



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



ANA ROSINERY LUZ SILVA SANTOS

**PLASTICIDADE EM TRAÇOS FUNCIONAIS FOLIARES DE ESPÉCIES
ARBÓREAS EM REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA**

RECIFE-PE

2015

ANA ROSINERY LUZ SILVA SANTOS

**PLASTICIDADE EM TRAÇOS FUNCIONAIS FOLIARES DE ESPÉCIES
ARBÓREAS EM REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA**

**Dissertação apresentada à
Coordenação do Programa de Pós-
Graduação em Ciências Florestais da
Universidade Federal Rural de
Pernambuco - UFRPE, como parte das
exigências para a obtenção do título de
Mestre.**

**Orientadora:
Prof^a. Dr^a. Maria Jesus Nogueira Rodal**

RECIFE/PE

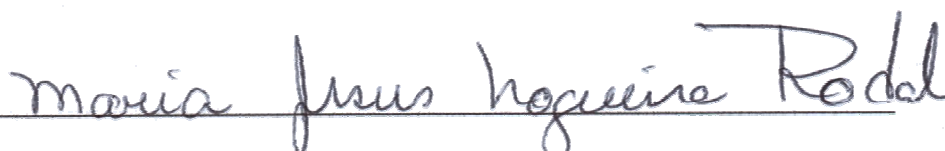
2015

ANA ROSINERY LUZ SILVA SANTOS


**PLASTICIDADE EM TRAÇOS FUNCIONAIS FOLIARES DE ESPÉCIES
ARBÓREAS EM REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA**

Aprovado em: 29/05/2015

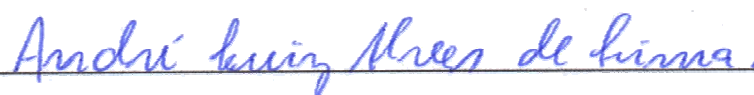
Banca examinadora:



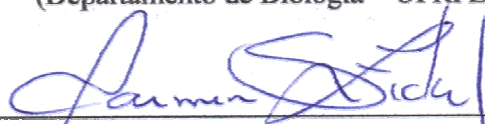
Prof.^a. Dr.^a. Maria Jesus Nogueira Rodal (Orientadora)
(Departamento de Biologia - UFRPE)



Prof.^o. Dr.^o. Luiz Carlos Marangon - Titular
(Departamento de Ciência Florestal - UFRPE)



Prof.^o. Dr.^o. André Luiz Alves de Lima - Titular
(Departamento de Biologia – UFRPE/UAST)



Prof.^a. Dr.^a. Carmen Sílvia Zickel (Suplente)
(Departamento de Biologia - UFRPE)

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Maria Jesus Nogueira Rodal pelo constante aprendizado e paciência para concretização deste trabalho;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da UFRPE;

Às professoras Ana Carolina Borges Lins e Silva e Maria Amanda Menezes por todas as contribuições durante a construção do projeto e ao longo do desenvolvimento da dissertação;

À Usina São José por toda a infraestrutura disponibilizada nos trabalhos de campo;

Aos parataxonomistas Marcos Chagas (Marquinhos) e Lenilson Barboza (Seu Lenilson) pela contribuição essencial na fase de campo da dissertação;

Ao meu parceiro Marcos Araujo-Silva pelo companheirismo, pelas conversas elucidativas e carinho durante a construção da dissertação;

À minha mãe Maria Antônia por todas as palavras de apoio e incentivo desde o início da minha vida acadêmica.

SANTOS, ANA ROSINERY LUZ SILVA. **Plasticidade em traços funcionais foliares de espécies arbóreas em remanescentes da Floresta Atlântica.** Orientadora: Prof^a. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal.

RESUMO

As variações entre indivíduos em dois estratos florestais (sub-bosque e dossel) e a plasticidade de traços foliares foram estudadas em relação a diferentes condições de irradiância. De acordo com as hipóteses estabelecidas, espera-se que os traços foliares sejam distintos entre os estratos florestais e que a plasticidade fenotípica desses traços apresente variação entre si. Foram analisados nove traços funcionais foliares (peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica, concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar) em 24 espécies arbóreas da Floresta Tropical Atlântica. As plantas do sub-bosque apresentaram menor peso seco, teor de matéria seca, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar em relação às plantas do dossel, que possuem valores inferiores de área foliar específica e concentração de nitrogênio por massa foliar. A análise fatorial demonstrou que houve efeito significativo do estrato florestal para sete traços funcionais avaliados e efeito da interação (espécies x estrato florestal) em todos os traços foliares. Todos os traços funcionais demonstraram índices de plasticidade fenotípica elevados. Os índices de plasticidade dos traços fisiológicos não diferiram significativamente em relação aos índices de plasticidade dos traços morfológicos. Por outro lado, foi possível identificar uma relação entre as estratégias ecológicas das espécies e a variação dos traços funcionais foliares.

Palavras-chave: Características foliares, Sub-bosque, Dossel, Floresta tropical úmida.

SANTOS, ANA ROSINERY LUZ SILVA. **Plasticity in functional leaf traits of tree species in remnants of Atlantic Forest.** Advisor: Prof^a. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal.

ABSTRACT

The variations between individuals in two forest strata (understory and canopy) and the plasticity of leaf traits were studied in relation to different irradiance conditions. According to the assumptions made, it is expected that the leaf traits are distinct strata between forest and that the phenotypic plasticity of these features present variation each other. Nine leaf functional traits were analyzed (dry weight, dry matter content, leaf area, specific leaf area, chlorophyll concentration, nitrogen concentration per leaf mass, phosphorus concentration by leaf mass, nitrogen concentration per leaf area and phosphorus concentration by leaf area) on 24 tree species of Atlantic Rainforest. The plants of the understory had lower dry weight, dry matter content, phosphorus concentration by leaf mass, nitrogen concentration per leaf area and phosphorus concentration of leaf area in relation to the canopy plants that have lower values of leaf area specific and concentration of nitrogen for leaf mass. Factor analysis showed that there were significant effects of forest strata for seven evaluated traits and functional interaction effect (species x forest stratum) in every leaf traits. All functional traits showed high levels of phenotypic plasticity. The plasticity index of physiological traits did not differ significantly with respect to plasticity index of morphological traits. Moreover, it was possible to identify a relationship between the ecological strategies species and the variation in leaf functional traits.

