
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

NATTÁLIA DO PRADO NEVES

**A IMPORTÂNCIA DA FENOLOGIA NO
ESPECTRO DE ECONOMIA FOLIAR EM
ESPÉCIES DA CAATINGA**



Rio Claro - SP
2023

NATTÁLIA DO PRADO NEVES

**A IMPORTÂNCIA DA FENOLOGIA NO
ESPECTRO DE ECONOMIA FOLIAR EM ESPÉCIES DA CAATINGA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Licenciada e Bacharela em Ciências Biológicas.

Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

Coorientadora: Desirée Marques Ramos

Rio Claro – SP
2023

N518i Neves, Nattália do Prado

A importância da fenologia no espectro de economia foliar em espécies da Caatinga / Nattália do Prado Neves. -- Rio Claro, 2023
40 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado e licenciatura - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato
Coorientadora: Desirée Marques Ramos

1. Fenologia vegetativa. 2. Caatinga. 3. Sazonalidade. 4. Traços foliares. 5. Espectro de economia foliar. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

NATTÁLIA DO PRADO NEVES

A IMPORTÂNCIA DA FENOLOGIA NO ESPECTRO DE ECONOMIA FOLIAR EM ESPÉCIES DA CAATINGA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Licenciada e Bacharela em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato (orientadora)

Dra. Desirée Marques Ramos (coorientadora)

Dra. Bruna de Costa Alberton

Dra. Priscilla de Paula Loiola

Aprovado em: 21 de novembro de 2023

Assinatura do discente

Assinatura do(a) orientador(a)



Documento assinado digitalmente
LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO
Data: 14/12/2023 09:28:50-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>



Documento assinado digitalmente
DESIREE MARQUES RAMOS
Data: 11/12/2023 16:44:33-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura do(a) coorientador(a)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe por ter tornado possível o meu ingresso em uma universidade pública, e por sempre estar ao meu lado, por me acolher, por acreditar no meu potencial e por viver os meus sonhos comigo.

Quero expressar minha mais sincera gratidão à minha orientadora, Patrícia Morellato, por seu apoio acadêmico constante, suporte, confiança e por ter me aberto as portas para o fascinante campo da fenologia. À minha coorientadora, Desirée, agradeço por sua orientação atenciosa, paciência incansável, profunda compreensão, por acreditar plenamente em meu trabalho e pelo companheirismo ao longo desses anos. Este trabalho só pôde ser realizado e concluído porque tive ambas ao meu lado, declaro aqui minha eterna gratidão pelo compartilhamento de seus conhecimentos e de tempo, e por me proporcionarem explorar novos conhecimentos e lugares.

Ao professor Kyle Dexter, sou profundamente grata por me receber na Universidade de Edimburgo, pela sua paciência exemplar e pelas aulas e conversas esclarecedoras.

Também quero agradecer a todos os amigos do Laboratório de Fenologia, obrigada por todas as experiências e conhecimentos compartilhados.

Minha gratidão se estende à Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) e à Unidade Acadêmica de Garanhuns (UAG) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Também expresso meu agradecimento à Embrapa Semiárido por seu apoio e colaboração no projeto Caatinga-FLUX em Petrolina. Não posso deixar de mencionar a Magna Moura, Joabe Almeida e Erison Amaral pelo suporte técnico crucial durante os trabalhos de campo.

Agradeço a todas as minhas amigas de jornada desses anos de biologia e vida acadêmica, que se tornaram minha segunda família. Obrigada Lais, Nicolle, Rafaela, Lara e Ana pela cumplicidade, pelas trocas muito especiais e pela grande amizade diária!

Ao Carlos Oliveira, por ser meu parceiro, compartilhar cada momento comigo, me dando apoio, força e muito amor!

Agradeço a todos que, de maneira direta ou indireta, contribuíram para meu crescimento e evolução. Todos que passaram pela minha vida, compartilharam momentos comigo e me marcaram, partiram ou ficaram.

E, por fim, agradeço às agências de fomento que apoiaram e tornaram a realização desse trabalho possível.

O presente estudo foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão das bolsas de iniciação científica e de estágio de pesquisa no exterior - processo nº 2021/11025-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e processo nº 2023/03446-1, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP); e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de iniciação científica - processo PIBIC nº 1320(1/2020) e nº 3326(4/2021).

RESUMO

As características morfológicas e fenológicas das folhas representam importantes traços foliares que estão correlacionados, no sentido de otimizar o uso dos recursos pela planta, definindo um espectro de economia foliar. O investimento para formação de uma folha é alto para a planta, sendo necessário um tempo para que a planta obtenha retorno do custo investido. Assim, é esperado que haja uma correlação entre os traços funcionais relacionados ao investimento foliar e os traços fenológicos, representando o tempo de duração da folha. Na Caatinga, grande parte dos indivíduos exibem um comportamento decíduo síncrono durante a estação de déficit hídrico, indicando que a estação seca e a sazonalidade climática implicam diretamente no comportamento e grau de deciduidade das plantas. Além dos baixos índices de precipitação, existe uma ampla variação no volume de precipitação anual entre áreas, formando um gradiente de aridez. Neste estudo, investigamos se espécies que investem mais na construção das folhas, isto é, aquelas com maior massa foliar específica, apresentam maior longevidade. Além disso, avaliamos se essa relação é influenciada pelos níveis de aridez em regiões com distintos volumes de precipitação da Caatinga. Para isso, conduzimos um monitoramento fenológico remoto próximo, por meio de fotografias repetidas tiradas por câmeras digitais (*phenocameras*). A alta frequência temporal obtida com as fenocâmeras torna-se importante no ecossistema da Caatinga, pois a vegetação responde rapidamente às variações na umidade. Nossos resultados destacam uma divergência no espectro de economia foliar. Em condições extremas, como altas temperaturas e baixa umidade, o aumento da massa foliar específica resulta em ganhos menores na duração das folhas. Isso sugere que as plantas podem adaptar esses traços às condições ambientais específicas. A aridez e a frequência das chuvas influenciaram os padrões fenológicos das comunidades. Em áreas com distribuição mais uniforme das chuvas, identificamos padrões bimodais na duração da estação de crescimento e na senescência foliar, indicando diferentes estratégias fenológicas, independentemente da massa foliar específica. A aridez mostrou ser um fator ambiental significativo que afeta a plasticidade das respostas fenológicas das espécies.

Palavras-chave: Caatinga; fenologia vegetativa; sazonalidade; traços foliares.

ABSTRACT

The morphological and phenological characteristics of the leaves represent important leaf traits that are correlated, to optimize the use of resources by the plant, defining a spectrum of leaf economy. The investment to form a leaf is costly for the plant, and it takes time for the plant to obtain a return on the invested cost. Thus, it is expected that there will be a correlation between the functional traits related to leaf investment and that the phenological traits will represent the duration of the leaf. In the Caatinga, a large proportion of its individuals exhibit synchronous deciduous behavior during seasons of water deficit, demonstrating that the conditions imposed by the dry season and climatic seasonality directly impact plants' behavior and degree of deciduousness. In addition to low precipitation rates, there is a wide variation in total annual precipitation volumes between areas, forming an aridity gradient. In this study, we investigated whether species that have a greater investment in leaf construction, those with higher values of specific leaf mass, demonstrate a longer useful life. Furthermore, we assessed whether this relationship is influenced by aridity levels in species that inhabit regions with different volumes of precipitation in areas of the Caatinga. To do this, we conduct close remote phenological monitoring, which is carried out through repeated photographs taken by digital cameras (phenocameras). The high temporal frequency obtained with phenocamera technology becomes important in the Caatinga ecosystem, as the vegetation quickly responds to variations in humidity. Our results highlight a divergence in the spectrum of leaf economics. In extreme conditions, such as high temperatures and low humidity, increasing specific leaf mass results in smaller gains in leaf life. This suggests that plants can adapt these traits to specific environmental conditions. On the other hand, aridity and rainfall frequency influence the phenological patterns of communities. In areas with more uniform rainfall distribution, we identified bimodal patterns in growing season length and leaf senescence, indicating different phenological strategies, regardless of specific leaf mass. Aridity has been shown to be a significant environmental factor that affects the plasticity of species phenological responses.

Keywords: Caatinga; vegetative phenology; seasonality; leaf traits.

LISTA DE ABREVIATURAS

LES	Espectro de Economia Foliar
LMA	Massa Foliar por Unidade de Área
SLA	Área Foliar Específica
LLS	Vida Útil/Longevidade Foliar
SOS	Início da Estação de Crescimento
PEAK	Pico da Estação de Crescimento
EOS	Fim da Estação de Crescimento
LOS	Comprimento da Estação de Crescimento
SDTF	Floresta Tropical Sazonalmente Seca
FTSS	Florestas Tropicais Sazonalmente Secas
RGB	Coordenadas Cromáticas
ROI	Regiões de Interesse
GAM	Modelo Aditivo Generalizado
GLMM	Modelos Mistos Lineares Generalizados
PET	Petrolina-PE
CGA	Campina Grande-PB
STA	Serra Talhada-PE
SJO	São João-PE

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	12
2	OBJETIVOS.....	15
3	METODOLOGIA.....	15
3.1	Áreas de estudo.....	15
3.2	Processamento das imagens digitais, extração das métricas fenológicas e análise de traços foliares.....	17
3.3	Análises estatísticas.....	19
4	RESULTADOS.....	20
4.1	Padrões fenológicos das comunidades.....	22
4.2	Padrões fenológicos das espécies.....	23
4.3	Interação entre massa específica foliar e duração da estação de crescimento.....	28
5	DISCUSSÃO.....	29
5.1	Espectro de economia foliar.....	29
5.2	Padrões fenológicos.....	31
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	35
	REFERÊNCIAS.....	36

1 INTRODUÇÃO

As características funcionais de plantas, ou traços funcionais como usualmente são denominadas, podem ser compreendidas como características que influenciam expressamente no crescimento, reprodução e sobrevivência dos indivíduos, impactando assim, no desempenho desses indivíduos a uma determinada condição ambiental (VIOLE *et al.*, 2007). A folha é o órgão da planta responsável pela assimilação do carbono, por meio da fotossíntese, processo que sofre influência de variáveis climáticas e que, por essa razão, está sob forte pressão seletiva do ambiente onde as plantas ocorrem (WRIGHT *et al.*, 2004). Wright e colaboradores (2004) propuseram que características morfológicas, químicas, fisiológicas e fenológicas das folhas seriam traços funcionais importantes para otimizar o desempenho das plantas, covariando independentemente do ambiente, e denominaram essa relação entre os traços de espectro de economia foliar (*Leaf economic spectrum*, LES) (WRIGHT *et al.*, 2004).

