, Silva, IF, Neto, MAS, 2000. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental, 4 (3): 338- 342. doi:<http://dx.doi.org/10.1590/S1415-43662000000300006>

Teketay, D, 1997. Seedling populations and regeneration of woody species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 98 (2): 149-165. doi:10.1016 / S0378-1127 (97) 00078-9.

Tsukaya, H, 2005. Leaf shape: genetic controls and environmental factors *The International Journal of Developmental Biology*, 49: 547-555. doi: 10.1387/ijdb041921ht.

Tsukaya, H, 2013. Leaf Development. *The American Society of Plant Biologists*, e0163: 1-21. doi:<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23864837>.

Valladares, F, Laanisto, L, Niinemets, Ü, Zavala, MA, 2016. Shedding light on shade: Ecological perspectives of understory plant life. *Journal Plant Ecology & Diversity*, 9 (3): 237-251. doi:<https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>

Veloso, AC, Silva, PS, Siqueira, WK, Duarte, KL, Gomes, IL, Santos, HT, Fagundes, M, 2017. Intraspecific variation in seed size and light intensity affect seed germination and initial seedling growth of a tropical shrub. *Acta Botanica Brasilica*, 31 (4): 736-741. doi:<http://dxdoiorg/101590/0102-33062017abb0032>.

Westoby, M, Falster, DS, Moles, AT, Vesk, PA, Wright, IJ, 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1): 125-159. doi:<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.

Wright, IJ, Reich, PB, Westoby, M, Ackerly, DD, Baruch, ZZ, Bongers, F, Cavender-Bares, J, Chapin, T, Cornelissen, JHC, Diemer, M, Flexas, J, Garnier, E, Groom, PK, Gulias, J, Hikosaka, K, Lamont, BB, Lee, T, Lee, W, Lusk, C, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 822-828. doi:<http://dx.doi.org/10.1038/nature02403>.

Wright, SJ, Kitajima, K, Kraft, NJ, Reich, P B, Wright, IJ, Bunker, DE, Condit, R, Dalling, JW, Davies, SJ, Díaz, S, Engelbrecht, BMJ, Harms, KE, Hubbell, SP, Marks, CO, Ruiz-Jaen, MC, Salvador, CM, Zanne, AE, 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees *Ecology*, 91 (12): 3664-3674. doi:<https://doi.org/10.1890/09-2335.1>

Yan, Q, Gang, Q, Zhu, J, Sun, Y, 2016. Variation in survival and growth strategies for seedlings of broadleaved tree species in response to thinning of larch plantations: Implication for converting pure larch plantations into larch-broadleaved mixed forests. *Environmental and experimental botany*, 129: 108-117. doi:10.1016 / jenvexpbot201603003.

Lista de tabelas e figuras

Tabela A1. Modelo linear generalizado (GLM) mostrando a variância explicada (R_2) nas características morfofuncionais de lenhosas jovens pela a diferentes iluminações. Valores $p < 00,5$ denotam diferença significativa (DF = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio, F = teste de Fisher). Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Médio de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).

Tabela A2. Regressão múltipla stepwise das nas características morfofuncionais foliares de lenhosas de *Cenostigma pyramidale* jovem submetidas a tratamento com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento absoluto em Altura e em Diâmetro. Altura = Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).

Tabela A3 Regressão múltipla stepwise das características morfofuncionais foliares de *Myracrodruon urundeuva* jovem submetidas a tratamentos com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento em Altura e em Diâmetro. Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).

Figura A1. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de *Cenostigma pyramidale* jovem em resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança.

Figura A2. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de *Myracrodruon urundeuva* jovem em

resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança.

Tabela A1. Modelo linear generalizado (GLM) mostrando a variância explicada (R_2) nas características morfofuncionais de lenhosas jovens pela a diferentes iluminações.