Keywords: Leaf traits, Understory, Canopy, Tropical rain forest.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Vegetação da Usina São José com fragmentos de vegetação madura e secundária com localização dos fragmentos estudados (Zambana, Cruzinha e BR) em Igarassu – PE.....	19
Figura 2	Planta jovem no sub-bosque florestal sob baixa disponibilidade de luz em fragmento estudado no município de Igarassu - PE.....	24
Figura 3	Coleta de folhas em planta jovem do sub-bosque florestal em fragmento estudado no município de Igarassu - PE.....	24
Figura 4	Análise da variância entre os índices de plasticidade. As letras minúsculas representam diferença estatística significativa ($p \leq 0,05$) entre os índices (Teste de Tukey).....	28

LISTA DE QUADROS

Quadro 1	Lista das espécies e famílias estudadas nos fragmentos de Zambana, Cruzinha e BR em Igarassu – PE.....	22
----------	--	----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Análise da Variância (Fatorial duplo) dos traços funcionais foliares com espécies (n=24) e estratos florestais em diferentes condições de luminosidade (sub-bosque e dossel) como fatores fixos.....	26
Tabela 2	Média dos traços funcionais foliares no sub-bosque e dossel de 24 espécies comuns aos dois estratos florestais e índices de plasticidade fenotípica estudados em uma Floresta Ombrófila Densa (Igarassu – PE).....	27
Tabela 3	Lista das espécies com classificação ecológica e índice de plasticidade total.....	30

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1 Traços Funcionais e Gradientes de Luminosidade.....	12
2.2 Traços funcionais foliares.....	13
2.3 Plasticidade fenotípica em plantas.....	15
2.4 Mudanças globais e Plasticidade Fenotípica.....	16
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1 Área de Estudo.....	17
3.2 Características funcionais e Plasticidade fenotípica.....	19
3.2.1 Características foliares.....	20
3.2.2 Plasticidade fenotípica.....	21
3.3 Análise dos dados.....	23
4. RESULTADOS.....	24
4.1 Variação nos traços funcionais foliares entre os estratos florestais.....	24
4.2 Plasticidade em traços funcionais foliares.....	26
5. DISCUSSÃO.....	31
5.1 Variação dos traços funcionais foliares.....	31
5.2 Plasticidade fenotípica.....	33
5.2.1 Plasticidade de traços funcionais foliares.....	33
5.2.2 Plasticidade de espécies arbóreas.....	35
6. CONCLUSÕES.....	36
7. REFERÊNCIAS BILIOGRÁFICAS.....	37

1. INTRODUÇÃO

O enfoque funcional nas pesquisas desenvolvidas por ecologistas vegetais contribui para o avanço da ecologia de comunidades (McGILL et al., 2006). Essa abordagem baseada em características funcionais se caracteriza pela análise dos padrões de dispersão desses traços para detectar a filtragem ambiental e a partição de nicho (ADLER et al., 2013). Traços funcionais são definidos como qualquer característica morfológica, fisiológica e fenológica que influencia indiretamente o *fitness*, através dos efeitos sobre o desempenho individual dos organismos (VIOLLE et al., 2007).

Os traços foliares têm sido considerados como fundamentais na determinação da captura de luz através dos ajustes estruturais e químicos que ocorrem nas folhas (NIINEMETS, 2010). O ambiente heterogêneo de luz sob um dossel traz diversos fatores de estresse para as folhas em diferentes estratos da vegetação (GRATANI, 2014). As plantas respondem a essas variações com mudanças na fenologia, fisiologia e reprodução, trazendo consequências para as interações bióticas e composição da comunidade vegetal (MATEZANS et al., 2010). Folhas que crescem expostas ao sol no dossel florestal, e, portanto com poucas limitações na quantidade de luz disponível, podem maximizar sua capacidade fotossintética produzindo folhas espessas e com menor área foliar específica. Folhas de sombra apresentam elevada área foliar específica em combinação com elevado teor de clorofila para maximizar a absorção de luz quando comparadas com folhas de sol através de um menor investimento em biomassa (EVANS; POORTER, 2001).

A habilidade para ajustar a expressão de vários fenótipos provenientes de um único genótipo de acordo com mudanças ambientais é definida como plasticidade fenotípica (NICOTRA et al., 2010). Assim, diversas respostas fenotípicas a fatores de estresse ambiental podem ser consequência das limitações de recursos, por exemplo, ao longo de um gradiente vertical de luminosidade numa floresta tropical (GRATANI, 2014).

Em geral, menos de 2% da radiação fotossinteticamente ativa acima do dossel alcança o chão de uma floresta tropical (VALLADARES et al., 2002). Isso demonstra que as condições de luminosidade nos diferentes estratos florestais

(dossel e sub-bosque) são contrastantes. Tais estratos florestais podem ser utilizados como “dublês” da disponibilidade de luz no estudo das características foliares, portanto as diferenças foliares observadas entre os estratos são indicadoras dos ajustes ocasionados para captação da luminosidade.

Os ajustes provenientes da plasticidade fenotípica estão relacionados com traços fisiológicos e morfológicos que desempenham funções diferentes na adaptação da planta às alterações do ambiente (GRATANI, 2014). Sabe-se que variáveis estruturais da folha apresentam diferenças, em relação à plasticidade, quando comparadas com as variáveis fisiológicas, uma vez que, em geral, traços fisiológicos apresentam maior plasticidade fenotípica do que traços morfológicos (VALLADARES et al., 2000; BARROS et al., 2011). Traços fisiológicos estão relacionados à capacidade de colonização de novas áreas, pois garantem ajustes na troca de gases em resposta às mudanças ambientais em um curto período de tempo. Já os traços morfológicos possuem papel importante na aquisição de recursos e, portanto, no crescimento das plantas (NIINEMETS; VALLADARES, 2004).

Em organismos sésseis, como as plantas, a plasticidade fenotípica pode ser crucial para as respostas dos organismos às variações de pressões seletivas ao longo do tempo (RAMIREZ-VALIENTE et al., 2015). Alguns trabalhos abordam a relação entre estratégias ecológicas das espécies e o potencial de aclimação a diferentes condições ambientais (VALLADARES et al., 2000; VALLADARES et al., 2002; VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Acredita-se que espécies demandantes de luz possuem mais habilidade para se aclimatar rapidamente e eficientemente a mudanças bruscas no regime de luz (dos ANJOS et al., 2012). Sendo aclimação definida aqui como o ajustamento fisiológico e morfológico realizado por indivíduos frente a mudanças ambientais (ROZENDAAL et al., 2006). Por outro lado, espécies não demandantes de luz apresentam estratégia de uso conservativo dos recursos, com maior investimento na estocagem de energia e baixa plasticidade (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Neste trabalho foram estudados nove traços funcionais foliares (peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica, concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa

foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar) em 24 espécies arbóreas presentes em dois estratos distintos (sub-bosque e dossel) da Floresta Tropical Atlântica. Foram elaboradas duas hipóteses sobre a variação dessas características funcionais nos diferentes estratos florestais. São elas: **os valores dos traços funcionais foliares diferem entre os estratos florestais** e os indivíduos presentes no dossel apresentam menores valores de área foliar, área foliar específica, conteúdo de clorofila e conteúdo de nutrientes por massa foliar; **a plasticidade fenotípica difere entre os traços funcionais analisados** e as variáveis fisiológicas apresentam valores mais elevados de plasticidade em comparação com as variáveis morfológicas.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Traços funcionais e gradientes de luminosidade

Traço é uma propriedade mensurável do organismo, geralmente medido em indivíduos e utilizado comparativamente entre espécies (McGILL et al., 2006). Traços funcionais são definidos como características que tenham influência significativa no estabelecimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo de uma espécie em seu ambiente natural, como àquelas relacionadas com a capacidade de adquirir, usar e conservar os recursos (REICH et al., 2003). Essas características podem ser morfológicas, fisiológicas ou fenológicas e desempenham um papel importante nos processos de competição e adaptação evolutiva das espécies (BRADSHAW, 1965; VIOLLE et al., 2007). No desenvolvimento de pesquisas com plantas, a existência de padrões globais têm convencido os ecologistas de que as características funcionais são a melhor abordagem disponível para o entendimento das comunidades e ecossistemas (ADLER et al., 2014).

