

JORCELY GONÇALVES BARROSO

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA
CAATINGA DO NORDESTE BRASILEIRO**

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Fevereiro - 2017

JORCELY GONÇALVES BARROSO

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA
CAATINGA DO NORDESTE BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ciências Florestais, da Universidade Federal Rural
de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários
à obtenção do grau de Doutor em Ciências Florestais.
Área de Concentração: Ecologia e Conservação de
Ecossistemas Florestais

ORIENTADORA: Prof^ª. Dr^ª. Maria Jesus Nogueira Rodal
CO-ORIENTADOR: Prof^º. Dr^º. André Luiz Alves de Lima

RECIFE
Pernambuco – Brasil
Fevereiro – 2017

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

B277e Barroso, Jorcely Gonçalves
Estratégias funcionais de plântulas de espécies lenhosas da
caatinga do nordeste brasileiro / Jorcely Gonçalves Barroso. – 2017.
74 f. : il.

Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.

Coorientador: André Luiz Alves de Lima.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais,
Recife, BR-PE, 2017.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Alocação de biomassa 2. Caatinga 3. Plasticidade fenotípica
4. Tratamento de luminosidade I. Rodal, Maria Jesus Nogueira,
orient. II. Lima, André Luiz Alves de, coorient. III. Título

CDD 634.9

JORCELY GONÇALVES BARROSO

**ESTRATÉGIAS FUNCIONAIS DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES LENHOSAS DA
CAATINGA DO NORDESTE BRASILEIRO**

APROVADA em 22/02/2017

Banca Examinadora

Prof. Dr Cleber Ibraim Salimon
Universidade Estadual da Paraíba

Prof^a. Dra. Dilosa Carvalho de Alencar Barbosa
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Everardo V. S. B. Sampaio
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a Dra. Isabelle Maria Jacqueline Meunier
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Orientadora:

Prof^a. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal
Universidade Federal Rural de Pernambuco

RECIFE - PE
Fevereiro - 2017

A minha mãe (*in memoriam*),
que mesmo diante do improvável,
ousou sonhar

DEDICO

AGRADECIMENTO

A Universidade Federal do Acre pela liberação.

A Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais pela estrutura física e de pessoal, professores e funcionários.

A FACEPE pelo financiamento desse projeto e concessão de bolsa de estudo.

Aos meus orientadores, Maria Jesus Nogueira Rodal e André Luiz Alves de Lima, que não mediram esforços para realização desse trabalho.

Aos professores André Laurênio de Melo e Thieres George Freire da Silva ambos da UFRPE, Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST), pelas conversas e por ceder o uso do laboratório e equipamentos.

A dona Maria que tão gentilmente me recebeu na sua casa durante o período de coleta de dados.

Aos (ex)alunos da UAST, Maria Teles, Michele, Miqueias, Rafaela, Claudiana, Larissa, Elenice que se dispuseram a me auxiliar, na montagem e manutenção do experimento.

A Adão Pereira de Lima pela amizade e companheirismos em todas as fases do experimento.

Aos vigilantes da UAST que inúmeras vezes passaram pelo local do experimento para verificar se estava tudo bem.

A Cleuma, Thiêgo, Gerlane e Amanda pela amizade e apoio durante esses anos.

Aos meus pais (*in memoriam*) Maria Cely Gonçalves Barroso e João Jorge Barroso, pelos inúmeros sacrifícios que permitiram que eu chegasse até aqui.

A minha família, Florzinha e Philipe companheiros de todas as horas, minhas irmãs Jorciany e Lucely e aos meus sobrinhos Karoline, Filipe e Victor por compreenderem minha ausência em vários momentos da vida deles, e Lila, por todo carinho a mim dedicado.

Este trabalho é resultado da colaboração e apoio de muitas pessoas, que graças a minha ingrata memória, não consegui citar todas. Mas a todos que direta ou indiretamente contribuíram para realização desse trabalho, minha gratidão.

BARROSO, Jorcely Gonçalves. **Estratégias funcionais de plântulas e da regeneração de espécies lenhosas da caatinga do nordeste brasileiro**. Recife, PE: UFRPE, 2017. Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientador: Prof^o. Dr^o. André Luiz Alves de Lima

RESUMO

A luz é um recurso determinante ao crescimento e à sobrevivência das plantas, mesmo em ambientes onde esse recurso não é necessariamente limitante, como nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. O efeito do gradiente de luminosidade nos traços relacionados a captura de recursos e sua plasticidade adaptativa para espécies da caatinga ainda não são conhecidos. O objetivo desse trabalho foi investigar a influência do gradiente de luminosidade nos traços morfológicos e alocaçionais em plântulas de 10 espécies lenhosas, amplamente distribuídas no semiárido brasileiro. As espécies apresentam uma vasta combinação de traços fenológicos, potencial hídrico e densidade da madeira. Testou-se as hipóteses: 1) a plasticidade na área foliar específica (AFE) está relacionada positivamente a taxa de crescimento relativo (TCR), sendo, portanto, adaptativa (capítulo 1); 2) o efeito do gradiente de luminosidade resulta em variação coordenada entre os traços das raízes e das folhas (capítulo 2). O experimento, montado no município de Serra Talhada, PE, foi composto pelos tratamentos 100%, 60% e 30% de luz, tendo as plântulas ficado por 120 dias regadas três vezes por semana com base na evapotranspiração de referência. Foram mensurados 15 traços morfológicos e alocaçionais, conhecidos por responder à variação na disponibilidade de luz. A TCR não foi correlacionada com a plasticidade na AFE, mas com a plasticidade na alocação de biomassa no caule e nas raízes. As maiores TCR foram observadas em plântulas de espécies decíduas com madeira de alta densidade e as menores nas espécies sempre verde. As espécies que responderam significativamente ao gradiente de luz foram *Bauhinia cheilantha* que cresceu mais rapidamente a 60% de luz, e *Cynophalla flexuosa*, com menor desempenho a 30% de luz. Não houve variações coordenadas entre os traços foliares e radiculares ao longo do gradiente de luz. As espécies não diferiram quanto ao comprimento radicular específico, embora com diferenças significativas entre comprimento radicular total e massa seca das raízes. Portanto, nenhuma das hipóteses foi confirmada. Os resultados revelam uma complexa ligação entre os traços foliares e radiculares, com grande diversidade de mecanismo possibilitando a coexistência, e com a plasticidade neutralizando grande parte da diferenciação de nicho. Os resultados sugerem que a plasticidade nos traços das raízes e do caule pode ser importante para lidar com a sombra e com a seca, provavelmente relacionada a capacidade da espécie em lidar com a variação na disponibilidade desses recursos.

Palavras-chave: Caatinga; espectro econômico das raízes; gradiente de luminosidade; plasticidade fenotípica.

BARROSO, Jorcely Gonçalves. **Seedling and sapling functional strategies in Caatinga woody species of Northeast Brazil**. Recife, PE: UFRPE, 2017. Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientador: Prof^o. Dr^o. André Luiz Alves de Lima

ABSTRAT

Light is a determining resource to seedlings growth and survival, even in environments where light is not necessarily limiting, such as in Seasonally Dry Tropical forests. The effect of light gradient in traits related to resource acquisition and adaptive plasticity in Caatinga's woody species are not known. This study aimed to investigate the influence of a light gradient in morphological and allocational traits in seedlings of ten woody species, widely distributed in semiarid Northeast Brazil. These species represent a vast combination of phenologic traits, water potential and wood density. We tested the following hypotheses: 1) specific leaf area (SLA) plasticity responds positively to relative growth rate (RGR), therefore being adaptive (Chapter One); 2) the effect of light gradient results in a coordinated variation among root and leaf traits (Chapter Two). The experiment was carried in Serra Talhada, PE and was comprised of three treatments, 100%, 60% e 30% light, where seedlings were watered three times a week, based on local evapotranspiration. We evaluated nine morphological and allocational traits, known for responding to light availability changes. RGR was not correlated with plastic to SLA, but was with plastic to biomass allocation to roots and stem. The greatest RGR were observed in high wood density deciduous species and the lowest RGR were observed in evergreen species. The species which responded significantly to light gradient were *Bauhinia cheilantha* which grew faster at 60% light, and *Cynophalla flexuosa*, with the slowest growth at 30% light. There was no coordinated variation between root and leaf traits and light gradient. Species did not differ in specific root length, although there were some significant difference between total root length and root dry mass. Therefore, none of our hypotheses were confirmed. Such results reveal a complex relation among leaves and roots traits, with a diversity of mechanisms allowing the coexistence of species and with plasticity neutralizing a great part of niche differentiation. Also, our results suggest that root and stalk traits plasticity could be important for shade tolerance, probably related to species capacity to deal with heterogeneity in resource availability.

Keywords: Caatinga; root economics spectrum; light gradient; phenotypic plasticity

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRAT	vi
1. INTRODUÇÃO GERAL	8
2. REVISÃO DE LITERATURA	10
2.1 Plasticidade	10
2.2 Efeito da luz	12
2.3 Alocação de biomassa.....	16
CAPÍTULO 1: PLASTICIDADE FENOTÍPICA NA ALOCAÇÃO DE BIOMASSA DETERMINA O CRESCIMENTO COMO RESPOSTA À DISPONIBILIDADE DE LUZ EM ESPÉCIES LENHOSAS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	20
1. INTRODUÇÃO.....	20
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.2 Traços mensurados	24
2.3 Análise dos dados e índice de plasticidade	25
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	25
3.1 Plasticidade fenotípica	34
4. CONCLUSÃO.....	39
CAPÍTULO 2: EFEITO DA LUMINOSIDADE NA COORDENAÇÃO E ESTRATÉGIAS DE ALOCAÇÃO DE BIOMASSA ENTRE FOLHAS E RAÍZES DE ESPÉCIES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO	40
1. INTRODUÇÃO.....	40
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	41
2.1 Desenho experimental.....	41
2.2 Traços analisados	42
2.3 Análise dos dados	43
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
4. CONCLUSÃO.....	52
CONSIDERAÇÕES FINAIS	53
REFERÊNCIAS	54
APÊNDICE	71

1. INTRODUÇÃO GERAL

As plântulas estão sempre sujeitas a alta mortalidade, especialmente em ambientes com alta irradiação e baixa disponibilidade hídrica (FACELLI, 2008), como nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS, BLASCO et al., 2000). Cerca de 97% dos remanescentes dessas florestas estão seriamente ameaçadas por atividades antrópicas e mudanças climáticas globais (MILES et al., 2006). Assim, investigar a regeneração das espécies lenhosas desse ambiente é crucial para restauração dessas florestas (VIEIRA; SCARIOT, 2006).

O percentual de radiação fotossinteticamente ativa (PAR - Photosynthetically active radiation) que chega no chão em uma área da Caatinga (Floresta Sazonalmente Seca, MILES et al., 2006), varia de 34% a 49% no verão e 26% a 13% no inverno (Barroso et al. dados não publicados). As diferenciações espaciais e temporais na interceptação de luz são decorrentes da arquitetura das copas, da morfologia e fenologia das folhas (WERNER et al., 2001), da riqueza de espécies que compõem as manchas (JUCKER et al., 2015) e do processo de sucessão (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). Assim, o microclima abaixo das copas é altamente heterogêneo e substancialmente diferente das áreas abertas comparáveis, mesmo quando a densidade das folhas na copa é baixa, transformando a floresta em um mosaico de microclimas (VON ARX et al., 2013). Logo, a variação na disponibilidade de luz influencia e a biodiversidade e produtividade dos ecossistemas (ISHII et al., 2004; JUCKER et al., 2015).

As plantas são expostas a algum grau de sombreamento durante sua ontogenia (VALLADARES; NIINEMETS, 2008), de forma que a composição de espécies dentro de uma comunidade é regida por adaptações ecológicas e fisiológicas para diferentes níveis de luz, por meio de um ajuste fenotípico (SULTAN, 1987). O valor potencial desse ajuste é chamado de plasticidade fenotípica, sendo definido como a “capacidade de genótipos individuais de expressar diferentes fenótipos, alterando, por exemplo, morfologia ou fisiologia, em resposta a mudanças nas condições ambientais” (STRAND; WEISNER, 2004).

A plasticidade pode ser de três tipos: 1) adaptativa, na qual é esperado que o mesmo genótipo seja bem-sucedido em diferentes condições (CHAPIN et al., 1993, ver HAMANN et al., 2016); 2) neutra (não adaptativo, GHALAMBOR et al., 2007), onde não existe relação entre a plasticidade fenotípica e o melhor desempenho (ver SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006a); 3) negativa, na qual a plasticidade no traço influencia negativamente o desempenho das espécies (ver GODOY et al., 2012). As respostas variam com a espécie, traço analisado e com o fator ambiental (MATESANZ; VALLADARES, 2014).

A área foliar específica diminui com o aumento da disponibilidade de luz (POORTER et al., 2009; STERCK et al., 2013; DEVANEY et al., 2015; LIU et al., 2016). Como a planta altera o investimento em biomassa, morfologia das folhas, caule e raízes para aquisição ideal desse recurso, ainda não está claro (POORTER; RYSER, 2015; FRESCHET et al., 2015).

Acima do solo, a captura de recursos é expressa pelo espectro econômico das folhas (WRIGHT et al., 2004). Em uma extremidade do eixo estão as espécies com estratégia aquisitiva, com baixo investimento de massa seca por área (alta área foliar específica, AFE), mas com folhas com baixa longevidade; no outro extremo, espécies com estratégia conservativa, com alto investimento de massa seca por área (baixa AFE), mas folhas com alta longevidade (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT et al., 2005).

Abaixo do solo, as raízes finas (< 2 mm) são as responsáveis pela absorção de recursos (KONG et al., 2016). Reich (2014) propôs a existência de um espectro econômico para raízes similar ao das folhas. O autor baseou-se na expectativa de que espécies cujas folhas apresentam alta capacidade de aquisição de recursos (alta AFE) exigem raízes com alta capacidade de aquisição de água e de nutrientes (alto comprimento radicular específico, CRE) e o contrário é esperado para espécies com estratégia conservativa (baixo CRE). Logo, os traços das folhas e de raízes seriam positivamente correlacionados (REICH, 2014). No entanto, não existe consenso sobre a variação coordenada entre os órgãos responsáveis pela aquisição de recurso acima (folhas) e abaixo do solo (raízes finas) (ver PRIETO et al., 2015; WEEMSTRA et al., 2016).

Investigar a plasticidade adaptativa das plântulas e a existência de uma relação coordenada entre traços das folhas e das raízes, ao longo do gradiente de luminosidade, pode ajudar a compreender e fazer previsões sobre o crescimento e a sobrevivência das espécies a medida que o ambiente vai mudando ao longo do processo de sucessão. Esta é uma importante ferramenta a ser incorporada nos protocolos de restauração de florestas sazonalmente secas.

Este trabalho teve como objetivo investigar a influência do gradiente de luminosidade (100%, 60% e 30% de luz) nos traços morfológicos e alocaçionais em plântulas de 10 espécies lenhosas amplamente distribuídas no semiárido brasileiro. Testaram as hipóteses: 1) a plasticidade na área foliar específica está relacionada positivamente a taxa de crescimento relativo, sendo, portanto, adaptativa (capítulo 1); 2) o efeito do gradiente de luminosidade resulta em variação coordenada entre os traços das raízes e das folhas (capítulo 2).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Plasticidade

A “capacidade de genótipos individuais de expressar diferentes fenótipos, alterando, por exemplo, morfologia ou fisiologia, em resposta a mudanças nas condições ambientais” é chamada de plasticidade fenotípica (STRAND; WEISNER, 2004). Esse ajuste ao ambiente pode ocorrer por meio da alteração na alocação de massa nas folhas, caules e raízes, e/ou alterando a morfologia e/ou anatomia de cada um desses órgãos (POORTER; RYSER, 2015).

Alocação pode ser quantificada como a fração de massa investida em folhas (massa a seca das folhas/massa seca total), caules (massa seca do caule / massa seca total) e raiz (massa seca da raiz/massa seca total) (POORTER; RYSER, 2015). A morfologia pode ser expressa em termos de área foliar específica (área foliar total/massa seca da folha); comprimento específico do caule (comprimento do caule/massa seca do caule) e comprimento radicular específico (comprimento total de raízes/massa seca das raízes) (POORTER; RYSER, 2015).

Poorter et al. (2012) em uma meta análise com diversos grupos de plantas, sugeriram que elas geralmente são menos capazes de ajustar a alocação de biomassa do que alterar a morfologia do órgão. Os mecanismos que regulam a alocação não estão claros, sendo que a identidade da espécie e as condições ambientais influenciam os mecanismos. Por exemplo, Valadares et al. (2002), em um gradiente de luminosidade, observaram maior plasticidade morfológica em *Fagus sylvatica* do que em *Quercus robur*, enquanto o inverso foi verdadeiro para os traços fisiológicos e anatômicos (densidade estomática, espessura epidérmica e área de troca de parênquima). Sánchez-Gómez et al. (2006b) verificaram que em resposta a diferença de irradiância, *Pistacia lentiscus* apresentou maior plasticidade geral (morfológica e fisiológica) que as quatro espécies do gênero *Quercus*, o contrário do que foi observado para a disponibilidade de água (para mais exemplos ver SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2008; FRESCHET et al., 2013; MATESANZ; VALLADARES, 2014).

A plasticidade fenotípica é um dos principais modos de adaptação em plantas, seja em nível individual, amortecendo as mudanças ambientais ao longo da sua ontogenia, ou a nível de população, permitindo colonizar e se estabelecer em diversos habitats e, portanto, influenciar a amplitude ecológica de uma espécie (MATESANZ; VALLADARES, 2014).

Ambientes propensos a mudanças imprevisíveis, como as florestas secas, favorecem uma expressão fenotípica reduzida, denominada canalização genética, produto da redução da variação fenotípica hereditária disponível para seleção natural (KAWECKI, 2000). Contudo, a

canalização não exclui a plasticidade, já que nenhuma espécie pode persistir sem qualquer regulação às mudanças ambientais (LEVY; SIEGAL, 2012). Sánchez-Gómez et al. (2008) estudando plântulas de oito espécies arbóreas de clima mediterrânico, em quatro níveis de irradiância, observaram baixa plasticidade e alta canalização para os traços alocaçionais e o inverso para os traços morfológicos. A promoção simultânea da canalização e da plasticidade tem sido classificada como adaptativa (DEBAT; DAVID, 2001), aumentando a aptidão média do indivíduo em um ambiente altamente imprevisível (MATESANZ; VALLADARES, 2014).

Se a plasticidade é mesmo adaptativa, é esperado que o mesmo genótipo seja bem-sucedido em diferentes condições (CHAPIN et al., 1993). Por exemplo, Gimeno et al. (2009) observaram que plântulas de seis populações *Quercus ilex* aclimatadas a contrastantes condições ambientais não diferiram quanto a suas altas taxas de tolerância ao calor e ao frio.

Evidência de plasticidade adaptativa para área foliar específica (AFE) foram observadas por Hamann et al. (2016) para gramínea *Poa alpina*, aclimatada a diferentes microclimas, influenciando positivamente a biomassa reprodutiva. No entanto, em uma recente meta análise, Liu et al. (2016) não observaram qualquer evidência que a maior plasticidade da AFE tenha contribuído para o aumento da biomassa, pelo contrário, espécies com alta plasticidade foram menos capazes de manter a biomassa sob sombra. Assim, algumas das mudanças plásticas na AFE, antes pensada como adaptação da espécie, pode simplesmente refletir respostas passivas ao ambiente (LIU et al., 2016). Mas esses autores afirmaram que são necessários mais estudos para se chegar a uma conclusão definitiva.

Assim, nem toda plasticidade é adaptativa. Godoy et al. (2012), estudando 17 pares de espécies nativas e exóticas, filogeneticamente relacionadas, em um gradiente de nutrientes e luz, observaram que a plasticidade na eficiência fotossintética influenciou positivamente a biomassa e a sobrevivência das espécies exóticas e negativamente as das espécies nativas (plasticidade mal adaptativa; para outros exemplos ver VAN KLEUNEN; FISCHER, 2005, LIU et al., 2016)

A plasticidade pode ainda ter efeito neutro (não adaptativo; GHALAMBOR et al., 2007). Sánchez-Gómez et al. (2006a) não encontraram relação entre plasticidade fenotípica e o desempenho sob seca para quatro espécies arbóreas de clima mediterrânico.