Características Funcionais	<i>Cenostigma pyramidale</i>						<i>Myracrodruon urundeuva</i>					
	DF	SS	MS	F	P	R ²	DF	SS	MS	F	P	R ²
Altura												
Intercept	1	2329,494	2329,494	647,9311	0,000000		1	1541,815	1541,815	929,3138	0,000000	
Luminosidade	3	27,251	9,084	2,5266	0,037313	0,073178	3	6,888	2,296	1,3838	0,253857	0,049926
Error	96	345,147	3,595				79	131,068	1,659			
Total	99	372,398					82	137,956				
Diametro												
Intercept	1	35,44615	35,44615	1415,467	0,000000		1	17,94700	17,94700	560,3121	0,000000	
Luminosidade	3	0,28026	0,09342	3,731	0,013838	0,104409	3	2,08600	0,69533	21,7086	0,000000	0,451868
Error	96	2,40403	0,02504				79	2,53040	0,03203			
Total	99	2,68430					82	4,61640				
NMF												
Intercept	1	7185,649	7185,649	5368,854	0,000000		1	13876,55	13876,55	865,9536	0,000000	
Luminosidade	3	5,810	1,937	1,447	0,233945	0,043266	3	116,06	38,69	2,4143	0,072760	0,083982
Error	96	128,486	1,338				79	1265,94	16,02			
Total	99	134,296					82	1382,01				
PMF												
Intercept	1	126,4018	126,4018	1220,231	0,000000		1	686,8170	686,8170	282,1880	0,000000	
Luminosidade	3	0,5720	0,1907	1,841	0,144932	0,054394	3	16,0264	5,3421	2,1949	0,095177	0,076937
Error	96	9,9445	0,1036				79	192,2780	2,4339			
Total	99	10,5165					82	208,3044				

Tabela A1. Continuação

Características funcionais	<i>Cenostigma pyramidale</i>						<i>Myracrodruon urundeuva</i>					
	DF	SS	MS	F	P	R ²	DF	SS	MS	F	P	R ²
CAF												
Intercept	1	17,58695	17,58695	230,8658	0,000000		1	14,75425	14,75425	339,8701	0,000000	
Luminosidade	3	0,67999	0,22666	2,9754	0,035440	0,085072	3	0,25035	0,08345	1,9223	0,132724	0,068032
Error	96	7,31311	0,07618				79	3,42950	0,04341			
Total	99	7,99310					82	3,67985				
MFE												
Intercept	1	0,003349	0,003349	2470,665	0,000000		1	0,001972	0,001972	1540,299	0,000000	
Luminosidade	3	0,000073	0,000024	17,995	0,000000	0,359938	3	0,000050	0,000017	13,053	0,000001	0,331416
Error	96	0,000130	0,000001				79	0,000101	0,000001			
Total	99	0,000203					82	0,000151				
AFE												
Intercept	1	3441956	3441956	1076,913	0,000000		1	4032813	4032813	1437,877	0,000000	
Luminosidade	3	72293	24098	7,540	0,000139	0,190686	3	85588	28529	10,172	0,000010	0,278645
Error	96	306829	3196				79	221571	2805			
Total	99	379122					82	307160				

Valores $p < 0,05$ denotam diferença significativa (DF = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio, F = teste de Fisher). Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Médio de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), MFE = Massa Foliar específica ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$).

Tabela A2. Regressão múltipla stepwise das nas características morfofuncionais foliares de lenhosas de *Cenostigma pyramidale* jovem submetidas aos tratamentos com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento absoluto em Altura e em Diâmetro.