Dentro dos estudos fenológicos o acompanhamento do desenvolvimento foliar, compreendido também como a mudança foliar, é de importância estratégica para a compreensão de como uma espécie ou comunidade respondem às variações do ambiente (PIAO *et al.*, 2020; RATHCKE; LACEY, 1985). Quanto maior a severidade do déficit hídrico imposta pela sazonalidade climática, maior a proporção de espécies decíduas, espécies perdendo as folhas de maneira mais concentrada na estação seca, o que evidencia um mecanismo de escape ao estresse hídrico (LASKY; URIARTE; MUSCARELLA, 2016; MORELLATO; CAMARGO; GRESSLER, 2013; O'BRIEN *et al.*, 2008; WRIGHT *et al.*, 2021)

Além das estratégias fenológicas, o conjunto dos traços foliares também podem demonstrar se determinadas espécies estão adaptadas a ambientes com deficiência de nutrientes e se são aptas a seca e/ou ambientes que apresentam déficit hídrico sazonalmente (HERRERA; ESCALA; RENGIFO, 2009; REICH, 1995, 2014). O investimento para se formar uma nova folha é alto para a planta, sendo necessário um tempo mínimo de duração da folha para que a planta obtenha o retorno do custo investido (WESTOBY *et al.*, 2002) Assim, uma das relações propostas entre traços no espectro de economia foliar, e observado em diversos ambientes do mundo, seria a correlação positiva entre o traço morfológico massa foliar por unidade de área (*Leaf mass per area*, LMA) e o traço fenológico de vida

útil/longevidade da folha (*Leaf lifespan*, LLS) (WESTOBY *et al.*, 2002; WRIGHT *et al.*, 2004). Consequentemente, espécies sempre verdes tendem a ter maior LMA do que espécies decíduas (POORTER *et al.*, 2009). Entretanto, a relação entre variações dos traços do espectro de economia foliar, como o nível de deciduidade e os traços morfológicos relacionados ao investimento na construção da folha ou a eficiência no uso de recursos, permanecem não estudados em espécies decíduas de ambiente com forte sazonalidade e estresse hídrico (VARGAS G. *et al.*, 2021).

O bioma de floresta tropical sazonalmente seca (*Seasonally Dry Tropical Forest*, SDTF) é composto principalmente por espécies com caules que armazenam água, como suculentas e cactos, e com folhas transformadas em espinhos, características vistas como adaptações aos padrões baixos e irregulares de precipitação, inferiores a 1800 mm anuais, chegando a receber menos de 100 mm durante um período de pelo menos 5 a 6 meses (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009). Esses padrões ocorrem também dentro dos domínios da Caatinga, acarretando em vegetações com a morfologia e fisiologia altamente influenciadas pelas condições locais de extremo déficit hídrico e altas temperaturas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018).

A Caatinga abrange uma área de cerca de 849.516 Km² de SDTFs, representando 45% das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) ou “Seasonally Dry Tropical Forests (STDFs)” da América do Sul e correspondendo a maior e mais contínua expansão de SDTFs do mundo (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). Embora a estrutura da vegetação seja extremamente variável na região da Caatinga, a maior parte dos indivíduos exibem um comportamento decíduo síncrono durante a estação de seca, obedecendo assim uma relação direta com o volume de precipitação, uma vez que, durante o período seco as espécies da caatinga perdem suas folhas diminuindo a superfície de perda de água para o meio, enquanto que no período chuvoso ocorre a renovação das copas (ALBERTON *et al.*, 2019; AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997; PALOSCHI *et al.*, 2021). Além dos baixos valores de precipitação, diferentes áreas dentro da região da Caatinga podem variar muito em precipitação total (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). Dessa forma, espécies em diferentes áreas com volumes distintos de precipitação anual total, demonstram uma ampla gama de comportamentos e grau de deciduidade (ALBERTON *et al.*, 2019; AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009).

Novas tecnologias proporcionam diferentes métodos de monitoramento da fenologia foliar, como a fenologia remota que é realizada por meio de fotografias repetidas de câmeras digitais e de sensores orbitais (ALBERTON *et al.*, 2017; HUFKENS *et al.*, 2012; RICHARDSON *et al.*, 2018). A partir dessas fotografias podem ser extraídos índices de reflectância vegetal, cujas variações sazonais estão associadas às mudanças nos padrões de brotamento e senescência das folhas (ALBERTON *et al.*, 2017). O registro das câmeras abrange diferentes escalas podendo alcançar desde comunidades vegetais até seus indivíduos, proporcionando também um maior acompanhamento da frequência temporal das imagens por meio de seus registros automatizados (ALBERTON *et al.*, 2017; HUFKENS *et al.*, 2012). A alta frequência temporal obtida com a tecnologia das câmeras torna-se particularmente importante no ecossistema da Caatinga, pois a vegetação responde rapidamente às variações na umidade, produzindo folhas poucos dias após pulsos baixos de precipitação (ALBERTON *et al.*, 2019, 2023; AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; MEDEIROS *et al.*, 2022).

Mesmo ocorrendo sob clima semi-árido da Caatinga, as espécies decíduas de árvores diferem em comprimento de estação de crescimento (ALBERTON *et al.*, 2019; MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997). Portanto, é sugerido que exista uma relação entre o nível de deciduidade e os traços foliares entre espécies. Mais especificamente, a predição é que espécies com menores períodos de crescimento devem possuir menor massa foliar por unidade de área (LMA) e maior eficiência fotossintética, como forma de obter uma compensação a curto prazo do investimento foliar, assim como esperamos o oposto para espécies com maiores períodos de crescimento (WRIGHT *et al.*, 2004). De acordo com a teoria do espectro de economia foliar, é esperado que as relações entre traços preditas acima sejam mais fortes em áreas com maior aridez, pois os custos de se manter folhas por mais tempo e de se investir mais em sua construção são maiores nesses ambientes (WRIGHT *et al.*, 2004). Para testar esta relação, propomos utilizar câmeras digitais para obter com detalhamento as estratégias fenológicas, correlacionando-as com traços funcionais em quatro comunidades arbóreas da Caatinga, que formam um gradiente de aridez em relação aos seus níveis de precipitação.

2 OBJETIVOS

Avaliar se espécies com maior investimento na construção da folha (i.e., que possuem maiores valores de LMA) tendem também a possuírem maior tempo de vida útil da folha (*Leaf Life Span*, LLS), e se essa relação é influenciada pelo nível de aridez para espécies das áreas de estudo sob regimes de precipitação contrastantes. Esperamos que a relação seja positiva para espécies que vivem em regiões mais áridas, pois a aridez é uma limitação para ambos, duração da folha na planta e investimento foliar. Para atingir ao objetivo proposto, utilizamos o comprimento da estação de crescimento como *proxy* para LLS e dados de LMA coletados *in situ* e sua variação específica dentro de cada área de estudo.

3 MATERIAS E MÉTODOS

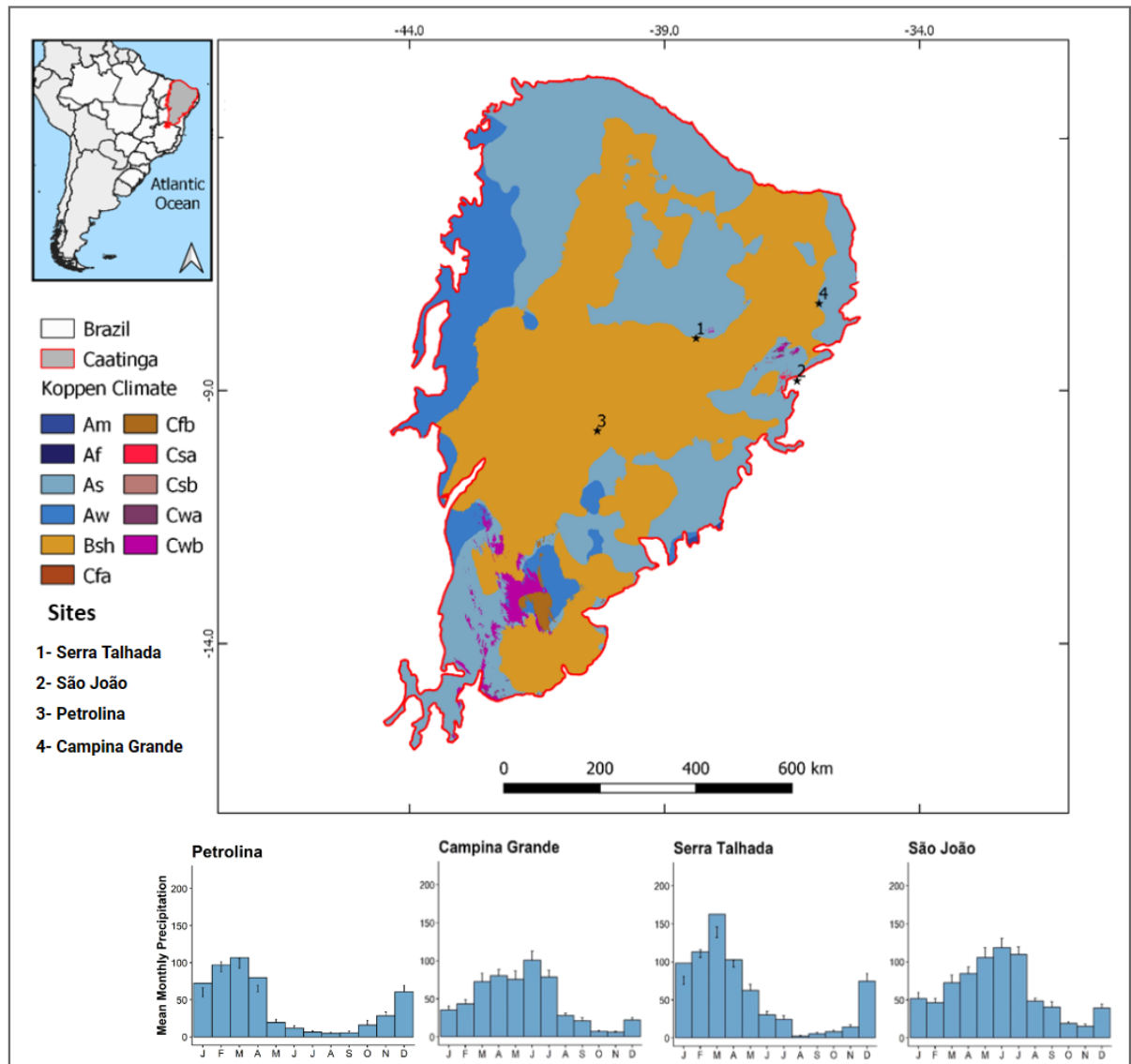
3.1 Áreas de estudo

As áreas de estudo estão localizadas na região da Caatinga, no nordeste do Brasil (Tabela 1). As áreas são caracterizadas pelo clima tropical semiárido com chuvas de verão (BSHW segundo a classificação de Köppen, 1931), com vegetação típica formando uma paisagem florística complexa e heterogênea (ALBERTON *et al.*, 2019; AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009). Foram analisados os padrões fenológicos de espécies de quatro áreas (Tabela 1), que diferem em nível de precipitação.