A plasticidade mal (ou não) adaptativa pode ser decorrente da influência de outros fatores co-ocorrentes (por exemplo, água e luz), ou seja, a plasticidade de um traço em relação a um fator pode ser influenciada por uma gama de valores de outro fator (VALLADARES; GIANOLI, 2007). Maestre et al. (2007) observaram que a alta disponibilidade de nutrientes

provocou maior plasticidade na biomassa das espécies *Lolium perene* e *Plantago lanceolata*, enquanto para *Holcus lanatus* esse resultado só foi observado quando somado a alta concentração de CO₂. Amissah et al. (2015) estudaram a plasticidade nos traços morfológicos e fisiológicos de 24 espécies de árvores tropicais de diferentes ambientes (floresta chuvosa, temperada e seca) quanto a tolerância a seca (irrigadas e não irrigadas) e a sombra (5% e 20% de luz) e observaram que os indivíduos sob constante irrigação e 20% de luz apresentaram maior plasticidade que submetidos aos outros tratamentos, mas a plasticidade não estava relacionada à maior taxa de crescimento relativo.

Vários estudos têm demonstrado que a plasticidade pode neutralizar a diferenciação interespecífica. Por exemplo, Sterck et al. (2013) observaram que a plasticidade neutralizou grande parte da separação do nicho para mudas de 1,5 anos de 15 espécies de *Psychotria* em três níveis de luz. Padilla et al. (2007) verificaram que independentemente da tolerância a seca e do tamanho da semente em condições de reduzida quantidade de água, as espécies lenhosas de clima mediterrânico *Genista umbellata*, *Lycium intricatum* e *Retama sphaerocarpa* não diferiram quanto ao crescimento radicular.

Resumindo, as respostas plásticas variam segundo a espécie, o traço analisado, o fator abiótico e a interação entre fatores, podendo neutralizar a diferenciação interespecífica e ser reduzida em habitats que experimentam mudanças ambientais imprevisíveis. De forma que fenótipos que apresentam alta canalização (menor plasticidade), podem ser mais vulneráveis a mudanças ambientais (VALLADARES; GIANOLI, 2007)

2.2 Efeito da luz

O percentual de radiação fotossinteticamente ativa (PAR - Photosynthetically active radiation) que chega no chão em florestas estacionais decíduas varia de 2% a 4% no verão e 20% a 68% no inverno (RENAUD et al., 2011), enquanto em uma floresta sazonalmente seca, chega a menos de 10% do pleno sol, provocando alta heterogeneidade espaço-temporal das condições ambientais, especialmente durante a estação chuvosa (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). Além da mudança sazonal na disponibilidade de luz, essa variação ocorre em questões de minutos dentro das manchas de vegetação e ao longo dos anos devido ao processo de sucessão (CHAZDON, 1988)

As diferenciações espaciais e temporais na disponibilidade de luz são decorrentes da arquitetura das copas, da morfologia e da fenologia das folhas (WERNER et al., 2001), e da riqueza de espécies que compõem as manchas (JUCKER et al., 2015), resultando na proteção

do solo contra a radiação solar direta, diminuindo a temperatura do solo e do ar (PORTÉ et al., 2004), minimizando da evapotranspiração (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011).

Como resultado, o microclima abaixo das copas é substancialmente diferente das áreas abertas comparáveis, mesmo quando a densidade das folhas na copa é baixa, transformando a floresta em um mosaico de microclimas (VON ARX et al., 2013) e influenciando a biodiversidade e a produtividade dos ecossistemas (ISHII et al., 2004; JUCKER et al., 2015). O sombreamento diminui a disponibilidade e a qualidade de luz para as plantas no sub-bosque (POORTER et al., 2009), o que torna a disponibilidade de luz um fator chave na dinâmica florestal.

Uma das formas mais citadas de aclimação à disponibilidade de luz é o ajuste da folha (POORTER et al., 2009; STERCK et al., 2013; DEVANEY et al., 2015; LIU et al., 2016). A folha é o principal órgão fotossintético e ajusta-se continuamente à disponibilidade de luz, de forma que a indução fotossintética ocorre dentro de minutos, o ajuste fotossintético em dias e as alterações morfológicas podem levar semanas ou meses (ACKERLY, 1997).

Consequentemente, há grande variação na quantidade de carbono e nutrientes por área folhar para interceptação ideal de luz, de forma que, no sol, as plantas maximizam sua capacidade fotossintética aumentando a biomassa por unidade de área foliar (POORTER et al., 2009). O superaquecimento dessas folhas é evitado por meio do resfriamento convectivo, comum em folhas de menores proporções (YATES et al., 2010), e por transpiração, que necessita de disponibilidade de água (WESTOBY; WRIGHT, 2003).

Sob condições de baixa luminosidade, o aumento da capacidade fotossintética ocorre por meio do aumento da área foliar por unidade de massa (POORTER et al., 2009). Nessas condições a planta investe mais N em clorofila que em rubisco, aumentando a captura de luz (POORTER; EVANS, 1998; BLOOMFIELD et al., 2014). Essas folhas são mais finas e menos resistentes a dissecação que as produzidas sob alta disponibilidade de luz (ROZENDAAL et al., 2006).

A relação entre área foliar e unidade de massa é chamada de área foliar específica (AFE, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, COOMBE, 1960). AFE representa o equilíbrio entre o custo de construção de uma folha e os benefícios na forma de fixação de carbono através da fotossíntese, e está relacionada à longevidade foliar, conforme o espectro econômico da folha (WRIGHT et al., 2004). Por exemplo, espécies com alta AFE têm menor custo na construção foliar e mais rápido retorno sobre o investimento, devido à baixa massa foliar por unidade de área, altas concentrações de nutrientes e altas taxas fotossintéticas por unidade de massa, porém, tem

folhas com vida útil mais curta (espécies decíduas, estratégia aquisitiva) o oposto é verdadeiro para espécies com folhas de longa duração (sempre verde, estratégia conservativa) (WRIGHT et al., 2005).

Apesar de muitas tentativas de classificação das espécies quanto as respostas ao gradiente de luz (por exemplo BUDOWSKI, 1965; DENSLOW, 1980; SWAINE; WHITMORE, 1988), frequentemente os estudos dividem as espécies apenas como tolerantes e intolerantes a sombra (ver VALLADARES et al. 2002; POORTER et al., 2009; NIINEMETS, 2010; PONS; POORTER, 2015).

Valladares et al. (2002) observaram que *Fagus sylvatica*, espécie tolerante a sombra (estratégia conservativa), é mais plástica nos traços morfológicos que *Quercus robur*, espécie adaptada a alta disponibilidade de luz (estratégia aquisitiva), que apresentou maior plasticidade nos traços anatômicos e fisiológicos. Rozendaal et al. (2006) estudaram a aclimatação de 16 traços em folhas de 36 espécies arbóreas na Bolívia em alta e baixa luminosidade, e observaram que a luz teve efeito significativo em 12 traços, mas as espécies mostraram respostas proporcionalmente semelhantes à luz, mesmo apresentando grande diferenças na tolerância à sombra. Logo, a plasticidade em um conjunto de traços anatômicos, morfológicos e fisiológicos (e também arquitetônico) possibilitam igual eficiência na captura de luz para espécies tolerantes e intolerantes à sombra (NIINEMETS, 2010).

De modo geral, existe uma tendência das espécies tolerantes à sombra apresentarem estratégias de uso conservativo de recursos, com maior investimento na estocagem de energia, tendem a ter alta plasticidade em traços morfológicos que otimizam a captura de luz (VALLADARES et al., 2002; VALLADARES; NIINEMETS, 2008; BÖHNKE; BRUELHEIDE, 2013). Já as espécies intolerantes (ou demandantes de luz) possuem maior plasticidade fisiológica (relacionada a fotossíntese, VALADARES et al., 2002), aclimatando-se rápida e eficientemente a mudanças bruscas no regime de luz (DOS ANJOS et al., 2012).

Funk; Cornwell (2013) observaram que em florestas dominadas por espécies decíduas, como a Caatinga (SAMPAIO, 1995), a simples dicotomia, decíduas-aquisitivas *versus* sempre verde-conservativas, não reflete adequadamente a variação das características funcionais das folhas em uma floresta seca, de forma que a duração da retenção de folhas durante a estação seca representa melhor a economia de recursos (ver também LOHBECK et al., 2015). Assim, uma classificação dicotômica entre tolerantes e intolerantes a sombra não contempla a variação de respostas relacionadas à aquisição ideal de luz ao longo da sucessão (LOHBECK et al., 2013, WOLFE et al., 2016).

Oliveira et al. (2015), considerando a duração da retenção de folhas, a densidade da madeira e o potencial hídrico, identificaram quatro grupos funcionais de espécies da caatinga - grupos de espécies com respostas semelhantes a fatores externos e/ou efeitos sobre os processos ecossistêmicos, independentemente de suas relações filogenéticas e taxonômicas (GRIME, 1977; de BELLO et al., 2010), os quais são: i) sempre verdes; (ii) decíduas de baixa densidade (iii); decíduas de alta densidade e (iv) decíduas tardia de alta densidade as quais se separam principalmente por padrões fenológicos vegetativos e ecofisiológicos. Esses grupos são mais prováveis de representar as diferentes estratégias de adaptação ao gradiente de sucessão em florestas secas, pois contemplam variedades de respostas relacionadas a evitar/tolerar a seca e aquisição ideal de luz (ver REICH; BORCHERT 1988; FICHOT et al., 2010; XU et al., 2016, O'BRIEN et al. 2017) em um mosaico microclimático com diferente disponibilidade desses recursos (ver von ARX et al., 2013).

É consenso que o funcionamento ótimo das folhas difere entre alta e baixa disponibilidade de luz (VALLADARES et al. 2002; ROZENDAAL et al., 2006; NIINEMETS, 2010). Gibert et al. (2016) em uma meta análise, observaram que área foliar específica (AFE) é positivamente relacionada com taxa de crescimento relativo em plântulas, isso porque espécies com alta AFE podem implantar uma unidade de área foliar por massa seca da folha, com menor custo energético. No entanto, como comentado anteriormente, a plasticidade da AFE pode não ser adaptativa (LIU et al., 2016).

Essa aparente discrepância pode estar relacionada com a ecologia das espécies, já que as condições bióticas e abióticas podem modificar a resposta. Por exemplo, uma espécie exigente a luz (alta AFE) pode crescer rapidamente em níveis de luz elevado, confirmando os resultados de Gibert et al. (2016), porém podem morrer rapidamente quando sombreada, confirmando os resultados de Liu et al. (2016) (ver WRIGHT et al., 2010).

Um importante traço que influencia negativamente o crescimento em todas as fases ontogenéticas da planta é a densidade da madeira (DM) (GIBERT et al., 2016). DM está relacionada à maior resistência à cavitação do xilema, mas não à eficiência hidráulica, que depende das dimensões dos vasos (densidade do xilema, CHAVE et al., 2009), apesar de alguns estudos relatarem correlação negativa entre a densidade da madeira e a condutividade hidráulica (MARKESTEIJN et al., 2011; GUET et al., 2015). Logo, a densidade da madeira afeta indiretamente a taxa de crescimento por meio da condutividade hidráulica, porque madeira densa pode ter uma eficiência hidráulica inferior, e diretamente devido aos altos custos de construção (CHAVE et al., 2009; HAJEK et al., 2014).

No entanto, estudos que analisem a densidade da madeira e o potencial hídrico em fase de plântulas precisam ser realizados (GIBERT et al., 2016), já que resultados variam de acordo com as condições ambientais. Por exemplo, Fichot et al. (2010) constataram que, quando bem irrigados, os genótipos mais resistentes a cavitação (alta densidade de madeira) de duas espécies de *Populus* cresceram mais rapidamente que genótipos de maior vulnerabilidade (baixa densidade de madeira). Plavcová et al. (2011), estudando o efeito do sombreamento nas características anatômicas e hidráulicas do xilema em plântulas de híbridos de *Populus trichocarpa* e *Populus deltoides*, observaram que o sombreamento resultou em xilema mais vulnerável e menos eficiente. Johnson et al. (2011) verificaram que após sete semanas, plântulas de *Eucalyptus grandis*, cultivadas a pleno sol, apresentaram duas vezes maior condutividade hidráulica que plântulas cultivadas na sombra.

O ajuste na atividade cambial pode ser resultado e flutuações intra-anuais da densidade da madeira (FIDM), especialmente comuns em espécies de clima mediterrâneo devido à necessidade das espécies lidarem com condições altamente sazonais (VIEIRA et al., 2010; OLANO et al., 2015; ZALLONI et al., 2016; BATTIPAGLIA et al., 2016). Estas flutuações ocorre devido à presença de células do lenho inicial na primeira, segunda ou terceira parte da formação de um anel de crescimento, provavelmente relacionada ao retorno das condições favoráveis para o crescimento de árvores depois do início da formação de lenho tardio, aumentando a condutividade hidráulica ou o volume disponível de madeira para o armazenamento de água (DE MICCO et al., 2016). A formação do FIDM depende do genótipo, idade, tamanho, profundidade de enraizamento, habitat, solo, clima, atividade fotossintética e estratégias de alocação (VIEIRA et al., 2014; CARRER et al., 2015; OLANO et al., 2015; ZALLONI et al., 2016)

Apesar da importância do ajuste da atividade cambial (potencial hídrico) e da formação do FIDM para espécies de florestas secas, seu efeito na capacidade adaptativa não é conhecido (DE MICCO et al., 2016).

2.3 Alocação de biomassa

As duas principais escolas que tratam a descrição e alocação de biomassa são: 1) visão de fração de massa, que afirma que a alocação de massa em qualquer momento é considerada um forte condutor na captura de recurso, desempenhando um importante papel no crescimento da planta (EVANS, 1972); 2) visão alométrica, prevê uma série de relações (por exemplo, área foliar específica *versus* comprimento radicular específico) que refletem como a planta

divide a massa para maximizar a captura de recursos acima e abaixo do solo, considerando a quantidade total investida em um órgão em relação a outro (NIKLAS, 1994; ENQUIST; NIKLAS, 2002). A primeira tem a vantagem de estar diretamente relacionada à taxa de crescimento real e a segunda é um poderoso instrumento para compreender as relações observadas entre os órgãos (POORTER et al., 2012).

Essas duas abordagens podem ser usadas para entender a teoria de particionamento ideal, que sugere que as plantas devem alocar mais massa para o órgão que adquire o recurso mais limitante, isto é, as plantas tendem a alocar mais massa para as raízes quando a água ou nutrientes são limitantes e mais para as folhas quando a luz é limitante (BLOOM et al., 1985; MCCARTHY; ENQUIST, 2007). No entanto, o padrão de alocação de biomassa para folhas, caule e raízes é influenciado pelo ambiente, tamanho da planta, história evolutiva e competição (POORTER et al., 2012). Por exemplo, Chen et al. (2008) observaram que o padrão de alocação de biomassa para raízes e folhas em alta e baixa luminosidade, respectivamente, alterou positivamente a taxa de crescimento relativo (TCR) nas espécies arbóreas *Litsea dilleniifolia*, *Pometia tomentosa* e *Bauhinia variegata*, porém quando cultivadas com a liana *Byttneria grandifolia*, a competição reduziu a TCR.

Acima do solo, a captura de recursos é expressa pelo espectro econômico das folhas (WRIGHT et al., 2004). Em uma extremidade do eixo estão as espécies com estratégia aquisitiva, com baixo investimento de massa seca por área (alta área foliar específica, AFE), mas com folhas com baixa longevidade; no outro extremo, espécies com estratégia conservativa, com alto investimento de massa seca por área (baixa AFE), mas folhas com alta longevidade (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT et al., 2005).

Abaixo do solo, as raízes têm outras funções além da absorção, que incluem suporte para a parte aérea e transporte e armazenamento de água e nutrientes (EISSENSTAT; YANAI, 1997), levando a diferenças entre raízes grossas e raízes finas (< 2 mm) (KONG et al., 2016). Portanto, para entender melhor o funcionamento das raízes é preciso separar as partes segundo a função (EISSENSTAT et al., 2000). KONG et al. (2016), estudando 96 espécies de diversos grupos, observaram relações significativas dos traços morfológicos e fisiológicos das raízes finas, indicando uma estratégia econômica aquisição-conservação de recursos, enquanto nenhuma relação foi encontrada para raízes grossas.

Mas as estratégias da aquisição e uso dos recursos tem sido pensada como a interação de múltiplas características. Recentemente, Reich (2014) propôs um espectro econômico da planta inteira, sugerindo a existência de um espectro econômico das raízes, baseado na

hipótese de que a aquisição de recursos acima (folhas) e abaixo do solo (raízes finas) são coordenados ao longo de um eixo a partir de traços para aquisição e conservação de recursos (ver também ROUMET et al., 2016). A lógica por trás da existência de um eixo comum para raízes é que espécies cujas folhas apresentam alta capacidade de aquisição de recursos (alta AFE), exigem raízes com alta capacidade de aquisição de água e nutrientes (alto comprimento radicular específico, CRE) e o contrário é esperado para espécies com estratégia conservativa (baixo CRE) (REICH, 2014). Assim, na existência do espectro econômico das raízes, os traços das folhas e de raízes são positivamente correlacionados (REICH, 2014).

Os estudos que suportam a existência do espectro econômico das raízes observaram que as espécies com altas taxas de crescimento relativos têm altas concentrações de N nas folhas e raízes, raízes de vida mais curta e elevada AFE (KEMBEL et al., 2008). Observaram ainda correlações positivas entre frações de massa de folhas e raízes, área foliar específica (AFE) e comprimento específico da raiz (CRE) (FRESCHET et al., 2015), e espécies com um conjunto de traços conservativo, como raízes com baixa CRE, longa duração com tecido de alta densidade e alta relação C:N; e espécies com traços aquisitivos, raízes com uma alta CRE, alto teor de N e taxas respiratória (ROUMET et al., 2016), indicando que as raízes e as folhas são funcionalmente coordenadas (ver também, HOLDAWAY et al., 2011; VALVERDE-BARRANTES et al., 2015).

Os principais argumentos contra a existência do espectro econômico das raízes foram listados pela recente meta-análise de Weemstra et al. (2016). O primeiro argumento é que as características das raízes são simultaneamente limitadas por vários fatores ambientais, não necessariamente relacionados com a captação de recursos, por exemplo, solos densos impedem a formação de raízes finas, porque as raízes finas não podem penetrar facilmente nesses solos.

Os autores argumentaram que as raízes enfrentam um complexo quebra-cabeça porque eles precisam adquirir água e 15 minerais essenciais a partir do solo, de forma que a aquisição de um nutriente móvel, como o nitrato, pode ser otimizado por um comprimento radicular específico ou a capacidade de proliferar em manchas ricas nesses recursos, ao passo que os nutrientes imóveis, como P, pode exigir raízes com alta densidade, ramificação da zona prolifera, ou simbiose. Logo, a existência de eixo aquisitivo-conservador, não poderia existir, porque a absorção simultânea de diferentes recursos pode ser otimizada por diferentes características. Levando ao segundo argumento contra a existência de um espectro econômico da raiz, as características acima e abaixo do solo não podem ser considerados análogos porque

funcionam de forma diferente e pode não estar relacionada com a absorção de recursos de uma maneira semelhante.

O terceiro argumento de Weemstra et al. (2016) é que a interação com fungos micorrízicos pode compensar uma eventual baixa absorção das raízes. O mecanismo de absorção de micorriza não tem paralelo na superfície e não é incorporado na hipótese de um espectro econômico das raízes.

É necessário ainda considerar que em condições ambientais altamente heterogêneas, a luz, temperatura e umidade do solo não necessariamente co-variam de forma linear. Por exemplo, Von Arx et al. (2013) estudaram capacidade moderadora do dossel (diferença na temperatura, déficit de pressão de vapor, em áreas abertas e abaixo do dossel) em 11 locais com ampla variação climática. O estudo revelou que o índice de área foliar respondeu por 49% da variação na temperatura e 53% no déficit de pressão de vapor e que abaixo de copas ralas (índice de área foliar < 4), a capacidade de moderação máxima foi alcançada as nove horas da manhã, enquanto abaixo de copas densas foi alcançado as 15 horas, variando ainda conforme a estação do ano e a umidade do solo.

Cada traço varia em diferentes escalas espacial e temporal. A luz varia em escala de metros, segundo a fenologia e a dinâmica florestal (CHAZDON, 1988; JUCKER et al., 2015; WERNER et al., 2001), a água e nutrientes variam em centímetros, influenciadas pelo conjunto de espécies na mancha e pelas propriedades do solo (ver PAZ, 2003; VON ARX et al., 2013; YANG et al., 2015; AMAT et al., 2015).

Apesar de documentada a existência de espécies tolerantes a múltiplos fatores (NIINEMETS; VALLADARES, 2006; DOBROWSKI et al., 2015), a combinação de luz e seca é um importante filtro ecológico (NIINEMETS; VALLADARES 2006; AMISSAH et al., 2015; ZUNZUNEGUI et al., 2016). De forma que a coordenação entre os traços foliares e radiculares pode ser um obstáculo à plasticidade adaptativa à disponibilidade desses recursos (ver VALLADARES et al., 2007).