Um dos principais recursos que limita o crescimento das plantas e leva à competição entre indivíduos é a luz. Como exemplo, sabe-se que em muitos tipos de floresta que apresentam dossel fechado, apenas uma fração pequena (0,5 – 5%) da radiação solar incidente sobre o dossel atinge o sub-bosque (CHAZDON; PEARCY, 1991). As plantas são organismos sésseis que precisam se ajustar constantemente aos ambientes que ocupam no decorrer do seu desenvolvimento. Em todo o

mosaico complexo de micro sítios que compõem as florestas tropicais, a disponibilidade de luz varia mais drasticamente para as plantas do que qualquer outro recurso (CHAZDON et al., 1996). Sob condições limitantes de luminosidade, as plantas podem aperfeiçoar sua habilidade competitiva para a manutenção do equilíbrio entre as perdas de água, via respiração, e os ganhos de carbono, via fotossíntese (GIVNISH, 1988). Portanto, essa disponibilidade é determinante para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência das plantas nas florestas tropicais (NICOTRA, CHAZDON, IRIARTE, 1999).

2.2 Traços funcionais foliares

Os traços funcionais foliares coordenam a capacidade fotossintética de acordo com os níveis de luz na história de vida de uma planta (WRIGHT et al., 2004). Os requisitos para o funcionamento ideal da folha diferem entre alta e baixa irradiância, com isso, as plantas se ajustam continuamente às mudanças no ambiente luminoso, implicando no aumento da sua adaptabilidade (BRADSHAW, 1965; ROZENDAAL et al., 2006).

Uma das principais características funcionais que muda em resposta às variações de luz é a área foliar específica (razão entre a área foliar e massa seca das folhas) (GRATANI et al., 2014). A área foliar específica indica um *trade-off* entre o investimento na área foliar para captura de luz utilizada na fotossíntese e um investimento na construção eficiente de tecidos para evitar a desidratação e herbivoria (WESTOBY, 1998). Outro traço funcional importante relacionado com o comportamento ecológico das espécies é o teor de matéria seca, expressado pela razão entre a matéria seca e matéria fresca das folhas (GARNIER et al., 2001). O teor de matéria seca está associado com a densidade média dos tecidos foliares, correlacionando-se negativamente com a taxa relativa de crescimento da planta e positivamente com o tempo de vida das folhas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

A concentração de nitrogênio foliar (N) e a concentração de fósforo foliar (P) são as quantidades totais de N e P, respectivamente, por unidade de matéria seca. Esses elementos são essenciais para as reações metabólicas relacionadas com a

captura de luz, capacidade fotossintética e crescimento. O investimento da planta em N e P varia com as diferenças nas estratégias de crescimento das espécies e limitações provocadas pelo ambiente (REICH et al., 2010). Além dessas características funcionais, o teor de clorofila foliar está diretamente envolvido com o processo fotossintético. A clorofila é essencial para a conversão da energia luminosa em energia química, pois a absorção de radiação solar por uma folha ocorre em função dos teores de pigmentos fotossintéticos (GITELSON et al., 2003).

Folhas de plantas que crescem sob o dossel sombreado apresentam, em geral, menor massa seca e espessura e maiores valores de área foliar específica que folhas de dossel ou ambientes com maior disponibilidade de luz (GIVNISH, 1988). Além disso, sabe-se que folhas de sombra com elevada área foliar específica em combinação com elevado teor de clorofila podem maximizar a absorção de luz quando comparadas com folhas de sol através de um menor investimento em biomassa (EVANS; POORTER, 2001). Folhas expostas a uma alta irradiação solar ao longo do dia tendem a ser mais espessas, a ter menores concentrações de nutrientes foliares (nitrogênio e fósforo) e possuem mecanismos eficientes de dissipação do excesso de energia luminosa (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Com a finalidade de otimizar a captação de luz, folhas que crescem sob a sombra investem grande parte do nitrogênio foliar no aumento do conteúdo de clorofila, que se reflete numa elevada razão clorofila/nitrogênio sob condições de pouca luz (NIINEMETS, 2010).

A diferenciação entre as plantas que crescem em condições de sombreamento ou exposição ao sol reside principalmente na economia de carbono e produção de assimilados (POPMA; BONGERS, 1988). A quantidade de luz não é limitante para as plantas que crescem expostas no dossel florestal e, com isso, ocorre a maximização da capacidade fotossintética, através da produção de folhas mais espessas e aumento do teor de nitrogênio por unidade de área (GIVNISH, 1988). As folhas de sombra são menos espessas e menos resistentes, porém estresses abióticos como vento e dessecação são menores no sub-bosque florestal (ROZENDAAL et al., 2006).

2.3 Plasticidade fenotípica em plantas

Plasticidade fenotípica é definida como a habilidade de um único genótipo expressar um conjunto de fenótipos sob diferentes condições ambientais (NICOTRA et al., 2010). Para inferir corretamente se uma dada resposta fenotípica pode ser uma característica adaptativa selecionada no cenário ecológico pertinente, e não um derivado de outro processo é essencial identificar uma ligação funcional (apoiado no conhecimento ecofisiológico) entre a alteração fenotípica observada e os desafios ambientais (SULTAN, 1995; KINGSOLVER; HUEY, 1998).

A plasticidade fenotípica pode influenciar o processo evolucionário de duas formas: estimulando respostas evolutivas às mudanças ambientais via persistência de populações ou revelando variações genéticas para seleção; e através do processo de acomodação genética no qual a seleção natural atua na melhoria da forma, regulação e integração de novas variações fenotípicas (SCHLICHTING; WUND, 2013).

