

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

MARIA JOSÉ DE HOLANDA LEITE

**CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL
ÚMIDA URBANA**

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Fevereiro – 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

MARIA JOSÉ DE HOLANDA LEITE

**CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL
ÚMIDA URBANA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Florestais.

Área de Concentração: Ciências Florestais

ORIENTADORA: Prof^a Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal

CO-ORIENTADORES: Prof^a. Dr^a. Maria Amanda Menezes Silva

Prof Dr. André Luiz Alves de Lima

RECIFE

Pernambuco – Brasil

Fevereiro – 2018

Ficha catalográfica

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

L533c Leite, Maria José de Holanda.
Características funcionais de árvores em Floresta Tropical
úmida urbana / Maria José de Holanda Leite. – Recife, 2018.
61 f. : il.

Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.
Coorientadores: Maria Amanda Menezes Silva.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais,
Recife, BR-PE, 2018.
Inclui referências e apêndice(s).

1. Área basal 2. Características funcionais 3. Densidade de
madeira I. Rodal, Maria Jesus Nogueira, orient. II. Silva, Maria
Amanda Menezes, coorient. III. Título

CDD 574

MARIA JOSÉ DE HOLANDA LEITE

**CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL
ÚMIDA URBANA**

APROVADA EM: 21 de fevereiro de 2018

BANCA EXAMINADORA

Dr^a. Julia Caram Sfair

Department of Botany, University of South Bohemia, República Tcheca

Prof^a Dr^a. Ana Carolina Borges Lins e Silva

Departamento de Biologia – Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr^a. Tassiane Novacosque Feitosa Guerra

Agência Estadual de Meio Ambiental – CPRH

Prof^a Dr^a. Ana Lícia Patriota Feliciano

Departamento de Ciência Florestal – Universidade Federal Rural de Pernambuco

Orientadora:

Prof^a Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal

Departamento de Biologia – Universidade Federal Rural de Pernambuco

RECIFE

Pernambuco – Brasil

Fevereiro – 2018

*Aos meus pais, por acreditarem em
minhas escolhas apesar das
incertezas. Por terem me dado
incansáveis oportunidades apesar
dos meus erros. Obrigada papai,
meu maior incentivador, meu
espelho de honestidade. Obrigada
mainha, minha amiga de fé, a
pessoa mais certa nas horas
incertas.*

DEDICO

À minha irmã amada, Márcia Juliête Leite de Holanda

OFEREÇO

Agradecimentos

Agradeço:

A DEUS, por ter me dado coragem e perseverança para mais uma conquista.

À minha família, em especial meus pais Maria Rosilene de Holanda Leite e Francisco das Chagas Leite de Holanda, por todos sacrifícios, dedicação, abdicação de tempo e de muitos projetos pessoais para que eu chegasse até aqui, e tudo isso só foi possível porque sei que vocês vieram segurando a minha mão. À minha irmã querida Márcia Juliê Leite de Holanda pelo apoio e amizade sempre.

À minha orientadora, Maria Jesus Nogueira Rodal, pela amizade, paciência, dedicação, confiança, ensinamentos e disponibilidade na orientação deste trabalho.

À FACEPE, pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da UFRPE pela estrutura física e de pessoal, professores e funcionários.

Aos membros da banca examinadora, Prof^a Dr^a. Ana Carolina, Prof^a Dr^a. Ana Lícia, Dr^a. Julia Caram e a Dr^a. Tassiane Novacosque pelas valiosas contribuições.

Aos colegas do PPGCF/UFRPE, em especial as turmas de 2014.1, em especial Izabelle Silva Nascimento Marcelino pelo carinho e amizade.

Aos meus amigos Jordânia, César, Nathan, Pedro, Tamires e Thamyrys muito obrigada pelo carinho e amizade.

Aos meus colegas do laboratório de Ecologia Funcional de Plantas/UFRPE, que pelas contribuições direta ou indiretamente no meu trabalho. Aos meus amigos Carla, Lyanne, Paulo, Augusto, Fernanda, Gyslayne, Ana Paula, Lilian, e não posso esquecer do Valdemir pela paciência e carinho, que me ensinou a fazer todas as análises no R. Meu muito obrigada.

A Marquinhos, mateiro, pela amizade e por toda ajuda na execução deste trabalho em campo.

Aos meus colegas Pedro Sena, Pedro França, Manuela e Ramon pela ajuda em campo.

A meu tio Inácio Holanda por todas as caronas durante todo esse tempo.

Ao PEDI – Parque Estadual Dois Irmãos e a equipe do PBBio - Programa de Pesquisa em Biodiversidade, Rede Mata Atlântica, pelo apoio para realização e execução deste trabalho.

À Prof^a Dr^a Ladvânia e ao Herbário do IPA pela disponibilidade na identificação do material botânico.

Enfim, a todos que contribuíram de forma direta ou indireta na realização desta tese.

Leite, Maria José de Holanda. **Características funcionais de árvores em floresta tropical úmida urbana**. Recife, PE: UFRPE, 2018. Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadores: Prof^a. Dr^a. Maria Amanda Menezes Silva e Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

RESUMO

A relação entre área basal, luz e a variação das características funcionais ainda é uma questão pouco explorada, especialmente em florestas tropicais com diferentes regimes de perturbação, como os fragmentos urbanos. Deste modo, foram testadas as seguintes hipóteses: 1) de que a área basal de plantas arbóreas é um bom preditor das características funcionais pois, acredita-se que em ambientes florestais com menor área basal e maior intensidade luminosa sejam encontrados valores de características funcionais ligados à rápida utilização do recurso luz, tanto nas folhas (maior área foliar, área foliar específica, concentrações de clorofila, baixo investimento em matéria seca) quanto no caule e raiz (maior quantidade de água saturada, menor densidade de madeira e menores teores de matéria seca); 2) de que no ambiente onde há maior disponibilidade de luz, os valores do coeficiente de variação das características foliares serão maiores. Caso isso seja verdade, espera-se maior variação no teor de matéria seca foliar, área foliar específica, área foliar e conteúdo de clorofila nesse ambiente. Para testar estas hipóteses, foram coletados dados de 10 características funcionais (foliares, tronco e raiz) em 41 espécies, distribuídas em quatro ambientes: um com maior área basal ($A1_{>AB}$), dois com área basal intermediária ($A2_{ABI}$ e $A3_{ABI}$) e um com menor área basal ($A4_{<AB}$). Os valores das características funcionais não foram influenciados pela distância geográfica (autocorrelação espacial) e nem pela filogenia das espécies. A previsão de que em ambientes com menor área basal seriam encontrados valores de características ligadas à rápida utilização do recurso luz, foi confirmada para cinco características: teores de matéria seca da folha (TMSF), caule (TMSC) e raiz (TMSR), densidade de madeira caule (DMC) e da raiz (DMR). Ao contrário do esperado, não encontramos maior investimento em carbono estrutural (maiores valores de matéria seca da folha e da madeira) em ambientes com maiores áreas basais. Se consideramos que em fragmentos urbanos as perturbações são frequentes é possível supor que plantas com menores valores de TMSF, DMC, DMR, TMSC e TMSR tenham “se estabelecido” também nos dois ambientes com maior área basal. Dessa forma, podemos concluir que em fragmentos de florestas tropicais urbanas, as perturbações podem alterar o caminho sucessão em função da dinâmica das populações, especialmente na área com menor área basal e maior disponibilidade de luz ($A4_{<AB}$). Sugerimos que essa maior entrada de luz no ambiente $A4_{<AB}$, devido as maiores perturbações, levaria a maior mortalidade de plantas com uso lento do recurso, favorecendo ainda mais aquelas de uso rápido do recurso, e como resultado haveria menor variabilidade das características foliares em $A4_{<AB}$. Concluímos que a área basal e a luz não são bons preditores das variações das características funcionais no fragmento urbano estudado.

Palavras-chave: área basal; características funcionais; densidade de madeira; intensidade de luz, Parque Estadual de Dois Irmãos, perturbações antrópicas; variabilidade foliar.

Leite, Maria José de Holanda. **Functional characteristics of trees in urban rainforest**. Recife, PE: UFRPE, 2018. Advisor: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-advisors: Prof^a. Dr^a. Maria Amanda Menezes Silva e Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

ABSTRACT

The relation between basal area, light, and functional characteristics variation is still an unexplored issue, especially in tropical forests with different disturbance regimes, such as urban fragments. The following hypotheses were tested: 1) basal area of arboreal plants and light disponibility is a good predictor of the functional characteristics once it is believed that in forest environments with a lower basal área and much light, functional characteristics values, linked to the fast light resources utilization are found in both leaves (larger leaf area, specific leaf area, chlorophyll concentrations, dry) and stem and root (higher saturated water amount, lower wood density and lower dry matter content); 2) that in environments where there is higher light availability, the standard deviation values of the leaf characteristics will be higher. If this is true, more considerable variation in dry leaf matter, specific leaf area, leaf area and chlorophyll content in these environments are expected. To test these hypotheses, data of 10 functional characteristics (leaf, trunk and root) were collected in 41 species, distributed in four environments: one with larger basal area (A1>AB), two with intermediate basal area (A2ABI and A3ABI) and one with a lower basal area (A4<AB). The functional characteristics values were not influenced by the geographic distance (spatial autocorrelation) neither by the species phylogeny. The prediction that in the areas with the lower basal area, values of characteristics associated with the rapid use of the light resource were confirmed for five characteristics: dry leaf matter (LMDC), stem (SDMC) and root (RDMC), the density of wood stem (WDC) and root (WDR). Contrary to expectations, we did not find significant investment in structural carbon (higher dry matter values of leaf and wood) in environments with the higher basal area. If we consider that in urban fragments the disturbances are frequent, it is possible to suppose that plants with lower values of LDMC, DWC, DWR, SDMC, and RDMC have also "established" in the two areas with a higher basal area. We can conclude that in fragments in tropical urban forest studied, perturbations can change the succession path due to population dynamics, especially in the area with more abundant light availability and lesser basal area (A4<AB). We suggest that this greater light input in the A4<AB environment, due to the greater perturbations, would lead plants with the strategy of using a slow resource, favoring those with fast use of the resource, and as a result, there would be less variability of the leaf characteristics in A4<AB. We conclude that basal area and light are not good predictors of variations of functional characteristics in the urban fragments studied.

Keywords: basal area; functional characteristics; wood density; light intensity; Dois Irmãos State Park, anthropic disturbances; leaf variability.

LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Lista de espécies analisadas no conjunto das quatro áreas.....	31
2	Área basal (4000 m ² por área) nos quatro ambientes de um fragmento de floresta tropical urbana.....	33
3	Lista de características funcionais analisadas em um fragmento de floresta urbana, adaptada de Malhi et al. (2016).....	36
4	Médias da intensidade de luz nas quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.....	39
5	Sinal filogenético das características funcionais amostradas em quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.....	42
6	Média ponderada dos valores das características na comunidade (CWM) em quatro ambientes de um fragmento de floresta tropical urbana.....	44
7	Modelos lineares mistos das características funcionais em função da área basal e luz em um fragmento de floresta tropical urbana.....	45
8	Coeficiente de variação das características foliares nas quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.....	46
9	Modelos lineares das características funcionais em função da intensidade de luz em um fragmento de floresta tropical urbana.....	47

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Mapa com localização do Parque Estadual de Dois Irmãos - PEDI, Recife-PE. Limites do PEDI (linha vermelha), trilha (linha preta), pontos iniciais corredores (ponto amarelo), PE 2 1500 (área 1), PE 2 2500 (área 2), PE 2 3500 (área 3) e PE 2 4550 (área 4).....	29
2	Coleta do conteúdo de clorofila com auxílio do medidor de clorofila em um fragmento de floresta urbana no Parque Estadual de Dois Irmãos- PEDI, Recife-PE.....	34
3	Folhas escaneadas para medição de área foliar por meio do programa de computador "Image-Tool".....	35
4	Etapas de tratamento das folhas peso úmido e seco das folhas, realizado com auxílio da balança analítica.....	35
5	Coleta de amostra de caule com auxílio trado de incremento em um fragmento de floresta urbana no Parque Estadual de Dois Irmãos- PEDI, Recife-PE.....	37
6	Etapas dos procedimentos para determinação da densidade de madeira.....	38

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

Significado

CWM	Média ponderada da comunidade
UFRPE	Universidade Federal Rural de Pernambuco
AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
DMC	Densidade da madeira do caule
DMR	Densidade de madeira da raiz
TMSC	Teor de matéria seca do caule
TMSR	Teor de matéria seca da raiz
QA _{satc}	Quantidade de água saturada do caule
QA _{satr}	Quantidade de água saturada da raiz
Cc _{mass}	Conteúdo de clorofila por massa
TMSF	Teor de matéria seca da folha
AB	Área basal
PERMANOVA	ANOVA de permutação não paramétrica
PUF	Peso úmido da folha
MSCR	Massa seca do caule e raiz
PUCR	Peso úmido caule/raiz
PSCR	Peso seco caule/raiz
PEDI	Parque Estadual de Dois Irmãos
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
PPBio	Programa de Pesquisa em Biodiversidade
PEUFR	Herbário Vasconcelos Sobrinho, Universidade Federal Rural de Pernambuco
LMMs	Modelos Lineares Mistos
ANOVA	Análise de variância

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	13
2. REVISÃO DE LITERATURA	15
2.1 Sucessão.....	15
2.2 Importância da disponibilidade de luz no desenvolvimento de plantas	17
2.3 Características funcionais de plantas relacionadas a sucessão.....	18
2.4 Estratégias das plantas na sucessão	23
2.5 Variabilidade das características foliares	26
3. MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1 Local de estudo	28
3.2 Montagem das parcelas, critério de inclusão e lista florística.....	29
3.3 Características funcionais	33
3.4 Coleta de dados de luz.....	38
3.5 Análise de dados.....	39
3.5.1 <i>Características funcionais</i>	39
3.5.2 <i>Variação de características foliares em função da disponibilidade de luz</i> .	40
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	41
4.1 Características funcionais e área basal.....	41
4.2 Variação de características foliares em função da disponibilidade de luz	46
5. CONCLUSÕES	49
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
APÊNDICE	61

1. INTRODUÇÃO

Em ecossistemas florestais, a área basal é um dos primeiros parâmetros a se recuperar após qualquer tipo de perturbação na comunidade (CHAZDON et al., 2007; NORDEN et al., 2015; GILMAN et al., 2016) e que há alteração dos valores das características funcionais das espécies arbóreas (FORTUNEL et al., 2012). Sabe-se ainda que essas características podem ser bons indicadores da ecologia das espécies, ajudando a compreender as respostas a diferentes ambientes ou regimes de perturbação (WESTOBY, 1998; MENDÉZ-ALONZO et al., 2012). Entretanto, a relação entre área basal, luz e a variação das características funcionais ainda é uma questão pouco explorada, especialmente em florestas tropicais com diferentes regimes de perturbação, como os fragmentos urbanos (CARREÑO-ROCABADO et al., 2012).