As áreas fazem parte das regiões monitoradas pela rede e-Phenology (<http://www.recod.ic.unicamp.br/ephenology/client/index.html#/>). As câmeras estão instaladas junto às estações meteorológicas, compondo as torres fenológicas (ALBERTON *et al.*, 2017). A estação meteorológica fornece dados a partir de sensores de temperatura, precipitação e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) que são armazenados em uma plataforma virtual (www.hobolink.com). As câmeras do modelo MOBOTIX tem lentes do tipo olho de peixe e estão instaladas em braço metálico, ficando a cerca de 5 metros acima da copa das árvores e miram a vegetação (ALBERTON *et al.*, 2017). O sistema é mantido por meio de uma bateria de 12V associada a um painel solar e os registros automatizados das câmeras geram 3 imagens no formato JPEG em alta resolução (2048 x 1536 pixels) por hora,

durante o período das 6h até 18h. Essas informações vêm sendo coletadas simultaneamente e armazenadas desde o ano de 2017.

Figura 1 – Distribuição e clima de acordo com o sistema de Koppen (1931) das áreas de estudo (sites) na Caatinga destacando a precipitação mensal média (barras azuis) para os períodos de 2000 a 2019.



Fonte: Elaborado pela autora (2023)

Tabela 1 – Descrição das quatro áreas de estudo, incluindo a localização no Brasil (cidade e estado), designação e coordenadas, temperatura média anual e precipitação total média anual.

Áreas	Designação Lat/Long.	Temperatura Média Anual	Média Anual Total de Precipitação
Petrolina, PE	Embrapa Semiárido S 9.046542/ O 40.321278	26,8 °C	387 mm
Campina Grande, PB	Instituto Nacional do Semi-Árido (INSA) S 7.280389/ O 35.976307	23,5 °C	550 mm
Serra Talhada, PE	S 7.968171/ O 38.384169	24,1 °C	574 mm
São João, PE	Garanhuns S 8.809972/ O 36.405638	22,6 °C	800 mm

Fonte: ALBERTON *et al.*, 2019; PALOSCHI *et al.*, 2021; SOUZA *et al.*, 2016.

3.2 Processamento das imagens digitais, extração das métricas fenológicas e análise de traços foliares

Para o processamento das imagens digitais geradas pelas fenocâmeras, a partir da imagem típica de cada área de estudo realizamos a seleção e a identificação das copas de 28 espécies arbóreas (Tabela 2). A interface Java *phenoViewer*, desenvolvida pela equipe do projeto e-Phenology foi utilizada para a filtragem das imagens, e a delimitação de áreas de interesse (*Regions of interest*, ROI) nas imagens, que correspondem às copas das árvores, que posteriormente submetidas a extração das coordenadas cromáticas (*Chromatic Coordinates*) RGB (*Red* - Rcc, *Green* - Gcc e *Blue* - Bcc), seguindo o protocolo em Alberton *et al.* (2017). As coordenadas Gcc e e Rcc são as mais adequadas para a detectar a mudança foliar de coloração foliar, a partir do valor médio da intensidade dos pixels da ROI (ALBERTON *et al.*, 2017). Os índices são representados pelas fórmulas:

$$Rcc = R / [R + G + B]$$

$$Gcc = G / [R + G + B]$$

Visando a diminuição dos ruídos nas informações das séries temporais ocasionados pelas alterações da iluminação, seja pela hora do dia ou em consequência das mudanças sazonais, foi utilizado o método 90 percentil proposto por Sonnentag *et al.* (2012). Nesta técnica, aplicamos um percentil 90th considerando todos os valores de verde (%) disponíveis em uma janela diária para obtenção de um valor central com a utilização dos horários do meio-dia (*i.e.* imagens de 10 às 14 horas), como descrito por Alberton *et al.* (2017). Assim, as séries temporais passam a representar um único valor diário de Gcc.

As métricas fenológicas de início (*Start of growing season*, SOS), pico (*Peak of growing season*, PEAK) e fim (*End of growing season*, EOS) da estação de crescimento foram extraídas por meio das séries temporais de Gcc dos períodos de outubro de 2017 até dezembro de 2021, como descrito em Alberton *et al.* (2019) e Paloschi *et al.* (2021). A relação entre a fenologia foliar (variável independente, Y) foi ajustada em função da sequência de dias (variável preditora, X) foi testada por meio de modelos aditivos generalizados (GAMs) como descrito em Alberton *et al.* (2019, 2023).

Após o ajuste do Gcc em função dos dias com o modelo GAM, o início de SOS foi definido como o primeiro dia detectado por uma derivada significativa da amplitude sazonal total no lado esquerdo da curva (ALBERTON *et al.*, 2019). Por outro lado, o EOS representa o final da estação de crescimento e foi definido como o último dia detectado por uma derivada significativa da amplitude sazonal total no lado direito da curva (ALBERTON *et al.*, 2019). Também foi calculado o comprimento da estação de crescimento (*Length of growing season*, LOS), que é dado como a diferença entre EOS – SOS (ALBERTON *et al.*, 2019). As análises foram feitas utilizando o software RStudio (R CORE TEAM, 2020).

Os dados de características funcionais foliares das espécies utilizadas no estudo fenológico foram coletados em campo nas áreas de Serra Talhada e São João no ano de 2022. Para as áreas de Petrolina e Campina Grande, os dados de traços foliares foram coletados no âmbito do projeto NERC-Newton-FAPESP *Nordeste: New Science for A Neglected Biome* (#NE/N01247X/1; #NE/N012550/1; FAPESP # 2015/50488-5; para mais detalhes sobre o projeto Nordeste, ver MOONLIGHT *et al.*, 2021). As características foliares coletadas foram propriedades físicas foliares: massa foliar por unidade de área – LMA; área específica foliar – SLA; massa seca e teor de umidade.

3.3 Análises Estatísticas

Para avaliar as estratégias presentes nas comunidades de cada sítio, utilizamos gráficos de densidade de probabilidade para o comprimento da estação de crescimento (LOS), início (SOS) e fim da estação de crescimento (EOS). Nos gráficos, foram utilizados os dados de cada indivíduo de cada espécie e pertencente a cada estação de crescimento, quando mais de uma estação foi avaliada.

Para avaliar se o comprimento da estação de crescimento (LOS) está relacionado com a construção foliar (LMA) e se essa relação é influenciada pela precipitação do sítio, foram utilizados modelos lineares generalizados (*Generalized Linear Mixed Models*, GLMM; ZUUR *et al.*, 2009). Foi utilizado o LOS como variável resposta e como variáveis preditoras a interação entre o LMA (em escala logarítmica) e o sítio de ocorrência das espécies. Como várias espécies foram amostradas em cada área e em mais de uma estação de crescimento, ambas foram incluídas no modelo como variáveis aleatórias. Portanto, a estrutura do modelo utilizado e contendo os dados de todos os quatro sítios de estudo foi: $LOS \sim \text{LogLMA} * \text{Sítio} + (1 | \text{Espécie}) + (1 | \text{Estação de crescimento})$, tendo como distribuição dos resíduos a Gaussiana, ou Normal.

Como foi significativa a interação entre LMA e área de estudo, foram feitos modelos para cada área separadamente. Nestes modelos, foi utilizado o LOS como variável resposta e o LMA (em escala logarítmica) como preditora e, assim como no modelo descrito acima, a espécie e estação de crescimento foram incluídas como variáveis aleatórias ($LOS \sim \text{LogLMA} * \text{Sítio} + (1 | \text{Espécie}) + (1 | \text{Estação de crescimento})$). Como em Campina Grande apenas uma estação de crescimento foi amostrada, esta variável não foi incluída como aleatória no modelo. Todas as análises foram feitas no R (R Core Team, 2020), utilizando o pacote glmmTMB (BROOKS *et al.*, 2017).

Para verificar os efeitos aleatórios para indivíduos, espécies, área e ano, permitindo considerar possíveis correlações dentro desses grupos relacionadas à variável LOS ajustamos o seguinte modelo linear de efeitos mistos : " $LOS \sim 1 + (1 | \text{ID}) + (1 | \text{Espécie}) + (1 | \text{Sítio}) + (1 | \text{Estação de crescimento})$ ".

4 RESULTADOS

No total foram amostrados 167 indivíduos a partir das imagens nos locais de estudo, sendo 36 indivíduos referentes a Petrolina (PET), 32 a Campina Grande (CGA), 57 a Serra Talhada (STA) e 42 a São João (SJO) (Tabela 2). Esses indivíduos abrangem 28 espécies de árvores (Tabela 2). Dentre as espécies, *Commiphora leptophloeos*, *Cenostigma nordestinum*, *Senegalia bahiensis*, *Mimosa tenuiflora*, *Croton blanchetianus* e *Sapium glandulosum* corresponderam às espécies mais abundantes na amostragem (Tabela 2).

Tabela 2 – Espécies e número de indivíduos registrados nas imagens das feno câmeras, no período de 2017 a 2021, e amostradas no levantamento de traços foliares em Petrolina (PE), Campina Grande (PB), Serra Talhada (PE) e São João (PE)-Brasil.