CAPÍTULO 1

PLASTICIDADE FENOTÍPICA NA ALOCAÇÃO DE BIOMASSA DETERMINA O CRESCIMENTO COMO RESPOSTA À DISPONIBILIDADE DE LUZ EM ESPÉCIES LENHOSAS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

1. INTRODUÇÃO

A água não é o único recurso determinante ao crescimento das plântulas em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006b; RIPULLONE et al., 2016). O processo de sucessão e a fenologia das espécies mudam a disponibilidade de luz no sub-bosque nessas florestas, onde a radiação pode chegar a menos de 10% do pleno sol, provocando alta heterogeneidade espaço-temporal das condições ambientais, especialmente durante a estação chuvosa (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). Logo, é necessário entender a força e o efeito do gradiente de luminosidade em plântulas de espécies das FTSS (POORTER, 2009), a fim de aprimorar as previsões do processo de sucessão e melhorar as técnicas de restauração e conservação, com a possibilidade de selecionar um grupo de espécies com respostas semelhantes com relação a determinado filtro ambiental (OSTERTAG et al., 2015).

Não existe consenso se a resposta à seca e à sombra são desacopladas. Uma adaptação dissociada revela que altas frações de massa de folha, área foliar específica (AFE) e razão de área foliar, maximizam a eficiência luminosa, enquanto a densidade da madeira (DM), biomassa das raízes, tipo de folha e deciduidade são traços particularmente importantes na tolerância à seca (MARKESTEIJN; POORTER, 2009; BHASKAR et al., 2014, para exemplos de respostas associadas ver LOHBECK et al., 2015; RIVA et al., 2016).

Área foliar específica (AFE) e densidade da madeira (DM) são amplamente citados como os dois principais traços na variação da taxa de crescimento relativo das espécies (POORTER; BONGERS, 2006; RÜGER et al. 2012; DÍAZ et al., 2016). AFE tem uma correlação positiva com a taxa de crescimento na fase de plântula, e DM relaciona-se negativamente com a taxa de crescimento relativo em todas as fases ontogenéticas (GIBERT et al., 2016).

A área foliar específica (AFE) representa o equilíbrio entre o custo de construção de uma folha e os benefícios na forma de fixação de carbono através da fotossíntese, e está relacionada à longevidade foliar, conforme o espectro econômico da folha (EEF, WRIGHT et

al., 2004). Espécies com alta AFE têm menor custo na construção foliar e mais rápido retorno de investimento, devido à baixa massa foliar por unidade de área, e às altas concentrações de nutrientes e taxas fotossintéticas por unidade de massa, porém, têm folhas com vida útil mais curta (espécies decíduas), sendo o oposto verdadeiro para espécies com folhas de longa duração (sempre verde) (WRIGHT et al., 2005). Porém, comunidades com baixa variação na longevidade foliar têm fracas relações com o espectro econômico das folhas (FUNK; CORNWELL., 2013), de forma que a dicotomia sempre verde *versus* decídua não reflete adequadamente a variação dos traços funcionais das folhas em uma floresta seca (LOHBECK et al., 2015).

A densidade da madeira (DM) é frequentemente reportada como sendo superior em locais com baixa pluviosidade (PICKUP et al., 2005; MONTES; WEBER, 2009). Está relacionada à maior resistência à cavitação do xilema, mas não à eficiência hidráulica, que depende das dimensões dos vasos (densidade do xilema, CHAVE et al., 2009), apesar de que alguns estudos relataram correlação negativa entre a densidade da madeira e a condutividade hidráulica (MARKESTEIJN et al., 2011; GUET et al., 2015). Logo, a densidade da madeira afeta indiretamente a taxa de crescimento por meio da condutividade hidráulica, porque madeira densa pode ter uma eficiência hidráulica inferior, e diretamente, devido aos altos custos de construção (CHAVE et al., 2009; HAJEK et al., 2014).

Esses traços (AFE e DM) têm distintos graus de plasticidade. AFE é um traço altamente plástico, aumenta com a diminuição na disponibilidade de luz, otimizando a aquisição do recurso (POORTER et al., 2009). Porém não está claro se a plasticidade da AFE influencia positivamente o desempenho da planta, sendo, portanto, adaptativa (ver GIBERT et al. 2016; LIU et al., 2016). Já para densidade da madeira, existe apenas uma tendência de aumento com a elevação da temperatura e diminuição da pluviosidade (MONTES; WEBER, 2009; PATIÑO et al., 2012; De MICCO et al., 2016), especialmente em fase de plântulas (CARRER et al., 2015).

A plasticidade pode ser de três tipos: 1) adaptativa, no qual é esperado que o mesmo genótipo seja bem-sucedido em diferentes condições (CHAPIN et al., 1993; ver HAMANN et al., 2016); 2) neutra (não adaptativo, GHALAMBOR et al., 2007), no qual não existe relação entre a plasticidade fenotípica e o melhor desempenho (ver SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006a); 3) negativa, no qual a plasticidade do traço influencia negativamente o desempenho das espécies (ver GODOY et al., 2012). Mas as respostas variam entre as espécies, com o traço analisado e com o fator ambiental (MATESANZ; VALLADARES, 2014).

Com base na fenologia, na densidade da madeira e no potencial hídrico em indivíduos adultos, Oliveira et al. (2015) identificaram quatro grupos funcionais para uma FTSS na Caatinga: (1) sempre-verde (SV), espécies que apresentaram folhas o ano todo e alta densidade da madeira; (2) decíduas de baixa densidade (DBD), espécies com baixa densidade da madeira ($\leq 0,5 \text{ g cm}^{-3}$), cujos indivíduos permaneceram sem folhas por, pelo menos, um mês; (3) decíduas precoce de alta densidade da madeira (DPAD), espécies com alta densidade da madeira cujos indivíduos permaneceram com folhas expandidas por um período curto, variando de quatro a seis meses; e (4) decíduas tardias de alta densidade da madeira (DTAD), espécies com alta densidade da madeira cujos indivíduos permaneceram com folhas expandidas por um período longo, variando de sete a dez meses.

Explorando a gama de combinações de traços que caracterizam o crescimento de um indivíduo e sabendo que o nicho de regeneração é apenas uma parte do nicho dos adultos (GRUBB, 1977), o objetivo desse estudo foi avaliar como o gradiente de luminosidade influencia a taxa de crescimento relativo e a alocação de biomassa em plântulas de nove espécies distribuídas nos quatro grupos funcionais. Especificamente, foram testadas as hipóteses: 1) a taxa de crescimento relativo (TCR) varia conforme os grupos funcionais, e 2) a plasticidade na área foliar específica está relacionada positivamente a taxa de crescimento relativo, sendo, portanto, adaptativa. Esperava-se que: (1) para todas as espécies, a taxa de crescimento aumente com a maior disponibilidade de luz, devido as condições favoráveis, de altas disponibilidades de água e de luz; (2) mas que as espécies do grupo funcional DBD, cujos traços apontam para baixo custo na construção dos tecidos, tenham maior taxa de crescimento relativo, seguidas pelas DPAD, DTAD e SV; e (3) que as espécies do grupo das DBD e das SV apresentem, respectivamente, maior e menor plasticidade morfológica em relação aos demais grupos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi montado em casa de vegetação da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica do município de Serra Talhada, Pernambuco, Brasil (7°59'00''S, 38°19'16''W). O clima da região é classificado como BSw^h, segundo Köppen, com média anual da pluviosidade 642 mm, temperatura 25 °C, e umidade relativa do ar de 63% (BARBOSA et al., 2013).

2.1 Desenho experimental

Objetivando representar a combinação de traços ligados à fenologia, densidade da madeira e potencial hídrico conforme os grupos funcionais definidos por Oliveira et al. (2015), nove espécies lenhosas nativas com distribuição ampla na Caatinga foram selecionadas (Tabela 1).

Tabela 1: Espécies, abreviação, por grupos funcionais, decídua de baixa densidade (DBD), decídua precoce de alta densidade (DPAD), decídua tardia de alta densidade (DTAD) e sempre verde (SV) e tipo de folha (TF), simples (S), composta (C).

Espécies	Abreviação	GF	TF
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Fr. All (Anacardiaceae)	MYU	DPAD	C
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Branam var. <i>cebil</i> Altschul (Fabaceae)	ANC	DPAD	C
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud. (Fabaceae)	BAC	DPAD	S
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm. (Fabaceae)	AMC	DBD	C
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett. (Burseraceae)	COL	DBD	C
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. (Apocynaceae)	ASP	DTAD	S
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae)	POP	DTAD	C
<i>Capparis jacobinae</i> Moric. ex Eich. (Capparaceae)	CAJ	SV	S
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl (Capparaceae)	CYF	SV	S

As plântulas foram produzidas a partir de sementes coletadas do Parque Estadual Mata da Pimenteira, em Serra Talhada, e através de doações do projeto Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga (CRAD/UNIVASF). Para cada espécie, 100 sementes foram distribuídas sobre vermiculita em quatro bandejas, colocadas em casa de vegetação com 50% de luz, regas diárias e temperatura ambiente.

Após 30 dias da semeadura, as plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno de dois quilos contendo solo retirado de uma camada de aproximadamente 30 cm de profundidade, em uma área próxima ao local do experimento. As plântulas permaneceram em um telado de 60% de luz, regadas diariamente até a capacidade de campo, durante 60 dias.

Ao final dos 60 dias, 32 plântulas de cada espécie, com altura e diâmetro semelhantes, foram selecionadas, sendo que cinco foram mensuradas e os dados foram usados nos cálculos de traços morfofisiológicos no tempo 1(um) (T1) (Tabela 2). As outras 27 plântulas foram transplantadas, para sacos de nylon com capacidade de 60 quilos, contendo o mesmo solo da fase anterior, onde permaneceram por 15 dias para aclimatação a pleno sol e também regadas diariamente até a capacidade de campo.

Após os 15 dias, três plântulas de cada espécie foram distribuídas aleatoriamente em três blocos para cada um de três tratamentos de intensidade luminosa: (1) a pleno sol (1800

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tratado posteriormente como 100% de luz; (2) 60% de luz a pleno sol ($1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); (3) 30% de luz a pleno sol ($550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), compondo três plântulas x três blocos x três tratamentos x nove espécies = 243 plântulas. A intensidade luminosa foi determinada utilizando-se um ceptômetro LP-80 AccuPAR, como forma de simular a disponibilidade de luz ao longo do ano, em uma área de caatinga próxima (Barroso et al. dados não publicados). Após 120 dias, as plântulas foram mensuradas e os dados foram usados nos cálculos de traços morfofisiológicos no tempo dois (T2). Durante o período do experimento, as regas foram realizadas três vezes por semana com base na evapotranspiração de referência. A quantidade de água que cada plântula recebeu durante os 120 dias foi de 606 mm, que corresponde a 95% da precipitação média anual.

2.2 Traços mensurados

Um conjunto de traços, conhecidos por responder à variação na disponibilidade de luz, foi mensurado no início e no final do experimento (Tabela 2). Para determinar o investimento em biomassa, as cinco plântulas no início do experimento (T1= 0 dias) e os indivíduos que sobreviveram ao final do experimento (variando de cinco para *Bauhinia cheilantha* a nove para *Cynophalla flexuosa* por tratamento) (T2 = 120 dias), foram separados em folhas, caules e raízes, retirando-se o solo excedente com água corrente. As folhas foram escaneadas e a área foliar (cm^2) foi calculada por meio do programa ImageJ (National Institutes of Health, Maryland, USA). Posteriormente, todo material foi seco em estufa com ventilação forçada a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ por 72 horas ou até o peso se estabilizar (CORNELISSEN et al., 2003) e pesados. Para descrição, abreviaturas e unidades dos traços, ver Tabela 2.

Tabela 2: Traços, descrição e unidades das análises de crescimento e parâmetros morfofisiológicos.

Traço	Descrição	Unidade
MST	Massa seca total ($\text{MST}_2 - \text{MST}_1$)	g
TAL	Taxa de assimilação líquida ($(\text{MST}_2 - \text{MST}_1) * (\ln(A_2) - \ln(A_1)) / (T_2 - T_1) * (A_2 - A_1)$)	$\text{g} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$
TCR	Taxa de crescimento relativo ($(\ln(\text{MST}_2) - \ln(\text{MST}_1)) / (T_2 - T_1)$)	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
FMF	Fração de massa (M) foliar (F) ($(\text{MF}_2 - \text{MF}_1) / (\text{MST}_2 - \text{MST}_1)$)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$
FMR	Fração de massa (M) das raízes (R) ($(\text{MR}_2 - \text{MR}_1) / (\text{MST}_2 - \text{MST}_1)$)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$
FMC	Fração de massa (M) do caule (C) ($(\text{MC}_2 - \text{MC}_1) / (\text{MST}_2 - \text{MST}_1)$)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$
AFE	Aérea foliar específica (aérea da folha/massa da folha)	$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$
R:A	Relação raiz parte aérea (massa seca da raiz/massa folhas + caule)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$

A é aérea foliar em cm^2 nos dois tempos (T1=0 dias; T2 =120 dias) analisados.

Ln é o logaritmo natural

2.3 Análise dos dados e índice de plasticidade

A análise do efeito da luz, grupos, espécies e suas interações foram conduzidas usando ANOVA pelo programa SPSS (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.). Os dados foram transformados (log) para se obter os critérios de normalidade. Os valores atípicos (outliers) foram excluídos das análises seguindo o critério, média mais/menos duas vezes o desvio padrão. Os gráficos foram feitos usando SigmaPlot 12.0 (Systat Software, San Jose, CA, USA). Não foi observado efeito do bloco.

Foram determinados a plasticidade fenotípica dos traços morfofisiológicos e a alocação de biomassa em resposta a disponibilidade de luz, utilizando o Índice de Plasticidade Distância Relativa – IPDR. O valor do índice varia de 0 (nenhuma plasticidade) a 1 (um) (plasticidade máxima) e sua alta correlação com muitos outros índices de plasticidade e o forte poder estatístico (VALLADARES et al., 2006), justificam o uso desse índice.

O coeficiente de correlação linear de Pearson e modelo linear foram utilizados para identificar o efeito específico da plasticidade de cada traço morfofisiológico e a alocação de biomassa na taxa de crescimento relativo, baseados em valores do IPDR por espécie e a média da taxa de crescimento relativo para todos os tratamentos.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A área foliar específica (AFE) diminuiu significativamente com a maior intensidade de luz ($P = 0,03$) (Tabela 3 e Tabela A1 no apêndice). A resposta da AFE variou conforme o grupo. Em um extremo, com folhas mais leves, as espécies do grupo das decídua de baixa densidade (DBD), em seguida as espécies dos grupos decídua precoce de alta densidade (DPAD) e decídua tardia de alta densidade (DTAD), e no outro extremo, com folhas mais pesadas, as espécies do grupo sempre verde (Tabela 4).

Tabela 3. ANOVA para a performance dos traços de nove espécies distribuídas em quatro grupos funcionais, em relação ao gradiente de luminosidade. Os traços foram taxa de crescimento relativo (TCR, $\text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$), massa seca total (MST, g), fração de massa das raízes (FMR, g.g^{-1}), fração de massa foliar (FMF, g.g^{-1}), fração de massa do caule (FMC, g.g^{-1}), relação raiz parte aérea (R:A, g.g^{-1}), aérea foliar específica (AFE, $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), taxa de assimilação líquida (TAL, $\text{g.cm}^2.\text{d}^{-1}$).

	Luz		Grupos		Espécies		Grupos x Luz		Espécie x Luz	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
TCR	1,52	0,22	89,387	<0,001	75,605	<0,001	1,2	0,31	1,89	0,02
MST	0,84	0,43	18,96	<0,001	22,377	<0,001	0,97	0,45	1,23	<0,001
FMR	1,3	0,28	19,203	<0,001	46,132	<0,001	1,18	0,32	3,19	<0,001
FMF	0,36	0,70	9,607	<0,001	142,115	<0,001	0,64	0,70	2,77	<0,001
RPC	0,29	0,75	68,927	<0,001	533,723	<0,001	0,2	0,98	2,55	<0,001
R:A	0,84	0,43	6,306	<0,001	88,523	<0,001	0,68	0,66	3,18	<0,001
AFE	3,49	0,03	67,584	<0,001	364,982	<0,001	0,2	0,98	0,93	<0,001
TAL	1,67	0,19	6,184	<0,001	7,831	<0,001	1,42	0,21	1,82	0,03
df	2		3		8		6		16	

Tabela 4. Média e erro padrão dos traços por grupo funcional, DBD (decíduas de baixa densidade), DTAD (decídua tardia de alta densidade), DPAD (decídua tardia de alta densidade) e SV (sempre verde). Médias seguidas de letras diferentes, diferem significativamente ($P < 0,05$) para o efeito entre grupos (teste de Tukey). Os traços foram taxa de crescimento relativo (TCR, $\text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$), massa seca total (MST, g), fração de massa das raízes (FMR, g.g^{-1}), fração de massa foliar (FMF, g.g^{-1}), fração de massa do caule (FMC, g.g^{-1}), relação raiz parte aérea (R:A, g.g^{-1}), aérea foliar específica (AFE, $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), taxa de assimilação líquida (TAL, $\text{g.cm}^2.\text{d}^{-1}$).

Traço	DBD	DPAD	DTAD	SV
TCR	0,08 (0,00) ^b	0,10 (0,01) ^a	0,08 (0,00) ^b	0,07 (0,00) ^c
MST	7,90 (5,30) ^{ab}	10,14 (7,08) ^a	7,29 (6,37) ^b	2,53 (1,08) ^c
FMR	0,45 (0,06) ^c	0,54 (0,01) ^a	0,49 (0,05) ^b	0,52 (0,04) ^{ab}
FMF	0,25 (0,06) ^b	0,33 (0,09) ^a	0,28 (0,11) ^a	0,32 (0,10) ^a
FMC	0,29 (0,09) ^a	0,12 (0,03) ^c	0,23 (0,10) ^b	0,15 (0,02) ^c
R:A	0,91 (0,25) ^b	1,42 (0,64) ^a	0,97 (0,21) ^b	1,29 (0,36) ^a
AFE	214,83 (32,40) ^a	170,53 (69,35) ^b	151,07 (16,95) ^c	94,13 (10,64) ^d
TAL	20,18 (37,90) ^b	58,00 (91,13) ^a	34,28 (59,85) ^b	0,71 (0,66) ^c

As maiores e menores taxa de crescimento relativo (TCR) foram observadas em plântulas das espécies do grupo decídua precoce de alta densidade e sempre verde (SV), respectivamente (Tabela 4, Figura 1). No entanto, apenas as espécies do grupo SV não

divergiram significativamente (Figura 1, Tabela 5), não refutando a primeira hipótese. Não houve efeito na interação grupo x luz em qualquer dos traços analisados (Tabela 3).

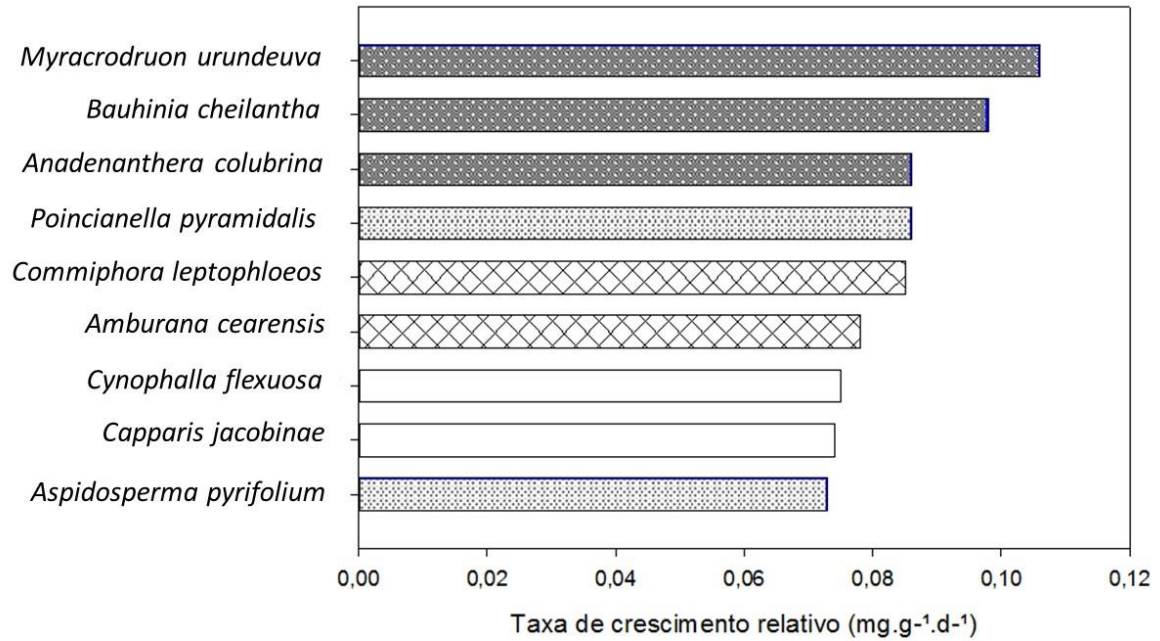


Figura 1: Taxa de crescimento relativo de nove espécies em quatro grupos funcionais, Decídua precoce de alta densidade (▒), Decídua tardia de alta densidade (▒), Decíduas de baixa densidade (⊠), e Sempre verde (□). Médias com letras diferentes, diferem significativamente ($p < 0,05$; teste de Tukey).