Luminosidade	Variáveis	Taxa de crescimento em altura							Variáveis
		R	R ² (%)	Varição R ² (%)	GL	F	p-valor	QM Erro	
Controle	CAF	0,1391	1,93	1,93	1,23	0,4536	0,5139	0,8427	CAF
	CAF*PMF	0,1951	3,81	1,87	2,22	0,4352	0,6578	0,8641	PMF
	CAF*PMF*AFE	0,1983	3,93	0,13	3,21	0,2865	0,8358	0,9041	AFE
	CAF*PMF*AFE*MFE	0,2002	4,01	0,08	4,20	0,2088	0,9289	0,9486	MFE
	CAF*PMF*AFE*MFE*NMF	0,2608	6,80	2,80	5,19	0,2774	0,9191	0,9694	NMF
Alta	MFE	0,2419	5,85	5,85	1,23	1,4299	0,2426	6,9616	MFE
	MFE*CAF	0,2636	6,95	1,10	2,22	0,8217	0,5438	7,1932	CAF
	MFE*CAF*AFE	0,3173	10,07	3,12	3,21	0,7838	0,5187	7,2831	AFE
	MFE*CAF*AFE*PMF	0,3178	10,10	0,03	4,20	0,5615	0,6959	7,645	PMF
	MFE*CAF*AFE*PMF*NMF	0,3202	10,25	0,16	5,19	0,4342	0,82	8,0333	NMF
Média	NMF	0,6753	45,60	45,60	1,23	19,2802	0,0004	2,0387	NMF
	NMF*CAF	0,6814	46,44	0,84	2,22	9,5363	0,0013	2,0987	CAF
	NMF*CAF*MFE	0,7189	51,69	5,25	3,21	7,4885	0,0017	1,9831	MFE
	NMF*CAF*MFE*PMF	0,8032	64,51	12,82	4,20	9,0884	0,0004	1,5296	PMF
	NMF*CAF*MFE*PMF*AFE	0,8047	64,75	0,24	5,19	6,981	0,001	1,5991	AFE
Baixa	CAF	0,3331	11,10	11,10	1,23	2,871	0,1002	2,6715	CAF
	CAF*PMF	0,4943	24,43	13,34	2,22	3,5569	0,0448	2,3739	PMF
	CAF*PMF*AFE	0,4943	24,44	0,00	3,21	2,2638	0,1098	2,4869	AFE
	CAF*PMF*AFE*NMF	0,5898	34,79	10,35	4,20	2,667	0,0618	2,2536	NMF
	CAF*PMF*AFE*NMF*MFE	0,6006	36,08	1,29	5,19	2,1446	0,1037	2,3253	MFE

Continuação da Tabela A2.

Luminosidade	Variáveis	Taxa de crescimento em diâmetro							Variáveis
		R	R ² (%)	Varição R ² (%)	GL	F	p-valor	QM Erro	
Controle	PMF	0,5114	26,15	26,15	1,23	8,145	0,0088	0,017	PMF
	PMF*NMF	0,5222	27,27	1,12	2,22	4,1245	0,0294	0,0176	NMF
	PMF*NMF*CAF	0,7029	49,41	22,14	3,21	6,8365	0,0025	0,0128	CAF
	PMF*NMF*CAF*AFE	0,7029	49,41	0,00	4,20	4,8837	0,0067	0,0134	AFE
	PMF*NMF*CAF*AFE*MFE	0,7141	51,00	1,59	5,19	3,9549	0,0126	0,0137	MFE
Alta	NMF	0,5305	28,14	28,14	1,23	9,0061	0,0064	0,0086	NMF
	NMF*CAF	0,5726	32,78	4,64	2,22	5,365	0,0125	0,0084	CAF
	NMF*CAF*AFE	0,6024	36,29	3,50	3,21	3,9865	0,0212	0,0084	AFE
	NMF*CAF*AFE*MFE	0,6068	36,82	0,53	4,20	2,9139	0,0469	0,0087	MFE
	NMF*CAF*AFE*MFE*PMF	0,6196	38,39	1,57	5,19	2,3674	0,0784	0,009	PMF
Média	AFE	0,1266	1,60	1,60	1,23	0,3745	0,5531	0,0512	AFE
	AFE*PMF	0,1821	3,32	1,71	2,22	0,3773	0,6949	0,0526	PMF
	AFE*PMF*NMF	0,1999	4,00	0,68	3,21	0,2914	0,8324	0,0548	NMF
	AFE*PMF*NMF*MFE	0,239	5,71	1,72	4,20	0,3029	0,8724	0,0565	MFE
	AFE*PMF*NMF*MFE*CAF	0,2408	5,80	0,09	5,19	0,2339	0,9417	0,0594	CAF
Baixa	CAF	0,3972	15,78	15,78	1,23	4,3079	0,0468	0,0146	CAF
	CAF*NMF	0,55	30,25	14,47	2,22	4,7702	0,0186	0,0127	NMF
	CAF*NMF*AFE	0,5521	30,49	0,24	3,21	3,0701	0,0494	0,0132	AFE
	CAF*NMF*AFE*PMF	0,5523	30,50	0,02	4,20	2,1947	0,1059	0,0139	PMF
	CAF*NMF*AFE*PMF*MFE	0,6032	36,39	5,89	5,19	2,1739	0,0999	0,0134	MFE