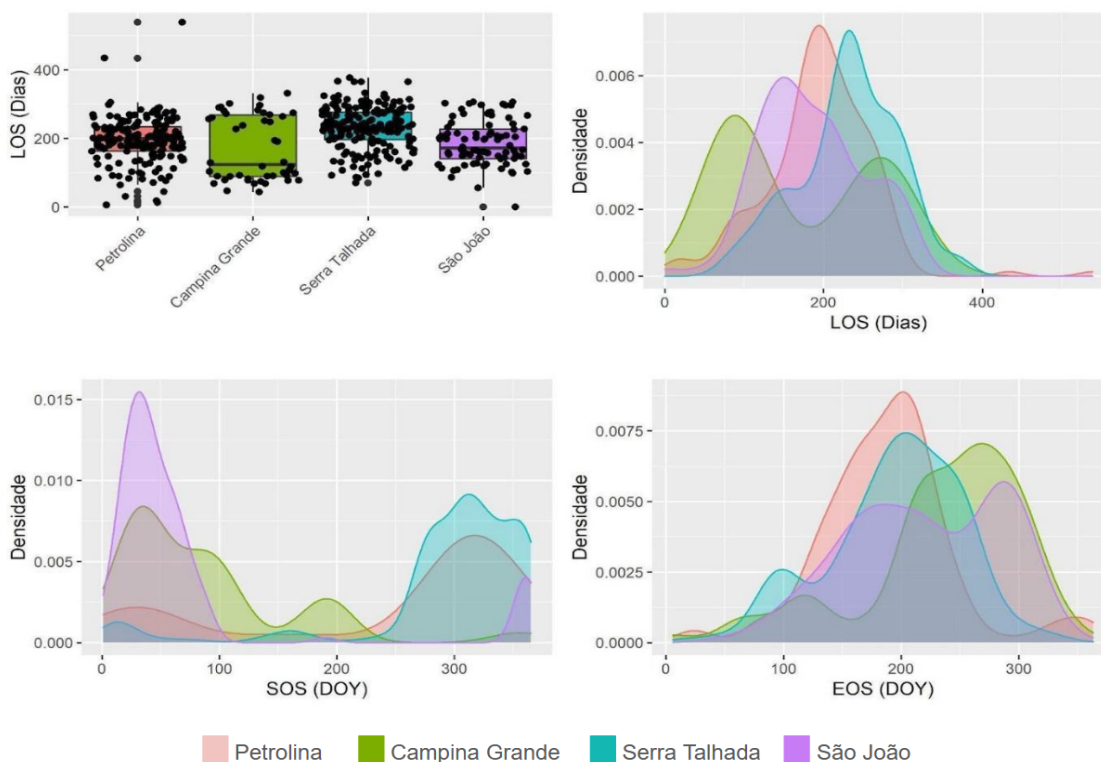
Área	Espécies	Famílias	Indivíduos
Petrolina	<i>Manihot carthagenensis</i> (Jacq.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	2
	<i>Croton conduplicatus</i> Kunth	Euphorbiaceae	2
	<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc.	Apocynaceae	2
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Fabaceae	1
	<i>Cnidoscolus quercifolius</i> Pohl	Euphorbiaceae	3
	<i>Cenostigma microphyllum</i> (Mart. Ex G. Don)	Fabaceae	6
	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae	7
	<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	Anacardiaceae	1
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae	2
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	6
	<i>Handroanthus spongiosus</i> (Rizzini) S.Grose	Bignoniaceae	2
	<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	Anacardiaceae	1
	<i>Myracrodruon urundeuva</i> M. Allemão	Anacardiaceae	1
Campina Grande	<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc	Apocynaceae	2
	<i>Cenostigma nordestinum</i> Gagnon & G. P. Lewis	Fabaceae	5
	<i>Combretum monetaria</i> Mart.	Combretaceae	6
	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae	2
	<i>Croton blanchetianus</i> Baill	Euphorbiaceae	7
	<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill	Euphorbiaceae	1
	<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Mart. Ex Benth.	Fabaceae	5
	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	1
	<i>Nyctaginaceae</i> sp. Juss.	Nyctaginaceae	1
Serra Talhada	<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. Ex DC.) Benth.	Fabaceae	2
	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm	Fabaceae	2
	<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul	Fabaceae	3
	<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc.	Apocynaceae	7
	<i>Cenostigma nordestinum</i> E. Gagnon & G.P. Lewis	Fabaceae	22
	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae	12
	<i>Mimosa acutistipula</i> (Mart.) Benth.	Fabaceae	2
	<i>Myracrodruon urundeuva</i> M. Allemão	Anacardiaceae	9
São João	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae	2
	<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	Euphorbiaceae	1
	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae	8
	<i>Senegalia bahiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	12
	<i>Senna</i> sp. Mill.	Fabaceae	2
	<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	Anacardiaceae	3
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae	9
	<i>Guapira tomentosa</i> (Casar.) Lundell	Nyctaginaceae	1

Fonte: Elaborado pela autora (2023)

4.1 Padrões fenológicos das comunidades

Embora todas as espécies monitoradas no estudo sejam decíduas, o comprimento da estação de crescimento variou entre os sítios, com duração média de 115,91 dias em Campina Grande, 189,78 dias em Petrolina, 186,72 dias em São João e 220,92 dias, em Serra Talhada (Figura 2). Porém, entre os sítios, houve diferença significativa no LOS (Wald Test, $\chi^2 = 17.56$, $gl=3$, $p=0,0005$) apenas entre Campina Grande e Serra Talhada (coeficiente= $-105,01 \pm 22,1$, $gl=401$, $p<0,001$; Figura 2). Quando a distribuição das categorias de LOS, SOS e EOS foram avaliadas para cada área de estudo, os resultados apontaram para uma tendência de padrões fenológicos característicos de cada comunidade estudada (Fig. 2). O LOS apresentou padrão bimodal em Campina Grande e foi mais sincrônico em Petrolina e Serra Talhada, enquanto em São João foi menos sincrônico. Os padrões de LOS podem ter sido influenciados pelos padrões de brotamento (SOS), que foi ligeiramente bimodal em Campina Grande e pelos padrões de queda (EOS) foliar, que também foi bimodal em São João (Figura 2).

Figura 2 – Distribuição do início, fim e duração da estação de crescimento em comunidades arbóreas de Caatinga.



4.2 Padrões fenológicos das espécies

Embora todas as espécies monitoradas tenham apresentado comportamento decíduo em todas as áreas de estudo, o comprimento da estação de crescimento (LOS) mostrou grande variação entre as áreas (Figuras 3 a 6). Os resultados apontam para uma tendência de maiores durações foliares nas espécies de áreas mais úmidas (LOS mais longas) localizadas próximo à costa, Campina Grande e São João (Figura 1). Nessas áreas o clima semi-árido faz transição com o clima tropical úmido e a precipitação ocorre de maneira mais distribuída nos meses ao longo do ano (Figura 1). De maneira geral o brotamento (SOS) apresentou menor variabilidade interespecífica, sendo mais sincrônico entre as espécies, do que a queda foliar (EOS) para as espécies em todas as áreas (Figuras 3 a 6).

Nossos resultados mostram que a maior parte da variação do LOS (20,2%) foi explicada pelas espécies, seguido pela área de estudo (7,85%) e indivíduos (7,69%), com efeitos semelhantes, e estação/ano (6,94%) explicando um pouco menos da variação. Juntos, esses fatores explicaram 43,20% da variação de LOS.

Figura 3 – Distribuição do início, fim e duração da estação de crescimento das espécies arbóreas da Caatinga em **Petrolina**.

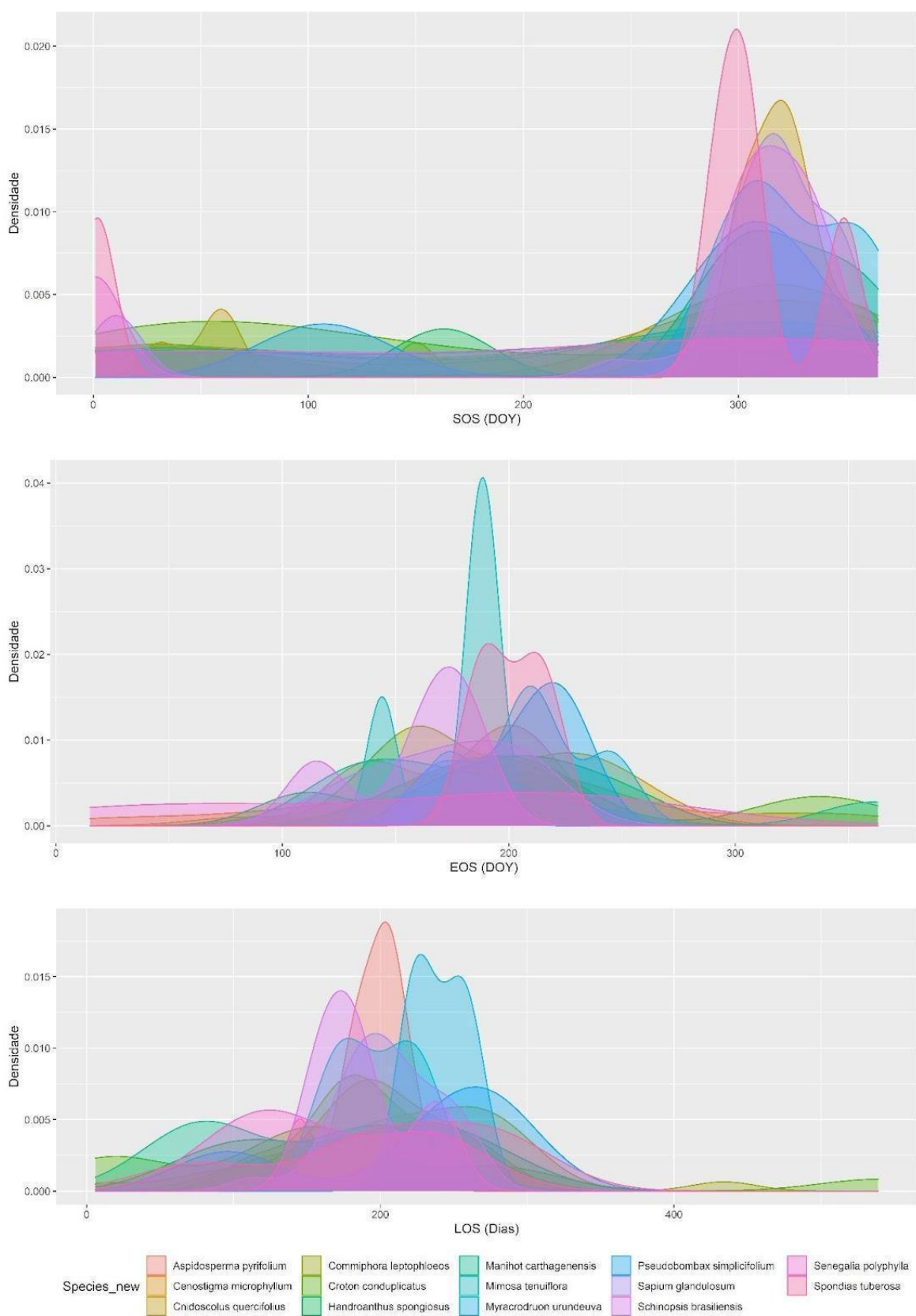


Figura 4 – Distribuição do início, fim e duração da estação de crescimento das espécies arbóreas da Caatinga em **Campina Grande**.