Tabela 5: Médias e erro padrão das variáveis estudadas por espécie (Sp), MYU = *Myracrodruon urundeuva*, ANC = *Anadenanthera colubrina*, BAC = *Bauhinia cheilantha*, AMC = *Amburana cearenses*, COL = *Commiphora leptophloeos*, ASP = *Aspidosperma pyrifolium*, POP = *Poincianella pyramidalis*, CAJ = *Capparis jacobinae*, CYF = *Cynophalla flexuosa*, e grupo funcional (GF), DBD (decíduas de baixa densidade), DTAD (decídua tardia de alta densidade), DPAD (decídua tardia de alta densidade) e SV (sempre verde). Médias com letras diferentes, diferem significativamente ($P < 0,05$, teste de Tukey). Letras maiúsculas comparam os traços das nove espécies. Os traços foram massa seca total (MST, g), taxa de crescimento relativo (TCR, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), taxa de assimilação líquida (TAL, $\text{g}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{d}^{-1}$), fração de massa foliar (FMF, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), fração de massa do caule (FMC, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), fração de massa das raízes (FMR, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), relação raiz parte aérea (R:A, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), aérea foliar específica (AFE, $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$),

Sp	GF	MST	TCR	TAL	FMF	FMC	FMR	R:A	AFE
AMC	DBD	8,44 (1,093) ^{BC}	0,08 (0,001) ^D	13,62 (7,7) ^B	0,27 (0,009) ^B	0,19 (0,006) ^{bC}	0,47 (0,011) ^{aC}	1,05 (0,043) ^C	236,32 (4,8) ^A
COL		8,13 (1,116) ^{BC}	0,09 (0,001) ^C	26,73 (7,8) ^B	0,20 (0,009) ^{CD}	0,36 (0,006) ^{aA}	0,41 (0,012) ^{bD}	0,76 (0,044) ^D	191,34 (15,02) ^C
ANC	DPAD	7,93 (1,14) ^C	0,09 (0,001) ^C	14,28 (54,48) ^B	0,22 (0,01) ^C	0,09 (0,001) ^{bH}	0,66 (0,01) ^A	2,13 (0,06) ^A	86,71 (2,43) ^F
BAC		5,67 (1,45) ^{CD}	0,10 (0,002) ^B	41,31 (69,45) ^B	0,39 (0,01) ^A	0,15 (0,001) ^{aD}	0,46 (0,01) ^{CD}	0,90 (0,07) ^{CD}	232,45 (3,10) ^{AB}
MYU		15,53 (1,18) ^A	0,11 (0,001) ^A	282,67 (56,71) ^A	0,40 (0,01) ^A	0,10 (0,001) ^{bGH}	0,48 (0,01) ^C	0,98 (0,06) ^C	220,06 (2,53) ^B
POP	DTAD	11,77 (6,06) ^{AB}	0,09 (0,001) ^C	61,19 (72,89) ^B	0,39 (0,03) ^A	0,13 (0,02) ^{bEF}	0,48 (0,04) ^C	0,95 (0,15) ^{CD}	151,26 (6,92) ^D
ASP		3,13 (2,46) ^D	0,07 (0,01) ^D	5,36 (12,67) ^B	0,18 (0,04) ^D	0,33 (0,02) ^{aB}	0,49 (0,05) ^C	0,99 (0,26) ^C	150,87 (23,70) ^D
CYF	SV	1,95 (1,03) ^D	0,08 (0,01) ^D	0,37 (0,43) ^B	0,39 (0,04) ^A	0,11 (0,01) ^{bFG}	0,50 (0,04) ^C	0,99 (0,16) ^C	103,35 (6,0) ^E
CAJ		3,17 (0,72) ^D	0,07 (0,01) ^D	1,04 (0,70) ^B	0,21 (0,03) ^{CD}	0,13 (0,01) ^{aDE}	0,55 (0,03) ^B	1,61 (0,20) ^B	84,91(4,24) ^F

A taxa de assimilação líquida (TAL) apresentou a mesma ordem de grandeza observada para a taxa de crescimento relativo (Tabela 4). Com exceção de *Aspidosperma pyrifolium*, as espécies decíduas (grupos das espécies decíduas de baixa densidade; decídua precoce de alta densidade e decíduas tardia de alta densidade) apresentaram significativa maior massa seca total (MST) que as espécies “sempre verdes” (grupo sempre verde) (Tabela 4, Tabela 5).

A contribuição para o acúmulo da biomassa total das diferentes partes das plântulas diferiu entre os grupos. O grupo das espécies decíduas de baixa densidade apresentou significativa menor fração de massa foliar (FMF) e fração de massa seca das raízes (FMR), e maior alocação de biomassa no caule (FMC) que demais grupos ($P < 0,05$, Tabela 4, Figura 2).

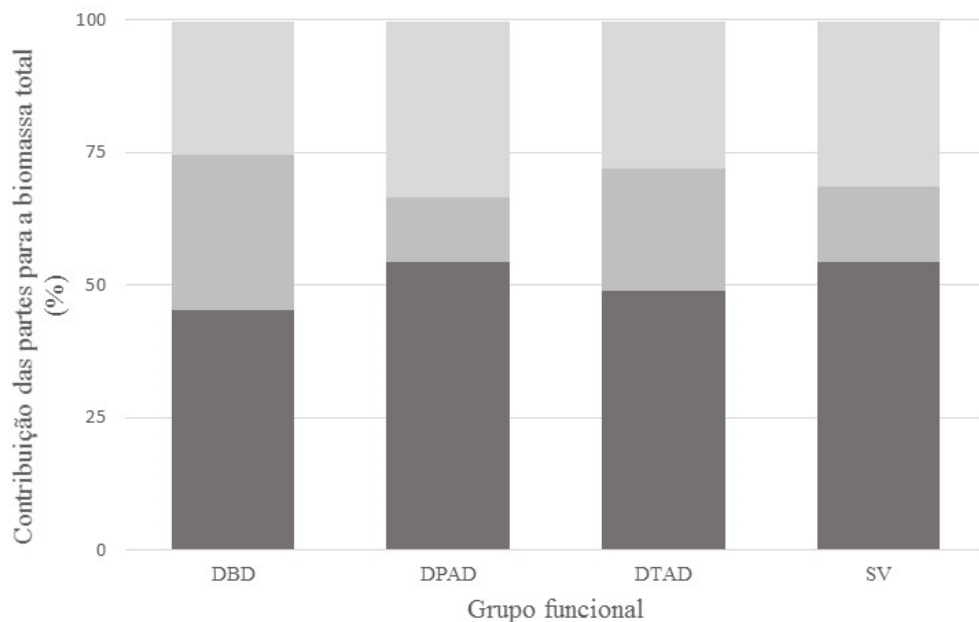


Figura 2: Contribuição percentual da massa seca da raiz (■), do caule (▒), e das folhas (░) por grupos funcionais, decíduas de baixa densidade (DBD), decídua tardia de alta densidade (DTAD), decídua tardia de alta densidade (DPAD) e sempre verde (SV).

A resposta da área foliar específica ao gradiente de luminosidade concorda com o quadro geral para esse traço (POORTER et al., 2009; STERCK et al., 2013; LI et al., 2016) e correspondeu ao espectro econômico das folhas. As espécies do grupo decídua de baixa densidade (grupo com menor longevidade foliar) apresentou uma estratégia de recurso aquisitiva (maior AFE, *sensu* WRIGHT et al., 2004). O contrário foi observado para as espécies sempre verde (estratégia conservativa, *sensu* WRIGHT et al., 2004).

Alta taxa de crescimento relativo em espécies com alta densidade da madeira foi similarmente observado por Fichot et al. (2010), que constataram que, quando bem irrigados, os genótipos mais resistentes a cavitação (alta densidade de madeira) de duas espécies de *Populus* cresceram mais rapidamente que genótipos de maior vulnerabilidade (baixa densidade de madeira). Entretanto, uma recente meta análise da relação entre traços funcionais e taxa de crescimento relativo, Gibert et al. (2016) observaram existir correlação negativa entre a densidade da madeira e a taxa de crescimento relativo, ainda que poucos dados para o estágio de plântulas ($n = 4$) tenham sido analisados.

Essa aparente contradição pode estar relacionada ao fato que, no caule, a taxa de crescimento relativo é influenciada independentemente por dois traços: (1) densidade da madeira (DM), sendo esperado que espécies com baixo custo de construção (baixa DM) cresçam mais rapidamente; e (2) transporte, espécies com maior condutividade hidráulica teriam maiores taxas de crescimento (CHAVE et al., 2009; McCULLOH et al., 2012; HAJEK et al., 2014). A importância de cada um desses traços, especialmente para plântulas de espécies de regiões semiáridas sob alta sazonalidade na disponibilidade de água e luz, precisa ser melhor investigada (ver JOHNSON et al., 2011; DE MICCO et al., 2016; BATTIPAGLIA et al., 2016).

O grupo DPAD alocou mais de 54% da biomassa total às raízes (FMR) e menos de 12% ao caule (Tabela 4), o que sugere que as espécies desse grupo apresentam uma estratégia aquisitiva, com alta capacidade de captação de recursos do solo (PADILLA et al., 2009) e baixo custo de construção, já que as raízes têm menor densidade que o caule (CHAVE et al., 2009). Além disso, indivíduos muito jovens podem ter menor densidade de madeira que indivíduos mais velhos, devido à progressiva conversão do alburno (onde ocorre a condutividade hidráulica) em cerne (JAAKKOLA et al., 2005), ou pelo atraso na transição do alburno em cerne devido à alta disponibilidade de água no solo em plântulas adaptadas a alta sazonalidade (CAMPELO et al., 2007; DE MICCO et al., 2016). Isso poderia justificar a alta taxa de crescimento observada para as espécies desse grupo.

Porém, as espécies do grupo das espécies sempre verde (SV) apresentaram densidade da madeira similar às das espécies DPAD (Oliveira et al., 2015) e a fração na alocação de biomassa não diferiu entre esses dois grupos, apesar do grupo SV ter apresentado taxa de crescimento relativo significativamente menor, sugerindo que, nessa fase, a densidade da madeira (custo de construção) não foi limitante ao crescimento. Diante disso, é necessário

considerar a influência da condutividade hidráulica (densidade do xilema) na taxa de crescimento.

O ajuste na condutividade hidráulica varia conforme as condições ambientais (REICH et al., 2003; PATIÑO et al., 2009; PATIÑO et al., 2012; FALCÃO et al., 2015), a capacidade fotossintética e a transpiração (DE MICCO et al., 2016, mas ver SCHOLZ et al., 2014). Conforme Ishida et al. (2008), espécies decíduas apresentam maiores taxas fotossintéticas por unidade de massa, logo, maior demanda de água devido a evapotranspiração, enquanto as espécies ‘sempre verdes’ apresentam maior massa foliar por unidade de área, o que representa uma barreira física a difusão do CO₂ no interior da folha e, conseqüentemente, a fotossíntese. Isso sugere que a condutividade hidráulica das espécies do grupo decídua precoce de alta densidade teria sido maior devido à maior demanda das folhas, influenciada pela maior disponibilidade de água durante o experimento, sendo uma possível explicação para as diferenças na taxa de crescimento relativo observadas entre o grupo decídua precoce de alta densidade e sempre verde.

Lima et al. (dados não publicados), em condições semelhantes as desse estudo, observaram que *Myracrodruon urundeuva*, espécie do grupo decídua precoce de alta densidade, apresentou alta condutividade hidráulica nas folhas, corroborada pela maior taxa de assimilação líquida observada nesse grupo. O contrário foi verdadeiro para *Capparis jacobinae*, espécie do grupo sempre verde. A alta taxa de crescimento em plântulas de espécies com alta densidade de madeira pode ser uma resposta adaptativa ao curto período de disponibilidade hídrica, mas é provável que essa resposta mude com aumento em altura da árvore e sua ontogenia, devido a mudança na dimensão das células do xilema (CARRER et al., 2015).

É possível que a condutividade hidráulica não tenha sido decisiva para todos os grupos (ver CASTAGNERI et al., 2017). *Commiphora leptophloeos*, espécie decídua de baixa densidade apresentou menor taxa de crescimento que *M. urundeuva* mesmo com folhas com similar condutividade hidráulica (Lima et al., dados não publicados). Indivíduos do grupo decídua de baixa densidade apresentaram fração de biomassa do caule significativamente maior (2,4 vezes) que as decíduas precoce de alta densidade. Esses resultados podem estar relacionados à necessidade da formação de reserva de carbono não estrutural (CNE), que pode ter ocorrido por meio de um processo ativo, sendo os recursos armazenados em detrimento do crescimento (DIETZE et al., 2014).

A reserva de CNE no caule é usada para regulação osmótica e transporte hidráulico, que é especialmente importante em espécies com potencial hídrico elevado (SALA et al., 2012; O'BRIEN et al., 2014) como as do grupo decídua de baixa densidade (OLIVEIRA et al., 2015), já que a sobrevivência das plântulas está relacionada ao acúmulo de reserva e água suficiente para enfrentar períodos de escassez de recursos (MYERS; KITAJIMA, 2007; O'BRIEN et al., 2014).

As diferenças na taxa de crescimento relativo (TCR) entre as espécies podem estar relacionadas à morfologia das folhas. Espécies com folhas simples (Tabela 1) tiveram significativa menor TCR que espécies com folhas compostas (Figura 1). Por exemplo, *Poincianella pyramidalis* e *Aspidosperma pyriformis*, que formam o grupo decídua precoce de alta densidade D, apresentaram a maior discrepância na TCR (Figura 1), sendo que a primeira apresentou resposta tendendo a estratégia aquisitiva, a segunda tendeu a estratégia conservativa (*sensu* WRIGHT et al., 2004) (Tabela 5, Tabela A1 no apêndice), com a menor TCR entre as espécies desse estudo. Três traços diferiram significativamente essas espécies, a fração de massa do caule (FMC), e fração de massa das folhas (FMF) e taxa de assimilação (Tabela 5).

A. pyriformis apresentou alta alocação de biomassa no caule (FMC, Tabela 5) o que leva a sugerir que teve maior custo de construção que *P. pyramidalis*, não compensado pela fotossíntese, devido suas folhas pequenas e grossas, diferindo de *P. pyramidalis* que tem folhas compostas e mais finas (ambas espécies do grupo decídua precoce de alta densidade). Folhas de menores dimensões permitem o resfriamento de convecção mais rápido, dissipando calor sem necessidade de refrigeração por transpiração, minimizando os custos para manter a temperatura da folha em níveis ótimos (YATES et al., 2010), sendo uma importante vantagem em regiões semiáridas (PICKUP et al., 2005). Porém isso ocorre às custas da eficiência hidráulica (NICOTRA et al., 2011; SCOFFONI et al., 2011) e das trocas gasosas e, conseqüentemente, da fotossíntese e do crescimento (REICH et al., 2003; FALCÃO et al., 2015). Isso se refletiu significativamente na menor taxa de assimilação líquida observada para *A. pyriformis*. Indivíduos com alta taxa de assimilação líquida crescem mais rapidamente (LI et al., 2016).

Esses resultados estão em acordo com Pickup et al. (2005), que observaram que espécies com menor alocação de biomassa no caule e com folhas maiores apresentam crescimento significativamente maior, como *P. pyramidalis*. No entanto, a reflectância, a

orientação da folha e a arquitetura da copa são outros fatores que podem influenciar a regulação térmica da folha (NICOTRA et al., 2011) e devem ser avaliados em estudos futuros.

No geral, a luz afetou o desempenho das espécies (efeito Espécie-grupo x luz, Tabela 3). Porém, para a TCR, apenas *Bauhinia cheilantha*, cujas plântulas cresceram mais rapidamente a 60% de luz, e *Cynophalla flexuosa*, com menor desempenho a 30% de luz (Tabela A1 no apêndice), foram influenciadas significativamente pelo gradiente de luminosidade. Esses resultados podem estar relacionados à AFE. *Bauhinia cheilantha* têm folhas finas (alta AFE, Tabela 5, Tabela A1), portanto, maior custo com transpiração sob alta luminosidade (e conseqüentemente, temperatura), enquanto *Cynophalla flexuosa*, com folhas grossas (baixa AFE), teria maior custo de manutenção em baixa luminosidade (taxa de respiração na sombra) (ver YATES et al., 2010; BRENES-ARGUEDAS et al., 2013). Reflete as diferentes adaptações ecológica a disponibilidade de luz, pois a medida que aumenta a área foliar por unidade de massa (maior AFE) aumenta a interceptação da luz na sombra, e o oposto, maior biomassa fotossintética por unidade de área (menor AFE) aumenta a capacidade fotossintética em alta luminosidade (POORTER et al., 2009).

A ausência de influência significativa do gradiente de luz na TCR das demais espécies, pode ser que o gradiente abordado nesse experimento não foi suficientemente limitante para demonstrar a ocorrência do particionamento de nicho (STERCK et al., 2013; LI et al., 2016; KRAFT et al., 2015); ou que a diferenciação de nicho pode ocorrer em combinação com outros fatores de estresse (por exemplo, água, PUÉRTOLAS et al., 2010); ou em fases posteriores (POORTER et al., 2005).

3.1 Plasticidade fenotípica

Em média, as espécies do grupo decídua de baixa densidade teve maior plasticidade que o grupo das espécies sempre verde, porém, não houve coerência dentro do grupo. A plasticidade fenotípica variou conforme o traço e a espécie, porém, com exceção da taxa de assimilação líquida, a plasticidade foi pequena ($< 0,5$) (Tabela 6). Estes resultados estão em linha com estudos que afirmam que a plasticidade varia com a espécie estudada e com o traço envolvido na resposta (SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006b; MATESANZ; VALLADARES, 2014). Valores similares da plasticidade fenotípica em resposta a irradiância foram observados por Sánchez-Gómez et al. (2008) em plântulas de oito espécies de clima Mediterrâneo (usando o mesmo índice desse estudo).

Tabela 6: Índice de plasticidade distância relativa (IPDR) por espécie (MYU = *Myracrodruon urundeuva*, ANC = *Anadenanthera colubrina*, BAC = *Bauhinia cheilantha*, AMC = *Amburana cearenses*, COL = *Commiphora leptophloeos*, ASP = *Aspidosperma pyriforme*, POP = *Poincianella pyramidalis* CAJ = *Capparis jacobinae*, CYF = *Cynophalla flexuosa*) e média dos grupos funcionais DBD (decíduas de baixa densidade), DPAD (decídua precoce de alta densidade), DTAD (decídua tardia de alta densidade) e SV (sempre verde). Os traços foram taxa de crescimento relativo (TCR, mg.g⁻¹.d⁻¹), massa seca total (MST, g), fração de massa das raízes (FMR, g.g⁻¹), fração de massa do caule (FMC, g.g⁻¹), fração de massa foliar (FMF, g.g⁻¹), relação raiz parte aérea (R:A, g.g⁻¹), aérea foliar específica (AFE, cm².g⁻¹), taxa de assimilação líquida (TAL, g.cm².d⁻¹).

	DBD			DPAD				DTAD			SV		
	AMC	COL	\bar{x}	BAC	ANC	MYU	\bar{x}	POP	ASP	\bar{x}	CAJ	CYF	\bar{x}
TCR	0,03	0,05	0,04	0,02	0,04	0,04	0,03	0,03	0,05	0,04	0,04	0,02	0,03
MST	0,25	0,43	0,34	0,38	0,34	0,28	0,32	0,28	0,41	0,34	0,3	0,15	0,22
FMR	0,06	0,1	0,08	0,1	0,03	0,09	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	0,02	0,04
FMC	0,05	0,07	0,06	0,12	0,05	0,14	0,09	0,07	0,03	0,05	0,07	0,03	0,05
FMF	0,08	0,12	0,10	0,06	0,08	0,09	0,08	0,05	0,12	0,09	0,06	0,06	0,06
R:A	0,28	0,33	0,31	0,35	0,17	0,32	0,27	0,19	0,21	0,2	0,22	0,12	0,17
AFE	0,06	0,05	0,05	0,03	0,11	0,03	0,06	0,03	0,08	0,05	0,04	0,02	0,03
TAL	0,55	0,79	0,67	0,68	0,66	0,61	0,65	0,66	0,55	0,6	0,66	0,39	0,56

Em ambientes com alta sazonalidade, como nas florestas sazonalmente seca, a ocorrência de tensões simultâneas, como herbivoria, sombra e seca, impõe pressão de seleção divergente (SALGADO-LUARTE; GIANOLI, 2011; MATESANZ; VALLADARES, 2014; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2015), podendo levar a estratégias conservadoras, com baixa plasticidade fenotípica e alta canalização (SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006a; VALLADARES et al., 2007; MATESANZ; VALLADARES, 2014, ZHANG et al., 2016). A limitada plasticidade de espécies em florestas secas pode ser vantajosa a fim de reduzir o investimento e aumentar custo de manutenção quando as mudanças das condições são imprevisíveis (VAN BUSKIRK; STEINER, 2009; MATESANZ; VALLADARES, 2014).