As florestas tropicais, com seu mosaico de diferentes ambientes de luz que variam de sub-bosques sombreados a clareiras naturais com aberturas de tamanho variável, proporcionam um ambiente ideal para testar a hipótese de especialização, plasticidade, e para explorar o papel evolutivo da plasticidade fenotípica em plantas (VALLADARES et al., 2000). Em geral, as plantas exibem plasticidade considerável nas suas características em resposta a diferentes ambientes de luz e os requisitos para o funcionamento ideal da folha diferem entre alta e baixa irradiância (STERCK et al., 2013; ROZENDAAL et al., 2006). Ajustes na folhagem do dossel da floresta que alteram a eficiência na interceptação da luz incidente influenciam o requisito mínimo de luz para a sobrevivência das plantas (NIINEMETS, 2006). Porém, elevada plasticidade pode estar associada com os custos e riscos que comprometem em longo prazo a sobrevivência e, portanto, podem impedir tais espécies de responderem a mudanças na disponibilidade de luz (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Uma abordagem mais abrangente da plasticidade em estudos com populações naturais, na qual não são estudadas populações com indivíduos geneticamente idênticos, é importante nas pesquisas que abrangem questões

ecológicas, tais como as relacionadas com os padrões de diferenciação da população ao longo de um gradiente ambiental (GIANOLI; VALLADARES, 2012). Nesses estudos em ambientes naturais existem outros fatores ambientais importantes e atuantes sobre a vegetação do sub-bosque, tais como a alta umidade relativa do ar, acima de 70% durante o ano, e a alta precipitação na maioria dos meses do ano, tornando o ambiente mais mésico no interior da floresta que no dossel (VIEIRA et al., 2014).

Um ponto crucial para análise da plasticidade em abordagens ecológicas é a estimativa quantitativa da alteração fenotípica induzida pelo meio ambiente. A quantificação da plasticidade é de particular relevância em estudos comparativos de diferentes espécies e populações, com a utilização de índices de plasticidade fenotípica (VALLADARES et al., 2000; VALLADARES et al., 2006).

2.4 Mudanças globais e plasticidade fenotípica

Sistemas naturais têm sido profundamente transformados por atividades humanas desde o século XIX, mas nas últimas três décadas essas mudanças estão ocorrendo em taxas alarmantes. Questões fundamentais para os ecologistas no contexto de mudanças globais abrange como as espécies de plantas podem responder a esses novos e complexos cenários ambientais e quais os mecanismos envolvidos nesse processo (MATEZANS et al., 2010). Dentre os mecanismos pelos quais uma população pode persistir frente às mudanças ambientais está a plasticidade fenotípica. Plasticidade fenotípica reflete o impacto direto do ambiente no desenvolvimento de fenótipos individuais e sua importância para a evolução em respostas às mudanças ambientais tem sido investigada (CHEVIN et al., 2010). Em um ambiente que apresenta mudanças rápidas nas escalas locais e globais, populações com baixa plasticidade em características seletivamente importantes podem ter maior risco de extinção (VALLADARES et al., 2014). Nesse sentido, as modificações foliares em plantas do dossel e sub-bosque demonstram essa variação numa pequena escala, porém oportunizam a avaliação da plasticidade fenotípica de plantas frente às modificações de fatores abióticos.

As mudanças globais envolvem mais alterações do que somente o aquecimento global e alterações nos padrões de precipitação. Por exemplo, o aumento dos níveis de CO² na atmosfera implica no aumento do balanço de C: N nos tecidos das plantas, com alterações das relações de herbivoria e níveis de defesas químicas das plantas (VALLADARES et al., 2007). Anteriormente pouco considerada, a plasticidade fenotípica é agora compreendida como geneticamente controlada, hereditária e de potencial importância para a evolução da espécie (LANDE, 2009). Características funcionais de plantas devem ter prioridade para a investigação da plasticidade fenotípica (adaptativa) e identificação dos mecanismos moleculares e genéticos das espécies (NICOTRA et al., 2010).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em remanescentes florestais situados na Usina São José (USJ), que abrange uma área com aproximadamente 270 km² e está localizada na Mesorregião da Zona da Mata Pernambucana, Nordeste do Brasil, com sua porção principal no município de Igarassu e partes nos municípios de Goiana, Itaquitinga, Itapissuma, Abreu e Lima e Araçoiaba.

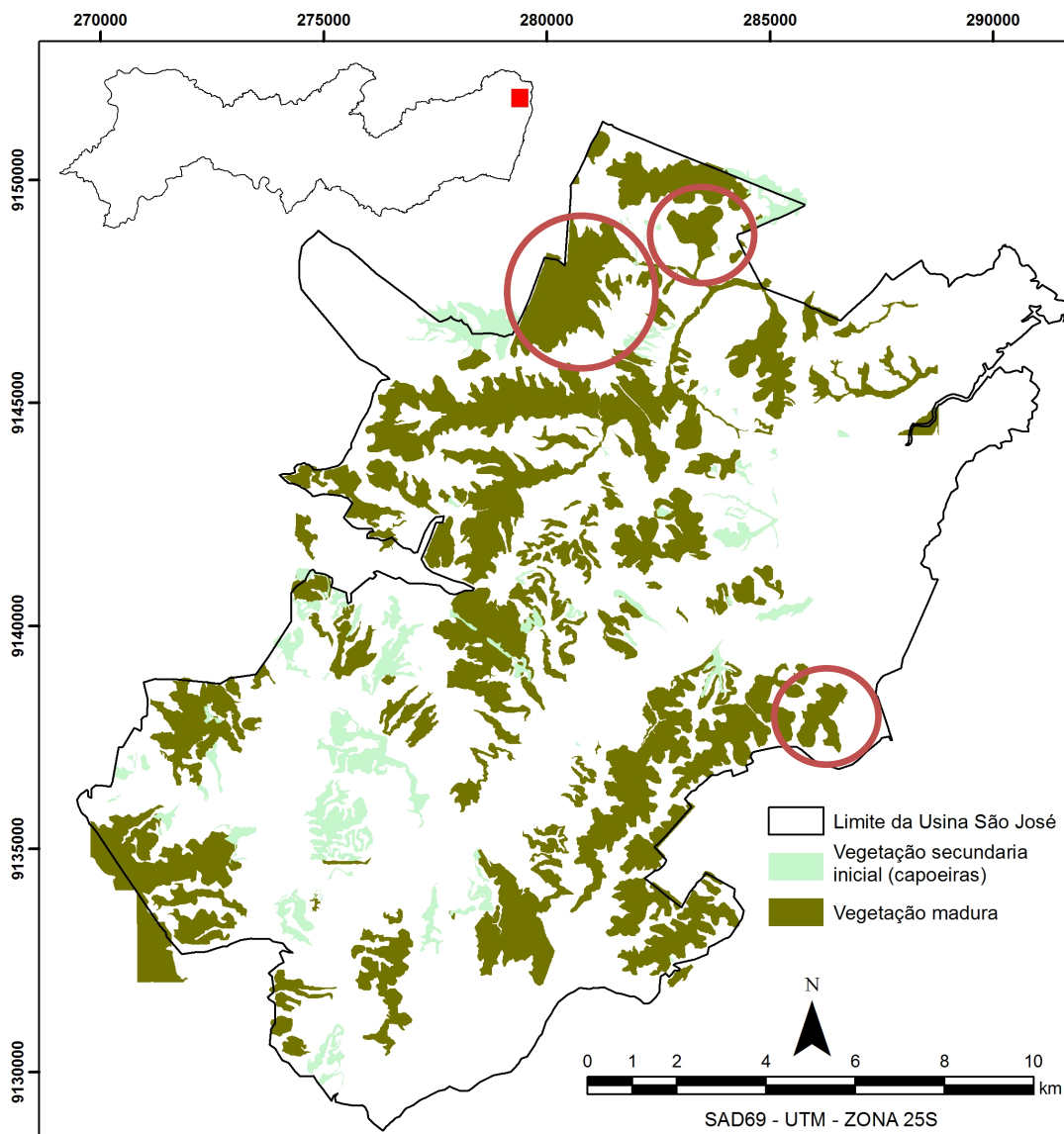
A paisagem da Usina São José apresenta 24% de cobertura florestal, composta por 202 manchas de vegetação nativa (Floresta Atlântica), sendo 96 áreas de floresta secundária (capoeiras) e 106 remanescentes de floresta madura (TRINDADE et al., 2008). A matriz que circunda os fragmentos é constituída por canaviais, cujo avanço ocasionou a intensificação do processo de fragmentação florestal na Zona da Mata Pernambucana entre 1975 e 1989 (FARIAS et al., 2007).