Altura = Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica (cm².g⁻¹), MFE = Massa Foliar específica (g.cm⁻²).

Tabela A3 Regressão múltipla stepwise das características morfofuncionais foliares de *Myracrodruon urundeuva* jovem submetidas aos tratamentos com diferentes iluminações com a Taxa de Crescimento em Altura e em Diâmetro.

Luminosidade	Variáveis	Taxa de crescimento em altura							
		R	R ² (%)	Variação R ² (%)	GL	F	p-valor	QM Erro	Variáveis
Controle	CAF	0,5067	25,67	25,67	1,17	5,8725	0,0254	1,2722	CAF
	CAF*AFE	0,563	31,70	6,02	2,16	3,7124	0,0464	1,2422	AFE
	CAF*AFE*NMF	0,6213	38,60	6,90	3,15	3,1435	0,0558	1,191	NMF
	CAF*AFE*NMF*MFE	0,6325	40,01	1,40	4,14	2,3339	0,1059	1,2469	MFE
	CAF*AFE*NMF*MFE*PMF	0,6766	45,78	5,78	5,13	2,1957	0,1174	1,2135	PMF
Alta	CAF	0,7186	51,63	51,63	1,21	22,4188	0,0003	1,0246	CAF
	CAF*NMF	0,8633	74,52	22,89	2,20	29,2527	0	0,5666	NMF
	CAF*NMF*PMF	0,8814	77,69	3,16	3,19	22,0528	0	0,5224	PMF
	CAF*NMF*PMF * AFE	0,8857	78,44	0,75	4,18	16,3704	0	0,5329	AFE
	CAF*NMF*PMF * AFE*MFE	0,895	80,10	1,66	5,17	13,6825	0,0001	0,5208	MFE
Média	NMF	0,8659	74,97	74,97	1,19	56,9078	0	0,4983	NMF
	NMF*PMF	0,8664	75,06	0,10	2,18	27,0933	0	0,524	PMF
	NMF*PMF*CAF	0,8944	80,00	4,94	3,17	22,667	0	0,445	CAF
	NMF*PMF*CAF*MFE	0,8946	80,02	0,02	4,16	16,0221	0,0001	0,4723	MFE
	NMF*PMF*CAF*MFE * AFE	0,8949	80,09	0,06	5,15	12,0651	0,0002	0,5022	AFE
Baixa	NMF	0,7002	49,02	49,02	1,18	17,3113	0,0008	0,5567	NMF
	NMF*PMF	0,7295	53,21	4,19	2,17	9,6666	0,0019	0,541	PMF
	NMF*PMF*CAF	0,7295	53,21	0,00	3,16	6,0658	0,0061	0,5748	CAF
	NMF*PMF*CAF * AFE	0,8087	65,41	12,19	4,15	7,09	0,0024	0,4533	AFE
	NMF*PMF*CAF * AFE*MFE	0,8122	65,97	0,56	5,14	5,4282	0,0058	0,4778	MFE