A baixíssima plasticidade observada para TCR expõe a fragilidade da caatinga à invasão de espécies exóticas. OLIVEIRA et al. (2014), interessados em estudar o sucesso de *Prosopis juliflora* (Sw.), como espécie invasora na caatinga, compararam seus traços ecofisiológicos em condições de alta e baixa disponibilidade de água com as respostas de uma espécie nativa, filogenética e ecologicamente semelhante, *Anadenanthera colubrina*, espécie também abordada nesse estudo. Os autores relataram que *P. juliflora* teve uma estratégia de

captura de recurso superior à da espécie nativa, utilizando de forma mais eficiente os recursos e sendo mais tolerante ao estresse.

Embora ainda não tenha sido possível chegar a uma conclusão do significado adaptativo da plasticidade fenotípica no *fitness* de uma espécie, é bastante plausível que maior plasticidade em traços em espécies invasoras possa conferir vantagem significativa ao competirem com espécies nativas em condições de maior disponibilidade de recursos (DAVIDSON et al., 2011). Logo, sugere-se que a baixa plasticidade na TCR observada nas espécies desse estudo pode comprometer a habilidade competitiva dessas espécies, especialmente em anos de maior pluviosidade (ver RICHTER et al., 2012), o que pode levar a invasão de espécies exóticas (FUNK, 2008).

Um dos traços com maior IPDR em relação ao demais, foi a relação raiz: parte aérea (R:A), sugerindo que as espécies têm considerável plasticidade na alocação de recursos para aproveitar as condições favoráveis ao crescimento. Houve tendência da plasticidade diminuir à medida que as espécies apresentaram maior densidade de madeira e menor deciduidade, sugerindo que as espécies sempre verde teriam menor habilidade para se adaptar a mudanças que as espécies decíduas de baixa densidade.

A baixa plasticidade da AFE (traço relacionado a captura de luz), em oposição à alta plasticidade na taxa de assimilação líquida, em todas as espécies, sugere que a temperatura, como consequência do sombreamento, tenha influenciado as trocas gasosas, resultando na plasticidade observada (COCHARD et al., 2000; BENOMAR et al., 2016). No entanto, *Capparis jacobinae* tem a combinação de folhas espessas e pilosas, traços associados à prevenção do dessecamento e superaquecimento, o que pode ter limitado a fotossíntese para essas espécies, mesmo em condições favoráveis (TAIZ; ZEIGER, 2002).

Diferente do esperado, o ajuste da área foliar específica (AFE) ao gradiente de luminosidade não foi correlacionado à taxa de crescimento relativo (Tabela 7), portanto sua plasticidade é neutra (não adaptativa, GHALAMBOR et al., 2007), não refutando a segunda hipótese do presente trabalho. Esse resultado está em linha com a meta análise realizada por LIU et al. (2016), que afirmaram que não há evidência que a plasticidade na AFE contribua para manter a produção de biomassa.

Porém, as plasticidades na alocação de biomassa no caule (FMC) ($P < 0,001$) e, marginalmente ($P = 0,053$), nas raízes (FMR) foram correlacionados a taxa de crescimento relativo (Tabela 7, Figura 3). Isto é, espécies com maior plasticidade na FMC e FMR apresentaram maior TCR, independente do grupo funcional.

Tabela 7: Coeficiente de correlação linear de Pearson (r) entre taxa de crescimento relativo (TRC) e o índice de plasticidade distância relativa (IPDR, Valladares et al., 2006) de seis traços em resposta à variação na luminosidade ($n = 9$). Os traços foram fração de massa das raízes (FMR), fração de massa do caule (FMC), fração de massa foliar (FMF), relação raiz parte aérea (R:A), aérea foliar específica (AFE), taxa de assimilação líquida (TAL).

Traço	r	P
FMR	0,66	0,053
FMC	0,92	< 0,001
FMF	-0,07	0,856
R:A	0,42	0,273
AFE	-0,22	0,559
TAL	0,40	0,277

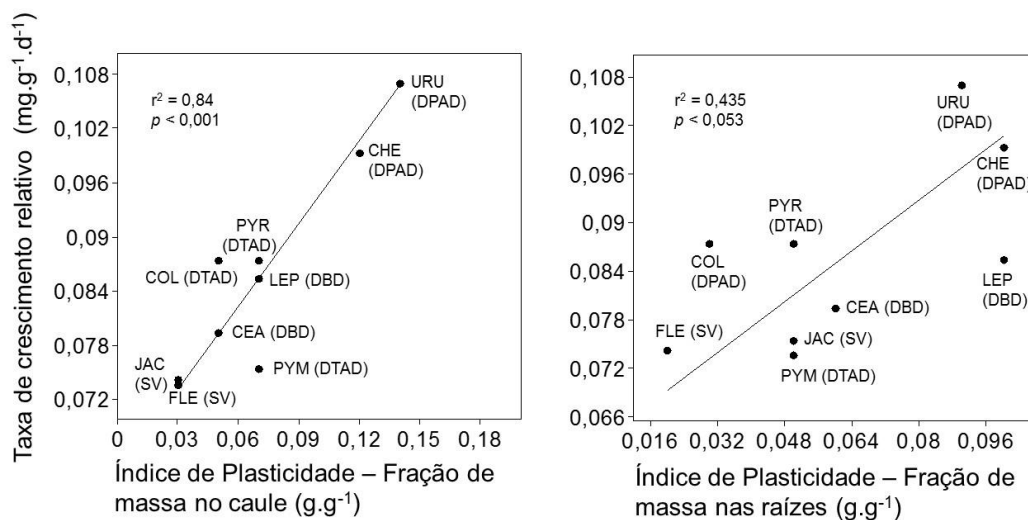


Figura 3: Modelo linear entre a Taxa de crescimento relativo (TCR) e o índice de plasticidade distancia relativa (IPDR, Valladares et al., 2006) para nove espécies (MYU = *Myracrodruon urundeuva*, ANC = *Anadenanthera colubrina*, BAC = *Bauhinia cheilantha*, AMC = *Amburana cearenses*, COL = *Commiphora leptophloeos*, ASP = *Aspidosperma pyriformis*, POP = *Poincianella pyramidalis* CAJ = *Capparis jacobinae*, CYF = *Cynophalla flexuosa*) de quatro grupos funcionais: DBD (decíduas de baixa densidade), DTAD (decídua tardia de alta densidade), DPAD (decídua precoce de alta densidade) e SV (sempre verde).

Isso pode ser resultado da adaptação das espécies à baixa disponibilidade de água e à grande heterogeneidade da luz que caracteriza as florestas secas, restringindo a plasticidade das folhas (MARKESTEIJN et al., 2007), já que o componente genético é mais importante na variação total na resposta dos traços foliares que o ambiente (TURNBULL et al., 2016). Essa possível explicação está em linha com os estudos que observaram relação significativa entre traços foliares e crescimento apenas quando os indivíduos estavam em baixíssima luminosidade (< 6% de luz) ou eram espécies de sub-bosque de florestas tropical chuvosa

(SÁNCHEZ-GÓMEZ et al., 2006a; STERCK et al., 2013), condições não encontradas no presente estudo.

As espécies com maior plasticidade na fração de massa do caule (FMC) e das raízes (FMR) apresentaram maior taxa de crescimento relativo (Tabela 7). A relação da FMR com a TCR só foi significativa sob baixa disponibilidade de água (LARSON; FUNK, 2016), sob condições de regas constantes e 20% de luz (condições ideais para as espécies estudadas, AMISSAH et al., 2015) ou não foi relacionada ao crescimento (PADILLA; PUGNAIRE, 2007). Já o comprimento das raízes é frequentemente relacionado a sobrevivência das plântulas e influenciado pela umidade do solo em florestas secas (PADILLA; PUGNAIRE, 2007; PADILLA et al., 2015).

Em conjunto, os resultados sugerem que a plasticidade nos traços das raízes (tamanho e fração de massa das raízes) pode ser importante para lidar com a seca e a sombra, provavelmente relacionada a capacidade da espécie em lidar com a variação na disponibilidade de recursos (PADILLA et al., 2009), sugerindo que a plasticidade nesses traços é adaptativa. Isso porque as espécies de regiões semiáridas foram selecionadas para resposta rápida à variabilidade da umidade do solo e mecanismos de perda de calor, permitindo-lhes maximizar o crescimento quando as condições são adequadas (TOMLINSON et al., 2013). Porém, são necessários mais estudos que avaliem a interação luz, água e temperatura (por exemplo PUÉRTOLAS et al., 2010) para se chegar ao melhor entendimento da influência dos traços das raízes na taxa de crescimento relativo.

O fato da alocação de biomassa no caule influenciar a TCR das plantas é bem conhecido (GIVNISH, 1995; CHAVE et al., 2009), porém, nenhum trabalho correlacionando a plasticidade da fração de massa do caule com o crescimento em floresta seca foi encontrado.

A significativa variação nos traços alocacionais (fração de massa no caule, fração de massa nas raízes, fração de massa nas folhas e relação raiz parte aérea) e morfológicos (área foliar específica), em conjunto com a baixa plasticidade desses traços e ausência de diferença significativa na TCR em quatro das nove espécies, e ao longo do gradiente de luminosidade, sugere que sob as mesmas condições ambientais, diferentes combinações de traços podem produzir aptidão equivalente (MARKS; LECHOWICZ, 2006; VERHEIJEN et al., 2016), havendo alta redundância ecológica (QUESADA et al., 2009). Os resultados revelam que uma diversidade de mecanismos possibilita a coexistência, com a plasticidade neutralizando grande parte da diferenciação de nicho (por exemplo HUBBELL, 2005), estando de acordo

com os resultados de Sterck et al. (2013) que estudou 15 espécies de *Psychotria* em três níveis de luminosidade.

4. CONCLUSÃO

A taxa de crescimento relativo não variou conforme o grupo funcional. Quatro das nove espécies não apresentaram diferenças significativas na taxa de crescimento relativo, logo, outros traços (por exemplo, tipo de folha) podem ser tão importantes quanto a fenologia e densidade da madeira. Os resultados não confirmaram a hipótese de que a plasticidade na área foliar específica está associada positivamente ao crescimento das espécies estudadas. Mas que a plasticidade nas alocações de biomassa no caule e nas raízes foi significativamente correlacionadas com a taxa de crescimento relativo, sugerindo que a plasticidade nesses traços pode ser adaptativa.

CAPÍTULO 2

EFEITO DA LUMINOSIDADE NA COORDENAÇÃO E ESTRATÉGIAS DE ALOCAÇÃO DE BIOMASSA ENTRE FOLHAS E RAÍZES DE ESPÉCIES DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

1. INTRODUÇÃO

A sobrevivência das plântulas na estação seca em regiões áridas e semiáridas é frequentemente ligada ao hábito das folhas (decíduas x sempre verdes), e ao mais rápido e profundo enraizamento (LEÓN et al., 2011; KRAFT et al., 2015; OVALLE et al., 2015). Esses traços estão relacionados à capacidade da espécie de capturar recursos acima e abaixo do solo por meio das folhas e das raízes finas (<0,2mm) (PREGITZER, 2002; OSTONEN et al., 2007), ambos influenciados pela disponibilidade de luz e o curto período de disponibilidade de água (FRESCHET et al., 2015; MODRZYŃSKI et al., 2015).

Acima do solo, a captura de recursos é expressa pelo espectro econômico das folhas (WRIGHT et al., 2004). Em uma extremidade do eixo estão as espécies com estratégia aquisitiva, isto é, espécies com folhas com altas concentrações de nutrientes, altas taxas de fotossíntese e de respiração, baixo investimento de massa seca por área (alta área foliar específica, AFE), mas com folhas com baixa longevidade; no outro extremo, espécies com estratégia conservativa, isto é, baixas concentrações de nutrientes, baixas taxas de fotossíntese e respiração e alto investimento de massa seca por área (baixa AFE), mas com folhas longevas (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT et al., 2005).

Recentemente, Reich (2014) propôs um espectro econômico da planta inteira, sugerindo a existência de um espectro econômico das raízes, baseado na hipótese de que a aquisição de recursos acima (folhas) e abaixo do solo (raízes finas) são coordenados ao longo de um eixo a partir de traços para aquisição e conservação de recursos (ver também ROUMET et al., 2016). A lógica por trás da existência de um eixo comum para raízes é que espécies cujas folhas apresentam alta capacidade de aquisição de recursos (alta AFE), exigem raízes com alta capacidade de aquisição de água e nutrientes (alto comprimento radicular específico, CRE) e o contrário é esperado para espécies com estratégia conservativa (baixo CRE) (REICH, 2014). Assim, na existência do espectro econômico das raízes, os traços das folhas e de raízes são positivamente correlacionados (REICH, 2014).

Mas a existência de um espectro econômico das raízes, análogo ao das folhas é controverso. Prieto et al. (2015) observaram um forte e consistente *trade-off* entre a aquisição e a conservação dos recursos nas raízes das plantas em três zonas climáticas (tropical, mediterrâneo e montanhosas). No entanto, a existência de um espectro econômico das raízes parece ser melhor relacionada para samambaias (HOLDAWAY et al., 2011) que lenhosas (MCCORMACK et al., 2012; ROUMET et al., 2016), variando ainda entre traços analisados (FRESCHET et al., 2015; KRAMER-WALTER et al., 2016), classes de tamanho das raízes (KONG et al., 2016), e espécies do mesmo grupo e recurso limitante (FRESCHET et al., 2015).

Weemstra et al. (2016) defenderam que características das raízes não são nem consistentemente correlacionados entre si, nem em paralelo com traços foliares, argumentando que, características químicas e físicas do solo, assim como o fato de diferentes características das raízes estarem relacionadas a diferentes recursos e, ainda, que a interações com micorrizas podem compensar a absorção em raízes menos eficientes, contribuindo com a discrepância entre os traços das raízes e das folhas.

A existência de uma relação coordenada entre traços das folhas e das raízes pode ajudar a compreender o crescimento e a sobrevivência de espécies e avaliar se traços foliares podem ser preditores de traços radiculares. Este estudo teve como objetivo investigar as variações nos traços radiculares de raízes finas ($< 0,02$ mm) e as relações gerais com os traços foliares, em dez espécies, ao longo de um gradiente de luz, a fim de testar as hipóteses: 1) a morfologia e a alocação de biomassa nas folhas e nas raízes respondem de maneira coordenada ao gradiente de luminosidade; e 2) as raízes apresentam estratégia aquisitiva-conservativa de uso dos recursos, isto é, assumindo similaridade entre os traços das folhas e das raízes, as espécies diferem significativamente no comprimento radicular específico (CRE), elevado CRE indicando estratégia de uso aquisitivo (análogo a AFE) e a existência de um espectro econômico das raízes (WITHINGTON et al., 2006; REICH, 2014).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Desenho experimental

Plântulas de 10 espécies lenhosas (ver Tabela 1), produzidas a partir de sementes coletadas do Parque Estadual Mata da Pimenteira, em Serra Talhada, e de doações do projeto

Centro de Referência para Recuperação de Áreas Degradadas da Caatinga (CRAD/UNIVASF).

Tabela 1: Lista de espécies estudadas e sua respectiva fenologia.

Espécies	Fenologia
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm. (Fabaceae)	Decídua
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Branan var. <i>cebil</i> Altschul (Fabaceae)	Decídua
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. (Apocynaceae)	Decídua
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud. (Fabaceae)	Decídua
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett. (Burseraceae)	Decídua
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Fr. All (Anacardiaceae)	Decídua
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae)	Decídua
<i>Capparis jacobinae</i> Moric. ex Eich. (Capparaceae)	Sempre-verde
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl (Capparaceae)	Sempre-verde
<i>Licania rigida</i> Benth (Chrysobalanaceae)	Sempre-verde

Após 30 dias da sementeira, as plântulas foram transplantadas para sacos de polietileno de dois quilos contendo solo retirado de uma camada de aproximadamente 30 cm de profundidade, em uma área próxima ao local do experimento. Os sacos permaneceram em um telado de 60% de luz, regados diariamente até a capacidade de campo, durante 60 dias. Após esse período as plântulas foram transplantadas, para sacos de nylon com capacidade de 60 quilos, contendo o mesmo solo da fase anterior, permanecendo por 15 dias para aclimação a pleno sol, regadas até a capacidade de campo.

Após os 15 dias, três plântulas de cada espécie foram distribuídas aleatoriamente em três blocos para cada um dos três tratamentos luminosos: (1) a pleno sol ($1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tratada posteriormente como 100% de luz; (2) 60% de luz a pleno sol ($1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); (3) 30% de luz a pleno sol ($550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Após 120 dias, 1 (uma) plântula de cada bloco por tratamento foi selecionada aleatoriamente e mensurada. De forma que o experimento foi composto por 90 plântulas (1 (uma) plântula x três blocos x três tratamentos x dez espécies). Durante o período do experimento, as regas foram realizadas três vezes por semana com base na evapotranspiração de referência (para detalhes do desenho experimental, ver capítulo 1)

2.2 Traços analisados

Para determinar o investimento em alocação de massa nas partes, as plântulas foram separadas em folhas, caules e raízes, retirando-se o solo excedente com água corrente. A expressão fenotípica de cada traço foi obtida a partir da mensuração das folhas, e do

comprimento e diâmetro das raízes finas ($< 0,02$ mm), assim como da determinação da massa seca total e das partes. Para descrição, abreviaturas e unidades dos traços, ver Tabela 2.

Tabela 2: Traços, descrição e unidades das análises de crescimento e parâmetros morfológicos e alocaçionais.

Traço	Descrição	Unidade
AFE	Aérea foliar específica (área da folha/massa da folha)	$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$
FMF	Fração de massa (M) foliar (F) (MF/massa seca total)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$
RAF	Razão de área foliar (AFE/FMF)	$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$
CRE	Comprimento radicular específico (comprimento da raiz/massa da raiz)	$\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$
FMRf	Fração de massa (M) das raízes finas (Rf) (MRf/massa seca total)	$\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$
RCR	Razão do comprimento da raiz (comprimento da raiz/massa seca total)	$\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$

Massa seca total inclui a massa seca de todas as partes da plântula

O comprimento radicular (m) foi determinado usando uma régua milimetrada. As raízes muito finas, com diâmetros inferiores a 1 mm, foram analisadas estimando-se sua biometria a partir de uma amostra de 20 unidades de raízes (adaptado de PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). As folhas foram escaneadas, a área foliar (cm^2) foi calculada por meio do programa ImageJ (National Institutes of Health, Maryland, USA). Todo o material foi seco em estufa com ventilação forçada a 65 °C por 72 horas ou até o peso se estabilizar (CORNELISSEN et al., 2003) e pesados.

2.3 Análise dos dados

O efeito do gradiente de luz nos traços foliares e radiculares foi testado usando ANOVA (Tabela 1) (R versão 3.0.2, R Development Core Team, 2013). Os dados foram transformados (log) para satisfazer os pressupostos de análises paramétricas. Não houve efeito do bloco.

Para avaliar a relação entre traços foliares e radiculares (AFE x CRE, FMF x FMRf, RAF x RCR), foram realizadas regressões lineares pelo método eixo maior padronizado (SMA, Standardized major axis) (R versão 3.0.2, pacote ‘smatr’, para mais detalhes da análise ver WARTON et al., 2006). SMA foi escolhido porque, ao contrário da regressão linear simples, esse método não prevê o valor de uma variável em relação a outra, mas descreve a relação entre elas, sendo esse o objetivo desse trabalho.

Para identificar as espécies com respostas similares, análises fatoriais, de agrupamento foram realizadas usando o SPSS (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Como esperado a razão de área foliar (RAF) foi significativamente reduzido com o aumento na disponibilidade de luz ($P = 0,02$, Tabela 3), mas não na fração de massa foliar (FMF) (Tabela 3, Tabela 4). Não houve efeito na relação de comprimento radicular (RCR) (Tabela 3).