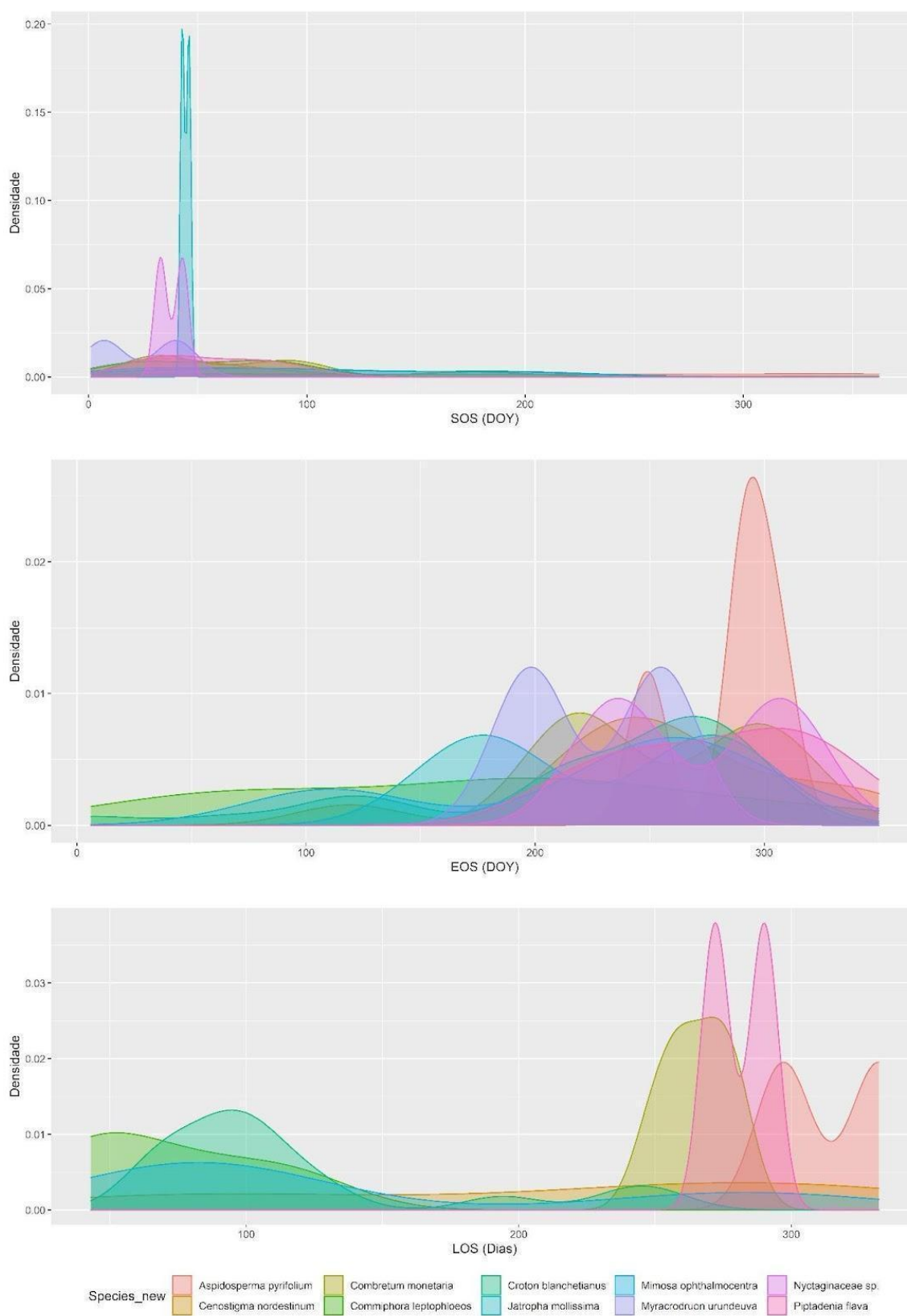


Figura 5 – Distribuição do início, fim e duração da estação de crescimento das espécies arbóreas da Caatinga em **Serra Talhada**.

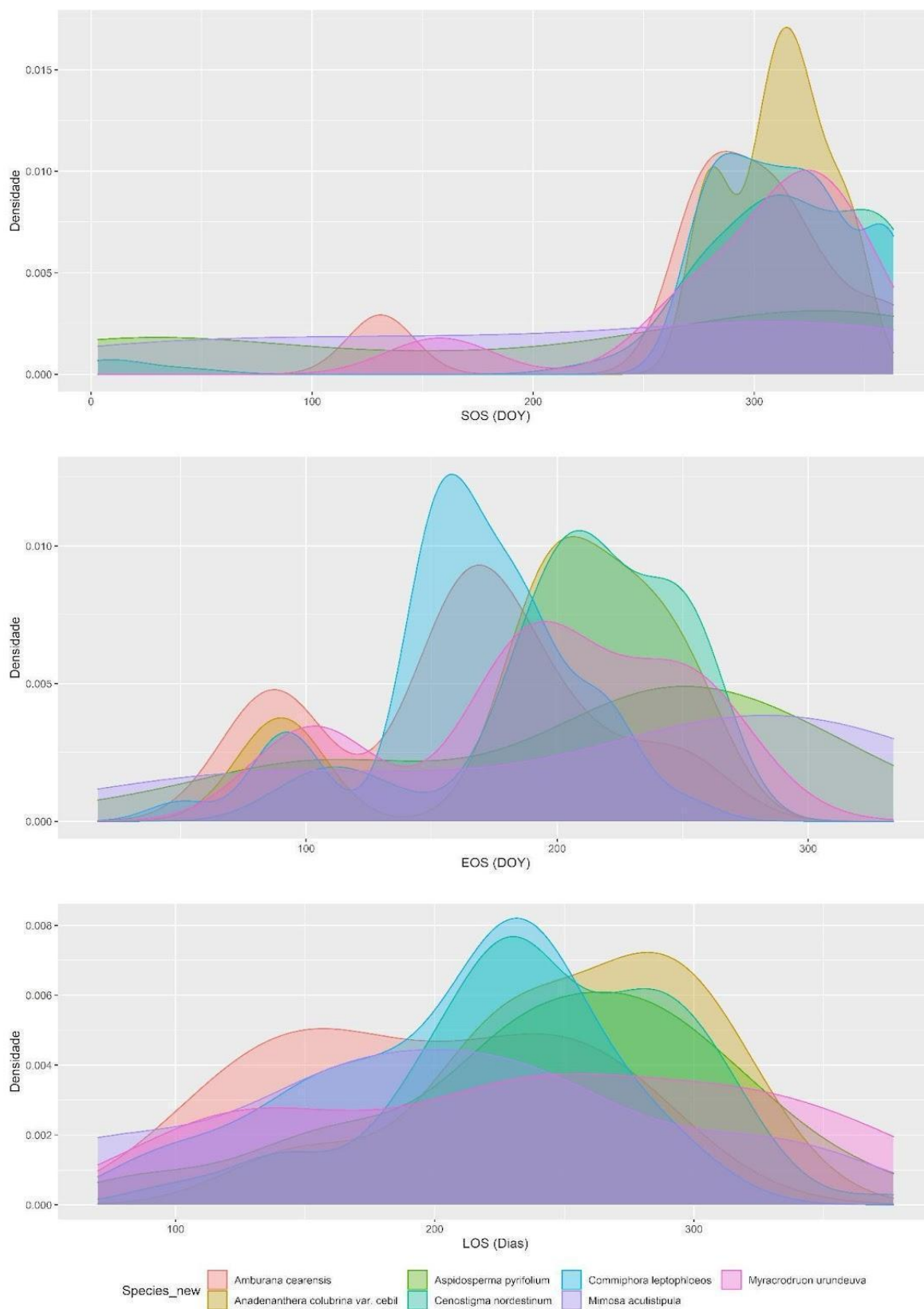
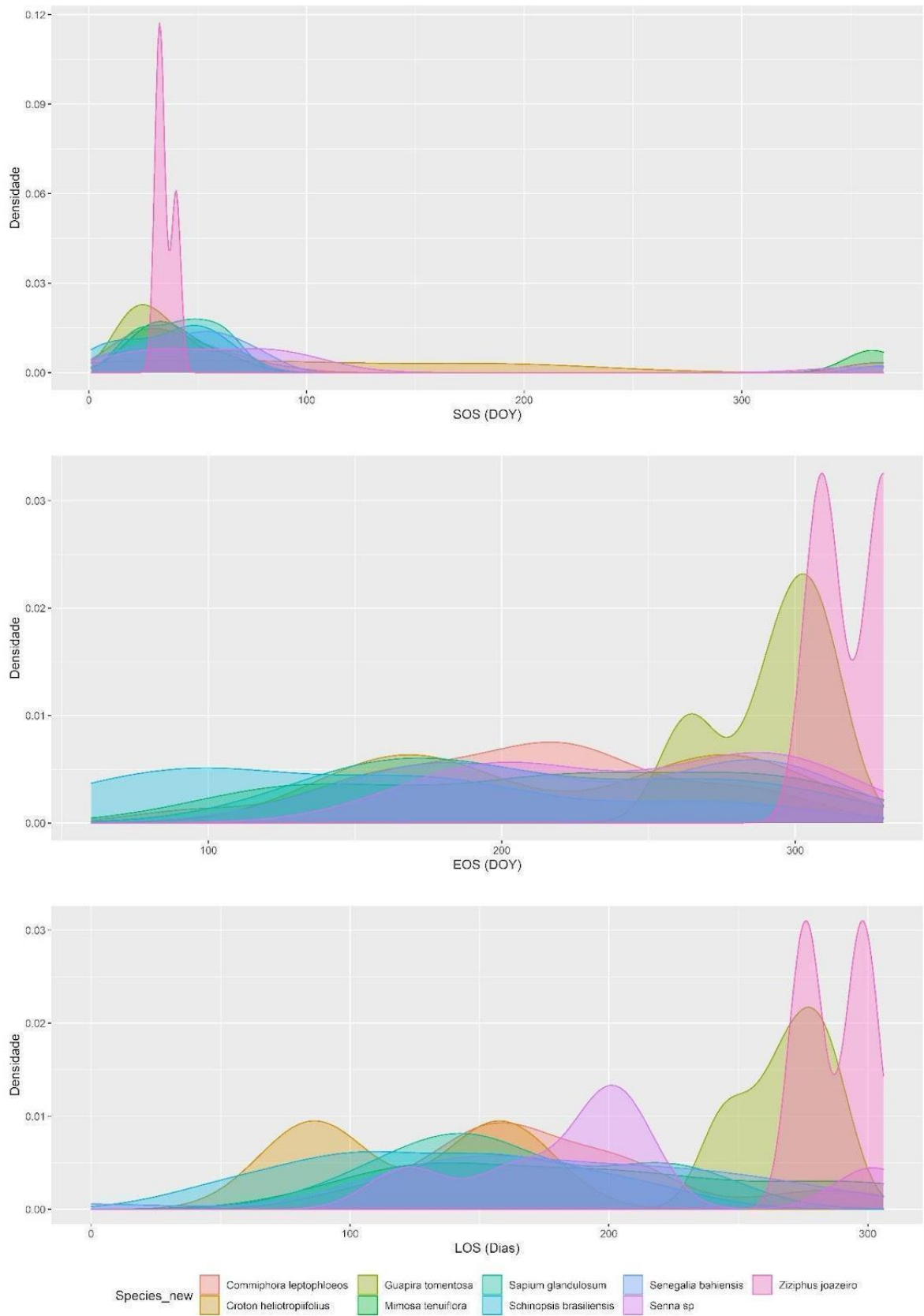