Em um conceito contemporâneo da sucessão (PICKETT; OSTFELD, 1995), sabe-se que em paisagens urbanas e periurbanas a sucessão é especialmente singular, pois a proximidade do meio urbano aumenta a probabilidade de perturbações antrópicas contínuas, as quais alteram continuamente o caminho da sucessão (JOPPA; PFAFF, 2010; MEINERS et al., 2015). Tais perturbações podem incluir: efeito de borda, poluição da água e do ar, caça, incêndios, deposição de lixo, ruído, retirada de madeira, crescimento das cidades, construção de ruas e mineração, impactando a estrutura e composição da floresta (TRZYNA, 2007; AMLIN et al., 2012). Essas perturbações alteram as propriedades das plantas, com mudanças nos padrões de sobrevivência e conseqüentemente os valores das características funcionais.

Sabe-se que valores de características funcionais de plantas podem responder de forma distinta à disponibilidade de um recurso (água, luz, etc) (DORN et al., 2000; LOHBECK et al., 2013; BOUKILI; CHAZDON, 2017). Essas respostas se revelam nos distintos padrões de sobrevivência, como resultado de seu potencial de aquisição e uso do recurso em questão (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; LASKY et al., 2013; MENGE; CHAZDON, 2016). Conhecer os valores das características funcionais das espécies da comunidade ajuda a entender as respostas das plantas às mudanças na disponibilidade do recurso em análise (DORN et al., 2000; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; KRAFT; ACKERLY, 2014).

No caso das florestas, onde a luz é o principal recurso, sabe-se que no início da sucessão há maior luminosidade e menores valores de área basal (LETCHER; CHADZON, 2009; BOUKILI; CHADZON, 2017). Nesse ambiente tendem a ocorrer espécies com altos valores de área foliar, área foliar específica e conteúdo de clorofila (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), baixa densidade de madeira do caule e raiz, alto conteúdo de água no caule e raiz, o que aponta para estratégias ligadas à aquisição de recursos (SLIK et al., 2010; RÉJOU-MÉCHAIN et al., 2015; BOUKILI; CHADZON, 2017). À medida que a sucessão avança, as copas vão se fechando, o que faz com que mude a quantidade de luz que chega no chão da floresta, levando a maior sobrevivência de plantas com características mais ligadas à conservação do recurso luz (DONOVAN et al., 2011; CORNELISSEN et al., 2006).

A avaliação das características funcionais (*sensu* Violle et al. 2007) no conjunto de plantas de uma determinada área pode ser utilizada para entender as mudanças da vegetação sob diferentes pressões ambientais (LAVOREL; GARNIER, 2002). Em ambientes florestais, ao longo do processo de sucessão, as espécies lidam com variações nos níveis de luminosidade, recurso considerado importante para a regeneração e crescimento de plantas em florestas tropicais úmidas (OLDEMAN, 1990; CHEVIN; HOFFMANN, 2017).

As plantas respondem às variações ambientais por meio de ajustes (resposta ecológica) ou adaptações (resposta evolutiva) (SCHLICHTING; WUND, 2013). A variabilidade dentro das populações é reflexo do ajustamento do valor de uma dada característica proveniente de um único genótipo, de acordo com mudanças no ambiente no tempo de vida do indivíduo (VALLADARES et al., 2014; VOLIS et al., 2015). Por outro lado, as adaptações resultam das variações da pressão seletiva ao longo do tempo evolutivo, capazes de produzir diferenças hereditárias entre espécies, pelo processo de evolução (LUSK et al., 2008; NICOTRA et al., 2010; RAMIREZ-VALIENTE et al., 2015). Sabe-se que dos diferentes órgãos da planta, sem dúvida a folha é o que mais se ajusta às variações de luz, especialmente no início da sucessão onde há maior incidência de luz (VALLADARES et al., 2000; ROZENDAAL et al., 2006; LAURANS et al., 2012).

De acordo com o exposto, este trabalho procura entender a influência da disponibilidade de luz e da variação da área basal-nos valores das características das

características funcionais em um fragmento de floresta tropical úmida urbana. Partiu-se da premissa de que o aumento da área basal e a diminuição da intensidade luminosa são medidas indicadoras da sucessão em uma floresta tropical urbana. Testou-se a hipótese de que a área basal de plantas arbóreas é um bom preditor das características funcionais. Dessa forma, acredita-se que em ambientes florestais com menor área basal e maior intensidade luminosa sejam encontrados valores de características funcionais ligados à rápida utilização do recurso luz, tanto nas folhas (maior área foliar, área foliar específica, concentrações de clorofila, baixo investimento em matéria seca) quanto no caule e raiz (maior quantidade de água saturada, menor densidade de madeira e menores teores de matéria seca). Na perspectiva de que a disponibilidade de luz é um bom indicador da variação das características foliares, hipotetizou-se que no ambiente onde há maior disponibilidade de luz, os valores do coeficiente de variação das características foliares serão maiores. Caso isso seja verdade, espera-se maior variação no teor de matéria seca foliar, área foliar específica, área foliar e conteúdo de clorofila nesse ambiente.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Sucessão

A sucessão pode ser caracterizada como mudanças na composição de espécies e cobertura vegetal do substrato ao longo do tempo, enquanto que a sucessão secundária ocorre após distúrbios que causem mudanças abruptas ou perda da biomassa e funções ecossistêmicas com algum legado biológico, diferindo da sucessão primária, que ocorre com a formação de novos substratos sem legado biológico (WALKER et al., 2007).

A sucessão envolve, portanto, a imigração, extinção de espécies e alterações na sua abundância relativa, as quais podem ser causadas por alterações das condições abióticas e bióticas, decorrentes de atividades dos próprios componentes da comunidade ou devido a fatores externos o que tem como consequência a alteração da probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de cada espécie (MARGALEF, 1989; KENT; COKER, 1992; MEGURO, 1994; ODUM, 1996).

De acordo com Pickett; White (1985) e Pickett; Ostfeld (1995) sabe-se que na atualidade o paradigma clássico de sucessão, fundamentado em ideias

determinísticas de equilíbrio e estabilidade no final da sucessão, foi substituído uma visão contemporânea do “não equilíbrio”, a qual aponta que os sistemas são abertos e em constante mudança, apontando assim e importância de conhecer a paisagem em seu entorno, e avaliar a importância de episódios de distúrbio na estrutura e desenvolvimento da comunidade.

Assim, após sofrer perturbações, a recuperação florestal, por exemplo, não ocorrer de maneira unidirecional podendo seguir caminhos distintos. Pode ser progressiva, quando a riqueza de espécies aumenta com o tempo ou retrogressiva, quando a riqueza de espécies diminui com o tempo. A sucessão é considerada convergente, quando sua recuperação a torna similar em termos de composição de espécies, a uma floresta madura ou, quando isso não ocorre ela será divergente (WALKER et al., 2010).

Cabe mais uma vez destacar que os processos ocorrentes durante a recuperação dos ecossistemas florestais são dependentes dos fatores específicos locais, como exemplo, a paisagem circundante, a intensidade do uso do solo no passado, assim como as perturbações sofridas no presente (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Dessa forma, é válido ressaltar que a recuperação desses ecossistemas em áreas urbanas pode ocorrer de forma singular, pelo fato das constantes perturbações que incluem: efeito de borda, poluição da água e do ar, caça, incêndios, deposição de lixo, ruído, retirada de madeira, crescimento das cidades, construção de ruas e mineração (TRZYNA, 2007; AMLIN et al., 2012) que acabam modificando a paisagem circundante e conseqüentemente alteram os padrões de crescimento e sobrevivência das plantas desse ambiente (JOPPA; PFAFF, 2010; MEINERS et al., 2015).

Algumas pesquisas têm mostrado que com o avanço da sucessão há variação dos valores das características de plantas (LOHBECK et al., 2013) e aumento de área basal (LOHBECK et al., 2015). Sabe-se que em ecossistemas florestais, a área basal é um dos primeiros parâmetros a se recuperar após qualquer tipo de perturbação. Assim, espera-se que com o aumento da área basal ocorram mudanças nos valores daquelas características (CHADZON; BOUKILLI, 2017).

Assim, estudos que avaliaram a variação das propriedades de comunidades de plantas em áreas com diferentes formas de perturbação têm enfatizado bastante nas

variações de propriedades que respondem de forma direta as mudanças da sucessão, como densidade de indivíduos, altura, área basal, riqueza de espécies, composição de espécies, entre outras (CARREÑO-ROCABADO et al., 2012; CARREÑO-ROCABADO et al., 2016). Sabendo que em áreas urbanas e periurbanas a sucessão ocorre de forma singular, pois a proximidade do meio urbano aumenta a probabilidade de perturbações antrópicas contínuas, podendo alterar o caminho “natural” da sucessão, ou seja, ambientes que nunca antes foram ocupados por uma comunidade (JOPPA; PFAFF, 2010; MEINERS et al., 2015).

2.2 Importância da disponibilidade de luz no desenvolvimento de plantas

A luz tem papel crucial no estabelecimento e crescimento de plântulas em áreas secundárias, afetando desde a germinação de sementes é o crescimento e desenvolvimento das plantas (MASSOCA et al., 2012). A limitação por luz reduz o recrutamento de espécies pioneiras e facilita a colonização por espécies tolerantes à sombra (SWAINE; WHITMORE, 1988; CAPERS; CHAZDON, 2005), promovendo a substituição de espécies com o avanço da sucessão.

A luz é considerada como um dos principais recursos em florestas, uma vez que limita o crescimento das plantas e leva à competição entre indivíduos, como exemplo, sabe-se que em muitos tipos de floresta que apresentam dossel fechado, apenas uma fração pequena (0,5–5%) da radiação solar incidente sobre o dossel atinge o sub-bosque (CHAZDON; PEARCY, 1991). Considerando que as plantas são organismos sésseis e que, portanto, necessitam constantemente se ajustar aos ambientes que ocupam no decorrer do seu desenvolvimento ontogenético, sabe-se que as florestas tropicais vão representar (para as plantas) um mosaico complexo de micro sítios, com diferentes intensidades de luz (CHAZDON et al., 1996).

Sob condições limitantes de luminosidade, as plantas podem aperfeiçoar sua habilidade competitiva para a manutenção do equilíbrio entre as perdas de água, via respiração, e os ganhos de carbono, via fotossíntese (GIVNISH, 1988). Portanto, essa disponibilidade é determinante para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência das plantas nas florestas tropicais (NICOTRA et al., 1999).

O efeito da luz sobre o crescimento de plantas depende da intensidade, qualidade e da periodicidade (ANDRAE, 1978). A variação de qualquer uma dessas

características pode afetar o desenvolvimento e crescimento das plantas, de forma tanto quantitativa como qualitativa (FERNANDES, 1998). No interior de uma floresta a radiação luminosa que atinge o solo sofre variações em suas características quantitativas e qualitativas, em função das espécies presentes, das propriedades óticas das folhas e da densidade dos sucessivos estratos abaixo do dossel (ENGEL, 1989). Estas modificações têm importância considerável nos processos de regeneração e crescimento de um ecossistema florestal (NYGREN; KELLOMAKI, 1984).

2.3 Características funcionais de plantas relacionadas a sucessão

Característica funcional é definida como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável, desde o nível da célula até o indivíduo, sem referência ao ambiente ou a qualquer outro nível de organização e que influencie no crescimento, sobrevivência e reprodução do organismo (VIOLLE et al., 2007; PEREZ HARGUINDEGUY et al., 2013).

De acordo com Reich (2014) as plantas possuem características funcionais que refletem sua história evolutiva e moldam seu desempenho, conforme o ambiente em que se encontram. Os valores dessas características são geralmente correlacionados com suas estratégias ecológicas dentro das comunidades e sua identificação tem grande importância na ecologia funcional (WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; MOMMER; WEEMSTRA, 2012), uma vez que essas estratégias ajudam a entender a montagem da comunidade em diferentes escalas (WESTOBY et al., 2002; REICH, 2014).

Características consideradas chaves têm sido propostas para avaliar o desempenho adaptativo de plantas (WESTOBY, 1998; POORTER et al., 2008; MARTINEZ-VILALTA et al., 2010). A área foliar específica (AFE), por exemplo, representa a área de captura de luz por unidade de biomassa investida no tecido foliar (WESTOBY, 1998; POORTER et al., 2008) e pode ser considerada um descritor fundamental de estrutura e função da folha (WESTOBY et al., 2002). Folhas com alta AFE tendem a ter alta concentração de clorofila (WRIGHT et al., 2004; POORTER et al., 2009), enquanto folhas com baixa AFE têm período de vida mais longo (WEIHER et al., 1999) e são mais resistentes aos riscos físicos e biológicos (herbivoria) (WESTOBY et al., 2002), devido a estrutura mais rígida (alto teor de matéria seca),

alocação de taninos, fenóis e outros compostos defensivos (WESTOBY, 1998). O conteúdo de clorofila também contribui para desempenho das plantas, uma vez que é responsável pelo processo fotossintético, atuando na conversão da energia luminosa em energia química nas plantas (MALHI et al., 2016).

É importante relatar que o espectro de economia foliar aponta que espécies do final da sucessão investem em menor área foliar específica (AFE), e as do início apresentam maior AFE (WESTOBY et al., 2002). Alta AFE é negativamente relacionada à expectativa de vida da folha e positivamente relacionada com alto teor de nitrogênio foliar, fotossíntese e respiração (POORTER et al. 2009; WRIGHT et al., 2004). As plantas que possuem alta AFE podem alcançar um crescimento rápido impulsionado pelo baixo investimento em biomassa (WESTOBY et al., 2002; POORTER et al., 2009).