Continuação da Tabela A3

Luminosidade	Variáveis	Taxa de crescimento em diâmetro							
		R	R ² (%)	Variação R ² (%)	GL	F	p-valor	QM Erro	Variáveis
Controle	AFE	0,5522	30,49	30,49	1,17	7,4565	0,0137	0,0401	AFE
	AFE*MFE	0,567	32,15	1,66	2,16	3,7904	0,044	0,0416	MFE
	AFE*MFE*NMF	0,5752	33,09	0,94	3,15	2,4724	0,1009	0,0437	NMF
	AFE*MFE*NMF*PMF	0,7934	62,94	29,86	4,14	5,9452	0,0055	0,026	PMF
	AFE*MFE*NMF*PMF*CAF	0,7945	63,12	0,18	5,13	4,4503	0,014	0,0278	CAF
Alta	NMF	0,5779	33,40	33,40	1,21	10,5315	0,0041	0,0254	NMF
	NMF*CAF	0,6732	45,32	11,92	2,20	8,2888	0,0027	0,0219	CAF
	NMF*CAF*PMF	0,6851	46,93	1,61	3,19	5,6015	0,0065	0,0223	PMF
	NMF*CAF*PMF *AFE	0,6851	46,94	0,00	4,18	3,9803	0,0173	0,0236	AFE
	NMF*CAF*PMF *AFE*MFE	0,7423	55,10	8,16	5,17	4,172	0,0118	0,0211	MFE
Média	NMF	0,8224	67,63	67,63	1,19	39,6913	0	0,0079	NMF
	NMF*PMF	0,8227	67,68	0,05	2,18	18,8425	0,0001	0,0083	PMF
	NMF*PMF*CAF	0,8487	72,03	4,36	3,17	14,5967	0,0002	0,0076	CAF
	NMF*PMF*CAF*MFE	0,8498	72,22	0,18	4,16	10,397	0,0004	0,008	MFE
	NMF*PMF*CAF*MFE *AFE	0,8534	72,83	0,61	5,15	8,0416	0,001	0,0084	AFE
Baixa	NMF	0,5881	34,59	34,59	1,18	9,5182	0,0064	0,0105	NMF
	NMF*PMF	0,6205	38,50	3,91	2,17	5,3217	0,0158	0,0104	PMF
	NMF*PMF*CAF	0,646	41,73	3,22	3,16	3,8189	0,0303	0,0105	CAF
	NMF*PMF*CAF*MFE	0,6625	43,89	2,16	4,15	2,9332	0,0559	0,0108	MFE
	NMF*PMF*CAF*MFE *AFE	0,6654	44,28	0,39	5,14	2,2249	0,1093	0,0115	AFE

Altura = Taxa de Crescimento Absoluto em Altura, Diâmetro = Taxa de Crescimento Absoluto em Diâmetro, NMF = Número Média de Folhas (número de folhas por indivíduo), PMF = Taxa de Produção Mensal de Folhas (por indivíduo), CAF = Conteúdo de Água Foliar (g), AFE = Área Foliar específica (cm².g⁻¹), MFE = Massa Foliar específica (g.cm⁻²).