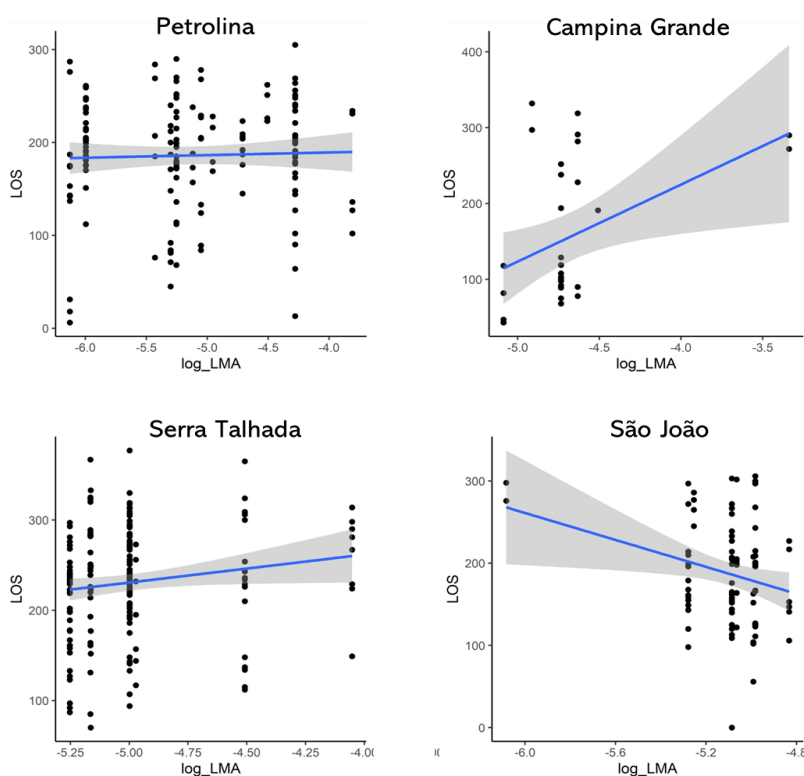
Figura 6 – Distribuição do início, fim e duração da estação de crescimento das espécies arbóreas da Caatinga em **São João**.



4.3 Interação entre massa específica foliar e duração da estação de crescimento

Quando os dados de todos os quatro sítios foram avaliados em conjunto, a interação entre o LMA e o sítio de ocorrência das espécies explicou as variações observadas no LOS (Wald Test, $\chi^2 = 15.42$, $gl=3$, $p=0,001$; Figura 7). Porém essa relação apresentou direções opostas quando avaliada dentro de cada sítio. Em São João, houve uma relação negativa entre o LMA e o LOS (Wald Test, $\chi^2 = 6,56$, $gl=1$, coeficiente= $-1.55 \pm 0,60$, $p=0,01$; Figura 7), ou seja, quanto menor o investimento na construção foliar, maior o LOS nas espécies de SJO. Por outro lado, em Campina Grande houve uma tendência de relação positiva entre LMA e LOS, mas com efeito marginal (Wald Test, $\chi^2 = 2.73$, $gl=1$, coeficiente= $0,56 \pm 0,34$, $p=0,09$; Figura 7), ou seja, quanto maior o investimento na construção foliar, maior o LOS nas espécies de CGA. Em Petrolina (coeficiente= $-0,03 \pm 0,14$, $p=0,8$; Figura 7) e Serra Talhada (coeficiente= $0,13 \pm 0,35$, $p=0,7$; Figura 7) não houve relação significativa.

Figura 7—Valores preditos de duração da estação de crescimento (LOS) por massa foliar por área (LMA) em comunidades arbóreas de Caatinga. Os pontos correspondem às observações e as linhas aos modelos estimados em cada área de estudo com seus respectivos intervalos de confiança (95%), representados pela área sombreada.



5 DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos as estratégias de trocas foliares de espécies arbóreas e os principais fatores climáticos associados ao longo de um gradiente de aridez na região da Caatinga brasileira. Para isso, utilizamos fenocâmeras para acompanhar a produção e a queda das folhas com alta resolução temporal (diária). Além disso, analisamos se os padrões de mudança foliar estavam relacionados ao investimento na construção da folha, mais especificamente ao traço de massa foliar. Nossos resultados revelaram que a variabilidade na distribuição de precipitação entre os diferentes locais influenciou a duração da estação de crescimento (LOS) das espécies.

Apesar do clima semiárido nos quatro locais estudados e da característica decídua das espécies, o gradiente de sazonalidade influenciou os padrões fenológicos, indicando que cada comunidade apresenta características fenológicas distintas conforme a precipitação e duração da estação seca. Finalmente, encontramos diferentes relações entre os padrões de vida útil e a massa específica das espécies, o que difere da tendência geral de LOS, esperada no contexto da teoria da economia foliar.

Nossas descobertas fornecem informações importantes sobre as adaptações das espécies arbóreas da Caatinga em resposta às condições climáticas sazonais e podem contribuir para o entendimento dos processos ecológicos na região. As fenocâmeras foram uma ferramenta valiosa para investigar a fenologia das plantas de forma detalhada devido à alta resolução temporal, com a frequência diária de observações.

5.1 Espectro de economia foliar

A relação entre LMA e LLS é importante para a economia foliar. O LMA reflete o custo em massa seca para implantação de folha e o LLS representa o tempo ao longo do qual a planta é capaz de manter a taxa fotossintética em relação ao investimento feito na produção das folhas, evidenciando a eficiência da alocação de recursos nas plantas (REICH, 2014; VILLAR *et al.*, 2021; WRIGHT *et al.*, 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2002). Ambos os traços podem variar juntos em resposta a diferentes fatores ambientais, como disponibilidade de água, nutrientes e luz (ALBERTON *et al.*, 2019; DONG *et al.*, 2020; WRIGHT *et al.*, 2021, 2004). Isso

demonstra a importância dos traços foliares sob uma perspectiva fenológica, ao passo que esta estuda as relações com condições do ambiente.

Nossa hipótese inicial era que as espécies com maior investimento na construção da folha (que possuem maiores valores de LMA) tenderiam a um maior tempo de vida útil da folha (LLS). Esperávamos que condições ambientais mais severas nos locais de baixa pluviosidade levariam a um LLS mais curto. No entanto, encontramos diferentes relações entre os padrões de produção foliar e o investimento na construção foliar das espécies entre as áreas de estudo.

Embora haja uma relação estabelecida entre vida útil e massa foliar específica, nossos resultados para espécies da Caatinga demonstraram um desvio da linha de tendência geral prevista no LOS. Em condições climáticas extremas, como altas temperaturas, baixa umidade e alta irradiância, os benefícios de um aumento no LMA em relação à duração da folha podem ser reduzidos, ou seja, nessas condições, o aumento no LMA resulta em um ganho proporcionalmente menor na duração da folha (WRIGHT; WESTOBY, 2002; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002). Isso indica que existem casos em que as plantas podem ajustar esses traços de forma independente em resposta às condições ambientais específicas (POORTER *et al.*, 2009; WESTOBY *et al.*, 2002).

Uma explicação para o menor LLS em um determinado LMA, observado para espécies da caatinga, seria a menor resistência mecânica das folhas. Segundo o estudo conduzido por Wright e Westoby (2002) na Austrália, as plantas de clima seco apresentam menor LMA do que as plantas em locais de alta precipitação. Isso é impulsionado por uma tenacidade 50% menor no estrito sentido (Jm-2) das folhas nessas condições. Ademais, espécies caducifólias seriam geneticamente programadas para perder suas folhas no final da estação de crescimento, não experimentando um aumento correspondente na durabilidade das folhas com o aumento do LMA (POORTER *et al.*, 2009).

Outra variação da estrutura foliar, que pode influenciar o LMA, é atribuída ao conteúdo de nitrogênio foliar (REICH, 2014; GRUBB, 2016). Um aumento no LMA pode ocorrer principalmente devido à presença de mais camadas de células fotossintéticas nas folhas das espécies que habitam climas secos (REICH *et al.*, 1999; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001; WRIGHT; WESTOBY, 2002).

Essas adaptações demonstram a plasticidade das plantas em responder a diferentes condições ambientais, garantindo sua sobrevivência e desempenho

funcional (POORTER *et al.*, 2009). Ao ajustar as características do tecido foliar, como maciez, concentração de nutrientes e densidade, as espécies se adaptam às demandas específicas dos ambientes com baixa precipitação, otimizando a eficiência do uso da água e garantindo a funcionalidade da folhagem em condições adversas (DONG *et al.*, 2020; GRUBB, 2016; WESTOBY *et al.*, 2002; WRIGHT; WESTOBY, 2002).

A dissociação entre LLS e o ganho de LMA, que contrasta com a hipótese do espectro da economia vegetal, não se restringe apenas às plantas de clima árido e decíduas, como descrito por Wu and Zhu (1987) e Grubb, Thompson e Harper (2014) para as espécies da Floresta Subtropical Montana semi-úmida no sudoeste da China. Composta majoritariamente por espécies de árvores perenes e arbustos altos, estas plantas perdem suas folhas mais velhas no outono, evitando a dissecação nos invernos secos.

5.2 Padrões Fenológicos

Nossos resultados mostraram que os padrões de brotamento entre as comunidades apresentaram maior variabilidade no início da estação de crescimento (SOS), indicando uma resposta local das plantas, possivelmente para lidar com a imprevisibilidade da precipitação na Caatinga (SAMPAIO, 1995; SOUZA *et al.*, 2016, ALBERTON *et al.* 2019). A distribuição para as estratégias individuais de brotamento (SOS) apresentou menor variabilidade interespecífica, sendo mais sincrônico entre as espécies, do que a queda foliar (EOS) para as espécies em todas as áreas. Em condições climáticas sazonalmente severas, é provavelmente as espécies decíduas oportunistas são impulsionadas principalmente pela disponibilidade de água com produção de folhas após os primeiros pulsos de chuva (ALBERTON *et al.*, 2019; MURPHY; LUGO, 1986; VICO *et al.*, 2015). O padrão de produção rápida e sincrônica das folhas após pequenos pulsos de chuva é amplamente observado em espécies arbóreas da Caatinga (ALBERTON *et al.*, 2019; AMORIM; SAMPAIO; ARAÚJO, 2009; MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997; MURPHY; LUGO, 1986; SILVA *et al.*, 2020).