Tabela 3: ANOVA para o efeito da luz na área foliar específica (AFE), fração de massa da folha (FMF), razão de área foliar (RAF), comprimento radicular específico (CRE), fração de massa da raiz fina (FMRf) e razão comprimento da raiz (RCR). Dados de 10 espécies do semiárido brasileiro.

Traço	Luz		
	df	F	P
AFE	2	4,16	0,04
FMF	2	2,26	0,14
RAF	2	4,94	0,02
CRE	2	1,52	0,22
FMRf	2	0,68	0,41
RCR	2	3,48	0,06

Tabela 4: Média e erro padrão da área foliar específica (AFE), e fração de massa foliar (FMF), componentes da razão de área foliar ($RAF = AFE \times FMF$) de 10 espécies do semiárido brasileiro em função da disponibilidade de luz. Médias seguida de letras diferentes diferem significativamente ($P < 0,05$, teste de Tukey).

Luz	AFE	FMF
100%	125,73 (9,23) ^b	0,25 (0,04) ^a
60%	135,16 (8,24) ^{ab}	0,23 (0,03) ^a
30%	161,06 (12,66) ^a	0,23 (0,03) ^a

Alterações fenotípicas das folhas ao gradiente de luz são comumente documentados na literatura (POORTER et al., 2009; STERCK et al., 2013; DEVANEY et al., 2015; LIU et al., 2016). O aumento na razão de área foliar (RAF) com a diminuição na disponibilidade de luz, sem alteração na fração de massa foliar (Tabela 3, Tabela 4), indica que uma pequena

alteração na morfologia foliar pode ter grande efeito na fisiologia da planta (AFE), sem alterar os padrões alocaçionais (MCCARTHY; ENQUIST, 2007). Resultados similares foram observados por Cheng et al. (2014) para plântulas de duas espécies de coníferas e duas espécies de angiosperma de florestas subtropicais.

A ausência de efeito significativo da variação da luminosidade para os traços radiculares, difere dos resultados de Freschet et al. (2015) que observaram efeito significativo sobre a fração de massa nas raízes, o comprimento radicular específico e a fração do comprimento da raiz em espécies herbáceas. Isso sugere que em espécies lenhosas da catinga, o gradiente de luz não exerce tanta influência na aquisição de recursos pelas raízes finas como a plasticidade dos traços foliares.

A variação coordenada entre a massa seca da folha (MSF) e da raiz (MSR), passou de não significativa a pleno sol, à significativa sob 60% e 30% de luz, explicando 50% e 61% da variação, respectivamente (Figura 1a). No entanto, não foi observada relação significativa entre a fração de massa nas folhas (FMF) e fração de massa das raízes finas (FMRf) ($P > 0,17$, Figura 2b), mas foi significativa a pleno sol, quando apenas as espécies decíduas ($n = 7$) foram avaliadas ($R^2 = 0,55$; $P = 0,05$).

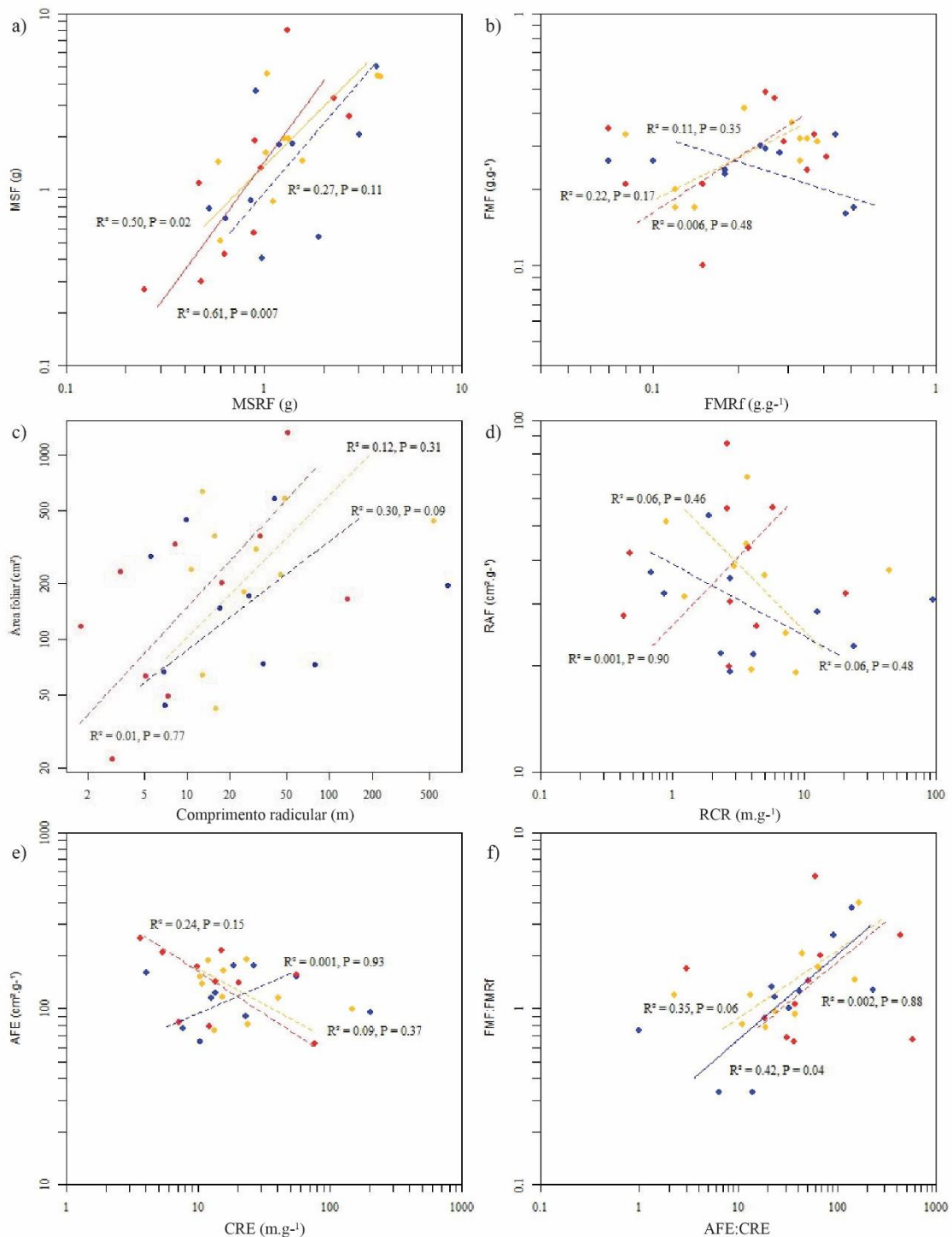


Figura 1: Regressão linear pelo método eixo maior padronizado (Standardized major axis) entre massa foliar e massa da raiz (a), fração de massa da folha (FMF) e da raiz fina (FMRf) (b), área foliar e comprimento radicular (c), razão de área foliar (RAF) e razão comprimento da raiz (RCR) (d), área foliar específica (AFE) e comprimento radicular específico (CRE) (e), área foliar específica: comprimento radicular específico (AFE:CRE) e fração de massa foliar na folha:raiz (FMF:FMRf) (f) referente a 10 espécies lenhosas em cada tratamento de luminosidade, 100% de luz (●), 60% de luz (●) e 30% de luz (●). Linhas contínuas representam relações significativas e linhas pontilhadas, relações não significativas ($P < 0,05$).

Não foi observada variação coordenada entre a área foliar (AF) e o comprimento radicular (CR) (Figura 1c). Porém, considerando apenas as espécies decíduas, essa relação passou de não significativa ($P = 0,09$, Figura 1c) a significativa ($n = 7$; $R^2 = 0,56$; $P = 0,05$) sob 30% de luz. Não houve variação coordenada entre razão de área foliar (RAF) e razão comprimento das raízes (RCR, Figura 1d), e nem entre área foliar específica (AFE) e comprimento radicular específico (CRE) (Figura 1e). Entretanto, foram observadas mudanças coordenadas entre AFE:CRE e FMF:FMRf a pleno sol, tornando se marginal a 30% de luz ($P = 0,06$) e não significativa a 60% de luz. Esses resultados não confirmam a primeira hipótese.

A significativa e positiva variação coordenada entre a massa da folha (MSF) e da raiz (MSRf) à 60% e 30% de luz (Figura 1a) concorda com a teoria de particionamento ideal, apoiando a ideia que as plantas alocam mais biomassa na aquisição do recurso mais limitante (THORNLEY, 1972; MCCARTHY; ENQUIST 2007). Resultados similares foram observados por Larson et al. (2016) estudando árvores e herbáceas em um sistema semiárido no sul da Califórnia, e por Giertych et al. (2015) para seis espécies arbóreas com diferente tolerância a sombra.

A relação significativa entre a fração de massa nas folhas (FMF) e fração de massa nas raízes finas (FMRf) a 100% de luz, e entre AF e CR no tratamento 30% de luz, observadas apenas para espécies decíduas, sugere que a relação entre os traços das folhas e das raízes varia de acordo com as condições ambientais e o grupo de espécies analisados. Isso não indica que espécies “sempre verdes”, em alguma das condições analisadas, não tenham esses traços coordenados, mas que os padrões podem variar entre esses grupos (decíduas x sempre verde), isto é, o ótimo para um grupo pode não ser ideal para o outro, obscurecendo os padrões quando avaliados em conjunto. Resultados similares foram observados por Modrzyński et al. (2015), onde algumas relações entre traços foliares e radiculares em plântulas sob alta luminosidade variaram entre grupos de espécies com hábito foliares distintos.

A ausência de relações significativas entre as espécies para razão de área foliar (RAF) *versus* razão comprimento das raízes (RCR) (Figura 1d), e área foliar específica (AFE) *versus* comprimento radicular específico (CRE) (Figura 1e) são contrários aos resultados de Freschet et al. (2015) cuja relações alométricas entre esses traços variaram com a disponibilidade de luz e nutriente. Essa contradição pode estar relacionada à disponibilidade de luz estudadas, sendo mais limitantes no experimento de Freschet et al. (2015) (100 e 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que nesse experimento (1800, 1100 e 550 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

A significativa variação coordenada entre os traços morfológicos e alocaionais (AFE:CRE e FMF:FMRf, Figura 1f) com o aumento da luminosidade, sugere que a coordenação entre esses traços tornou-se mais importante a medida que aumentou a disponibilidade de luz. Esses resultados sugerem que sob alta disponibilidade de água e luz, o carbono produzido pode ser investido no ajuste dos traços, conseguindo equilibrar a aquisição e o consumo de recursos (AMISSAH et al 2015; WHITE et al., 2015) e concordam com os resultados observados por Osone et al. (2008) para cinco espécies lenhosas decíduas e seis ervas típicas de habitats ensolarados.

De acordo com Kembel; Cahill (2011), a falta de variação coordenada entre os traços foliares e radiculares sugere que houve diferentes pressões evolutivas sobre esses traços, podendo ser um reflexo da adaptação das espécies ao clima semiárido. Este é um habitat com alta sazonalidade pluvial, porém a deciduidade, determinante na disponibilidade de luz no sub-bosque (WERNER et al., 2001), não é totalmente influenciada pela disponibilidade de água (DE LIMA et al., 2012) o que torna esse ambiente altamente heterogêneo e imprevisível, sugerindo que os traços foliares e radiculares são controlados por contrastantes influências ambientais. Isso exige complexos ajustes fisiológicos, anatômicos e morfológicos (MATESANZ; VALLADARES, 2014), e a coordenação entre traços foliares e radiculares pode ser um obstáculo à plasticidade adaptativa em função da disponibilidade desses recursos (VALLADARES et al., 2007).

A ausência de relação entre os traços das folhas e das raízes também foram observadas por Grassein et al. (2015) em oito gramíneas em pastagens com diferentes intensidades de manejo, e por Fortunel et al. (2012) em 758 espécies arbóreas tropicais em planície sazonalmente inundadas, floresta de terra firme e florestas sobre areia branca (savana da Amazônia). Porém, respostas coordenadas foram observadas nos estudos de Fort et al. (2012) com oito espécies de Poaceae, e de Riva et al. (2016) com 38 espécies de plantas lenhosas de clima continental mediterrânico.

Esses resultados contraditórios sugerem que a coordenação entre os traços das folhas e raízes não são comuns a todos as condições ambientais e espécies. Um dos aspectos que contribuem para essa diferença é que o comprimento radicular específico e a fração de massa nas raízes, dois indicadores geralmente usados de função de raiz, não podem consistentemente representar o espectro da raiz, porque a sua relação varia de acordo com a disponibilidade de água e nutrientes no solo (LARSON et al., 2016; FRESCHET et al., 2015), isto apoia a suposição de que a coordenação dos traços depende do grupo de espécies analisadas e das

limitações de cada ambiente (ver FRESCHET et al., 2015; LARSON et al., 2016; LARSON; FUNK, 2016; RIVA et al., 2016).

Diante da resposta dissociada entre traços foliares e radiculares e a ausência de significância da influencia da disponibilidade de luz sobre os traços radiculares, as próximas análises foram feitas com a média entre os indivíduos observados, independente do tratamento (n = 9).

Entre as espécies estudadas, a profundidade da raiz principal (PRP) diferiu significativamente apenas entre *Cynophalla flexuosa* e *Myracrodruon urundeuva* (0,51 m e 0,69 m, respectivamente) (Tabela 4).

Tabela 4: Média e desvio padrão por espécie, dos traços radiculares, comprimento radicular total (CRT, cm), massa seca da raiz (MSR, g), comprimento radicular específico (CRE, m.g⁻¹), profundidade da raiz principal (PRP, m) e fração de massa da raiz fina (FMRf, g.g⁻¹), das espécies *Amburana cearenses* (AMC), *Anadenanthera colubrina* (ANC), *Aspidosperma pyriformium* (ASP), *Bauhinia cheilantha* (BAC), *Capparis jacobinae* (CAJ), *Commiphora leptophloeos* (COL), *Cynophalla flexuosa* (CYF), *Licania rigida* (LIR), *Myracrodruon urundeuva* (MYU), *Poincianella pyramidalis* (POP) (n = 9). Médias seguidas de letras diferentes diferem significativamente (P < 0,05, teste de Tukey).

Espécies	CRT	MSR	CRE	PRP	FMRf
AMC	12,65 (7,47) ^c	1,02 (0,17) ^c	10,43 (4,53) ^a	0,53 (0,24) ^a	0,15 (0,016) ^{bc}
ANC	29,85 (10,90) ^{bc}	1,16 (0,17) ^{bc}	28,05 (10,27) ^a	0,59 (0,26) ^a	0,16 (0,02) ^{bc}
ASP	36,41 (16,86) ^{bc}	1,32 (0,34) ^{bc}	28,88 (13,86) ^a	0,64 (0,26) ^a	0,42 (0,05) ^a
BAC	17,6 (8,3) ^{bc}	0,82 (0,16) ^c	17,27 (4,05) ^a	0,55 (0,21) ^a	0,31 (0,07) ^{ab}
CAJ	8,95 (1,78) ^{bc}	0,95 (0,13) ^c	9,38 (1,82) ^a	0,55 (0,39) ^a	0,32 (0,03) ^a
COL	11,93 (5,43) ^c	0,76 (0,18) ^c	12,03 (4,32) ^a	0,58 (0,71) ^a	0,10 (0,01) ^{cd}
CYF	8,58 (4,3) ^c	0,50 (0,11) ^c	15,41 (5,72) ^a	0,51 (2,78) ^b	0,33 (0,06) ^a
LIR	449,35 (126,84) ^a	3,01 (0,48) ^{ab}	26,69 (13,04) ^a	0,64 (0,47) ^a	0,34 (0,04) ^a
MYU	24,48 (9,38) ^{dc}	1,09 (0,19) ^c	12,34 (1,63) ^a	0,69 (0,32) ^a	0,07 (0,01) ^d
POP	40,51 (8,73) ^b	3,43 (0,59) ^a	17,83 (2,63) ^a	0,58 (0,14) ^a	0,29 (0,04) ^{ab}

Não houve diferença significativa para o comprimento radicular específico (CRE) entre as espécies (Tabela 4), não confirmando, portanto, nossa segunda hipótese. No entanto, a diferença em valores absolutos entre as espécies com maior (*Licania rigida*, *Aspidosperma pyriformium* e *Anadenanthera colubrina*) e menor (*Capparis jacobinae* e *Amburana cearenses*) comprimento radicular específico foi de quase três vezes (2,8 vezes), sugerindo que essas espécies são potencialmente capazes que diferir quanto a captura de recursos abaixo do solo.

As espécies diferiram significativamente quanto ao comprimento radicular total (CRT), massa seca das raízes (MSR) e a fração de massa das raízes finas (FMRf). Esses traços (CRT, MSR e FMRf) apresentaram maior variância entre as espécies (Tabela 5, Tabela 6), sendo usados na identificação do grupo de espécies com respostas radiculares semelhantes.

Tabela 5: Percentual da variância explicada por eixo para os traços profundidade da raiz principal, comprimento radicular total, massa seca da raiz e fração de massa da raiz, comprimento radicular específico (Análise fatorial, método de extração: Análise de componente principal).

Eixo	Variância (%)	Variância acumulada (%)
1	63,860	63,860
2	29,480	93,339
3	6,661	100,000

Tabela 6: Valor das cargas fatoriais dos traços profundidade da raiz principal (PRP), comprimento radicular total (CRT), massa seca da raiz (MSR), fração de massa da raiz fina (FMRf) e comprimento radicular específico (CRE) por eixo (Análise fatorial, método de extração: Análise de componente principal).

Traços	Eixo	
	1	2
PRP	0,10	-0,09
CRE	0,17	-0,17
CRT	0,92	-0,21
MSR	0,92	-0,23
FMRf	0,46	0,89

A análise de agrupamento aponta para a formação de três grupos (Figura 2). O grupo 1, foi formado por *Aspidosperma pyrifolium*, *Bauhinia cheilantha*, *Capparis jacobinae*, *Cynophalla flexuosa*, que apresentaram baixa MSRf, mas alta FMRf. O grupo 2 foi formado pelas espécies *Licania rigida* e *Poincianella pyramidalis*, que apresentaram as maior massa seca nas raízes (MSR), maior colaboração na biomassa total (fração de massa seca nas raízes finas) e maior comprimento radicular (CRT). Grupo 3, foi composto pelas espécies *Amburana cearenses*, *Anadenanthera colubrina*, *Commiphora leptophloeos* e *Myracrodruon urundeuva*. Essas espécies apresentaram baixa massa seca nas raízes (MSRf), baixa fração de massa da raiz fina (FMRf) e baixo comprimento radicular (CRT) (Tabela 3).

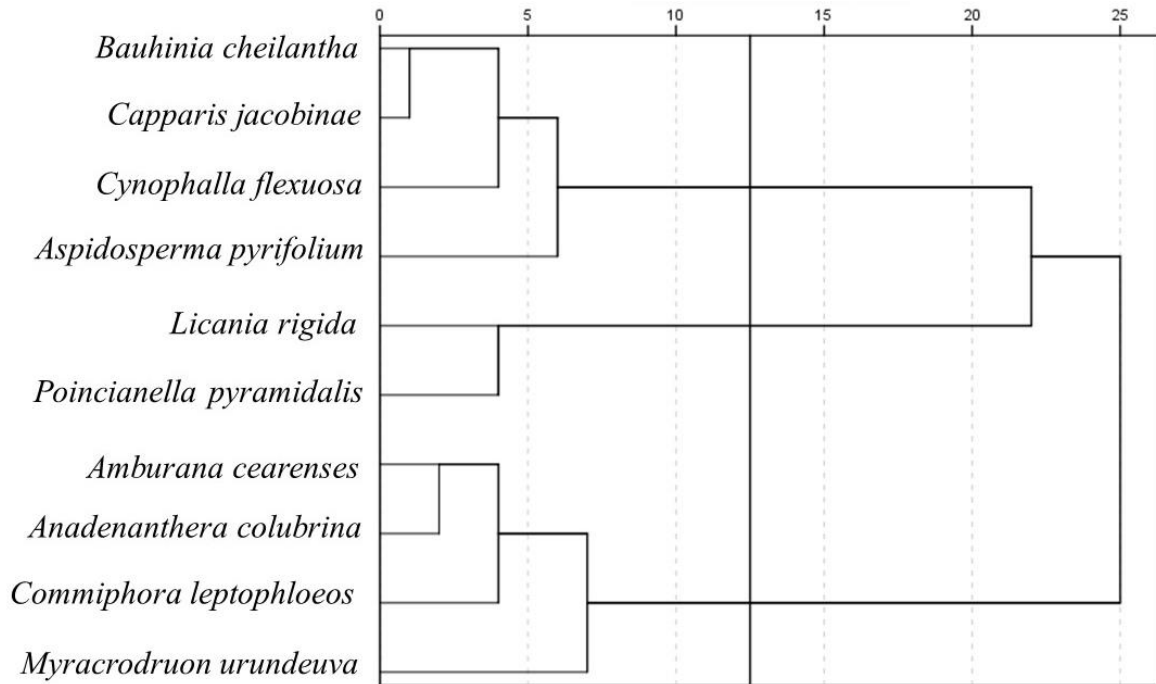


Figura 2: Análise de agrupamento dos traços radiculares: comprimento radicular total, massa seca das raízes e fração de massa das raízes para dez espécies de ampla distribuição no semiárido brasileiro.