Entre as características funcionais da madeira (caule e raiz), a densidade descreve a proporção de tecido e parede celular no volume de madeira (SWENSON; ENQUIST, 2007). Plantas com alta porcentagem de tecido fibroso e com paredes celulares espessas têm alta densidade de madeira (CHAVE et al., 2009), armazenando mais carbono por unidade de volume e possuindo menor fração de vasos condutores, o que pode resultar em menor taxa de fotossíntese, respiração (WEIHER et al., 1999) e crescimento em biomassa (RIVA et al., 2016). Sabe-se que a sobrevivência aumenta com o aumento da densidade de madeira (MARTINEZ-VILALTA et al., 2010; WRIGHT et al., 2010), uma vez que madeiras densas possibilitam maior estabilidade mecânica (CHAVE et al., 2009), permitem que às espécies invistam em altura e apresentem baixas taxas de mortalidade (POORTER et al. 2008).

A densidade da madeira da raiz (DMR) está positivamente relacionada com a resistência a patógenos e a seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Raízes com baixa densidade têm menor expectativa de vida, porém maiores taxas de absorção de nutrientes (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Teor de matéria seca do caule (TMSC) está positivamente relacionado com o potencial de inflamabilidade, uma vez que plantas com elevado teor de matéria seca secam mais rápido durante as estações secas. Plantas com baixo TMSC pode ser positivamente correlacionado com elevada

taxa de crescimento (CORNELISSEN et al., 2003). Teor de matéria seca da raiz (TMSR) representa o investimento estrutural da planta (FRESCHET et al., 2010).

Porém, são poucos os estudos de madeira comparando caule e raiz, pois a maioria tem sido realizada preferencialmente sobre caules, sendo raros os que tratam do lenho de raízes (GOULART, 2010). O provável motivo para esta situação é a dificuldade na coleta das raízes e por se admitir que o lenho da raiz seja similar ao do caule (CUTLER, 1976). Vale salientar que, o caule e a raiz mesmo apresentando tipo de formação semelhante (procâmbio, meristema fundamental e protoderme), a estruturação celular no corpo da planta muda no caule, uma vez que o xilema e floema estão nas periferias do caule e no centro estas células parenquimáticas de preenchimento, já na raiz não ocorre essa estruturação, pois o cilindro vascular está centralizado, e o córtex é bem maior, o que pode influenciar sua densidade (MACHADO et al., 1997).

Para entender a economia de recursos *trade-off* a nível de planta inteira, vários passos ainda precisam ser tomados. Apesar dos avanços promissores para caule e raízes separadas (WRIGHT et al., 2006; CHAVE et al., 2009; ROUMET et al., 2006), o papel de variação integrada entre os mesmos (WESTOBY; WRIGHT, 2006), até o momento, poucos estudos têm investigado esta covariação entre os órgãos acima e abaixo do solo em plantas.

Nesse sentido Chave et al. (2009) trouxe uma importante contribuição para o entendimento do espectro de economia da madeira, reconhecendo o papel da densidade da madeira. Ainda segundo os mesmos autores, para explorar os principais eixos de variação de traços de madeira e verificar a importância em estudos sobre ecologia funcional em plantas, são necessários quatro passos: (1) identificar conjunto de traços de madeira que têm influências importantes sobre os processos ecológicos, (2) verificar se essas características co-variam, e, assim, apontam soluções potenciais, (3) determinar se estas covariações são refletidas nas decisões de alocação (*trade-offs*), fornecendo uma base sólida para a interpretação do espectro dentro de um contexto de economia (custos e benefícios), (4) estudos de traços funcionais de plantas muitas vezes se concentram em *trade-offs* e correlações entre as características dentro de um determinado órgão da planta, porém as plantas

maximizam a aptidão fazendo alocação de decisões que aperfeiçoem o crescimento e sobrevivência em todos os tecidos.

Há duas razões para esperar que as taxas de crescimento do caule devam diminuir à medida que aumenta a densidade de madeira. Em primeiro lugar, um volume menor de madeira é, por definição, produzido por unidade de biomassa investida em madeira densa (ENQUIST et al., 1999; RODERICK, 2000). Em segundo lugar, madeiras mais densas podem resultar em uma menor taxa de transpiração, fotossíntese e crescimento de biomassa (CHAVE et al., 2009). Assim, plantas de maior diâmetro e crescimento lento foram associadas com alta densidade de madeira, por exemplo, nas florestas da Amazônia e da Malásia (CHAO et al., 2008), assim como, a relação entre a densidade da madeira e taxa de mortalidade no Panamá e na Malásia também foram correlacionadas. A relação entre crescimento e densidade da madeira tem sido de grande interesse para estudos em ecologia funcional (CHAVE et al., 2009).

Madeira de alta densidade está associada com baixa mortalidade em diversas florestas tropicais, esse achado tem sido relatado para espécies de várias florestas tropicais na região Neotropical e na Malásia (NASCIMENTO et al., 2005; POORTER et al., 2008). Como mostrado acima, as propriedades de madeira são intimamente relacionadas com a estabilidade mecânica e sobrevivência de plantas expostas à perturbação. Curran et al. (2008) verificaram que espécies com madeira de baixa densidade em Queensland foram menos capazes de suportar a passagem de um ciclone tropical severo, quadro menos claro em regiões temperadas.

Portanto, em primeiro lugar, plantas que são maiores, tanto acima do solo (e, potencialmente, abaixo do solo) pode ter uma rede vascular de condutas maiores sendo capazes de fornecer uma maior área foliar total; em segundo lugar, densidade da madeira correlaciona-se com eixos importantes de função do caule, e parece ser coordenado com traços em toda a planta, incluindo o tamanho da folha, potencial de água na folha, profundidade e enraizamento; em terceiro lugar, a densidade da madeira está relacionada com as medidas de desempenho da planta, especialmente a sobrevivência e, em alguns casos o crescimento (CHAVE et al., 2009). Ainda segundo os mesmos autores, um contínuo lento de desempenho da planta combina características de madeira, com crescimento lento e baixa mortalidade e menor

densidade, sendo provável que estas espécies de crescimento lento, também devem ter uma maior resistência mecânica e/ou melhor, defesa química.

É importante relatar que valores das características de folhas, caules e raízes da mesma espécie geralmente ocupam a mesma posição no eixo entre *trade-off* aquisição ou conservação do recurso, enquanto que as características ambientais locais explicam parte significativa da variação das características funcionais na planta (WRIGHT et al., 2006). Já Perez-Ramos et al. (2012) encontraram evidências que em pastagens do mediterrâneo a economia da planta poderiam ser ampliados a nível de comunidade, com altos potenciais sobre os processos e serviços dos ecossistemas (FRESCHET et al., 2013), assim esse estudo mostrou que características de folhas e de raízes apresentaram estratégias similares, indicando que diferentes órgãos convergem na posição ao longo do espectro de economia.

Segundo Chapin (1980) existe uma estreita coordenação entre características de folha e raízes, independentemente das características de caule, uma vez que, o funcionamento da folha depende da água e dos nutrientes absorvidos pelas raízes, enquanto que o crescimento das raízes, por sua vez depende dos carboidratos produzidos pelas folhas. Ainda segundo o mesmo autor, características estruturais profundas se correlacionam positivamente com traços estruturais de folha, negativamente com características químicas de folhas.

Pesquisas realizadas no deserto, ecossistemas temperados e tropicais do Ártico mostram coordenação entre traços de folha, caule e raiz, tanto em raízes finas como em raízes grossas, sugerindo um espectro economia de planta inteira (FRESCHET et al., 2010). Porém Wright et al. (2007) e Baraloto et al. (2010) verificaram em florestas Neotropicais, que características de folha e caule são espectros econômicos independente, sugerindo que as compensações funcionais operar independentemente em folha e nos níveis estaminais, de modo que, para considerar as vantagens e desvantagens funcionais para as estratégias de planta inteira, é necessário incluir também raízes, para melhor compreensão das estratégias de plantas, medida em folhas, caules e raízes.

Diante do exposto, fica claro que estudos com características funcionais abaixo do solo precisam de mais atenção, visto que, a maioria dos processos ecossistêmicos importantes para as plantas estão intimamente ligados com as raízes (AERTS;

CHAPIN, 2000). Para Weemstra et al. (2016) plantas do final da sucessão possuem baixa necessidade de água e menores taxas fotossintéticas, retêm recursos por mais tempo, e exigem raízes mais longas e baixas taxas de respiração, resultando em crescimento mais lento. Por outro lado, plantas ligadas à rápida utilização do recurso possuem raízes mais curtas para garantir o fornecimento suficiente de água e nutrientes na planta para que alcancem um crescimento rápido (EISSENSTAT, 2002; REICH, 2014; VALVERDE-BARRANTES et al., 2015).

Para entender a variação das características funcionais das espécies do início e as do final da sucessão é necessário estudo de características da planta inteira, não apenas das características foliares, as quais podem determinar importantes efeitos de composição nas plantas sobre os processos e serviços dos ecossistemas (CHAVE et al., 2009; FRESCHET et al., 2010; FORTUNEL et al., 2012; WEEMSTRA et al., 2016).

2.4 Estratégias das plantas na sucessão

Sabe-se que espécies de plantas podem formar grupos que manifestam respostas similares às condições do ambiente (SOSINSKI JÚNIOR; PILLAR, 2004), os chamados grupos funcionais de plantas. Essas respostas similares podem ser definidas com base nos valores das características funcionais (VIOLLE et al., 2007).

Cada espécie evidencia um conjunto de características funcionais ecologicamente eficiente em alguma situação ambiental (WRIGHT et al., 2006). Fundamentalmente, todas as espécies de plantas utilizam os mesmos recursos: luz, água e nutrientes. O excesso ou a falta de recursos podem limitar a ocorrência de algumas espécies ou reduzir sua abundância (GRIME et al., 1997), levando ao desenvolvimento de diferentes estratégias de captação e otimização uso e conservação dos recursos (VALLADARES et al., 2014). Dentro dos gradientes ambientais, a luminosidade, especialmente em florestas tropicais, representa um filtro ambiental que pode restringir a presença de algumas espécies (VALLADARES et al., 2014).

Para Vaz (2011), a maneira como os organismos lidam com a maior ou menor disponibilidade de recursos (luz, nutrientes, água, etc.) são compreendidos como táticas, e o conjunto dessas táticas é denominado de estratégias ecológicas. Esse autor observa ainda que o benefício de uma tática ou estratégia depende das

condições ambientais, da disponibilidade de recursos, das interações com predadores, dos patógenos e os efeitos da competição. Orions; Solbrig (1977), observaram que uma espécie de planta que habita em ambientes secos geralmente usa a estratégia de abrir mão do crescimento ou da reprodução, fechando os estômatos em favor de conservar água. Caso essa espécie tolere ambientes úmidos tal estratégia faria com que a planta tivesse menor desempenho do que plantas que possuem estômatos sempre abertos. Assim, a tática que favorece a planta em um ambiente pode impedir que esta planta resista à competição com outras espécies de outro ambiente.

Nesse sentido, as áreas do início da sucessão são vistas como potenciais para a regeneração da floresta, podendo potencialmente alcançar o estágio de florestas maduras (TRINDADE et al., 2008). Sabe-se que a composição destas comunidades inicialmente é diferenciada, uma vez que o ambiente, e conseqüentemente a disponibilidade de recursos, bem como a diferenciação de nicho, atuam como filtros (CORNWELL; ACKERLY, 2009), com fortes efeitos sobre a sucessão (LASKY et al. 2013), restringindo quais espécies e características tendem a ser dominantes (PÉREZ-RAMOS et al. 2012; LASKY et al. 2013).

Sabe-se que, ao longo da sucessão, por exemplo, nos estádios iniciais, os filtros ambientais abióticos selecionam espécies com estratégias de baixo investimento na construção dos tecidos (espécies com estratégias aquisitivas) fazendo com que sejam dominantes nessas áreas, enquanto que com o avanço da sucessão os filtros bióticos atuam favorecendo a dominância de espécies que investem mais na construção dos tecidos (espécies com estratégias conservativas) (MOUCHET et al., 2010). Desta forma, mudanças nas condições e na disponibilidade de recursos fazem com que ocorra perda ou diminuição de espécies com determinada estratégia e substituição destas por espécies com estratégias diferentes (GONZALEZ; LOREAU 2009).

Em geral, a sucessão é dirigida por mudanças nos valores das características funcionais (SCHLEICHER et al., 2011), de modo que as fases iniciais são favorecidas pela ocupação e crescimento rápido, e as que oferecem forte habilidade competitiva são destacadas em fases posteriores (POORTER et al. 2008; WRIGHT et al., 2010; SCHLEICHER et al., 2011). Desta forma, além da mudança nos valores das características dominantes, à consistência nas relações entre elas e os investimentos

diferenciais entre órgãos também devem ser testados em diferentes ambientes (FRESCHE et al. 2010).

Russo et al. (2008) observaram que em florestas os habitats com alta disponibilidade de recursos apresentam espécies com taxas de crescimento rápido e maiores taxas de mortalidade, enquanto que em ambientes com baixa disponibilidade de recursos as espécies de crescimento lento apresentavam menor mortalidade. Tais resultados indicam um possível mecanismo pelo qual espécies de crescimento rápido e lento podem ser eliminadas de habitats mais pobres e ricos em recursos, respectivamente (RUSSO et al., 2008). Assim, florestas com baixa disponibilidade de luz, por exemplo, seriam dominadas por plantas que apresentam estratégias conservativas do uso dos recursos, enquanto que em florestas com alta luminosidade plantas com estratégias aquisitivas seriam predominantes (DONOVAN et al., 2011).

O entendimento de como os valores das características funcionais são relacionadas com as mudanças ambientais é um desafio, uma vez que uma espécie possui diferentes características e que estas podem interagir de diversas formas com um ambiente em mudança, devido as relações dos filtros bióticos (ROCHA et al., 2011). Compreender a importância dessas relações na manutenção da composição das comunidades arbóreas é de particular interesse, visto que as mudanças globais vêm ocorrendo em escalas de tempo curto e atingindo grandes áreas, resultando em mudanças rápidas na seleção de espécies ou substituição destas (WEBB et al., 2010; ROCHA et al., 2011).