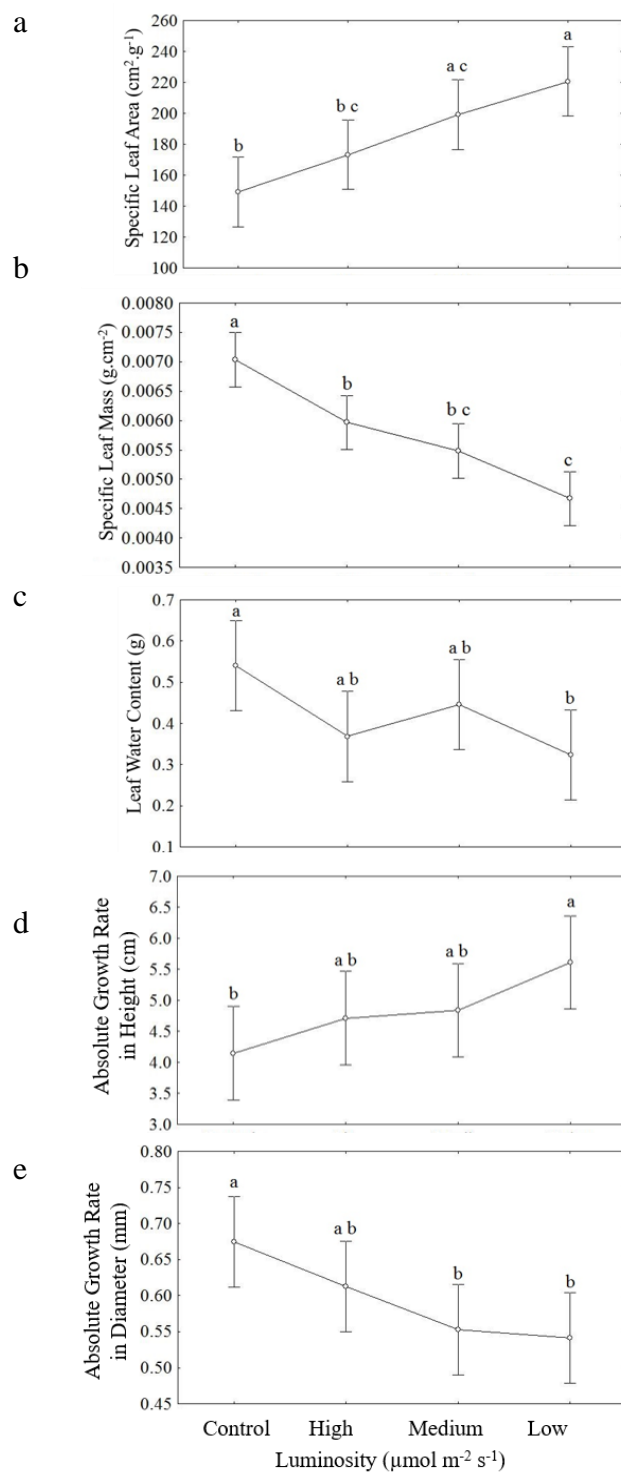


Figura A1. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de *Cenostigma pyramidale* jovem em resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança.

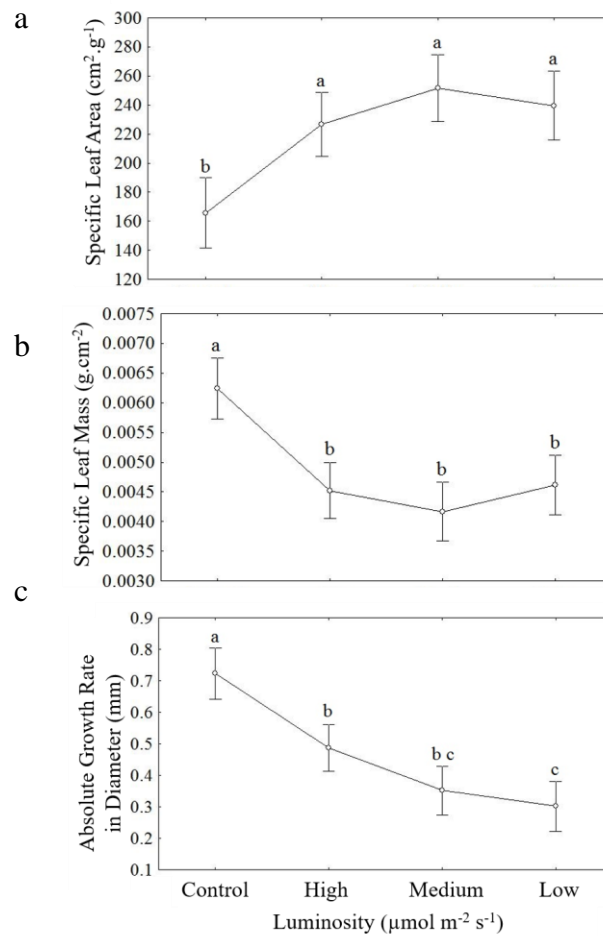


Figura A2. Variação nas características morfofuncionais foliares e nas taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro de *Myracrodruon urundeuva* jovem em resposta a diferentes iluminações. Letras diferentes entre os tratamentos de luminosidade controle, alta, média e baixa, denotam diferença significativa pelo teste de Tukey HSD a 5% barras verticais denotam 95% do intervalo de confiança.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo foi possível concluir que *Myracrodruon urundeuva* e *Cenostigma pyramidale*, nos primeiros estádios ontogenético, apresentaram ajustes morfofuncionais na estrutura do órgão foliar em diferentes condições de quantidade de luz, no intuito de favorecer os ganhos energéticos e o acúmulo de biomassa. Assim, favorecem o crescimento, em altura ou em diâmetro, o que possibilitará a sobrevivência e o estabelecimento da planta no ambiente.