Para esse estudo, dois dos três grupos foram formados por espécies decíduas e sempre verdes (Tabela 1, Figura 2), confirmando a dissociação entre traços das folhas e das raízes. Esses resultados estão em linha com os de Weemstra et al. (2016), que afirmaram que as espécies podem ter uma estratégia aquisitiva acima do solo e uma estratégia conservativa abaixo do solo (ou vice-versa).

Por exemplo, as espécies do grupo 1, *Aspidosperma pyriformium*, *Bauhinia cheilantha* apresentam folhas com estratégia aquisitiva (alta AFE, decíduas), enquanto *Capparis jacobinae*, *Cynophalla flexuosa* apresentam folhas com estratégia conservativa (baixa AFE, sempre verde), mas todas apresentaram raízes com baixa massa seca total, tendendo à estratégia conservadora na captura dos recursos abaixo do solo (*sensu* REICH, 2014). O contrário foi observado para as espécies do grupo 2, *Licania rigida* e *Poincianella pyramidalis*, sempre verde e decídua, respectivamente, com elevada biomassa radicular (alta MSRf, FMRf) e alto comprimento radicular total (CRT) tendendo à estratégia aquisitiva (*sensu* REICH, 2014). Destaca-se ainda que *Licania rigida* apresentou 52 vezes maior CRT que *Cynophalla flexuosa*, espécies com menor CTR, ambas sempre verdes.

A formação desses grupos pode estar ligada a capacidade de lidar com a seca. As espécies do grupo 2, *Licania rigida* e *Poincianella pyramidalis*, devido ao maior sistema radicular, seriam mais capazes de suportar os frequentes períodos de estiagem na caatinga, encontrando água em camadas mais profunda do solo (ver YANG et al., 2015). Enquanto as espécies do grupo 3 apresentaram baixa massa seca nas raízes (MSRf), fração de biomassa total (FMRf) e comprimento radicular (CRT) (Tabela 3). Logo, para sobreviver ao período de escassez de recursos, essas espécies necessitam armazenar carbono não estruturante no caule (para detalhes ver espécies decíduas de baixa densidade, Capítulo 1) ou nas raízes grossa, como observado para *Amburana cearenses* e *Myracrodruon urundeuva* (observação pessoal, Figura A1(a) e A1(b) no apêndice) durante o curto período favorável ao crescimento.

A dissociação entre os órgãos responsáveis pela captura de recursos acima e baixo do solo (folhas e raízes), sugere respostas potencialmente complexas com a mudança no gradiente ambiental (água e luz). Essa descoberta pode ter várias implicações para montagem da comunidade e propriedade do ecossistema que precisa ser investigada.

4. CONCLUSÃO

Os traços radiculares e foliares não responderam de maneira coordenada à mudança na disponibilidade de luz. Portanto, para as espécies estudadas, não existe de um espectro econômico das raízes, revelando uma complexa ligação entre os traços foliares e radiculares. Embora seja necessário analisar a interação de múltiplos fatores, os resultados sugerem que as espécies são capazes de flexibilizar, de forma distinta, a passagem por contratantes filtros ambientais (água e luz).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Há uma complexa resposta das plântulas ao gradiente de luminosidade. A taxa de crescimento relativo (TCR) das espécies não variou ao longo do gradiente de luminosidade conforme o grupo funcional. No entanto, quatro das nove espécies tiveram similar TCR, mas com distintos valores de traços morfológicos e alocaçionais, sugerindo que sob as mesmas condições ambientais, diferentes combinações de traços podem produzir aptidão equivalente. Portanto, nessas fases, outros traços (por exemplo, tipo de folha) podem ser tão importantes quanto a fenologia e a densidade da madeira.

A plasticidade na alocação de biomassa nas raízes e no caule foi positivamente correlacionada com a TCR. A plasticidade desses traços é frequentemente relacionada a disponibilidade de água em regiões semiáridas. Em conjunto, esses resultados sugerem que a plasticidade na alocação de biomassa no caule e nas raízes é resultado da resposta adaptativa a grande heterogeneidade da disponibilidade de luz e água na caatinga. Isto leva a supor que espécies com maior plasticidade nesses traços são mais indicadas a fazer parte de programas de recuperação de áreas degradadas.

A constatação de que não houve variação coordenada entre os órgãos responsáveis pela aquisição de recursos acima e abaixo do solo (folhas e raízes finas), não havendo, portanto, um espectro econômico das raízes similar ao das folhas, reforça a suposição de que a plasticidade fenotípica da área foliar específica é apenas uma resposta passiva ao ambiente, sugerindo respostas potencialmente complexas na aquisição de múltiplos recursos (por exemplo, água e luz).

Certamente, o estudo da combinação de recursos/fatores (por exemplo, água, luz, temperatura) considerando o tipo de folha e traços radiculares (comprimento radicular, fração de massa das raízes) irá contribuir para aprimorar a identificação da combinação de traços que possibilitem a melhor adaptação às condições ambientais da caatinga. Porém, o grande desafio para as próximas pesquisas será identificar se/como/quando as respostas mudam com a presença de um vizinho, herbívoros e patógenos.

Diante disso, é preciso enfatizar a importância dos ecologistas reconhecerem o papel da plasticidade e considerarem os componentes acima e abaixo do solo na condução dos processos de montagem e sucessão das comunidades. Assim, diante de um ambiente em mudança, com as florestas secas seriamente ameaçadas, é urgente o estudo das relações bióticas e abióticas a fim de aprimorar as previsões do processo de sucessão, auxiliando os planos de recuperação de áreas degradadas.

REFERÊNCIAS

ACKERLY, D. Allocation, leaf display, and growth in fluctuating light environments. **Plant Resource Allocation**, p. 231-264, 1997.

AMAT, B.; CORTINA, J.; ZUBCOFF, J. J. Community attributes determine facilitation potential in a semi-arid steppe. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 24-33, 2015.

AMISSAH, L. et al. The effects of drought and shade on the performance, morphology and physiology of Ghanaian tree species. **PloS one**, v. 10, n. 4, p. e0121004, 2015.

BARBOSA, M. L. et al. Crescimento Inicial de Espécies Ocorrentes no Semiárido Brasileiro: Biomassa, Biometria e Análise Morfogênica (Initial growth of species occurring in the Brazilian semi-arid region: biomass, biometrics and Morfogegenical Analysis). **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 6, n. 3, p. 522-539, 2013.

BATTIPAGLIA, G. et al. Structure and function of intra-annual density fluctuations: mind the gaps. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 595-595, 2016.

BENOMAR, L. et al. Genetic Adaptation vs. Ecophysiological Plasticity of Photosynthetic-Related Traits in Young *Picea glauca* Trees along a Regional Climatic Gradient. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 45-45, 2016.

BHASKAR, R.; DAWSON, T. E.; BALVANERA, P. Community assembly and functional diversity along succession post-management. **Functional Ecology**, v. 28, n. 5, p. 1256-1265, 2014.

BLASCO, F.; WHITMORE, T. C.; GERS, C. A framework for the worldwide comparison of tropical woody vegetation types. **Biological Conservation**, v. 95, n. 2, p. 175-189, 2000.

BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S.; MOONEY, H. A. Resource limitation in plants--an economic analogy. **Annual review of Ecology and Systematics**, p. 363-392, 1985.

BLOOMFIELD, K. J.; FARQUHAR, G. D.; LLOYD, J. Photosynthesis-nitrogen relationships in tropical forest tree species as affected by soil phosphorus availability: a controlled environment study. **Functional plant biology**, v. 41, n. 8, p. 820-832, 2014.

BRENES-ARGUEDAS, T.; RODDY, A. B.; KURSAR, T. A. Plant traits in relation to the performance and distribution of woody species in wet and dry tropical forest types in Panama. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 392-402, 2013.

BÖHNKE, M.; BRUELHEIDE, H. How do evergreen and deciduous species respond to shade?—Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. **Environmental and Experimental Botany**, v. 87, p. 179-190, 2013.

BUDOWSKI, G. **Distribution of tropical American rain-forest species in the light of successional processes**. 1965.

CAMPELO, F. et al. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. **Annals of Forest Science**, v. 64, n. 2, p. 229-238, 2007.

CASTAGNERI, D. et al. Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. **Environmental and Experimental Botany**, v. 133, p. 128-138, 2017.

CARRER, M. et al. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. **Tree physiology**, p. tpu108, 2015.

CHAPIN III, F. S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. **American naturalist**, p. S78-S92, 1993.

CHAZDON, R. L. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. **Advances in ecological research**, v. 18, p. 1-63, 1988.

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

CHEN, Y-J. et al. Above-and below-ground competition in high and low irradiance: tree seedling responses to a competing liana *Byttneria grandifolia*. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 05, p. 517-524, 2008.

CHENG, D. et al. Interspecific differences in whole-plant respiration vs. biomass scaling relationships: A case study using evergreen conifer and angiosperm tree seedlings. **American journal of botany**, v. 101, n. 4, p. 617-623, 2014.

COCHARD, H. et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 348, p. 1255-1259, 2000.

COOMBE, D. E. An analysis of the growth of *Trema guineensis*. **The Journal of Ecology**, p. 219-231, 1960.

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

DAVIDSON, A. M.; JENNIONS, M.; NICOTRA, A. B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. **Ecology letters**, v. 14, n. 4, p. 419-431, 2011.

DEBAT, V.; DAVID, P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 10, p. 555-561, 2001.

DE BELLO, F. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2873-2893, 2010.

DE LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil?. **Trees**, v. 26, n. 5, p. 1605-1616, 2012.

DE MICCO, V. et al. Intra-annual density fluctuations in tree rings: how, when, where, and why?. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 232-259, 2016.

DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, p. 47-55, 1980.

DEVANEY, J. L.; WHELAN, P. M.; JANSEN, M. A. K. Light responses of yew (*Taxus baccata* L.); does size matter?. **Trees**, v. 29, n. 1, p. 109-118, 2015.

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

DIETZE, M. C. et al. Nonstructural carbon in woody plants. **Annual review of plant biology**, v. 65, p. 667-687, 2014.

DOBROWSKI, S. Z. et al. Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 8, p. 917-927, 2015.

DOS ANJOS, L.; OLIVA, M. A.; KUKI, K. N. Fluorescence imaging of light acclimation of brazilian atlantic forest tree species. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 95-108, 2012.

EISSENSTAT, D. M.; YANAI, R. D. The ecology of root lifespan. **Advances in ecological research**, v. 27, p. 1-60, 1997.

EISSENSTAT, D. M. et al. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. **New Phytologist**, v. 147, n. 1, p. 33-42, 2000.

ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. **Science**, v. 295, n. 5559, p. 1517-1520, 2002.

EVANS, G. C. The quantitative analysis of plant growth. **Univ of California Press**, 1972.

FACELLI, J. M. Specialized strategies. I. Seedlings in stressful environments. **Seedling ecology and evolution. Cambridge University Press, Cambridge**, p. 56-78, 2008.

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

FICHOT, R. et al. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. **Plant, cell & environment**, v. 33, n. 9, p. 1553-1568, 2010.

FRESCHET, G. T. et al. Plasticity in above-and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. **Ecology and evolution**, v. 3, n. 4, p. 1065-1078, 2013.

FRESCHET, G. T.; SWART, E. M.; CORNELISSEN, J. H. C. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above-and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. **New Phytologist**, v. 206, n. 4, p. 1247-1260, 2015.

FORTUNEL, C.; FINE, P.; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 26, n. 5, p. 1153-1161, 2012.

FORT, F.; JOUANY, C.; CRUZ, P. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. **Journal of Plant Ecology**, 6 (3): 211-219, 2012.

FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 110, p. 62-72, 2015.

FUNK, J. L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 6, p. 1162-1173, 2008.

FUNK, J. L.; CORNWELL, W. K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. **Ecology**, v. 94, n. 9, p. 1893-1897, 2013.

GHALAMBOR, C. K. et al. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. **Functional ecology**, v. 21, n. 3, p. 394-407, 2007.

GIBERT, A. et al. On the link between functional traits and growth rate: meta-analysis shows effects change with plant size, as predicted. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 5, p. 1488-1503, 2016.

GIERTYCH, M. J.; KAROLEWSKI, P.; OLEKSYN, J. Carbon allocation in seedlings of deciduous tree species depends on their shade tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 10, p. 1-15, 2015.

GIMENO, T. E. et al. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. **Tree Physiology**, v. 29, n. 1, p. 87-98, 2009.

GIVNISH, T. J. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species. **Plant stems: physiology and functional morphology**, 1995.

GRASSEIN, F. et al. Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting European grass species. **Annals of botany**, v. 115, n. 1, p. 107-115, 2015.

GRUBB, P. J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological reviews**, v. 52, n. 1, p. 107-145, 1977.

GODOY, O.; VALLADARES, F.; CASTRO-DÍEZ, P. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. **New Phytologist**, v. 195, n. 4, p. 912-922, 2012.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American naturalist**, p. 1169-1194, 1977.

GUET, J. et al. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. **Journal of experimental botany**, v. 66, n. 15, p. 4643-4652, 2015.

HAJEK, P. et al. Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus*. **Tree physiology**, v. 34, n. 7, p. 744-756, 2014.

HAMANN, E. et al. Evidence of local adaptation to fine-and coarse-grained environmental variability in *Poa alpina* in the Swiss Alps. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 6, p. 1627-1637, 2016.

HOLDAWAY, R. J. et al. Species-and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 4, p. 954-963, 2011.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional ecology**, v. 19, n. 1, p. 166-172, 2005.

ISHIDA, A. et al. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. **Oecologia**, v. 156, n. 1, p. 193-202, 2008.

ISHII, H. T.; TANABE, S.; HIURA, T. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. **Forest Science**, v. 50, n. 3, p. 342-355, 2004.

JAAKKOLA, T.; MÄKINEN, H.; SARANPÄÄ, P. Wood density in Norway spruce: changes with thinning intensity and tree age. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 35, n. 7, p. 1767-1778, 2005.

JOHNSON, D. M.; MCCULLOH, K. A.; REINHARDT, K. The earliest stages of tree growth: development, physiology and impacts of microclimate. In: **Size-and Age-Related Changes in Tree Structure and Function**. Springer Netherlands, 2011. p. 65-87.

JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; COOMES, D. A. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. **Functional Ecology**, 29(8): 1078-1086, 2015.

KAWECKI, T. J. The evolution of genetic canalization under fluctuating selection. **Evolution**, v. 54, n. 1, p. 1-12, 2000.

KEMBEL, S. W. et al. Improving the scale and precision of hypotheses to explain root foraging ability. **Annals of botany**, v. 101, n. 9, p. 1295-1301, 2008.

KONG, D. et al. Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. **New Phytologist**, v. 203, n. 3, p. 863-872, 2014.

KONG, D. L. et al. Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. **Biogeosciences**, v. 13, n. 2, p. 415-424, 2016.

KRAFT, N. J. B.; GODOY, O.; LEVINE, J. M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 3, p. 797-802, 2015.

KRAMER-WALTER, K. R. et al. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. **Journal of Ecology**, v. 104, p. 1299–1310, 2016.

LARSON, J. E.; FUNK, J. L. Seedling root responses to soil moisture and the identification of a belowground trait spectrum across three growth forms. **New Phytologist**, 2016.

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

LEVY, S. F.; SIEGAL, M. L. The robustness continuum. In: **Evolutionary Systems Biology**. Springer New York, 2012. p. 431-452.

LI, X. et al. Net Assimilation Rate Determines the Growth Rates of 14 Species of Subtropical Forest Trees. **PloS one**, v. 11, n. 3, p. e0150644, 2016.

LEÓN, M. F. et al. Rapid root extension during water pulses enhances establishment of shrub seedlings in the Atacama Desert. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 120-129, 2011.

LIU, Y. et al. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded?. **Annals of Botany**, v. 118, n. 7, p. 1329-1336, 2016.

LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PloS one**, v. 10, n. 4, p. e0123741, 2015.

MAESTRE, F. T. et al. Individual vs. population plastic responses to elevated CO₂, nutrient availability, and heterogeneity: a microcosm experiment with co-occurring species. **Plant and Soil**, v. 296, n. 1-2, p. 53-64, 2007.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 4, p. 515-525, 2007.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought-and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 311-325, 2009.

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

MARKS, C. O.; LECHOWICZ, M. J. Alternative designs and the evolution of functional diversity. **The American Naturalist**, v. 167, n. 1, p. 55-66, 2006.

MATESANZ, S.; VALLADARES, F. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. **Environmental and Experimental botany**, v. 103, p. 53-67, 2014.

MCCARTHY, M. C.; ENQUIST, B. J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. **Functional Ecology**, v. 21, n. 4, p. 713-720, 2007.

MCCORMACK, M. L. et al. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. **New Phytologist**, v. 195, n. 4, p. 823-831, 2012.

MCCULLOH, K. A. et al. Hydraulic architecture of two species differing in wood density: opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. **Plant, cell & environment**, v. 35, n. 1, p. 116-125, 2012.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MODRZYŃSKI, J.; CHMURA, D. J.; TJOELKER, M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. **Tree physiology**, p. tpv053, 2015.

MONTES, C. S.; WEBER, John C. Genetic variation in wood density and correlations with tree growth in *Prosopis africana* from Burkina Faso and Niger. **Annals of forest science**, v. 66, n. 7, p. 1-9, 2009.

MYERS, J. A.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 2, p. 383-395, 2007.

NICOTRA, A. B. et al. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. **Functional Plant Biology**, v. 38, n. 7, p. 535-552, 2011.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693-714, 2010.

NIINEMETS, Ü; VALLADARES, F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. **Ecological monographs**, v. 76, n. 4, p. 521-547, 2006.

NIKLAS, K. J. **Plant allometry: the scaling of form and process**. University of Chicago Press, 1994.

O'BRIEN, M. J. et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 8, p. 710-714, 2014.

OLANO, J. M. et al. Intra-annual wood density fluctuations and tree-ring width patterns are sex- and site-dependent in the dioecious conifer *Juniperus thurifera* L. **Trees**, v. 29, n. 5, p. 1341-1353, 2015.

OLIVEIRA, M. T. et al. Stress tolerance and ecophysiological ability of an invader and a native species in a seasonally dry tropical forest. **PLoS one**, v. 9, n. 8, p. e105514, 2014.

OLIVEIRA, C. C. et al. Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, p. 40-49, 2015.

OSONE, Y.; ISHIDA, A.; TATENO, M. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. **New Phytologist**, v. 179, n. 2, p. 417-427, 2008.

OSTERTAG, R. et al. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 4, p. 805-809, 2015.

OSTONEN, I. et al. Specific root length as an indicator of environmental change. **Plant Biosystems**, v. 141, n. 3, p. 426-442, 2007.

OVALLE, J. F.; ARELLANO, E. C.; GINOCCHIO, R. Trade-offs between drought survival and rooting strategy of two South American Mediterranean tree species: implications for dryland forests restoration. **Forests**, v. 6, n. 10, p. 3733-3747, 2015.

PADILLA, F. M.; PUGNAIRE, F. I. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. **Functional Ecology**, v. 21, n. 3, p. 489-495, 2007.

PADILLA, F. M. et al. Variability in amount and frequency of water supply affects roots but not growth of arid shrubs. **Plant Ecology**, v. 204, n. 2, p. 261-270, 2009.

PADILLA, F. M. et al. Effects of changes in rainfall amount and pattern on root dynamics in an arid shrubland. **Journal of Arid Environments**, v. 114, p. 49-53, 2015.

PATIÑO, S. et al. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. **Biogeosciences**, v. 6, n. 4, 2009.

PATIÑO, S. et al. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees. **Biogeosciences**, v. 9, n. 2, p. 775-801, 2012.

PAZ, H. Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among Forest Sites, Microhabitats, and Ecological Groups1. **Biotropica**, v. 35, n. 3, p. 318-332, 2003.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PICKUP, M.; WESTOBY, M.; BASDEN, A. Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. **Functional Ecology**, v. 19, n. 1, p. 88-97, 2005.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1-2, p. 26-37, 1998.

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

POORTER, L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New Phytologist**, v. 181, n. 4, p. 890-900, 2009.

POORTER, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 321-331, 2008.

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

POORTER, H.; RYSER, P. The limits to leaf and root plasticity: what is so special about specific root length?. **New Phytologist**, v. 206, n. 4, p. 1188-1190, 2015.

POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012.