Em processos de regeneração, as estratégias utilizadas pelas plantas podem mudar (GRIME et al., 1997). Como exemplo, citam que em uma floresta mais antiga existe gradiente vertical de luz, com os indivíduos emergentes recebendo muita luz interceptando parte dela para os estratos, salientando que essa interceptação pode ser modificado pela distribuição da área foliar dos indivíduos emergentes (YODA, 1974). Assim, como a quantidade de luz disponível muda, os valores das características funcionais também, alterando as estratégias das plantas (FOSTER; JANSON, 1985).

Lohbeck et al. (2013) afirmaram que em florestas tropicais úmidas a sucessão deve seguir com as espécies aquisitivas, sendo substituídas pelas espécies

conservativas, ao longo do gradiente de regeneração, tendo como base a diminuição na disponibilidade de luz.

Silva et al. (2017) também evidenciou que a substituição de espécies aquisitivas por conservativas ao longo da sucessão, observando essas áreas tem espécies com sementes maiores, maior densidade da madeira, menor área foliar específica e menores concentrações de clorofila, nitrogênio e fósforo foliares.

Lohbeck et al. (2013) e Lohbeck et al. (2015) encontraram na sucessão inicial, que as espécies dominantes eram funcionalmente mais semelhantes e que as dominantes ficavam mais divergentes a medida que a sucessão avançava. Os autores interpretaram esses resultados como uma mudança de dominância das espécies, com o avanço da sucessão, sugerindo que a competição aumentava sua importância, guiando a montagem da comunidade. No entanto, os autores deixaram claro que as espécies presentes já haviam passado pelo filtro de dispersão e que esse fato pode influenciar de maneira indireta os resultados obtidos.

Assim, percebe-se que as estratégias conservativas ou aquisitivas são os extremos de um contínuo das estratégias das plantas. O estudo das mudanças dessas características ao longo de mudanças ambientais pode representar uma posição ao longo deste contínuo e sua categorização em um dos extremos, seja conservativo ou aquisitivo (WRIGHT et al., 2004).

2.5 Variabilidade das características foliares

Inicialmente, é importante destacar que as plantas respondem às variações ambientais por meio de ajustes (resposta ecológica) ou adaptações (resposta evolutiva) (GIANOLI; VALLADARES, 2012; SCHLICHTING; WUND, 2013). Essa variabilidade dentro das populações representa a habilidade de ajustamento do valor de uma dada característica proveniente de um único genótipo, de acordo com mudanças no ambiente, dentro do tempo de vida do indivíduo, enquanto as adaptações resultam das variações da pressão seletiva, capaz de produzir diferenças hereditárias entre populações ou espécies, através do processo de evolução (LUSK et al., 2008; NICOTRA et al., 2010; RAMIREZ-VALIENTE et al., 2015).

Das características funcionais dos diferentes órgãos de plantas, a folha é o órgão mais variável pelo fato de sua morfologia e fisiologia serem fortemente

influenciados pelos fatores ambientais, em especial área foliar (AF), teor de matéria seca da folha (TMSF), área foliar específica e conteúdo de clorofila (Cc_mass) (GRATANI et al., 2006; VOLIS et al., 2015). A AFE reflete um *trade-off* demanda conflitante entre a captura e o uso de energia luminosa, fundamental para manutenção e funcionamento dos ecossistemas (WESTOBY, 1998; WRIGHT et al., 2004).

TMSF representa a área de interceptação de luz a biomassa de folhas e quantidade de carbono investido por unidade de área de luz interceptada, refletindo um *trade-off* entre o custo de construção e longevidade das folhas. (CORNELISSEN et al., 2006; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Conteúdo de clorofila, característica essencial para a conversão da energia luminosa em energia química, é considerada como um indicador de ajuste à diferentes condições de disponibilidade de recurso luz (LICHTENTHALER, 1981). Características foliares são consideradas importantes para maximizar o crescimento da planta em diferentes condições de luz, as quais são diretamente ligadas à capacidade fotossintética e ao balanço de carbono da planta (ROZENDAAL et al., 2006; LAURANS et al., 2014).

Plantas do início da sucessão, onde há maior disponibilidade de luz, são caracterizadas por apresentar alta variabilidade em características foliares (AFE, AF, TMSF e Cc_mass), pelo fato desse ambiente ser extremamente heterogêneo em termos de luz, em razão das plantas crescerem rápido e mudarem a disponibilidade da luz para os indivíduos adjacentes (SULTAN, 2000; VALLADARES et al., 2000; CARDOSO; LOMÔNACO, 2003; BRADSHAW, 2006; VALLADARES et al., 2006). Esses autores observaram ainda que, com avanço da sucessão, há predominância de plantas com valores de características ligadas ao uso lento do recurso luz cujos ajustes são menores.

Segundo Sultan (2003) e Valladares et al. (2006) os ajustes ocorrentes nos valores das características dentro das populações podem ocorrer em função das mudanças do ambiente em que se encontram. As espécies do início da sucessão têm características mais variáveis que as do final (STRAUS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994; RÔÇAS et al., 1997), sendo por isso capazes de lidar com as variações extremas de luz e disponibilidade hídrica desse ambiente (BAZZAZ; CARLSON, 1982). É válido ressaltar ainda que, em um indivíduo jovem quando comparado a um indivíduo adulto da mesma espécie, observam maiores níveis de variabilidade na

planta jovem pelo fato de estarem mais sujeitas a aclimação devido ao estágio ontogenético (VALLADARES; NIINEMETS, 2008; STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1991; VENEKLAAS; POORTER, 1998). Essa variabilidade possibilita uma mesma espécie vegetal experimentar diferentes habitats e sobreviver em ambientes distintos (SULTAN, 2000; BRADSHAW, 2006; CARDOSO; LOMÔNACO, 2003).

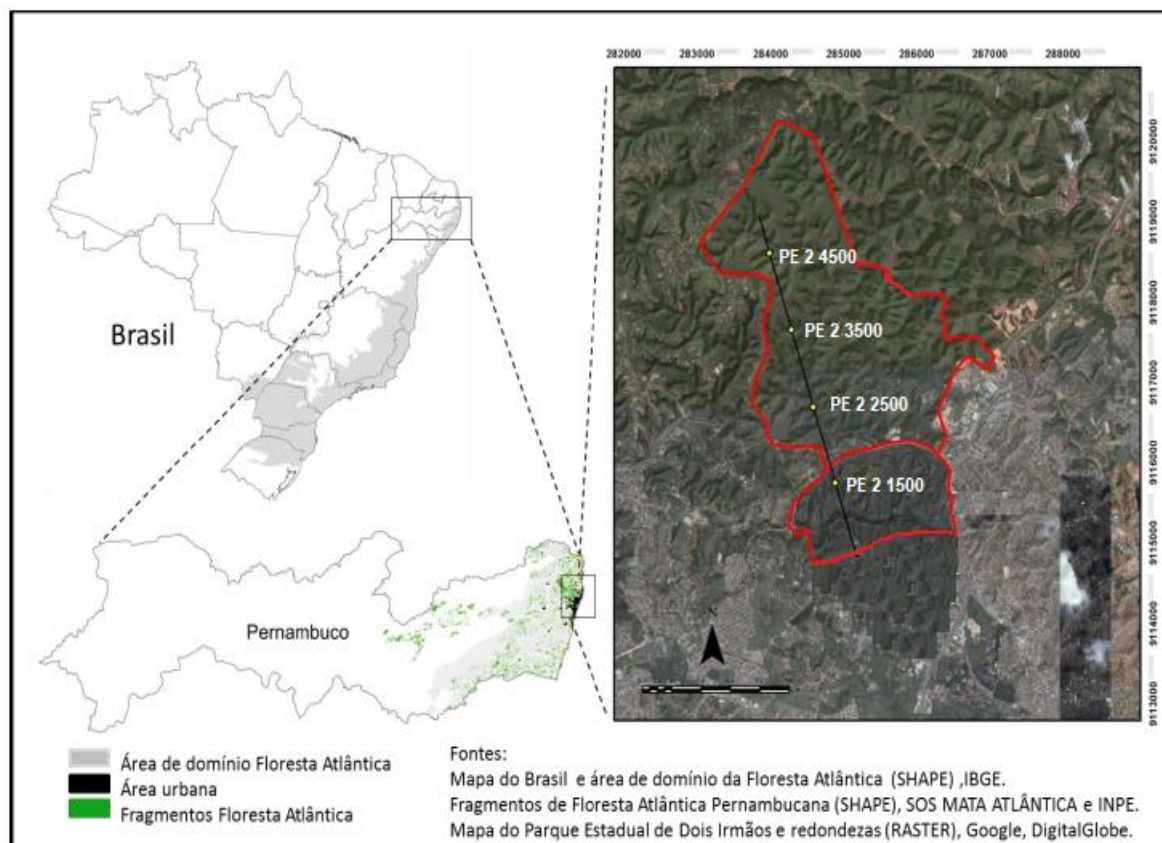
Além disso, há o entendimento de que conhecer a variação intraespecífica de características funcionais no conjunto de espécies da comunidade ajudará a compreender sua montagem (ALBERT et al., 2010; ALBERT et al., 2011; ALBERT, 2015; SIEFERT et al., 2012; SIEFERT et al., 2015) pois em ambientes florestais, ao longo do processo de sucessão, as espécies lidam com variações nos níveis de luminosidade, recurso considerado importante para a regeneração e crescimento de plantas em florestas tropicais (OLDEMAN, 1990; CHEVIN; HOFFMANN, 2017).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (IBGE, 2012), no Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), situado a noroeste do município do Recife – PE, entre as coordenadas 7°57'21" e 8°00'54"S; 34°55'53" e 34°58'38"W (Figura 1). Na área predominam a formação geológica Barreiras e solos do tipo podzólico, com latossolos subordinados, em geral areno-argilosos, variando de profundos a muito profundos (PERNAMBUCO, 2014). A acidez do solo varia de média a elevada, o que se apresenta dentro do esperado para regiões de elevada precipitação (COUTINHO et al., 1998). O clima local é tipo As' (tropical úmido ou tropical costeiro), com temperaturas médias mensais superiores a 23°C, precipitação média anual de 2460 mm e estação chuvosa no período de outono-inverno (COUTINHO et al., 1998).

Figura 1. Mapa com localização do Parque Estadual de Dois Irmãos - PEDI, Recife-PE. Limites do PEDI (linha vermelha), trilha (linha preta), pontos iniciais corredores (ponto amarelo), PE 2 1500 (área 1), PE 2 2500 (área 2), PE 2 3500 (área 3) e PE 2 4550 (área 4).



Fonte: Leite (2018)

3.2 Montagem das parcelas, critério de inclusão e lista florística

Na área do PEDI está instalado um módulo do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), Rede Mata Atlântica, que utiliza o método RAPELD: “que trata-se basicamente de uma combinação de inventários rápidos (RAP, em inglês) com pesquisas ecológicas de longa duração (PELD, em português)” (MAGNUSSON et al., 2005). O método consiste na abertura de duas trilhas retas de 5000 m de extensão, distantes 1000 m. Ao longo da cada trilha foram instaladas parcelas de um hectare, segundo protocolo padrão (MAGNUSSON et al., 2005).

Das duas trilhas instaladas por pesquisadores do PPBio Mata Atlântica selecionamos uma, a PE2, onde analisaram-se quatro parcelas (250 x 40 m) cada, distando 1000 m entre si, totalizando quatro áreas. Para montagem de cada parcela,

foi instalado um corredor de 250 m, seguindo a curva de nível do terreno, de acordo com o protocolo definido por Freitas et al. (2011).

Dentro de cada hectare foram sorteadas 20 parcelas de 10 × 20 m sem sobreposição, onde houve coleta de amostras botânicas e de características funcionais das espécies com diâmetro do caule à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm a 1,30 m e com pelo menos cinco indivíduos para o conjunto das quatro áreas. Dessa forma, o mínimo de indivíduos que tiveram suas características funcionais aferidas foi cinco, e o máximo 20, quando a espécie estava presente nas quatro áreas e tinha cinco ou mais indivíduos em cada área.

Na área 1 há evidências de entrada de pessoas para retirar madeira para construção de residências e lenha, além de vestígios de caça, barracas e restos de bebidas no local; nas áreas (2 e 3) há aproximadamente 30 anos ocorria retirada da vegetação e plantio de culturas; na área 4 há relatos de incêndios ocasionais sem propósito definido, além de retirada de madeira para lenha (AGUIAR et al. dados não publicados). É importante ressaltar, que atualmente, ainda ocorre a entrada de pessoas para retirada de frutos e utilização das trilhas em seu interior e atividade de *motocross* em três áreas, exceto na área 1.

A lista florística foi organizada usando o sistema de classificação APG IV (2016) (Tabela 1). Todo material foi depositado no Herbário Vasconcelos Sobrinho, da Universidade Federal Rural de Pernambuco (PEUFR).

Tabela 1. Lista de espécies analisadas no conjunto das quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana. A1 (área com maior área basal); A2 e A3 (áreas basais intermediárias) e A4 (área com menor área basal).

Famílias	Espécies	A1	A2	A3	A4
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.		X		
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X	X	X	X
	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	X	X	X	
Apocynaceae	<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson		X		
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	X	X		
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i> Cham.		X		
Burseraceae	<i>Protium giganteum</i> Engl.	X			
	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	X			
Clusiaceae	<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey.		X		
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	X			
Euphorbiaceae	<i>Pera ferrugínea</i> (Schott) Müll. Arg.		X	X	X
	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	X	X	X	X
	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L. Rico	X		X	
Fabaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	X	X		
	<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.)			X	X
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	X			
	<i>Inga capitata</i> Desv.		X		
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	X	X	X	

Continuação...