A distribuição das estratégias individuais para o fim da estação de crescimento (EOS) seguiu os padrões encontrados para o LOS. Esperávamos que a duração da estação de crescimento (LOS) se estendesse à medida que a

pluviosidade aumentasse e o local se tornasse menos árido. No entanto, os padrões de LOS das comunidades não foram influenciados apenas pela quantidade de precipitação, mas também provavelmente pela frequência das chuvas ao longo do ano. CGA e SJO apresentam um padrão de chuvas mais homogêneo, ocasionando períodos úmidos mais distribuídos ao longo do ano, resultando em padrões de LOS praticamente bimodais. Em contrapartida, PET e STA exibem padrões de precipitação mais sazonais, resultando em períodos mais pronunciados de seca e um padrão de LOS mais sincrônico e concentrado. Desse modo, os níveis de aridez e a sazonalidade das chuvas influenciaram a evolução de diferentes estratégias de LOS nas comunidades da Caatinga, sendo esses padrões determinados por diferenças nos padrões de produção e queda foliar. Os padrões bimodais de LOS e EOS observados nos locais com distribuição mais homogênea de chuvas, CGA e SJO, sugerem que há mais estratégias fenológicas nessas comunidades, e que não estão relacionadas ao LMA.

Nossos resultados sugerem que os níveis de aridez podem restringir a duração da estação de crescimento das espécies, fazendo com que locais mais áridos tenham tendência a apresentar LOS mais curto, uma proposição que necessita ser investigada. A duração da estação de crescimento (LOS) pode estar principalmente associada a dois mecanismos importantes: a queda da folha atuando como um “fusível hidráulico” evitando danos no xilema hidraulicamente vulnerável durante a seca (DE LIMA *et al.*, 2012; DE SOUZA *et al.*, 2020), e raízes profundas permitindo acesso a fontes de água mais profundas, que prolongam a duração da folhagem na copa das árvores durante a estação seca (BORCHERT, 1994; DE SOUZA *et al.*, 2020; HASSELQUIST; ALLEN; SANTIAGO, 2010, CAMARGO; CARVALHO; ALBERTON; REYS; MORELLATO, 2018; ALBERTON *et al.* 2019). Consequentemente, condições de déficit hídrico no solo impostas pelos períodos de seca seriam importantes fatores responsáveis pelo aumento da abscisão e da senescência das folhas, estando relacionadas à longevidade foliar (PALOSCHI *et al.*, 2021).

Os padrões de LOS observados nas comunidades deste estudo são um reflexo da composição dos padrões fenológicos das espécies, que representam 20% da explicação para as variações do LOS.

O comportamento da vegetação da Caatinga está fortemente ligado à variabilidade das chuvas, que por sua vez é fortemente influenciada por fatores

oceano/atmosféricos, por exemplo o fenômeno Dipolo Atlântico (COSTA *et al.*, 2020). Este fenômeno desempenha papel importante no clima do nordeste brasileiro e representa uma variação de temperatura anômala do Oceano Atlântico (COSTA *et al.*, 2020), acarretando mudanças na dinâmica e na distribuição sazonal de precipitação (NOBRE; SHUKLA, 1996). Essas variações poderiam influenciar os padrões fenológicos entre os anos, determinando o fluxo de folhas novas das comunidades e sua intensidade (MEDEIROS *et al.*, 2022; REICH, 1995; SOUZA *et al.*, 2016; WRIGHT *et al.*, 2021). Segundo Vico *et al.* (2017), a elevada variabilidade interanual na duração e ocorrência da estação chuvosa pode favorecer a coexistência de diferentes estratégias de adaptação à seca nas comunidades, incluindo plantas perenes com diferentes graus de deciduidade. Essa diversidade de estratégias permite que as espécies se adaptem às flutuações na disponibilidade de água ao longo do tempo, garantindo a sobrevivência e o funcionamento dos ecossistemas em condições variáveis (MEDEIROS *et al.*, 2022; MURPHY; LUGO, 1986; VICO *et al.*, 2015).

É importante salientar que as mudanças climáticas para regiões semiáridas e áridas preveem fortes reduções nos índices de precipitação e aumento na ocorrência de secas (CHRISTENSEN *et al.*, 2007; COSTA *et al.*, 2020), resultando em déficits hídricos mais intensos. Nesse contexto, as alterações na magnitude e no padrão temporal da precipitação anual e da umidade relativa nas florestas tropicais sazonalmente secas podem ter efeitos significativos, afetando a estrutura e composição das comunidades, bem como os processos ecológicos que nelas ocorrem (REICH, 1995). Portanto, entender e monitorar as transições fenológicas é importante para avaliar os impactos da variabilidade e das mudanças climáticas na vegetação (PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009; RICHARDSON *et al.*, 2013; MORELLATO *et al.*, 2016). Essas informações são essenciais para melhorar a representação da fenologia nos modelos climáticos e, conseqüentemente, aumentar a precisão das previsões (CHUINE, 2010; PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009; WANG *et al.*, 2023). Reinterpretar conjuntos de dados existentes e aproveitar os avanços nas técnicas de detecção por controle remoto serão ferramentas valiosas nesse processo. Isso, por sua vez, permitirá uma compreensão mais precisa das mudanças na competição entre espécies e na distribuição geográfica, ajudando-nos a tomar medidas adequadas para enfrentar os desafios das mudanças climáticas (RICHARDSON *et al.*, 2013).

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados com espécies da Caatinga demonstraram uma divergência em relação à tendência geral esperada no espectro da economia foliar, que relaciona vida útil e massa foliar específica. Em condições climáticas extremas, como altas temperaturas, baixa umidade e alta irradiância, o aumento do LMA pode resultar em um ganho menor proporcional na duração da folha, diferindo da expectativa da economia foliar. Isso sugere que as plantas podem ajustar esses traços independentemente conforme as condições ambientais específicas. Assim, é essencial estabelecer de maneira abrangente, em escalas regionais a globais, as relações gerais entre os traços funcionais das plantas em diferentes ambientes e climas.

A aridez e a frequência de ocorrência das chuvas influenciaram as estratégias de duração da estação de crescimento (LOS) das comunidades da Caatinga, determinadas pela produção e queda das folhas. Locais com distribuição mais homogênea de chuvas apresentaram padrões praticamente bimodais de duração da estação de crescimento e senescência foliar, indicando a presença de mais estratégias fenológicas nessas comunidades, independentes do LMA. A aridez se mostrou um filtro ambiental significativo, influenciando as respostas morfológicas e fenológicas das espécies.

Outros fatores devem ser investigados e podem ser correlacionados aos dados apresentados nesse estudo, como, por exemplo, a integração de análises filogenéticas e sua influência nos padrões fenológicos observados, buscando entender se há restrições filogenéticas nos períodos de produção foliar (STAGGEMEIER *et al.* 2010). Assim, análises futuras poderão trazer novas perspectivas sobre os fatores que influenciam a periodicidade dos eventos fenológicos em espécies arbóreas que habitam regiões sazonalmente secas, com implicações importantes para a conservação e manejo dessas espécies, bem como para a compreensão dos impactos das mudanças climáticas na biodiversidade.

REFERÊNCIAS

- ALBERTON, B.; MARTIN, T.C.M.; DA ROCHA, H.R.; RICHARDSON, A.D.; MOURA, MSB; TORRES, R.S.; MORELLATO, L.P.C. Relationship between tropical leaf phenology and ecosystem productivity using phenocameras. **Frontiers in Environmental Science**, v.11, 14 Set. 2023.
- ALBERTON, B.; TORRES, R. da S.; CANCIAN, L. F.; BORGES, B. D.; ALMEIDA, J.; MARIANO, G. C.; SANTOS, J. dos; MORELLATO, L. P. C. Introducing digital cameras to monitor plant phenology in the tropics: applications for conservation. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, n. 2, p. 82–90, 2017.
- ALBERTON, B.; TORRES, R. da S.; SILVA, T. S. F.; DA ROCHA, H. R.; MOURA, M. S. B.; MORELLATO, L. P. C. Leafing patterns and drivers across seasonally dry tropical communities. **Remote Sensing**, v. 11, n. 19, 1 out. 2019.
- 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, 2009.
- BORCHERT, R. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. **Source: Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437–1449, jul. 1994.
- BROOKS, M. E.; KRISTENSEN, K.; VAN BENTHEM, K. J.; MAGNUSSON, A.; BERG, C. W.; NIELSEN, A.; SKAUG, H. J.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B. M. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. **R Journal**, v. 9/2, p. 378–499, dez. 2017.
- CAMARGO, M. G. G.; CARVALHO, G. H. de; ALBERTON, B.C.; REYS, P.; MORELLATO, L. P. C. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. **Biotropica**, [S.L.], v. 50, n. 3, p. 442-454, maio 2018. Wiley.
- CHRISTENSEN, J.H., HEWITSON, B., BUSUIOC, A., CHEN, A., GAO, X., HELD, I., JONES, R., KOLLI, R.K., KWON, W.-T., LAPRISE, R., MAGANA~ RUEDA, V., MEARN, L., MENÉNDEZ, C.G., RÄISÄNEN, J., RINKE, A., SARR, A., WHETTON, P., 2007. REGIONAL CLIMATE PROJECTIONS. IN: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K.B., TIGNOR, M., MILLER, H.L. (EDS.), **Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge UP, Cambridge, UK.
- CHUINE, I. Why does phenology drive species distribution? **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1555, p. 3149–3160, 12 out. 2010.
- COSTA, R. L.; MACEDO DE MELLO BAPTISTA, G.; GOMES, H. B.; DANIEL DOS SANTOS SILVA, F.; LINS DA ROCHA JÚNIOR, R.; DE ARAÚJO SALVADOR, M.; HERDIES, D. L. Analysis of climate extremes indices over northeast Brazil from 1961 to 2014. **Weather and Climate Extremes**, v. 28, 1 jun. 2020.

DE LIMA, A. L. A.; DE SÁ BARRETTO SAMPAIO, E. V.; DE CASTRO, C. C.; RODAL, M. J. N.; ANTONINO, A. C. D.; DE MELO, A. L. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees - Structure and Function**, v. 26, n. 5, p. 1605–1616, out. 2012.

DE SOUZA, B. C.; CARVALHO, E. C. D.; OLIVEIRA, R. S.; DE ARAUJO, F. S.; DE LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. **Oecologia**, v. 194, n. 1–2, p. 221–236, 1 out. 2020.