Todavia, os dados registrados evidenciaram que não existe um padrão nos ajustes destas espécies a idade da floresta, por exemplo, a característica morfofuncional que apresentou melhor correlação com as taxas de crescimento absoluto (altura e diâmetro) da planta diferiu entre os estádios ontogenéticos, em função da idade da floresta e sob variação da luz. Isso sugere, que tais plantas respondem a um conjunto de fatores ambientais que atuam e ocorrem de formas diferentes no sub-bosque de florestas de diferentes idades, além de características intrínsecas de cada espécie e da forma como elas utilizam os recursos disponíveis no ambiente, por exemplo, diferente de *Cenostigma pyramidale*, as *Myracrodruon urundeuva* apresentam raizem com capacidade de armazenamento de reservas, j

As maiores área foliar específica, massa foliar específica, conteúdo de água foliar, número médio de folhas, taxas de crescimento e do tempo de sobrevivência foram encontrados nos indivíduos constituintes da floresta jovem, principalmente no estágio ontogenético juvenil. Este fato está relacionado às características bióticas da floresta, a qual apresenta menor densidade e número de espécies, reduzindo a competição por recursos disponíveis no solo, como a água e os nutrientes. Do mesmo modo, também pelo fato do sub-bosque da floresta jovem receber maior quantidade de luz que o da floresta madura, o qual apresenta plantas com copas mais desenvolvidas.

No geral, o estudo mostrou que as condições ambientais encontradas em uma floresta jovem promove o aumento da área foliar específica e do conteúdo de água da folha em plantas de ambiente de clima semiárido. E que esses ajustes morfofuncionais das folhas tendem a variar entre os estádios ontogenéticos, espécies, quantitativo de pluviosidade do ano e da idade da floresta.

Considerando, que a disponibilidade de luz é um dos fatores abióticos que variam em florestas de diferentes idades, realizou-se um experimento simulando diferentes intensidades de luz, através do qual foi possível observar como ocorrer a influência da luz sobre as espécies lenhosas jovens de clima semiárido, bem como o percentual de explicação dos ajustes foliares sobre a taxas de crescimento absoluto em altura e diâmetro da planta, em diferentes disponibilidades de luz

Obtendo-se como respostas que a redução da disponibilidade de luz no ambiente aumenta a área específica da folha e reduz a massa específica deste órgão e a taxa de crescimento em diâmetro caulinar nos indivíduos de *C. pyramidale* e *M. urundeuva*. Porém, apenas os indivíduos de *C. pyramidale* apresentaram maior conteúdo de água foliar e menores taxas de crescimento, em altura, sob maior disponibilidade de luz. Com base nas respostas apresentadas por *C. pyramidale*, sugere-se que a mesma não apresenta raízes de reservas como apontado pela literatura para *M. urundeuva*, visto que os indivíduos dessa espécie conseguiram suportar diferentes disponibilidades de luz, sem a necessidade de muitos ajustes como observados nos indivíduos de *C. pyramidale*.

Portanto, os dados registrados nesse estudo indicam que as duas espécies estudadas possuem a capacidade de suportar ambiente com diferentes disponibilidade de luz e diferentes idades, sendo capazes de ajustar a morfologia de suas folhas para investir no crescimento e sobrevivência no ambiente, ou de ajustar outros órgãos não mensurado nesse estudo, como as raízes. Essas características apontadas, evidencia que tais espécies apresentam grande importantes para trabalhos de recuperação de área antropogênicas na vegetação da Caatinga, que visem a utilização de espécies nativas.