As áreas estudadas estão assentadas sobre a Formação Barreiras, de idade plio-pleistocênica, constituída por sedimentos areno-argilosos não consolidados de origem continental. O relevo elaborado a custa dos sedimentos da Formação Barreiras é constituído por tabuleiros, feições de topo plano, entrecortados por vales estreitos e profundos, cujas vertentes apresentam declividade alta, acima de 30% (CPRH, 2003). O clima é do tipo As' (tropical quente e úmido) com precipitação

anual de 1687 mm, concentrada entre março e agosto e a temperatura média anual é de 24,9°C (dados da Estação Meteorológica da Usina São José/Posto Piedade).

A vegetação pode ser classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, tipologia que em geral ocupa as planícies costeiras, encobertas por tabuleiros do Grupo Barreiras (IBGE, 2012). As áreas que foram estudadas são classificadas como florestas maduras e possuem bordas com mais de 40 anos. Esses fragmentos são localmente denominados como Zambana / 387,8 ha (07°41'29,13"; 07°43'17,09" S e 35°00'08,75"; 34°58'38,78"W), Cruzinha / 87,27 ha (07°41'24,87"; 07°42'10,32" S e 34°58'13,76"; 34°57'31,32"W) e BR / 91,36 ha (07°47'14,22"; 07°48'06,01" S e 34°56'39,81"; 34°55'59,58"W) (Figura 1).

Figura 1 - Vegetação da Usina São José com fragmentos de vegetação madura e secundária com localização dos fragmentos estudados (Zambana; Cruzinha e BR) em Igarassu - PE.



3.2 Traços funcionais e Plasticidade fenotípica

Para avaliar a variação das estratégias de investimento na construção de tecidos das plantas nos diferentes estratos florestais, foram utilizados dados coletados em 2012 de 24 espécies arbóreas do dossel (SILVA et al., submetido) e

dados coletados em 2013 dessas mesmas espécies arbóreas no sub-bosque florestal nos três fragmentos (Quadro 1).

Foram classificados como indivíduos do dossel aqueles com diâmetro do caule a 1,30 m do solo (DAP) $\geq 4,77$ cm. A análise do sub-bosque abrangeu plantas com diâmetro do caule ao nível do solo (DNS) $< 4,77$ cm. As espécies estudadas foram selecionadas de acordo com o número de indivíduos presentes nas áreas de estudo nos dois estratos florestais (sub-bosque e dossel). As espécies selecionadas possuem mais de 10 indivíduos e representam cerca de 80% da abundância das assembleias estudadas.

Os métodos empregados neste trabalho seguiram o protocolo elaborado por Cornelissen et al. (2003), organizado com a finalidade de facilitar o estudo de questões ecológicas relacionadas com respostas da vegetação às variações ambientais, principalmente de ordem climática, uso da terra e regimes de perturbação natural. Para cada indivíduo das 24 espécies, foram mensuradas as seguintes características foliares: peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica, concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar.

3.2.1 Características foliares

Para medir as características foliares no estágio adulto (SILVA et al., 2015) foram coletadas dez folhas na altura intermediária da copa (expostas ao sol), sem sintomas evidentes de ataque de patógenos ou herbívoros, em cinco indivíduos (50 folhas por espécie). Para o sub-bosque foram coletadas dez folhas completamente expandidas de cinco indivíduos sem sintomas de danos foliares (50 folhas por espécie). As amostras foram envolvidas com papel úmido e colocadas em sacos plásticos para permanecerem saturadas de água e armazenadas por até 48h até o processamento das medições em laboratório (CORNELISSEN et al., 2003) (Figuras 2 e 3).

Peso seco - Peso obtido após secagem das folhas em estufa a 60°C durante 72 h, expresso em g.

Teor de matéria seca - Peso seco (g) de uma folha dividido pelo peso saturado de água (g).

Área foliar – Área da superfície projetada de uma folha, expressa em cm².

Essas áreas foram calculadas após digitalização das folhas através do programa Image Pro Plus 4.5.

Área foliar específica - Razão entre a área da folha e o peso seco, expressa em cm² g⁻¹.

Concentração de clorofila - Teor de clorofila por unidade de área foliar foi estimado com um medidor SPAD.

Os valores de SPAD refletem os teores relativos de clorofila e são calculados a partir da quantidade de luz emitida pelo instrumento e refletida pela folha (SALLA et al., 2007). As medições foram realizadas em quatro pontos de cada folha para obtenção de uma média.

Concentração de nitrogênio por massa foliar - Concentração de nitrogênio por massa foliar é a quantidade total deste por unidade de massa seca.

Concentração de fósforo por massa foliar - Concentração de fósforo por massa foliar é a quantidade total deste por unidade de massa seca.

Concentração de nitrogênio por área foliar - Concentração de nitrogênio por área foliar é a quantidade total deste por unidade de área foliar, expressa em mmol.m⁻².

Concentração de fósforo por área foliar - Concentração de fósforo foliar é a quantidade total deste por unidade de área foliar, expressa em mmol.m⁻².

Para obter os dados das concentrações, as folhas secas foram moídas (forma de pó) e armazenadas em sacos plásticos bem fechados. A determinação de N-foliar das folhas do dossel e sub-bosque foi efetuada pelo processo semimicro-Kjeldahl, segundo método descrito por Bremner (1996) e o P-foliar das folhas do dossel e sub-bosque foi determinado pela foto-colorimetria. As análises foram realizadas no Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas da Universidade Federal de Campina Grande, em Patos, PB.

Quadro 1 - Lista das espécies e famílias estudadas nos fragmentos de Zambana, Cruzinha e BR em Igarassu – PE.