Famílias	Espécies				
Fabaceae	<i>Plathymeria reticulata</i> Benth.		X	X	X
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	X	X		
	<i>Tachigali densiflora</i> (Benth.) L.G.Silva & H.C.Lima	X			
Lauraceae	<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	X		X	
Lecythidaceae	<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	X	X	X	
	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.		X	X	
Malvaceae	<i>Apeiba albiflora</i> Ducke			X	
	<i>Luehea ochrophylla</i> Mart.		X	X	
Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i> DC.		X	X	X
Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	X	X		
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	X	X		
	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	X			
Myrtaceae	<i>Campomanesia dichotoma</i> (O. Berg)	X	X		X
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.		X		
	<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	X	X	X	X
Nyctaginaceae	<i>Guapira laxa</i> (Netto) Furlan		X	X	
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.			X	
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	X	X	X	
Rubiaceae	<i>Alseis pickelii</i> Pilger & Schmale		X		
Sapotaceae	<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D. Penn.	X			
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul		X	X	
Sapindaceae	<i>Talisia macrophylla</i> (Mart.) Radlk.	X			

A fim de verificar se a área basal diferia entre as quatro áreas estudadas (4000 m² cada), calcularam-se a área basal total ($AB = \pi * \frac{d^2}{4}$), em que $\pi = 3,14$ e $d^2 =$ dados de diâmetro ao quadrado, conforme proposto por Boukili e Chadzon (2017). Como os dados de área basal em cada parcela não apresentaram distribuição normal, realizou-se uma análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis, completada pelo teste de comparação de média de Student-Newman-Keuls. Conforme a Tabela 2, observou-se que os valores de área basal reduziram da área A1_{>AB} para A4_{<AB}.

Tabela 2. Área basal (4000 m² por área) nos quatro ambientes de um fragmento de floresta tropical urbana.

Áreas	AB (4000 m ²)
A1 _{>AB}	9,43a
A2 _{ABI}	4,14b
A3 _{ABI}	1,95b
A4 _{<AB}	1,00c

A1_{>AB} (área com maior área basal); A2_{ABI} (área basal intermediária); A3_{ABI} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal). Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Fonte: Leite (2018)

No ambiente com maior área basal (A1_{>AB}) as espécies amostradas para coleta das características responderam por 78% do total de indivíduos presentes no hectare, em A2_{ABI} e A3_{ABI}, ambientes com áreas basais intermediárias, as espécies representaram 89% e 77% da densidade total, respectivamente. Em A4_{<AB}, ambiente com menor área basal, as espécies amostradas responderam por 81% da densidade total.

3.3 Características funcionais

A mensuração das características funcionais seguiu o protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013), que fornece o passo a passo para mensuração de diversas características funcionais de plantas e contém métodos que pesquisadores da área de ecologia funcional identificaram como sendo mais confiáveis e viáveis para serem aplicados.

Foram medidas 10 características, quatro foliares e seis ligadas à madeira (Tabela 3). Como observado anteriormente, para coleta das características foram selecionados pelo menos cinco indivíduos por espécie para o conjunto das quatro áreas para as coletas das características funcionais. Dessa forma, o mínimo de indivíduos que teve suas características funcionais aferidas foi cinco, e o máximo 20 para o conjunto das quatro áreas (parcela de 250 x 40 m). De cada indivíduo foram coletadas 10 folhas maduras na altura intermediária da copa (expostas ao sol), sem sintomas evidentes de ataque de patógenos ou herbívoros. Após coletadas, as amostras foram envolvidas em papel úmido e colocadas em sacos plásticos fechados e guardadas em isopor com gelo. Em laboratório, as folhas (sem pecíolo) foram reidratadas e colocadas em água deionizada, no escuro, por no mínimo seis horas.

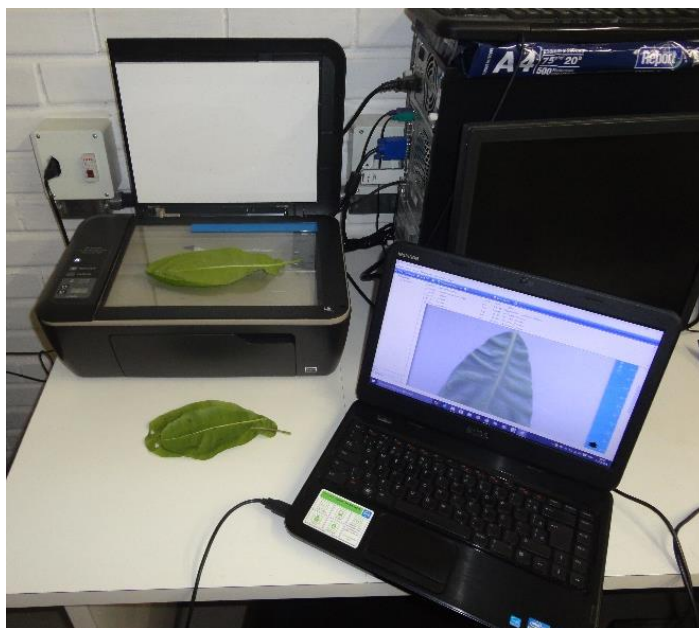
O conteúdo de clorofila foi medido, logo após a coleta, em quatro pontos de cada folha, com o auxílio de um medidor de clorofila SPAD (Minolta SPAD 502 D Sprettrum Technologies Inc., Plainfield, IL, USA) (Figura 2). Determinou-se conteúdo de clorofila por massa (C_{massa} ; Conteúdo de clorofila* (AFE / 10000, POORTER, 2009). Após reidratação, as folhas foram pesadas em balança analítica para obtenção do peso saturado de água. Em seguida, as folhas foram escaneadas para medição de área foliar (Figura 3), por meio do programa de computador "Image-Tool" (O'NEAL et al., 2002) e determinado o peso úmido e depois colocadas em estufa a 60°C, durante 72 horas, para obtenção do peso seco (Figura 4).

Figura 2. Coleta do conteúdo de clorofila com auxílio do medidor de clorofila em um fragmento de floresta urbana no Parque Estadual de Dois Irmãos- PEDI, Recife-PE



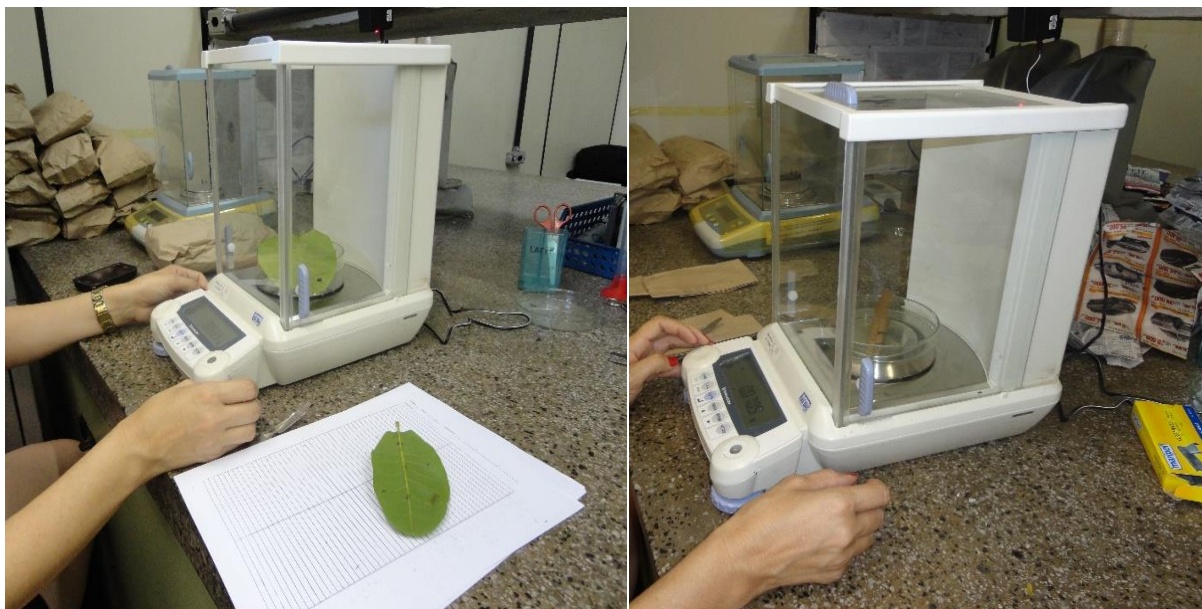
Fonte: Leite (2018)

Figura 3. Folhas escaneadas para medição de área foliar por meio do programa de computador “Image-Tool”.



Fonte: Leite (2018)

Figura 4. Etapas de tratamento das folhas peso úmido e seco das folhas, realizado com auxílio da balança analítica



Fonte: Leite (2018)

Tabela 3. Lista de características funcionais analisadas em um fragmento de floresta urbana, adaptada de Malhi et al. (2016).

Característica funcional	Descrição	Relação funcional
AFE	Área foliar específica (AF/PS)	Taxa fotossintética, longevidade foliar, taxa de crescimento relativo
TMSF	Teor de matéria seca da folha (PUF–PSF)	Resistência à riscos físicos (herbivoria)
AF	Área foliar (área do limbo)	Captura de luz
Cc_mass	Concentração de clorofila (C_{massa} ; Conteúdo de clorofila*(AFE/10000)	Processo fotossintético, atuando na conversão de energia luminosa em energia química
DMC/DMR	Densidade de madeira do caule e raiz (MSCR/volume)	Armazenamento de nutrientes, suporte mecânico, eficiência hidráulica, defesa
QA _{satc} /QA _{satr}	Quantidade de água saturada do caule e raiz ($100*(M_{satc} - MSCR)/MSCR$)	Tolerância ao estresse e eficiência hidráulica
TMSC/TMSR	Teor de matéria seca do caule e da raiz (PUCR/PSCR)	Potencial de inflamabilidade e investimento estrutural

AF - área foliar (cm²); AFE - área foliar específica (cm².mg⁻¹); CC_mass - concentração de clorofila (micromol.g⁻¹); TMSF - teor de matéria seca na folha (mg.g⁻¹); DMC - densidade de madeira do caule (mg.mm⁻³); DMR - densidade de madeira de raiz (mg.mm⁻³); QA_{satc} - quantidade de água saturada do caule (%); QA_{satr} - quantidade de água saturada da raiz (%); TMSC - teor de matéria seca do caule (mg.g⁻¹); TMSR - teor de matéria seca da raiz (mg.g⁻¹); PSF - peso seco da folha (g⁻¹); PUF - peso úmido da folha (g⁻¹); MSCR - massa seca do caule e raiz (g⁻¹); PUCR - peso úmido caule/raiz (g⁻¹); PSCR - peso seco caule/raiz (g⁻¹), M_{satc} e M_{satr} - massa saturada de água caule e raiz (g⁻¹).

Fonte: Leite (2018)

Para obter dados de densidade de madeira do caule e raiz foram selecionados pelo menos cinco indivíduos por espécie para o conjunto das quatro áreas, caso a espécie estivesse presente em mais de uma área, as características funcionais foram coletadas em todas as áreas. Dessa forma, o mínimo de indivíduos que teve suas características funcionais aferidas foi cinco, e o máximo 20 para o conjunto das quatro áreas. As amostras do caule foram realizadas a 1,30 m do solo com trado de incremento (300 x 5,15 mm diâmetro do núcleo) (Figura 5). Para as amostras de raiz usou-se uma pá de jardinagem para facilitar a coleta cavou-se os primeiros 20-30 cm de profundidade no solo na região mais próxima do colo (RIVA et al., 2016). Em laboratório, as amostras foram imersas em recipiente com água, por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário à medição (Figura 6). Posteriormente, cada amostra foi mantida em descanso fora do recipiente por um período de 5-10 minutos, para retirada do excesso de água, a seguir foi pesada a massa saturada do caule (M_{satc}) e da raiz (M_{satr}) e mergulhados em outro recipiente com água para obtenção do volume, baseada no deslocamento do líquido provocado pela imersão da peça (TRUGILHO et al., 1990; CHAVE, 2005). Em seguida, cada amostra foi seca em estufa à temperatura de 103°C até peso constante (MS). Com base nesses dados calcularam-se: DMC, DMR; QA_{satc} ; QA_{satr} ; TMSR e TMSR (Tabela 3).

Figura 5. Coleta de amostra de caule com auxílio trado de incremento em um fragmento de floresta urbana no Parque Estadual de Dois Irmãos- PEDI, Recife-PE.



Fonte: Leite (2018)

Figura 6. Etapas dos procedimentos para determinação da densidade de madeira



Fonte: Leite (2018)

3.4 Coleta de dados de luz

A radiação total (luminosidade) foi obtida em cada uma das 80 parcelas de 10 x 20 m sorteadas (20 por área). Inicialmente foram tiradas fotos hemisféricas no centro de cada parcela com auxílio de uma câmera Nikon D50 com lente hemisférica (lente Nikon DX 18-105 mm adaptada do tipo *fisheye 67-58 mm*) em um tripé ajustável a um metro acima do solo nivelada horizontalmente, posicionada com parte superior alinhada com o norte magnético por meio de uma bússola (AGUIAR et al. dados não publicados). As fotografias foram realizadas entre nos meses de agosto a dezembro de 2015, entre 8:30 e 11:00 horas, para evitar a incidência direta dos raios solares (VENTUROLI et al., 2012). O tratamento das imagens foi realizado com auxílio do software GLA (*Gap Light Analyser*) versão 2.0 (FRAZER et al., 1999), a fim de obter-se a radiação total que atravessa o dossel (luminosidade) em cada uma das parcelas.

A fim de verificar se a disponibilidade de luz varia nas quatro áreas estudadas (4000 m² cada), como os dados de área basal não apresentaram distribuição normal realizou-se uma análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis, completada pelo teste de comparação de média de Student-Newman-Keuls. Conforme a tabela 4, observamos que os valores de luz reduziram da área A1_{>AB} para A4_{<AB}.

Tabela 4. Médias da intensidade de luz nas quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.