PORTÉ, A.; HUARD, F.; DREYFUS, P. Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, 126(1): 175-182, 2004.

PONS, T. L.; POORTER, H. The effect of irradiance on the carbon balance and tissue characteristics of five herbaceous species differing in shade-tolerance. **Frontiers in plant science**, v. 5, n.12 p. 1-14, 2014.

PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. **Plant, cell & environment**, v. 34, n. 3, p. 501-513, 2011.

PREGITZER, K. S. Fine roots of trees—a new perspective. **New Phytologist**, v. 154, n. 2, p. 267-270, 2002.

PRIETO, I. et al. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 361-373, 2015.

PUÉRTOLAS, J. et al. Is light the key factor for success of tube shelters in forest restoration plantings under Mediterranean climates?. **Forest ecology and management**, v. 260, n. 5, p. 610-617, 2010.

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

RAMÍREZ-VALIENTE, J. A. et al. Understanding the importance of intrapopulation functional variability and phenotypic plasticity in *Quercus suber*. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, n. 3, p. 1-11, 2015.

RICHTER, S. et al. Phenotypic plasticity facilitates resistance to climate change in a highly variable environment. **Oecologia**, v. 169, n. 1, p. 269-279, 2012.

REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of ecology**, v. 72, n. 1, p. 61-74, 1984.

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

RENAUD, V. et al. Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998– 2007). **Theoretical and Applied Climatology**, v. 105, n. 1-2, p. 119-127, 2011.

RIPULLONE, F. et al. Apical dominance ratio as an indicator of the growth conditions favouring *Abies alba* natural regeneration under Mediterranean environment. **European Journal of Forest Research**, v. 135, n. 2, p. 377-387, 2016.

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, n. 1, p. 187-199, 2016.

ROUMET, C. et al. Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. **New Phytologist**, v. 210, n. 3 p. 815–826, 2016.

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

RÜGER, N. et al. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2626-2636, 2012.

SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?. **Tree physiology**, v. 32, n. 6, p. 764-775, 2012.

SALGADO-LUARTE, C.; GIANOLI, E. Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. **Functional Ecology**, v. 25, n. 3, p. 492-499, 2011.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian Caatinga. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press. 1995. Pp. 35-63.

SANCHEZ-GOMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M. A. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. **Tree Physiology**, v. 26, n. 11, p. 1425-1433, 2006a.

SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M. A. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. **New phytologist**, v. 170, n. 4, p. 795-806, 2006b.

SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; ZAVALA, M. A.; VALLADARES, F. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. **Annals of Forest Science**, v. 65, n. 3, p. 1, 2008.

SCOFFONI, C. et al. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. **Plant Physiology**, v. 156, n. 2, p. 832-843, 2011.

STERCK, F. J. et al. Plasticity influencing the light compensation point offsets the specialization for light niches across shrub species in a tropical forest understorey. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 4, p. 971-980, 2013.

STRAND, J. A.; WEISNER, S. E. B. Phenotypic plasticity—contrasting species-specific traits induced by identical environmental constraints. **New Phytologist**, v. 163, n. 3, p. 449-451, 2004.

SULTAN, S. E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. In: **Evolutionary biology**. Springer US, 1987. p. 127-178.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1-2, p. 81-86, 1988.

SCHOLZ, A. et al. How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. **IAWA Journal**, v. 35, n. 4, p. 337-355, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Plant Physiology. **Sunderland, Sinauer Associates Inc**, 3rd edn., 2002.

THORNLEY, J. H. M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. **Annals of Botany**, v. 36, n. 2, p. 431-441, 1972.

TOMLINSON, K. W. et al. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 430-440, 2013.

TURNBULL, M. H. et al. Separating species and environmental determinants of leaf functional traits in temperate rainforest plants along a soil-development chronosequence. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 8, p. 751-765, 2016.

VALLADARES, F. et al. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. **Trees**, v. 16, n. 6, p. 395-403, 2002.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of ecology**, v. 94, n. 6, p. 1103-1116, 2006.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749-763, 2007.

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.

VALVERDE-BARRANTES, O. J.; SMEMO, K. A.; BLACKWOOD, C. B. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. **Functional Ecology**, v. 29, n. 6, p. 796-807, 2015.

VAN BUSKIRK, J.; STEINER, U. K. The fitness costs of developmental canalization and plasticity. **Journal of evolutionary biology**, v. 22, n. 4, p. 852-860, 2009.

VAN KLEUNEN, M.; FISCHER, M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, v. 166, n. 1, p. 49-60, 2005.

VERHEIJEN, L. M. et al. Variation in trait trade-offs allows differentiation among predefined plant functional types: implications for predictive ecology. **New Phytologist**, v. 209, n. 2, p. 563-575, 2016.

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

VIEIRA, J.; CAMPELO, F.; NABAIS, C. Intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* are a record of climatic changes in the western Mediterranean region. **Canadian journal of forest research**, v. 40, n. 8, p. 1567-1575, 2010.

VIEIRA, J. et al. Xylogenesis of *Pinus pinaster* under a Mediterranean climate. **Annals of forest science**, v. 71, n. 1, p. 71-80, 2014.

VON ARX, G. et al. Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 5, p. 1201-1213, 2013.

XU, X. et al. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. **New Phytologist**, v. 212, n. 1, p. 80-95, 2016.

ZALLONI, E. et al. Climatic signals from intra-annual density fluctuation frequency in Mediterranean pines at a regional scale. **Frontiers in plant science**, v. 7, n. 579, p. 1-11, 2016.

ZHANG, Y.; LI, Y.; XIE, J-B. Fixed allocation patterns, rather than plasticity, benefit recruitment and recovery from drought in seedlings of a desert shrub. **AoB Plants**, v. 8, p. plw020, 2016.

ZUNZUNEGUI, M. et al. Season-dependent and independent responses of Mediterranean scrub to light conditions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 102, p. 80-91, 2016.

WARTON, D. I. et al. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, v. 81, n. 2, p. 259-291, 2006.

WEEMSTRA, M. et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. **New Phytologist**, v. 211, n. 4, p. 1159-1169, 2016.

WERNER, C. et al. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. **Acta Oecologica**, v. 22, n. 2, p. 129-138, 2001.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. The leaf size–twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. **Oecologia**, v. 135, n. 4, p. 621-628, 2003.

WHITE, A. C. et al. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. **Journal of experimental botany**, v. 67, n. 1, p. 31-45, 2015.

WITHINGTON, J. M. et al. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. **Ecological monographs**, v. 76, n. 3, p. 381-397, 2006.

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

WOLFE, B. T.; SPERRY, J. S.; KURSAR, T. A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 1007-1018, 2016.

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

WRIGHT, I. J. et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships. **New phytologist**, v. 166, n. 2, p. 485-496, 2005.

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

YANG, L.; CHEN, L; WEI, W. Effects of vegetation restoration on the spatial distribution of soil moisture at the hillslope scale in semi-arid regions. **Catena**, v. 124, p. 138-146, 2015.

YATES, M. J. et al. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. **Functional Ecology**, v. 24, n. 3, p. 485-492, 2010.

APÊNDICE

Tabela A1: Média e erro padrão por grupo (DBD= decídua de baixa densidade, DPAD = decídua precoce de alta densidade, DTAD = decídua tardia de alta densidade, SV = sempre verde) e espécies (AMC = *Amburana cearenses*, COL = *Commiphora leptophloeos*, BAC = *Bauhinia cheilantha*, ANC = *Anadenanthera colubrina*, MYU = *Myracrodruon urundeuva*, ASP = *Aspidosperma pyriformium*, POP = *Poincianella pyramidalis*, CYF = *Cynophalla flexuosa*, CAJ = *Capparis jacobinae*) para o efeito espécies x tratamento de luz (%) para taxa de crescimento relativo (TCR, $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), massa seca total (MST, g), fração de massa nas raízes (FMR, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), fração de massa foliar (FMF, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), fração de massa no caule (FMC, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), relação raiz parte aérea (R:A, $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), aérea foliar específica (AFE, $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$), taxa de assimilação líquida (TAL, $\text{g}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{d}^{-1}$). Valores seguidos de letras diferentes, diferem significativamente ($P < 0,05$; teste de tukey).

Espécie	Luz	TCR	MST	FMR	FMF	FMC	R:A	AFE	TAL
		DECÍDUA PRECOCE DE ALTA DENSIDADE							
ANC	100%	0,09 (0,005) ^{de}	7,20 (3,89) ^{bc}	0,64 (0,03) ^a	0,24 (0,03) ^c	0,09 (0,01) ^c	1,99 (0,30) ^a	77,94(6,32) ^d	13,45 (15,57) ^b
	60%	0,09 (0,0004) ^{cde}	10,44 (5,07) ^{bc}	0,67 (0,03) ^a	0,21 (0,02) ^c	0,09 (0,01) ^c	2,28 (0,27) ^a	86,68 (11,80) ^{cd}	18,59 (16,07) ^b
	30%	0,08 (0,006) ^e	5,74 (3,25) ^{bc}	0,66 (0,02) ^a	0,22 (0,02) ^c	0,09 (0,01) ^c	2,14 (0,25) ^a	99,26 (18,09) ^c	9,91 (13,18) ^b
MYU	100%	0,10 (0,01) ^a	11,22 (5,99) ^{bc}	0,53 (0,05) ^{bc}	0,37 (0,03) ^{ab}	0,09 (0,01) ^c	1,17 (0,20) ^{bc}	210,64 (4,05) ^b	75,86 (121,84) ^{ab}
	60%	0,11 (0,01) ^a	13,19 (7,80) ^{ab}	0,47 (0,05) ^{dc}	0,41 (0,04) ^a	0,11 (0,02) ^{bc}	0,93 (0,18) ^{bcd}	222,70 (15,50) ^{ab}	100,42 (82,89) ^{ab}
	30%	0,11 (0,00) ^a	17,32 (4,18) ^a	0,49 (0,03) ^{dc}	0,4 (0,02) ^a	0,1 (0,02) ^{bc}	0,98 (0,13) ^{bcd}	225,10 (5,56) ^{ab}	218,65 (151,25) ^a
BAC	100%	0,10 (0,01) ^{bcd}	4,88 (3,28) ^c	0,54 (0,09) ^b	0,32 (0,06) ^b	0,13 (0,04) ^{ab}	1,27 (0,46) ^b	231,72 (12,26) ^b	19,15 (24,76) ^b
	60%	0,11 (0,01) ^a	6,51 (3,73) ^{bc}	0,43 (0,03) ^d	0,41 (0,02) ^a	0,16 (0,02) ^a	0,76 (0,09) ^{cd}	227,53 (7,92) ^{ab}	55,05 (53,58) ^{ab}
	30%	0,10 (0,00) ^{bc}	5,45 (2,49) ^{bc}	0,41 (0,02) ^d	0,43 (0,03) ^a	0,16 (0,01) ^a	0,7 (0,06) ^d	239,08 (3,28) ^a	46,99 (35,80) ^b
DECÍDUA DE BAIXA DENSIDADE									
AMC	100%	0,08 (0,00) ^b	8,61 (3,66) ^a	0,44 (0,03) ^{abc}	0,3 (0,02) ^a	0,2 (0,02) ^b	0,9 (0,13) ^{ab}	222,43 (18,24) ^{ab}	13,48 (16,14) ^a
	60%	0,08 (0,00) ^{ab}	8,33 (2,60) ^a	0,49 (0,05) ^a	0,26 (0,03) ^{ab}	0,18 (0,02) ^b	1,13 (0,21) ^a	242,80 (32,10) ^a	5,95 (4,79) ^a
	30%	0,08 (0,01) ^b	8,41 (6,88) ^a	0,48 (0,05) ^{ab}	0,26 (0,03) ^{abc}	0,19 (0,02) ^b	1,09 (0,21) ^a	241,35 (32,49) ^a	20,54 (33,05) ^a
COL	100%	0,08 (0,01) ^{ab}	8,04 (3,56) ^a	0,45 (0,10) ^{abc}	0,19 (0,10) ^c	0,33 (0,03) ^a	0,91 (0,32) ^{ab}	179,91 (16,80) ^b	2,75 (3,62) ^a
	60%	0,09 (0,01) ^a	7,84 (5,88) ^a	0,4 (0,02) ^{bc}	0,2 (0,02) ^{ac}	0,37 (0,01) ^a	0,71 (0,06) ^b	191,82 (8,36) ^b	28,31(34,19) ^a
	30%	0,09 (0,01) ^{ab}	7,77 (7,08) ^a	0,39 (0,06) ^c	0,2 (0,03) ^{bc}	0,39 (0,05) ^a	0,69 (0,17) ^b	202,15 (12,79) ^b	48,66 (77,31) ^a

Tabela A1 (continuação): Média e erro padrão por grupo (DBD= decídua de baixa densidade, DPAD = decídua precoce de alta densidade, DTAD = decídua tardia de alta densidade, SV = sempre verde) e espécies (AMC = *Amburana cearenses*, COL = *Commiphora leptophloeos*, BAC = *Bauhinia cheilantha*, ANC = *Anadenanthera colubrina*, MYU = *Myracrodruon urundeuva*, ASP = *Aspidosperma pyrifolium*, POP = *Poincianella pyramidalis*, CYF = *Cynophalla flexuosa*, CAJ = *Capparis jacobinae*) para o efeito espécies x tratamento de luz (%) para taxa de crescimento relativo (TCR, mg.g⁻¹.d⁻¹), massa seca total (MST, g), fração de massa nas raízes (FMR, g.g⁻¹), fração de massa foliar (FMF, g.g⁻¹), fração de massa no caule (FMC, g.g⁻¹), relação raiz parte aérea (R:A, g.g⁻¹), aérea foliar específica (AFE, cm².g⁻¹), taxa de assimilação líquida (TAL, g.cm².d⁻¹). Valores seguidos de letras diferentes, diferem significativamente (P < 0,05; teste de tukey).

Espécie	Luz	TCR	MST	FMR	FMF	FMC	R:A	AFE	TAL
		DECÍDUA TARDIA DE ALTA DENSIDADE							
POP	100%	0,09 (0,003) ^a	12,74 (5,38) ^a	0,48 (0,04) ^a	0,39 (0,04) ^a	0,13 (0,02) ^b	0,94 (0,14) ^a	145,16 (5,38) ^a	51,33 (13,88) ^a
	60%	0,09 (0,005) ^{ab}	11,02 (6,74) ^{ab}	0,47 (0,04) ^a	0,4 (0,04) ^a	0,13 (0,01) ^b	0,91 (0,15) ^a	152,56 (5,41) ^a	72,00 (29,06) ^a
	30%	0,09 (0,005) ^{ab}	11,63 (6,59) ^{ab}	0,5 (0,04) ^a	0,37 (0,02) ^a	0,13 (0,02) ^b	1,00 (0,15) ^a	155,88 (5,73) ^a	58,88 (31,07) ^a
ASP	100%	0,08 (0,01) ^{bc}	3,95 (3,11) ^{ab}	0,51 (0,07) ^a	0,17 (0,04) ^b	0,32 (0,03) ^a	1,07 (0,35) ^a	139,70 (19,16) ^a	7,67 (20,13) ^b
	60%	0,08 (0,01) ^c	3,93 (2,38) ^{ab}	0,47 (0,02) ^a	0,21 (0,03) ^b	0,33 (0,01) ^a	0,86 (0,08) ^a	146,47 (22,82) ^a	7,72 (8,45) ^b
	30%	0,07 (0,00) ^c	1,63 (0,73) ^c	0,5 (0,05) ^a	0,18 (0,05) ^b	0,32 (0,02) ^a	1,02 (0,22) ^a	165,89 (23,06) ^a	1,00 (2,14) ^b
SEMPRE VERDE									
CYF	100%	0,08 (0,00) ^a	2,49 (0,79) ^{ab}	0,49 (0,04) ^b	0,4 (0,03) ^a	0,12 (0,02) ^{bc}	0,96 (0,14) ^b	97,94 (3,16) ^b	0,46 (0,37) ^{ab}
	60%	0,08 (0,01) ^{ab}	2,11 (1,05) ^{bc}	0,51 (0,04) ^{ab}	0,39 (0,04) ^a	0,11 (0,01) ^c	1,04 (0,16) ^b	103,01 (4,50) ^{ab}	0,36 (0,49) ^{ab}
	30%	0,07 (0,01) ^b	1,33 (0,93) ^c	0,49 (0,05) ^b	0,4 (0,04) ^a	0,12 (0,01) ^{bc}	0,97 (0,19) ^b	108,49 (4,52) ^a	0,29 (0,46) ^b
CAJ	100%	0,07 (0,00) ^{ab}	3,33 (0,43) ^a	0,55 (0,02) ^a	0,21 (0,02) ^b	0,13 (0,01) ^{ab}	1,62 (0,17) ^a	84,36 (5,52) ^c	1,08 (0,53) ^{ab}
	60%	0,07 (0,00) ^{ab}	3,26 (0,71) ^a	0,54 (0,04) ^{ab}	0,22 (0,03) ^b	0,13 (0,01) ^a	1,56 (0,23) ^a	83,64 (2,32) ^c	1,14 (0,82) ^a
	30%	0,07 (0,00) ^{ab}	2,90 (0,97) ^a	0,55 (0,03) ^a	0,2 (0,03) ^b	0,14 (0,01) ^a	1,65 (0,21) ^a	86,81 (3,89) ^c	0,9 (0,81) ^{ab}

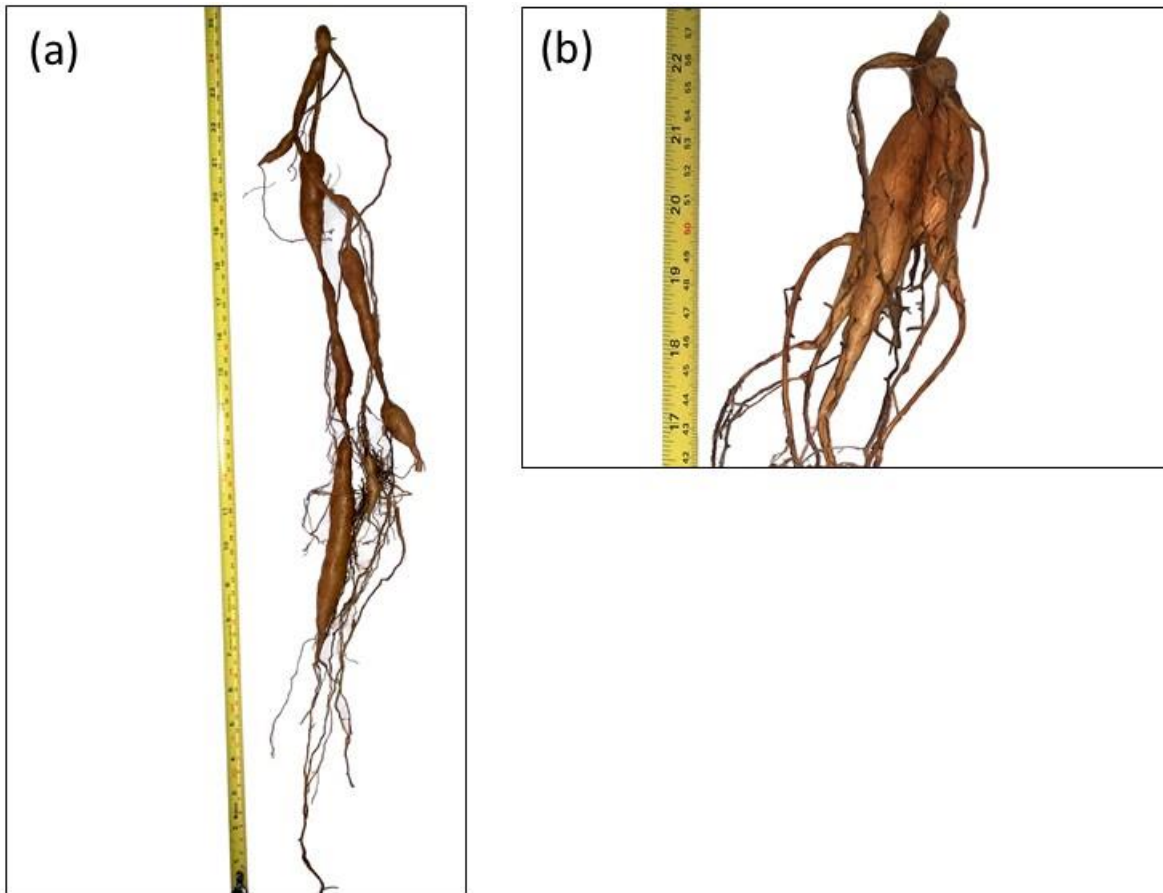


Figura A1: Raízes de plântulas com sete meses das espécies lenhosas *Myracrodruon urundeuva* (a) e *Amburana cearenses* (b). Experimento conduzido em casa de vegetação no município de Serra Talhada – PE.