Espécie	Família
<i>Abarema cochliocarpos</i> (Gomez) Barneby & Grimes	Fabaceae
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	Sapindaceae
<i>Aseis cf. floribunda</i> Schott	Rubiaceae
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae
<i>Casearia javitensis</i> Humb., Bonpl. & Kunth	Salicaceae
<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey	Clusiaceae
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	Sapindaceae
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers.	Lecythidaceae
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae
<i>Gustavia augusta</i> L.	Lecythidaceae
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	Melastomataceae
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	Apocynaceae
<i>Lecythis pisonis</i> (Cambess.) Miers.	Lecythidaceae
<i>Maytenus distichophylla</i> Mart. ex Reissek	Celastraceae
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae
<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae
<i>Ocotea gardneri</i> (Meipn.) Mez	Lauraceae
<i>Ocotea limae</i> Vattimo	Lauraceae
<i>Ouratea castanaeifolia</i> (DC.) Engl.	Ochnaceae
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Euphorbiaceae
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	Sapotaceae
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	Moraceae

3.2.2 Plasticidade fenotípica

A plasticidade nas características funcionais foliares das plantas foi calculada através do índice de plasticidade fenotípica (IP) proposto por Valladares et al.(2000), que pode variar de zero a um, de acordo com a seguinte fórmula: $IP = \frac{\text{valor da média máxima} - \text{valor da média mínima}}{\text{valor da média máxima}}$. A plasticidade total por espécie será expressa pela média da plasticidade de todos os traços funcionais estudados. Os índices de plasticidade fenotípica foram calculados com o conjunto de dados das espécies arbóreas no sub-bosque (dados coletados durante este trabalho) e dossel - Silva et al. (submetido).

3.3 Análise dos dados

Para avaliar se as características funcionais foliares das espécies (peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica, concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar) nos dois estratos florestais diferem foram calculadas as médias aritméticas para os valores dos atributos coletados nos cinco indivíduos de cada espécie. As características foliares foram comparadas usando ANOVA de dupla entrada, considerando as espécies e os estratos florestais em diferentes condições de luminosidade como fatores fixos. O delineamento adotado foi inteiramente casualizado e o esquema foi fatorial duplo: Fator 1 – Espécies (24 níveis), Fator 2 – Estratos florestais (2 níveis). Foi calculado um valor equivalente ao R^2 , utilizando-se dados da soma de quadrados do efeito e a soma de quadrados total, a fim de verificar a variação explicada pelas espécies, níveis de luminosidade e interação (ROZENDAAL et al., 2006).

A plasticidade dos traços funcionais foi analisada através do teste de Tukey ao nível de aceitação de 95% de probabilidade, a fim de verificar se existem diferenças significativas entre todos os índices de plasticidade nos traços estudados. Para a comparação entre os índices de plasticidade do conjunto de traços morfológicos (peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica) e o

conjunto de traços fisiológicos (concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar) foi realizado o teste t de Welch. Tais análises foram realizadas no ambiente R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

Figura 2 - Planta jovem no sub-bosque florestal sob baixa disponibilidade de luz em fragmento estudado no município de Igarassu-PE.



Figura 3 - Coleta de folhas em planta jovem do sub-bosque florestal em fragmento estudado no município de Igarassu-PE.



4. RESULTADOS

4.1 Variação nos traços funcionais foliares entre os estratos florestais

As comparações entre os traços funcionais foliares em diferentes estratos florestais foram realizadas utilizando-se os dados das seguintes variáveis: peso seco, teor de matéria seca, área foliar, área foliar específica, concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por

massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar. Essas análises foram realizadas em 24 espécies presentes no sub-bosque e dossel florestal (Quadro 1).

Houve efeito significativo do estrato florestal para sete dos nove traços avaliados e efeito da interação entre os fatores (espécies x estrato florestal) em todos os traços foliares avaliados. As espécies diferiram entre si significativamente em relação a todas as características foliares (Tabela 1). Os valores dos traços funcionais foliares diferiram entre os estratos florestais, portanto esse resultado corrobora a primeira hipótese formulada para essa pesquisa. A interação significativa entre os fatores demonstra que as espécies não apresentam respostas similares às variações de luminosidade, embora as mudanças nos traços foliares entre os estratos apresentem um padrão geral.

Houve variação entre estratos nos seguintes traços foliares estudados: peso seco, teor de matéria seca, área foliar específica, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar. Essa variação pode ser explicada pela diferença entre as condições de luminosidade encontradas no ambiente do sub-bosque e dossel de acordo com a hipótese formulada. As plantas que ocupam o sub-bosque florestal (folhas de sombra) apresentaram menor peso seco, teor de matéria seca, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar ($p < 0,001$) em relação às plantas do dossel (folhas de sol). Já a área foliar específica das folhas encontrados no sub-bosque florestal apresentou valores mais elevados em relação às folhas expostas ao sol, bem como a concentração de nitrogênio por massa foliar ($p < 0,001$) (Tabela 1).

A variação em traços foliares no fator 1 - espécies ($R^2 = 0,567$) foi maior que a variação no fator 2 - estratos florestais ($R^2 = 0,125$) ou a variação com a interação entre estratos e espécies ($R^2 = 0,164$). O valor de R^2 calculado com os valores do teor de matéria seca foi de 0,576 para o “fator 1 - espécies” e 0,06 para o “fator 2 - estratos florestais”. Esse dado aponta que, embora seja significativo, o efeito da luminosidade foi pequeno quando comparado com as diferenças entre as espécies. Porém, é importante ressaltar que os valores de R^2 da interação para os valores de

teor de matéria seca, área foliar e área foliar específica estão acima de 0,20, demonstrando que as espécies não apresentam respostas similares em relação aos níveis de luminosidade.

Tabela 1 – Análise da Variância (Fatorial duplo) dos traços funcionais foliares com espécies (n=24) e estratos florestais em diferentes condições de luminosidade (sub-bosque e dossel) como fatores fixos.

Variáveis	Estrato florestal			Espécies			Interação		
	F	P	R ²	F	P	R ²	F	P	R ²
PS (g)	63,420	***	0,033	60,660	***	0,717	12,840	***	0,152
TMS (g.g ⁻¹)	131,580	***	0,064	51,480	***	0,576	23,820	***	0,266
AF (cm ²)	0,388	n.s.	-	78,381	***	0,720	22,139	***	0,203
AFE (cm ² .g ⁻¹)	132,04	***	0,099	29,670	***	0,512	14,170	***	0,244
CC (SPAD)	0,020	n.s.	-	4,210	***	0,277	2,644	***	0,174
CNMF (g.g ⁻¹)	13,915	***	0,007	60,635	***	0,774	8,727	***	0,111
CFMF (g.g ⁻¹)	280,550	***	0,235	27,685	***	0,534	3,634	***	0,070
CNAF (mmol.m ⁻²)	66,290	***	0,060	27,548	***	0,575	9,122	***	0,190
CFAF (mmol.m ⁻²)	552,040	***	0,381	26,543	***	0,421	4,171	***	0,066

Valores de F foram obtidos com ANOVA (* = P<0,05; ** = P<0,01; *** = P<0,001 e n.s. = não significativo). R² calculado como a relação entre Soma dos quadrados dos Fatores (espécie e estrato florestal) e a Soma dos quadrados total.