Áreas	Luz (%)
A1 _{>AB}	06,09c
A2 _{ABI}	12,94c
A3 _{ABI}	31,75b
A4 _{<AB}	46,97a

A1_{>AB} (área com maior área basal); A2_{ABI} (área basal intermediária); A3_{ABI} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal). Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Fonte: Leite (2018)

3.5 Análise de dados

3.5.1 Características funcionais

Com a finalidade de verificar se as espécies filogeneticamente próximas são similares em valores de características funcionais, calculou-se seu sinal filogenético em cada uma das quatro áreas. Assim, construiu-se uma matriz com a lista das famílias, gêneros e espécies de acordo com APG IV (2016). Para obtenção das árvores filogenéticas de cada área, usou-se o programa Phylocom 4.0.1 (WEBB et al., 2008). Com as árvores construídas e as distâncias filogenéticas calculadas aplicou-se a estatística K de Blomberg (BLOMBERG et al., 2003). Valores de K mais próximos de zero demonstram que o sinal filogenético é menor que o esperado ao acaso, significando que as espécies filogeneticamente próximas são distintas em relação à característica analisada, os valores maiores sugerem a existência de sinal filogenético. Para saber se o sinal filogenético foi maior ou menor que o esperado ao acaso, compararam-se os valores obtidos de K com modelos nulos, obtidos em 999 aleatorizações. Essas análises foram realizadas com auxílio do pacote 'phytools' no Ambiente R versão 3.3.1 (R Core Team, 2016).

Calculou-se a média ponderada das características funcionais em cada uma das quatro áreas, para obtenção da média ponderada da comunidade (*Community-Weighted Mean*, CWM), pela fórmula $CWM = \sum_{i=1}^S W_i.X_i$, onde S é o número total de

espécies, W_i é a abundância da i -ésima espécie (obtida pelo levantamento quantitativo das plantas em cada área) e X_i é o valor da característica da i -ésima espécie (PLA et al., 2011). Com objetivo de analisar se houve variação das características funcionais nas quatro áreas e se essa mudança influenciou a estrutura funcional da comunidade, foram aplicados testes de comparação de média de Kruskal-Wallis sobre os valores de CWM. A normalidade dos dados foi testada pelo teste Shapiro-Wilk. Como os dados não apresentaram distribuição normal, aplicou-se o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido de Student-Newman-Keuls para testar as diferenças entre as áreas.

Para analisar se as distâncias geográficas influenciaram os valores de CWM, aplicou-se o índice de Bray-Curtis na matriz de dados, seguido do teste de Mantel (McCUNE; MEFFORD, 2011). A significância das correlações foi testada por meio de 999 permutações (LEGENDRE; FORTIN, 1989).

Os testes de normalidade e a análise não-paramétrica de Kruskal-Wallis foram realizadas utilizando o programa SPSS (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.). O teste de Mantel foi feito com auxílio do Pacote *vegan* no Ambiente R versão 3.3.1 (R Core Team, 2016).

Para analisar o efeito da área basal e luz sobre as características funcionais foram construídos Modelos Lineares mistos (LMMs). A área basal e a luz foram utilizadas como variáveis independentes (explicativa) e as características funcionais das espécies (média de cada característica por parcela, por área) foram usadas como variáveis independentes (resposta). Como os dados das características funcionais não apresentaram distribuição normal foram normalizados. Como resultado dessa análise obteve-se o modelo mínimo explicativo retirando as variáveis de efeito fixo uma a uma, seguido de análise de desvio (CRAWLEY, 2007). Todos os LM foram feitos usando o pacote *lme4* no Ambiente R versão 3.3.1 (R Core Team, 2016).

3.5.2 Variação de características foliares em função da disponibilidade de luz

Das 10 características estudadas no tópico 3.3, analisamos quatro características foliares por serem consideradas bastante variáveis: área foliar específica, área foliar, conteúdo de clorofila e teor de matéria seca da folha (VALLADARES et al., 2000; ROZENDAAL et al., 2006; LAURANS et al., 2012). Calcularam-se o coeficiente de variação das características acima por parcela.

Os coeficientes de variação das características foliares em cada área foram submetidas ao teste de Shapiro-Wilk para testar a normalidade dos dados. Como os dados não apresentaram distribuição normal, realizou-se uma análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis, completada pelo teste de comparação de média de Student-Newman-Keuls para verificar se existe diferenças entre os coeficientes de variação das características nas quatro áreas. Para realização deste teste usamos o programa SPSS (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.).

Com objetivo de analisar se as distâncias geográficas influenciam no coeficiente de variação das características foliares em cada área, aplicou-se o índice de Bray-Curtis na matriz de dados, seguido do teste de Mantel (Mc CUNE; MEFFORD, 2011). A significância das correlações foi testada por meio de 999 permutações (LEGENDRE; FORTIN, 1989), utilizando o pacote vegan no Ambiente R versão 3.3.1 (R Core Team, 2016).

Para testar a hipótese de que, onde há maior disponibilidade de luz os valores do coeficiente de variação das características foliares serão maiores, foram construídos Modelos Lineares (LM). A luz foi usada como variável independente (explicativa) e os valores do coeficiente de variação das características foliares das espécies (valores de coeficiente de variação de cada característica por área), foram utilizadas como variáveis dependentes (resposta). Como resultado dessa análise obteve-se o modelo mínimo explicativo retirando as variáveis de efeito fixo uma a uma, seguido de análise de desvio (CRAWLEY, 2007). Todos os LM foram feitos usando o pacote lme4 no Ambiente R versão 3.3.1 (R Core Team, 2016).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características funcionais e área basal

Quase todas as características funcionais, em todas as áreas, apresentaram valores de K abaixo do esperado ao acaso, indicando a ausência de sinal filogenético, exceto para densidade de madeira do caule na área A1_{>AB}. O fato de não existir sinal filogenético para nove das 10 características funcionais aponta que as mudanças dos valores ocorreram em função das modificações do ambiente e não pelo grau de parentesco (Tabela 5).

Os valores de CWM das características funcionais e as distâncias geográficas não apresentaram autocorrelação espacial de acordo com o teste de Mantel ($r = -0,05848$; $p = 0,101$).

Tabela 5. Sinal filogenético das características funcionais amostradas em quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.

Características	A1 _{>AB}		A2 _{ABI}		A3 _{ABI}		A4 _{<AB}	
	K	p	K	p	K	P	K	P
AF (cm ²)	0,22	0,82	0,38	0,42	0,39	0,52	0,99	0,50
AFE (cm ² .mg ⁻¹)	0,31	0,54	0,34	0,58	0,37	0,67	1,00	0,50
Cc _{mass} (micromol.g ⁻¹)	0,31	0,59	0,35	0,51	0,35	0,77	0,99	0,50
TMSF (mg.g ⁻¹)	0,34	0,45	0,26	0,89	0,43	0,37	1,00	0,50
DMC (mg.mm ⁻³)	0,46	0,04	0,38	0,41	0,41	0,46	1,00	0,50
DMR (mg.mm ⁻³)	0,52	0,06	0,30	0,75	0,53	0,31	0,99	0,50
QA _{satc} (%)	0,50	0,08	0,42	0,35	0,40	0,56	1,00	0,50
QA _{satr} (%)	0,48	0,16	0,42	0,32	0,48	0,37	0,99	0,50
TMSC (mg.g ⁻¹)	0,45	0,07	0,36	0,48	0,40	0,45	1,00	0,50
TMSR (mg.g ⁻¹)	0,47	0,09	0,31	0,69	0,46	0,44	1,00	0,50

K - valor de Bloomberg; p - probabilidade; AF - área foliar; AFE - área foliar específica; Cc_{mass} - concentração de clorofila; TMSF - teor de matéria seca na folha; DMC - densidade de madeira do caule; DMR - densidade de madeira de raiz; quantidade de água saturada do caule; quantidade de água saturada da raiz; TMSC - teor de matéria seca do caule; TMSR - teor de matéria seca da raiz; A1_{>AB} (área com maior área basal); A2_{ABI} (área basal intermediária); A3_{ABI} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal). Valores em negrito são os que apresentam significância estatística ($p < 0,05$).

Fonte: Leite (2018)

A mudança dos valores das características funcionais na comunidade, avaliada por meio de CWM, revelou diferenças entre as áreas (Tabela 6). Das 10 características, cinco (TMSF, DMC, DMR, TMSC e TMSR) confirmaram a previsão em A4_{<AB}, uma vez que, nessa área foram encontrados valores de características ligadas à rápida utilização do recurso: DMC (3,27 mg.mm⁻³); DMR (0,28 mg.mm⁻³); TMSF (1,13 mg.g⁻¹); TMSC (0,42 mg.g⁻¹) e TMSR (0,35 mg.g⁻¹).

Os resultados encontrados corroboraram parcialmente nas previsões, uma vez que somente o ambiente com menor área basal (A4_{<AB}) apresentou menores valores

de TMSF, DMC, DMR, TMSC e TMSR, conforme previsto para esses ambientes (WRIGHT et al., 2004; POORTER et al., 2009; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Sabe-se que plantas desse ambiente investem em crescimento rápido e apresentam ciclo de vida mais curto que as de áreas mais antigas, confirmando que nesse ambiente ocorre menor investimento em biomassa aérea, o que levaria as plantas desses ambientes não investirem em carbono estrutural (FRESCHET et al., 2010; RIVA et al., 2016; BOUCHET et al., 2017).

Diferentemente do esperado, os ambientes com maiores áreas basais ($A1_{>AB}$ e $A2_{ABI}$) não difeririam nas características acima apresentadas (TMSF, DMC, DMR, TMSC e TMSR). O contrário foi relatado por Boukilli; Chadzon (2017) que encontraram maior investimento em carbono estrutural (maiores valores de matéria seca da folha e da madeira) em ambientes com maiores áreas basais (que ocorrem no final da sucessão). Nosso estudo não revelou esse padrão, uma vez que não houve aumento nos valores daquelas características nas duas áreas com maior área basal ($A1_{>AB}$ e $A2_{ABI}$). Se consideramos que em fragmentos urbanos as perturbações são mais frequentes é possível sugerir que plantas com menores valores daquelas características tenham também “se estabelecido” nos dois ambientes de maior área basal.

Com relação as demais características, cinco (AF, AFE, Cc_mass, Qasatr e Qasatr) não variaram entre as áreas, como esperado pelas predições. Conforme sugerido por Lima et al. (2012) esperaríamos que no ambiente $A4_{<AB}$ as plantas tivessem maior quantidade de água saturada no caule. Carreño-Rocabado et al. (2012) e Carreño-Rocabado et al. (2016) observaram que em ambientes mais próximos do final da sucessão, como os de maior área basal ($A1_{>AB}$ e $A2_{ABI}$), haveriam menores valores de AF, AFE e CC_mass, o que não ocorreu. Pode-se supor que isso não ocorreu pelo fato de ser tratar-se de um fragmento urbano e sofrer frequentes alterações.

A respeito de mudanças dos valores de características funcionais em ambientes com diferentes graus de perturbação, há relatos na literatura (SWENSON; ENQUIST; 2007; LOHBECK et al., 2013; BOUKILLI; CHADZON, 2017). que citam que características funcionais podem ter comportamento distinto do que ocorre de acordo como paradigma clássico da sucessão (PICKETT; OSTFELD, 1995).

Tabela 6. Média ponderada dos valores das características na comunidade (CWM) em quatro ambientes de um fragmento de floresta tropical urbana.

Características	A1 _{>AB}	A2 _{AI}	A3 _{ABI}	A4 _{<AB}
AF (cm ²)	943,07a	996,87a	404,17b	37,09c
AFE (cm ² .mg ⁻¹)	1214,84a	1293,34a	509,14b	165,04c
Cc _{mass} (micromol.g ⁻¹)	6,13a	5,76a	2,44b	0,75c
TMSF (mg.g ⁻¹)	5,98a	4,86a	2,71b	1,13c
DMC (mg.mm ⁻³)	0,59a	0,55a	0,59a	0,37b
DMR (mg.mm ⁻³)	0,60a	0,58a	0,62a	0,28b
QA _{satc} (%)	99,67a	95,63a	70,57a	45,71b
QA _{satr} (%)	95,30a	94,41a	86,50a	42,38b
TMSC (mg.g ⁻¹)	0,59a	0,68a	0,88a	0,42b
TMSR (mg.g ⁻¹)	0,60a	0,59a	0,58a	0,35b

Dados apresentados como média: AF - área foliar; AFE - área foliar específica; Cc_{mass} - concentração de clorofila; TMSF - teor de matéria seca na folha; DMC - densidade de madeira do caule; DMR - densidade de madeira de raiz; QA_{satc} - quantidade de água saturada do caule; QA_{satr} - quantidade de água saturada da raiz; TMSC – teor de matéria seca do caule; TMSR - teor de matéria seca da raiz. A1_{>AB} (área com maior área basal), A2_{ABI} (área basal intermediária), A3_{ABI} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal); CWM - média ponderada da comunidade. Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Student-Newman-Keuls (p<0,05).

Fonte: Leite (2018)

A fim de verificar a influência da área basal e luz nos valores das 10 características funcionais foi realizada análise de modelos lineares mistos (LMMs). Apenas a AFE e Cc_{mass} sofreram efeito, mas não conforme o esperado (Tabela 7), uma vez que foram encontrados menores valores daquelas características no ambiente com menor área basal e maior incidência de luz (A4_{<AB}) revelando que a área basal e a luz não são bons preditores das características funcionais.

Assim, os menores valores de AFE e Cc_{mass} em A4_{<AB}, podem ter sido em função dessas características apresentarem alta variabilidade em áreas mais abertas (VALLADARES et., 2000, ROZENDAAL et al., 2006; NIINEMETS; VALLADARES, 2008). A literatura relata que dos órgãos da planta, a folha é a mais variável pelo fato de sua morfologia e fisiologia serem fortemente influenciadas pelos fatores ambientais (GRATANI, 2014; VOLIS et al., 2015). Vale lembrar que quando analisamos o valor

Tabela 7. Modelos mistos lineares das características funcionais em função da área basal e luz em um fragmento de floresta tropical urbana.