DONG, N.; PRENTICE, I. C.; WRIGHT, I. J.; EVANS, B. J.; TOGASHI, H. F.; CADDY-RETALIC, S.; MCINERNEY, F. A.; SPARROW, B.; LEITCH, E.; LOWE, A. J. Components of leaf-trait variation along environmental gradients. **New Phytologist**, v. 228, n. 1, p. 82–94, 1 out. 2020.

GRUBB, P. J. Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. **Plant Ecology and Diversity**, v. 9, n. 1, p. 3–33, 2 jan. 2016.

GRUBB, P. J.; THOMPSON, C. L.; HARPER, G. H. Why do some evergreen species keep their leaves for a second winter, while others lose them? **Forests**, v. 5, n. 11, p. 2594–2612, 2014.

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, dez. 2010.

HERRERA, A.; ESCALA, M.; RENGIFO, E. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal Of Plant Physiology**, v. 21, n. FapUNIFESP (SciELO), p. 301–308, 2009.

HUFKENS, K.; FRIEDL, M.; SONNENTAG, O.; BRASWELL, B. H.; MILLIMAN, T.; RICHARDSON, A. D. Linking near-surface and satellite remote sensing measurements of deciduous broadleaf forest phenology. **Remote Sensing of Environment**, v. 117, p. 307–321, 15 fev. 2012.

KÖPPEN, W.P. (1931) Grundriss der klimakunde.

LASKY, J. R.; URIARTE, M.; MUSCARELLA, R. Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: Effects of rainfall seasonality. **Environmental Research Letters**, v. 11, n. 11, 8 nov. 2016.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of Caatinga Species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil'. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57–68, 1997.

MEDEIROS, R.; ANDRADE, J.; RAMOS, D.; MOURA, M.; PÉREZ-MARIN, A. M.; DOS SANTOS, C. A. C.; DA SILVA, B. B.; CUNHA, J. Remote Sensing Phenology of the Brazilian Caatinga and Its Environmental Drivers. **Remote Sensing**, v. 14, n. 11, 1 jun. 2022.

MOONLIGHT, P. W.; BANDA-R, K.; PHILLIPS, O. L.; DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; BAKER, T. R.; C. DE LIMA, H.; FAJARDO, L.; GONZÁLEZ-M., R.; LINARES-PALOMINO, R.; LLOYD, J.; NASCIMENTO, M.; PRADO, D.; QUINTANA, C.; RIINA, R.; RODRÍGUEZ M., G. M.; MARIA VILLELA, D.; AQUINO, A. C. M. M.; ARROYO, L.; BEZERRA, C.; TADEU BRUNELLO, A.; BRIENEN, R. J. W.; CARDOSO, D.; CHAO, K. J.; COTTA COUTINHO, Í. A.; CUNHA, J.; DOMINGUES, T.; DO ESPÍRITO SANTO, M. M.; FELDPAUSCH, T. R.; FERREIRA FERNANDES, M.; GOODWIN, Z. A.; JIMÉNEZ, E. M.; LEVESLEY, A.; LOPEZ-TOLEDO, L.; MARIMON, B.; MIATTO, R. C.; MIZUSHIMA, M.; MONTEAGUDO, A.; SOELMA BESERRA DE MOURA, M.; MURAKAMI, A.; NEVES, D.; NICORA CHEQUÍN, R.; CÉSAR DE SOUSA OLIVEIRA, T.; ALMEIDA DE OLIVEIRA, E.; P. DE QUEIROZ, L.; PILON, A.; MARQUES RAMOS, D.; REYNEL, C.; RODRIGUES, P. M. S.; SANTOS, R.; SÄRKINEN, T.; FERNANDO DA SILVA, V.; SOUZA, R. M. S.; VASQUEZ, R.; VEENENDAAL, E. Expanding tropical forest monitoring into Dry Forests: The DRYFLOR protocol for permanent plots. **Plants People Planet**, v. 3, n. 3, p. 295–300, 1 maio 2021.

MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A review of plant phenology in south and central america. *Em: Phenology: An Integrative Environmental Science*. [s.l.] Springer Netherlands, 2013. p. 91–113.

MORELLATO, L. C.; ALBERTON, B.; ALVARADO, S. T.; BORGES, B.; BUISSON, E.; CAMARGO, M. G. G.; CANCIAN, L. F.; CARSTENSEN, D. W.; ESCOBAR, D. F.e.; LEITE, P. T.P. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, [S.L.], v. 195, p. 60-72, mar. 2016. Elsevier BV.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. ECOLOGY OF TROPICAL DRY FOREST. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 17, p. 67–88, 1986. Disponível em: <www.annualreviews.org>.

NOBRE, P.; SHUKLA, J. Variations of sea surface temperature, wind stress, and rainfall over the tropical Atlantic and South America. **Journal of Climate**, v. 9, n. 10, p. 2464–2479, 1996.

O'BRIEN, J. J.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. **Biotropica**, v. 40, n. 2, p. 151–159, mar. 2008.

PALOSCHI, R. A.; RAMOS, D. M.; VENTURA, D. J.; SOUZA, R.; SOUZA, E.; MORELLATO, L. P. C.; NÓBREGA, R. L. B.; COUTINHO, Í. A. C.; VERHOEF, A.; KÖRTING, T. S.; BORMA, L. D. S. Environmental drivers of water use for caatinga woody plant species: Combining remote sensing phenology and sap flow measurements. **Remote Sensing**, v. 13, n. 1, p. 1–18, 1 jan. 2021.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 437–457, 1 dez. 2009.

PEÑUELAS, J.; RUTISHAUSER, T.; FILELLA, I. Phenology Feedbacks on Climate Change. **Science** 15 maio 2009.

PIAO, S.; WANG, X.; PARK, T.; CHEN, C.; LIAN, X.; HE, Y.; BJERKE, J. W.; CHEN, A.; CIAIS, P.; TØMMERVIK, H.; NEMANI, R. R.; MYNENI, R. B. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. **Nature Reviews Earth and Environment** Springer Nature, 1 jan. 2020.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, [S.L.], v. 182, n. 3, p. 565-588, 16 abr. 2009. Wiley.

R CORE TEAM. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.

RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, [S.L.], v. 16, n. 1, p. 179-214, nov. 1985. Annual Reviews.

REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal Of Botany**, [S.L.], v. 73, n. 2, p. 164-174, 1 fev. 1995. Canadian Science Publishing.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, mar. 2014.

REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B.; VOSE, J. M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J. C.; BOWMAN, W. D. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1955–1969, 1999.

RICHARDSON, A. D.; HUFKENS, K.; MILLIMAN, T.; FROLKING, S. Intercomparison of phenological transition dates derived from the PhenoCam Dataset V1.0 and MODIS satellite remote sensing. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, 1 dez. 2018.

RICHARDSON, A. D.; KEENAN, T. F.; MIGLIAVACCA, M.; RYU, Y.; SONNENTAG, O.; TOOMEY, M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 169, p. 156–173, 15 fev. 2013.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. *Em: Seasonally Dry Tropical Forests*. [s.l.] Cambridge University Press, 1995. p. 35–63.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. tabarelli. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. [S.l.]: Springer International Publishing, 2018. 482 p.

SILVA, J. O.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; SANTOS, J. C.; RODRIGUES, P. M. S. Does leaf flushing in the dry season affect leaf traits and herbivory in a tropical dry forest? **Science of Nature**, v. 107, n. 6, 1 dez. 2020.

SOUZA, R.; FENG, X.; ANTONINO, A.; MONTENEGRO, S.; SOUZA, E.; PORPORATO, A. Vegetation response to rainfall seasonality and interannual variability in tropical dry forests. **Hydrological Processes**, v. 30, n. 20, p. 3583–3595, 30 set. 2016.

STAGGEMEIER, V. G.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; MORELLATO, L. P. C. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). **Journal Of Ecology**, [S.L.], v. 98, n. 6, p. 1409-1421, 24 ago. 2010. Wiley.

VARGAS G., G.; BRODRIBB, T. J.; DUPUY, J. M.; GONZÁLEZ-M., R.; HULSHOF, C. M.; MEDVIGY, D.; ALLERTON, T. A. P.; PIZANO, C.; SALGADO-NEGRET, B.; SCHWARTZ, N. B.; VAN BLOEM, S. J.; WARING, B. G.; POWERS, J. S. Beyond leaf habit: generalities in plant function across 97 tropical dry forest tree species. **New Phytologist**, v. 232, n. 1, p. 148–161, 1 out. 2021.

VICO, G.; DRALLE, D.; FENG, X.; THOMPSON, S.; MANZONI, S. How competitive is drought deciduousness in tropical forests? A combined eco-hydrological and eco-evolutionary approach. **Environmental Research Letters**, [S.L.], v. 12, n. 6, p. 065006, 1 jun. 2017. IOP Publishing.

VICO, G.; THOMPSON, S. E.; MANZONI, S.; MOLINI, A.; ALBERTSON, J. D.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FAY, P. A.; FENG, X.; GUSWA, A. J.; LIU, H.; WILSON, T. G.; PORPORATO, A. Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. **Ecohydrology**, v. 8, n. 4, p. 660–681, 1 jun. 2015.

VILLAR, R.; OLMO, M.; ATIENZA, P.; GARZÓN, A. J.; WRIGHT, I. J.; POORTER, H.; HIERRO, L. A. Applying the economic concept of profitability to leaves. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, 1 dez. 2021.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.

WANG, J.; SONG, G.; LIDDELL, M.; MORELLATO, P.; LEE, C. K.F.; YANG, D.; ALBERTON, B.; DETTO, M.; MA, X.; ZHAO, Y. An ecologically-constrained deep learning model for tropical leaf phenology monitoring using PlanetScope satellites. **Remote Sensing Of Environment**, [S.L.], v. 286, p. 113429, mar. 2023. Elsevier BV.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125–159, 2002.

WRIGHT, C. L.; DE LIMA, A. L. A.; DE SOUZA, E. S.; WEST, J. B.; WILCOX, B. P. Plant functional types broadly describe water use strategies in the Caatinga, a seasonally dry tropical forest in northeast Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 17, p. 11808–11825, 1 set. 2021.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, v. 15, n. 4, p. 423–434, 2001.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M.-L.; LO

NIINEMETS, U. "; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J.; VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** , v. 428, p. 821–827, 22 abr. 2004. Disponível em: <www.nature.com/nature>.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Leaves at low versus high rainfall: Coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist**, v. 155, n. 3, p. 403–416, set. 2002.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 3, p. 534–543, 2002.

WU, Z.Y. AND ZHU, Y.C. (1987) Yunnan Vegetation. Science Press, Beijing, 31-32.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N. J.; SAVELIEV, A. A.; SMITH, G. M. A modern approach to regression with R. 2009.