PS, Peso seco foliar; TMS, Teor de matéria seca foliar; AF, Área foliar; AFE, Área foliar específica; CC, Concentração de clorofila; CNMF, Concentração de Nitrogênio por massa foliar; CFMF, Concentração de Fósforo por massa foliar; CNAF, Concentração de Nitrogênio por área foliar; CFAF, Concentração de Fósforo por área foliar.

4.2 Plasticidade fenotípica

Os índices de plasticidade fenotípica foram elevados em todos os traços funcionais analisados (0,31 – 0,68), com os maiores valores encontrados para concentração de fósforo por área foliar, peso seco e área foliar. O traço funcional “concentração de clorofila” que não apresentou efeito significativo das diferentes condições de luminosidade, teve o menor valor do índice calculado, demonstrando que esse traço foi o menos afetado pela variação de luminosidade (Tabela 2).

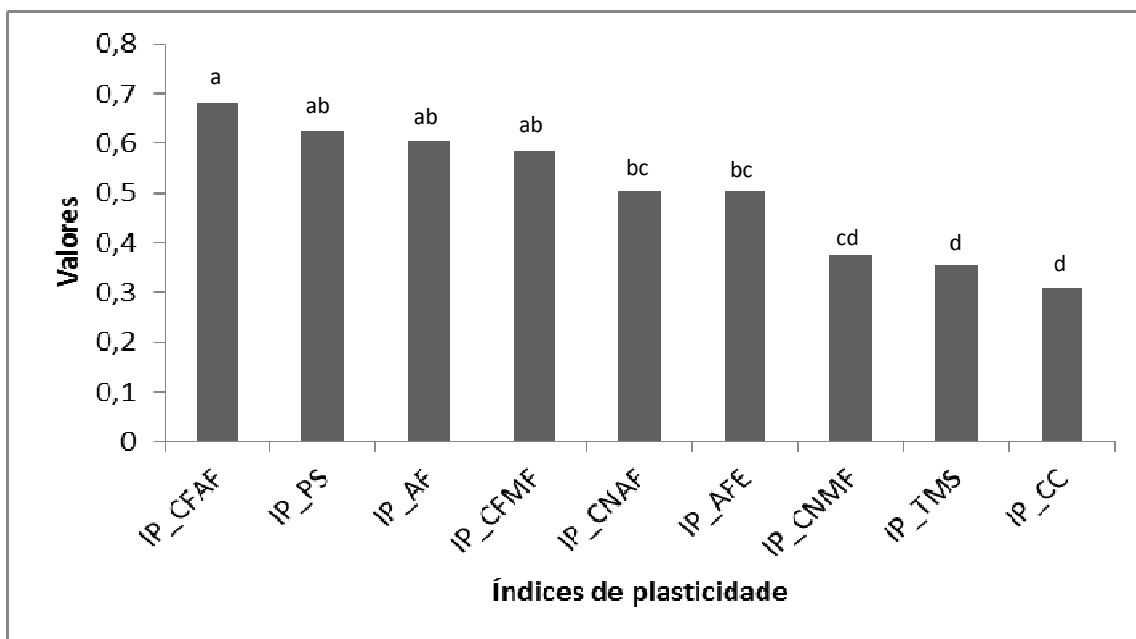
Tabela 2 – Média dos traços funcionais foliares no sub-bosque e dossel de 24 espécies comuns aos dois estratos florestais e índices de plasticidade fenotípica estudados em uma Floresta Ombrófila Densa (Igarassu – PE).

Variáveis	Sub-bosque	Dossel	Índice de Plasticidade (IP)
PS (g)	0,66	0,72	0,62
TMS (g.g ⁻¹)	0,37	0,52	0,36
AF (cm ²)	81,69	72,14	0,60
AFE (cm ² .g ⁻¹)	138,93	109,42	0,50
CC (SPAD)	55,34	55,22	0,31
CNMF (g.g ⁻¹)	1,81	1,67	0,37
CFMF (g.g ⁻¹)	0,42	0,65	0,59
CNAF (mmol.m ⁻²)	48,48	60,84	0,50
CFAF (mmol.m ⁻²)	10,24	21,73	0,68

PS, Peso seco foliar; TMS, Teor de matéria seca foliar; AF, Área foliar; AFE, Área foliar específica; CC, Concentração de clorofila; CNMF, Concentração de Nitrogênio por massa foliar; CFMF, Concentração de Fósforo por massa foliar; CNAF, Concentração de Nitrogênio por área foliar; CFAF, Concentração de Fósforo por área foliar.

Não foram encontradas diferenças entre a plasticidade do conjunto de traços morfológicos (peso seco, teor de matéria seca, área foliar e área foliar específica) e o conjunto de traços fisiológicos (concentração de clorofila, concentração de nitrogênio por massa foliar, concentração de fósforo por massa foliar, concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar) ($p > 0,05$) (Tabela 2). As análises dos índices de plasticidade de cada traço funcional corroboram parcialmente com a segunda hipótese formulada para esse trabalho, que apontava para a diferenciação da plasticidade fenotípica entre os traços funcionais analisados. Embora a comparação de todos os índices demonstre que existem diferenças significativas entre a plasticidade de alguns traços, o conjunto de variáveis fisiológicas não apresentaram valores superiores ao conjunto de variáveis morfológicas (Figura 4).

Figura 4 - Análise da variância entre os índices de plasticidade. As letras minúsculas representam diferença estatística significativa ($p \leq 0,05$) entre os índices (Teste de Tukey).



Legenda: IP_PS, IP do peso seco foliar; IP_TMS, IP do teor de matéria seca foliar; IP_AF, IP da área foliar; IP_AFE, IP da área foliar específica; IP_CC, IP da concentração de clorofila; IP_CNMF, IP da concentração de nitrogênio por massa foliar; IP_CFMF, IP da concentração de fósforo por massa foliar; IP_CNAF, IP da concentração de nitrogênio por área foliar; IP_CFAF, IP da concentração de fósforo por área foliar.

As variáveis que apresentaram índices de plasticidade com valores mais elevados foram: concentração de fósforo por área foliar, peso seco, área foliar e concentração de fósforo por massa foliar. Tal fato indica maior variação entre estratos florestais para esses traços foliares. Os índices de plasticidade com valores menores foram encontrados nas seguintes variáveis: teor de matéria seca e concentração de clorofila.

Apesar dos traços foliares apresentarem variação entre os estratos florestais, o efeito da luminosidade foi pequeno quando comparado com as diferenças entre as espécies. A análise da plasticidade fenotípica das 24 espécies estudadas pode elucidar como diferenças nas estratégias ecológicas dessas espécies estão relacionadas com a variabilidade dos valores dos traços funcionais. Para viabilizar essa análise, as espécies foram agrupadas em demandantes e não demandantes de luz com base na literatura científica, considerando as espécies pioneiras e secundárias iniciais como demandantes de luz e as espécies secundárias tardias

como não demandantes de luz (SWAINE; WHITMORE, 1988; BRANDÃO et al., 2009; SILVA et al., 2010;).