Características	AB					Luz				
	D	Df	P	E	EP	D	Df	P	E	EP
AF (cm ²)										
AFE (cm ² .mg ⁻¹)	224,65	1	0,90	-	-	300,75	1	0,80	-	-
Cc_mass (micromol.g ⁻¹)	150,32	1	0,00**	-1,22 ^{e-01}	5,25 ^{e-02}	189,32	1	0,00**	-1,32 ^{e-01}	4,25 ^{e-02}
TMSF (mg.g ⁻¹)	114,24	1	0,00**	-0,13 ^{e-01}	4,03 ^{e-01}	224,44	1	0,00**	-0,23 ^{e-01}	5,03 ^{e-01}
DMC (mg.mm ⁻³)	202,46	1	0,57	-	-	302,48	1	0,67	-	-
DMR (mg.mm ⁻³)	207,14	1	0,75	-	-	210,15	1	0,85	-	-
QA _{satc} (%)	219,44	1	0,86	-	-	239,55	1	0,76	-	-
QA _{satr} (%)	134,63	1	0,25	-	-	234,73	1	0,35	-	-
TMSC (mg.g ⁻¹)	182,89	1	0,36	-	-	282,99	1	0,46	-	-
TMSR (mg.g ⁻¹)	225,00	1	0,91	-	-	146,00	1	0,81	-	-

AB - área basal; D - resíduo de diferença após a remoção da variável; df - Graus de liberdade; P - valor p associado; E - estimate; EP - erro padrão da média. AF - área foliar; AFE - área foliar específica; Cc_mass - concentração de clorofila; TMSF - teor de matéria seca na folha; DMC - densidade de madeira do caule; DMR - densidade de madeira de raiz; quantidade de água saturada do caule; quantidade de água saturada da raiz; TMSC - teor de matéria seca do caule; TMSR - teor de matéria seca da raiz. A1_{>AB} (área com maior área basal), A2_{ABI} (área basal intermediária), A3_{ABI} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal). Valores em negrito são os que apresentam significância estatística (** = p<0,01).

Fonte: Leite (2018)

de CWM da matéria seca foliar, um dos componentes da AFE, realmente houve menor valor na área mais aberta ($A4_{<AB}$), confirmando que esse ambiente apresentaria plantas com menor investimento em carbono estrutural, como observado por Lohbeck et al. (2013) e Lohbeck et al. (2015).

4.2 Variação de características foliares em função da disponibilidade de luz

A análise do coeficiente de variação das características por ambiente (Tabela 8) revelou que as áreas com menor disponibilidade de luz ($A1_{>AB}$ e $A2_{ABI}$, Tabela 4) não diferiram entre si e que $A3_{ABI}$ e $A4_{<AB}$ diferiram entre si e apresentaram menor coeficiente nas características.

A previsão de que haveria maior coeficiente de variação das quatro características (AF, TMSF, AFE e Cc_mass) no ambiente com maior disponibilidade de luz ($A4_{<AB}$) não foi confirmada, visto que todas as características exibiram menores valores de CV: AF (0,13); TMSF (0,07); AFE (0,17) e Cc_mass (0,10) (Tabela 8).

Ao contrário do esperado, os ambientes com maior disponibilidade de luz não apresentaram maiores valores do coeficiente de variação das características foliares. Conforme as tabelas 4 e 8 observamos que a área $A4_{<AB}$, onde houve maior disponibilidade de luz, os valores do coeficiente de variação foram menores.

Tabela 8. Coeficiente de variação (CV) das características foliares nas quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana.

Áreas	AF (CV)	TMSF (CV)	AFE (CV)	Cc_mass (CV)
$A1_{>AB}$	0,91 a	0,33 a	0,81 a	0,87 a
$A2_{ABI}$	0,83 a	0,34 a	0,92 a	0,82 a
$A3_{ABI}$	0,52 b	0,18 b	0,50 b	0,61 b
$A4_{<AB}$	0,13 c	0,07 c	0,17 c	0,10 c

AF - área foliar (cm^2), TMSF - teor de matéria seca foliar (mg.g^{-1}), AFE - área foliar específica ($\text{cm}^2.\text{mg}^{-1}$), Cc_mass - conteúdo de clorofila (micromol.g^{-1}). $A1_{>AB}$ (área com maior área basal), $A2_{ABI}$ (área basal intermediária), $A3_{ABI}$ (área basal intermediária) e $A4_{<AB}$ (área com menor área basal); Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Student-Newman-Keuls ($p < 0,05$).

Fonte: Leite (2018)

Para testar a hipótese de que a maior disponibilidade de luz causará maior variação no valor do coeficiente de variação das características foliares, foram construídos modelos lineares (LM) (Tabela 9). Das quatro características analisadas todas (AF, TMSF, AFE e Cc_mass) sofreram efeito da intensidade luminosa, mas não conforme o esperado, uma vez que no ambiente com maior disponibilidade de luz (A4<AB, ver tabela 4) foram encontrados menores valores de desvio padrão daquelas características (Tabela 9).

Tabela 9. Modelos lineares do coeficiente de variação das características funcionais em função da intensidade de luz em um fragmento de floresta tropical urbana.

Características	Intensidade de luz (%)				
	D	Df	P	E	EP
CV_AF (cm ²)	244,65	1	0,00**	-1,74 ^{e-02}	2,71 ^{e-02}
CV_AFE (cm ² .mg ⁻¹)	255,32	1	0,00**	-1,32 ^{e-01}	3,25 ^{e-02}
CV_Cc_mass (micromol.g ⁻¹)	179,24	1	0,00**	-0,23 ^{e-01}	0,33 ^{e-01}
CV_TMSF (mg.g ⁻¹)	310,46	1	0,00**	-2,86 ^{e-01}	1,34 ^{e-02}

CV – Coeficiente de variação; D - resíduo de diferença após a remoção da variável; Df - Graus de liberdade; P - valor p associado; E - estimate; EP - erro padrão da média. DP_AF -área foliar; AFE - área foliar específica; Cc_mass - concentração de clorofila; TMSF - teor de matéria seca na folha; A1>AB (área com maior área basal), A2ABI (área basal intermediária), A3ABI (área basal intermediária) e A4<AB (área com menor área basal). Valores em negrito são os que apresentam significância estatística (** = p<0,01).

Fonte: Leite (2018)

Vale destacar que quando realizamos o teste de Mantel para verificar se havia efeito da distância geográfica no coeficiente de variação das características, os resultados apontaram que o espaço não teve efeito no desvio padrão ($r = -0,0567$; $p = 0,001$).

Esperávamos que na área A4<AB, onde houve maior intensidade de luz (Tabela 4), as características foliares fossem mais variáveis (BAZZAZ; CARLSON, 1982; especialmente as fisiológicas, como o conteúdo de clorofila (GRATANI, 2014). Todavia, aquela área apresentou menores valores de coeficiente de variação das características de AF, TMSF, AFE e Cc_mass (Tabela 8). A literatura aponta que a maior variabilidade das características das plantas em ambientes com mais luz se deve ao fato desse ambiente ser extremamente heterogêneo em termos de luz, em

razão das plantas crescerem rápido e assim mudarem a disponibilidade de luz para os indivíduos adjacentes (SULTAN, 2000; CARDOSO; LOMÔNACO, 2003; BRADSHAW, 2006).

Sabe-se que a sucessão em paisagens urbanas e periurbanas é notadamente singular, pois a proximidade do meio urbano aumenta a probabilidade de perturbações antrópicas contínuas, podendo alterar a variabilidade das características no ambiente com mais luz e conseqüentemente alteração no caminho clássico da sucessão. (DORN et al., 2000; VAN KLEUNEN; FISCHER, 2005; JOPPA; PFAFF, 2010; MEINERS et al., 2015). Semelhante ao encontrado no nosso estudo, Carreño-Rocabado et al. (2012) e Onoda et al. (2011) também referiram que as áreas mais abertas e perturbadas apresentavam menor variação das características, ao contrário do prevê (VALLADARES et al., 2000; ROZENDAAL et al., 2006)

Esse padrão distinto do relatado na literatura para a área com mais luz pode-se dever ao fato da dinâmica desse ambiente ser fortemente alterada em função do aumento da mortalidade. De acordo como paradigma clássico da sucessão (PICKETT; OSTFELD, 1995) seria esperado que em ambientes com maior disponibilidade de luz, seriam mais abundantes plantas com características ligadas ao uso rápido do recurso, embora também ocorram plantas com características ligadas ao uso lento do recurso, ainda que menos abundantes (DONOVAN et al., 2011; MUSCARELLA et al., 2016). A medida que a sucessão avança os papéis se inverteriam (LOHBECK et al., 2013). Assim, podemos supor que essa maior entrada de luz no ambiente $A4_{<AB}$, devido as maiores perturbações, levou a maior mortalidade das plantas com uso lento do recurso, favorecendo ainda mais aquelas de uso rápido do recurso, ou que talvez as de uso lento não tenham sequer se estabelecido. Como resultado a variabilidade das características foliares de $A4_{<AB}$ seria reduzida.

As análises de LM revelaram que a luz não é um bom preditor da variabilidade foliar de plantas arbóreas em fragmentos urbanos, uma vez que à medida que aumentou a disponibilidade luz em $A4_{<AB}$, ocorreram redução no coeficiente de variação de todas características foliares (AF, TMSF, AFE e Cc_mass, ver apêndice).

5. CONCLUSÕES

Conforme o esperado os valores de TMSF, DMC, DMR, TMSC e TMSR foram menores no ambiente com menor área basal ($A4_{<AB}$), confirmando que as plantas desse realmente investiram em menos em carbono estrutural. Ao contrário do previsto, o coeficiente de variação das características foliares (TMSF, AF, AFE, Cc_mass) também foram menores no ambiente com maior disponibilidade de luz ($A4_{<AB}$), demonstrando que essa variabilidade parece ser reduzida no ambiente mais perturbado.

Concluimos que as perturbações mais ou menos frequentes podem alterar o caminho clássico da sucessão em função da dinâmica das populações, especialmente na área com maior disponibilidade de luz, como ocorreu em $A4_{<AB}$, o que provavelmente levou a maior mortalidade de plantas com uso lento do recurso, favorecendo ainda mais aquelas de uso rápido ou que talvez as de uso lento não tenham sequer se estabelecido. Como resultado, a variabilidade das características foliares de $A4_{<AB}$ foi reduzida.

Nosso trabalho mostrou que a variação das características funcionais em função da área basal e da disponibilidade de luz em um fragmento tropical urbano é distinto do que ocorre na sucessão clássica comumente relatado, apontando que possíveis perturbações causadas pelo entorno são os principais agentes da estruturação funcional da comunidade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AERTS, R.; CHAPIN, F. S. III. The mineral nutrition of wild plants revisited: are evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, v. 30, p. 1–67, 2000.

ALBERT, C. H. Intraspecific trait variability matters. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, 7–8, 2015.

ALBERT, C.H. et al. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, p. 217–225, 2011.

ALBERT, C. H. et al. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal Ecology**, v. 98, p. 604–613, 2010.

AMLIN, G.; SURATMAN, M. N.; ISA, N. N. M. Anthropogenic impacts on forest regeneration: Challenges and the way forward. In: **Symposium on Business, Engineering and Industrial Applications**. Bandung, Indonésia: ISBEIA. 2012. p. 158–162.

ANDRAE, F.H. **Ecologia florestal**. Universidade Federal de Santa Maria/Centro de Ciências Rurais, Santa Maria. 1978. 121 p.

APG IV. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1–20, 2016.

BARALOTO, C. et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1338–1347, 2010.

BAZZAZ, F. A.; CARLSON, R.W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. **Oecologia**, v. 54, p. 313–316, 1982.

BOUCHET, D. C. et al. Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes. **Applied Vegetation Science**, v. 20, p. 376–387, 2017.

BOUKILI, V. K.; CHAZDON, R. L. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 37–47, 2017.

BRADSHAW, A.D. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? **New Phytologist**, v. 170, p. 244–248, 2006.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, p. 717–74, 2003.

CAPERS, R. S. et al. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal Ecology**, v. 93, p. 1071-1084, 2005.

CARDOSO, G. L.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Camb. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 131–140, 2003.

CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. **Ecological Applications**, v. 26, p. 174–189, 2016.

CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 1453–1463, 2012.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. Foliar pH as a new plant trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types? **Oecologia**, v. 147, p. 315–326, 2006.

CORNWELL, W. K; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in Coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109-126, 2009.

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

COUTINHO, R. Q. et al. Características climáticas, geológicas, geomorfológicas e geotécnicas da Reserva Ecológica de Dois Irmãos. In: MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; PÔRTO, K. C. (Orgs.). **Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil)**. Recife: Editora Universitária da UFPE. 1998. p. 21–50.

CURRAN, T.J. Wood density predicts plant damage and vegetative recovery rates caused by cyclone disturbance in tropical rainforest tree species of north Queensland, Australia. **Austral Ecology**, v. 33, p. 442–450, 2008.

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

CHAVE, J. et al. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. **Ecological Applications**, v. 16, p. 2356–67, 2006.

CHAVE, J. Measuring wood density for tropical forest trees. **A field manual for the CTFs sites**. p. 7: 1–6. 2005. Ed. Atmed, Toulouse, France.

CHAZDON, R. L. et al. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession. **Biotropica**, v. 42, p. 31–40, 2010.

CHAPIN, F. S III. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 233–260, 1980.

CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, p. 273–289, 2007.

CHAZDON, R. L. et al. Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. In: CHAZDON, R.L., MULKEY, S.S., SMITH, A.P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Editora Chapman & Hall. 1996. p. 17-50.

CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, p. 760-766, 1991.

CHEVIN, L. M.; HOFFMANN, A. A. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, 20160138, 2017.

CUTLER, D. F. Variation in root wood anatomy. In: BAAS, P.; BOLTON, A. J.; CATLING, D. M. (Ed.). **Wood structure in biological and technological research**. The Netherlands: Leiden University, 1976. p. 143-156. (Leiden Botanical Series, 3).

CRAWLEY, M. J. **The R Book**. Chichester, Inglaterra: John Wiley & Sons Ltd, 2012. 975 p.

DE DEYN, G. B. et al. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. **Ecology Letters**, v. 11, p. 516–531, 2008.

DORN, L. A. et al. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. **Evolution**, v, 54, p. 1982–1994, 2000.

DONOVAN, L.A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, p. 88–95, 2011.

EISSENSTAT, D. Root structure and function in an ecological context. **New Phytologist**, v. 148, p. 353–354, 2002.

ENQUIST, B.J. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. **Nature**, v. 401, p. 907–911, 1999.

FERNANDES, H. A. C. **Dinâmica e distribuição de espécies arbóreas em uma floresta secundária no domínio da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV, 1998. 90 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa, 1998.

FORTUNEL, C.; FINE, P. V. A.; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 26, p. 1153–1161, 2012.

FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. **Gap Light Analyzer - GLA**, version 2.0. Burnaby, Canadá: Simon Fraser University, 1999. 40 p.

FREITAS, M. A.; COSTA, F.; MORAIS, A. 2011. Manual de instalação parcelas RAPELD: Protocolo de instalação de parcelas terrestres. **INPA**. Disponível em: <http://ppbio.inpa.gov.br/manuais>. Acesso em: 05 de setembro de 2017.

FRESCHET, G. T. et al. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 362–373, 2010.

FRESCHET, G.T. et al. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. **Journal of Ecology**, v.101, p. 943–952, 2013.

GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 105, p. 1–7, 2012.

GILMAN et al. Recovery of floristic diversity and basal area in natural forest regeneration and planted plots in a Costa Rican wet forest. **Biotropica**, v. 48, p. 798–808, 2016.

GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p.63–92, 1988.

GONZALEZ, A.; LOREAU, M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 393–414, 2009.

GOULART, S. L. **Características anatômicas, químicas e densidade do barbatimão**. 2010. 131f. Tese de Doutorado (Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira) – Universidade Federal de Lavras, Viçosa.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, v. 2014, p. 1–18, 2014.

GRATANI, L. et al. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v.20, p.549–558, 2006.

GRIME, J. P. et al. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**, v. 79, p. 259-281, 1997.

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

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Série: Manuais Técnicos em Geociências: **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**, n.1, 2 ed. Rio de Janeiro: Lato sensu televirtuais, 2012. 271 p.

JOPPA, L. N.; PFAFF, A. Global protected area impacts. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, p. 1633–1638, 2010.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, p. 1463–1464, 2010.

KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis**: a practical approach. London: Belhaven Press, 1992. 263 p.

KRAFT, N.J.B.; ACKERLY, D.D. The assembly of plant communities. In: Monson, R. (Ed) **The Plant Sciences: Ecology and the Environment**. New York: Springer. 2014. p.67–88.

LASKY, J. R. et al. Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. **Journal Ecology**, v. 101, p. 722–733, 2013.

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, p. 1440–1452, 2012.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, p. 545–556, 2002.

LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, p. 608–617, 2009.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, p. 386–398, 2010.

LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, p. 107–138, 1989.

LICHTENTHALER, H. K. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Research**, v. 2, p. 115–141, 1981.

LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow 34 for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, v.26, 35 p.1605–1616, 2012.

LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are 40 similar but differ in their consequences for succession. **Plos One**, v.10: e0123741. 2015.

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

LUSK, C. H. et al. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. **Functional Ecology**, v. 22, p. 454–459, 2008.

MACHADO, I.C.S.; BARROS, M.; SAMPAIO, E. V. S. B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68, 1997.

MAGNUSSON, W. E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 2, p. 1–6, 2005.

MALHI, Y. et al. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. **New Phytologist**, v. 214, p. 1019–1032, 2016.

MARTINEZ-VILALTA, J. et al. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 1462–1475, 2010.

MARGALEF, R. **Ecologia**. Barcelona, 1989. 951 p.

MASSOCA, P. E. S. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, p. 235-250, 2012.

McCORMACK, M. L. et al. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. **New Phytologist**, v. 195, p. 823–31, 2012.

McCUNE, B.; MEFFORD, M. J. **PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data**. Version 6. Glenden Beach, Estados Unidos da América, 2011. 57 p.

MEGURO, M. **Métodos em ecologia vegetal**. Universidade de São Paulo - Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia Geral, 1994. 118 p.

MEINERS, S. J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154–164, 2015.

MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 93, p. 2397–2406, 2012.

MENGE, D. N. L.; CHAZDON, R. L. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing treethrough succession in Costa Rican rainforests. **New Phytologist**, v. 209, p. 965–977, 2016.

MOMMER, L.; WEEMSTRA, M. The role of roots in the resource economics spectrum. **New Phytologist**, v. 195, p. 725–7, 2012.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, p. 867–876, 2010.

MUSCARELLA et al. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 283–294, 2016.

NASCIMENTO, H. E. M. et al. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, p. 625–634, 2005.

NICOTRA, A.B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 684–692, 2010.

NICOTRA, A. B. et al. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, p. 1908–1926, 1999.

NYGREN, M.; KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth. and *Betula pubescens* Ehrh. **Forest Ecology and Management**, v.7, p. 119–132, 1984.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **PNAS**, v. 112, p. 8013–8018, 2015.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: editora interamericana, 1996. 434 p.

OLDEMAN, R.A.A. **Forest Elements of Silvology**. Berlin: Springer-Verlag. 1990, 624 p.

ONODA, Y. et al. Global patterns of leaf mechanical properties. **Ecology Letters**, v. 14, p. 301–312, 2011.

PÉREZ-RAMOS, I. M. et al. Evidence for a ‘plant community economics spectrum’ driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 1315–1327, 2012.

PERNAMBUCO. Decreto nº 40.547, de 28 de março de 2014. Amplia os limites da unidade de conservação Parque Estadual de Dois Irmãos. **Diário Oficial do Estado de Pernambuco**, 2014.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p.167–234, 2013.

PICKETT, S.T; OSTFIELD, R.S. The shifting paradigm in ecology. In: KNIGHT, R.L. & BATES, S.F. **A new century for natural resources management**. Washington, D.C.: Island Press, p. 261–278, 1995.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytology**, v. 182, p. 565–588, 2009.

POORTER, L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New Phytologist**, v. 181, p. 890–900, 2009.

POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, v. 89, p. 1908-1920. 2008.

PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. A. Cuantificación de la diversidad funcional. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. In: CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J. A. (Eds.). Turrialba, Costa Rica: CATIE. 2011. p. 33–44.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016. Disponible em: <<http://www.R-project.org/>>.

RAMÍREZ-VALIENTE, J. A. et al. Understanding the importance of intrapopulation functional variability and phenotypic plasticity in *Quercus suber*. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, p. 1–11, 2015.

RÉJOU-MÉCHAIN, M. et al. Using repeated small-footprint lidar acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. **Remote Sensing of Environment**, v. 169, p. 93–101, 2015.

REICH, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275–301, 2014.

REICH, P.B. et al. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. **Ecology Letters**, v. 11, p. 793–801, 2008.

RIVA, E. G. et al. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 187–199, 2016.

RODERICK, M. L. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. **Functional Ecology**, 14, 244–251, 2000.

RÔÇAS, G. et al. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v. 11, p. 469–473, 1997.

ROCHA, M. R. et al. Functionally similar species have similar dynamic. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 1453–1459, 2011.

ROZENDAAL, D. M. et al. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, p. 207–216, 2006.

ROUMET, C. et al. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. **New Phytologist**, v. 170, p. 357–368, 2006.

RUSSO, S. E. et al. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 192–203, 2008.

SILVA, M. A. M. et al. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, n. 3, p. 761–770, 2017.

SIEFERT, A. Incorporating intraspecific variation in tests of trait based community assembly. **Oecologia**, v. 170, p. 767–775, 2012.

SIEFERT, A. et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. **Ecology Letters**, v. 18, p. 1406–1419, 2015.

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

SUDING, K. N. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v. 14, p. 1125–1140, 2008.

SCHLICHTING, C. D.; WUND, M. A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: na assessment of evidence for genetic accommodation. **Evolution**, v. 68, p. 656–672, 2014.

SCHLEICHER, A. et al. Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? **Preslia**, v. 83, p. 347–370, 2011.

SLIK, J. W. F. et al. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 50–60, 2010.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 451–459, 2007.

STRAUS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G.P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, v. 81, p. 1582–1591, 1994.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 537–542, 2000.

TRINDADE, M.B. et al. Fragmentation of the Atlantic rainforest in the Northern coastal region of Pernambuco, Brazil: recent changes and implications for conservation. **Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability**, v. 2, p. 5-13, 2008.

TRUGILHO, P. F. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v. 20, p. 307–319, 1990.

TRZYNA, T. **Global Urbanization and Protected Areas**. Sacramento, Estados Unidos da América: Californian Institute of Public Affairs, 2007. 542p.

VAN KLEUNEN, M.; FISCHER, M. “Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants”. **New Phytologist**, v. 166, p. 49–60, 2005.

VALVERDE-BARRANTES, O. J. et al. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. **Functional Ecology**, v. 29, p. 796–807, 2015.

VALLADARES, F. et al. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. **Ecology Letters**, v. 17, p. 1351–1364, 2014.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.

VALLADARES F. et al. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**, v. 94:1103–1116, 2006.

VALLADARES, F. et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, p. 1925–1936, 2000.

VENEKLAAS, E. J.; POORTER, L. Carbon partitioning strategies of tropical tree seedlings in contrasting light environments. In: **Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences**. LAMBERS, H.; POORTER, H.; VAN VUUREN, M. M. I. (eds.). Leiden, Alemanha: Backhuys Publishers. 1998. p. 337–361.

VENTUROLI, F. et al. Regime de luz em uma floresta estacional semidecídua sob manejo, em pirenópolis, goiás. **Revista Árvore**, v.36, p. 1135–1144, 2012.

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

VOLIS, S. et al. Role of phenotypic plasticity and population differentiation in adaptation to novel environmental conditions. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 3818–3829, 2015.

WALKER L. R, et al. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 725-736, 2010.

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

WEEMSTRA, M. et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. **New Phytologist**, v. 211, p. 1159–1169, 2016.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 609–620, 1999.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S.W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, p. 2098–2100, 2008.

WESTOBY, M; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends Ecology**, v.21, p.261-268, 2006.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125–159. 2002.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant Soil**, v. 199, p. 213–227, 1998.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p. 609–620, 1999.

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

WRIGHT, I.J. et al. Relationships among major dimensions of plant trait variation in 7 Neotropical forests. **Annals of Botany**, v. 99, p. 1003–1015, 2007.

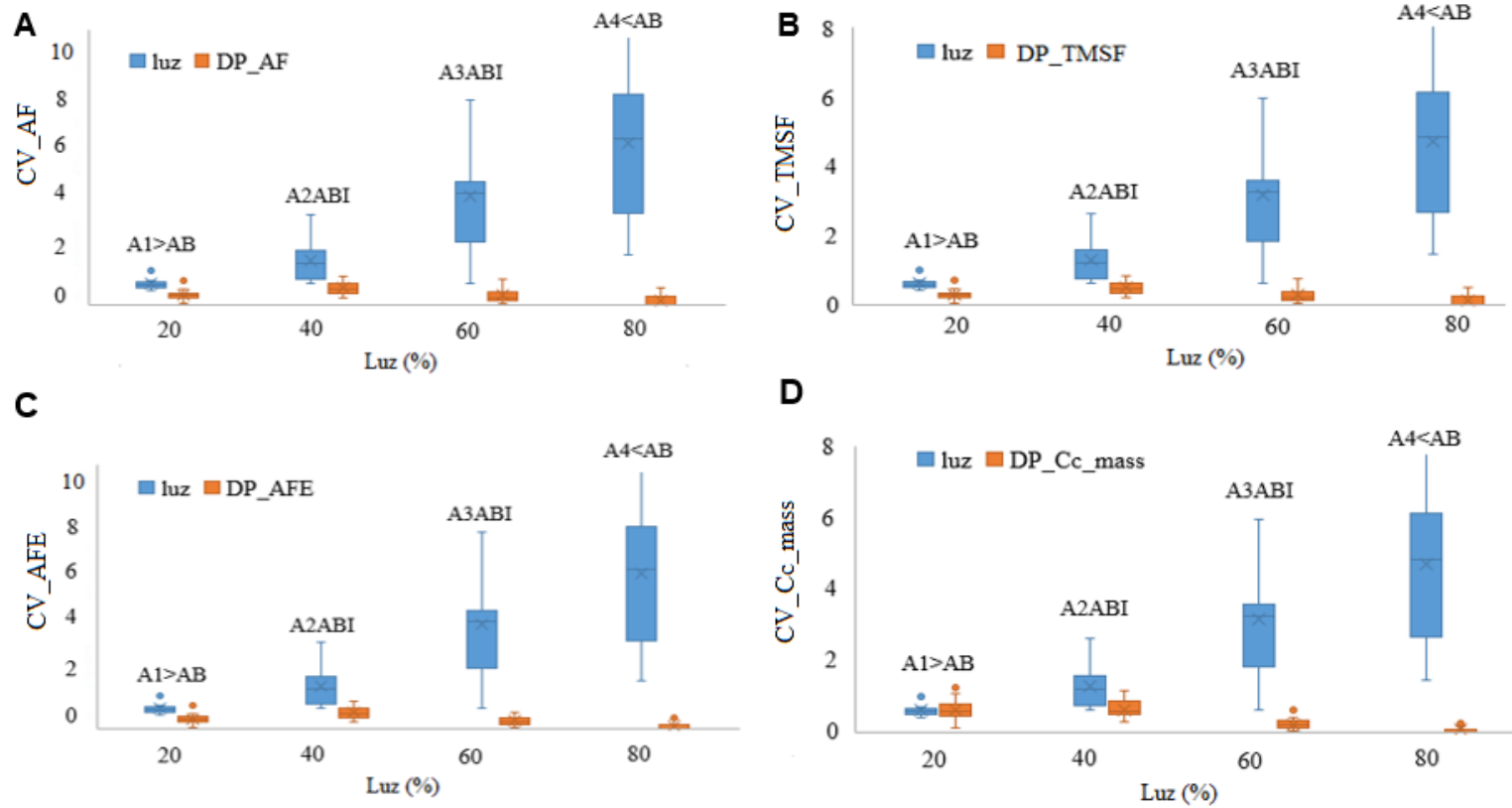
WRIGHT, I. J. et al. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. **Physiologia Plantarum**, v. 127, 445–456, 2006.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.

ZUNZUNEGUI, M. et. al. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities. **Plant Ecology**, v. 212, p. 127–142, 2011.

APÊNDICE

Apêndice. Porcentagens de luz e coeficiente de variação das características foliares nas quatro áreas de um fragmento de floresta tropical urbana. A - área foliar, B – teor de matéria seca foliar, C – área foliar específica e D – conteúdo de clorofila. A1_{>AB} (área com maior área basal), A2_{ABI} (área basal intermediária), A3_{<AB} (área basal intermediária) e A4_{<AB} (área com menor área basal).



Fonte: Leite (2018)