As espécies que apresentaram os maiores índices de plasticidade total foram: *Guapira nitida*, *Brosimum guianense* e *Cupania racemosa*. A espécie que apresentou o maior índice de plasticidade do peso seco foi *Guapira opposita*. O índice de plasticidade mais elevado do teor de matéria seca foi encontrado em *Casearia javitensis*, já a plasticidade área foliar foi maior em *Guapira opposita*. A espécie com o maior índice de plasticidade para a área foliar específica foi *Cupania racemosa* e para a concentração de clorofila foi *Guapira nitida*. A concentração de nitrogênio por massa foliar apresentou maior plasticidade em *Pogonophora schomburgkiana*, enquanto a concentração de fósforo por massa foliar teve maior índice de plasticidade relacionado à espécie *Alseis floribunda*. *Cupania racemosa* apresentou os maiores valores de plasticidade para a concentração de nitrogênio por área foliar e concentração de fósforo por área foliar.

Dessas espécies, apenas *Pogonophora schomburgkiana* foi classificada como não demandante de luz. Além disso, considerando apenas o índice de plasticidade total, as sete espécies com maiores valores do IP Total são classificadas como demandantes de luz (Tabela 3). Porém, a comparação entre os valores do IP Total dos dois grupos de espécies (demandantes e não demandantes de luz) através do teste t de Welch não apontou diferença significativa ($p > 0,05$). Os índices de plasticidade do teor de matéria seca apresentaram diferença significativa entre os grupos de espécies, com valores mais elevados de plasticidade para as espécies demandantes de luz ($p < 0,05$).

Tabela 3 - Lista das espécies com classificação ecológica e índice de plasticidade total.

Espécie	Classificação ecológica	IP Total
<i>Guapira nitida</i> (Schmidt) Lundell	DL	0,63
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	DL	0,60
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	DL	0,60
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	DL	0,57
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	DL	0,56
<i>Casearia javitensis</i> Humb., Bonpl. & Kunth	DL	0,55
<i>Alseis cf. floribunda</i> Schott	DL	0,55
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers.	NDL	0,54
<i>Lecythis pisonis</i> (Cambess.) Miers.	NDL	0,53
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	DL	0,52
<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	DL	0,52
<i>Abarema cochliocarpos</i> (Gomez) Barneby & Grimes	NDL	0,52
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	NDL	0,52
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	DL	0,50
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	NDL	0,49
<i>Myrcia guianenses</i> (Aubl.) DC.	DL	0,47
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	DL	0,47
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	DL	0,47
<i>Maytenus distichophyla</i> Mart. ex Reissek	NDL	0,46
<i>Ouratea castanaeifolia</i> (DC.) Engl.	DL	0,44
<i>Ocotea gardneri</i> (Meipn.) Mez	DL	0,43
<i>Gustavia augusta</i> L.	DL	0,41
<i>Ocotea limae</i> Vattimo	NDL	0,40
<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey	NDL	0,36

Legenda: NDL – Não demandantes de luz; DL – Demandantes de luz.

5. DISCUSSÃO

5.1 Variação dos traços funcionais foliares

As folhas presentes no sub-bosque diferiram das folhas do dossel na maioria dos traços funcionais. As interações entre os dois fatores avaliados (estratos florestais e espécies) foram significativas em todos os traços funcionais, indicando que não existe uma resposta similar das espécies aos ambientes de luminosidade distinta. Essas diferenças encontradas entre os traços funcionais foliares nos diferentes estratos florestais foram coerentes com outros estudos (HÖLSCHER, 2004; ROZENDAAL et al., 2006; ROSSATTO et al., 2010; dos ANJOS et al., 2015). Embora as diferenças dos traços funcionais tenham demonstrado como os mecanismos morfológicos e fisiológicos das folhas se modificam para a otimização na captação de recursos, é possível observar que as distintas estratégias ecológicas das espécies interferem nas respostas ao gradiente de luminosidade. Portanto, a variação nos traços funcionais explicada pela interação entre os fatores espécies e estratos foi maior que a variação explicada apenas pelos estratos.

Os valores do peso seco e espessura das folhas expostas à luminosidade no dossel em geral são mais elevados, enquanto a área foliar específica é reduzida visto que a quantidade de luz nesse estrato não é um fator limitante para as folhas. Tal mecanismo favorece a maximização da capacidade fotossintética (GIVNISH, 1988). O teor de matéria seca inferior nas folhas sombreadas se deve às condições de umidade encontradas no sub-bosque e auxilia na manutenção da pressão de turgor, essencial para diversos processos fisiológicos (ROZENDAAL et al., 2006). O teor de matéria seca, traço funcional inversamente proporcional ao peso úmido, diferiu significativamente entre os estratos, sendo maior nas folhas do dossel, consequentemente apontando o menor peso úmido dessas folhas. Nesse sentido, tem sido postulado que as folhas de sombra maximizam a captura de luz em relação às folhas de sol, já que a luz limita a fixação do carbono nas folhas sombreadas (POORTER et al., 2000).

Embora não tenham sido encontradas diferenças significativas entre as concentrações de clorofila nos diferentes estratos florestais, os maiores valores

desse traço funcional nas folhas sombreadas em combinação com elevada área foliar específica podem maximizar a absorção de luz quando comparadas com folhas expostas ao sol, além de apresentar um menor investimento em biomassa (EVANS; POORTER, 2001). A quantidade de luz é um dos fatores associados com o metabolismo da clorofila, sendo que em condições de alta luminosidade esse pigmento é constantemente sintetizado e destruído (fotooxidação) e seu processo degenerativo é mais acentuado (ALVARENGA et al., 2003). A área foliar específica, traço funcional que apresentou valores mais elevados nas folhas sombreadas, é diretamente relacionada à estrutura foliar e dependente das mudanças nas condições ambientais (DAHLGREN et al., 2006). Valores mais elevados de área foliar específica nas folhas sombreadas demonstram um menor investimento na espessura e lignificação de tecidos, que poderiam auxiliar como estruturas impermeáveis para evitar a perda de água (OLIVEIRA et al., 2003; ROSSATO et al., 2010;). No entanto, a umidade mais elevada nesse ambiente não requer tal investimento nas folhas do sub-bosque florestal.

A concentração de nutrientes (nitrogênio e fósforo) por área foliar foi mais elevada nas folhas expostas ao sol, essa diferença aponta para a maximização da capacidade fotossintética nessas condições de luminosidade. Nas folhas sombreadas ocorre o aumento da área foliar específica e redução da concentração desses nutrientes por área foliar (COSTE et al., 2005; EVANS; POORTER, 2001). As concentrações foliares de nitrogênio e fósforo estão relacionadas com as taxas de assimilação de CO₂ no processo fotossintético.

A concentração de nitrogênio por massa foliar foi mais elevada nas folhas sombreadas, em conformidade com as informações apontadas pela literatura (GIVNISH, 1988). A alocação desse nutriente sob condições de pouca luminosidade é modificada, mais nitrogênio é alocado para produção de pigmentos fotossintéticos em detrimento de compostos envolvidos na fixação do CO₂ (EVANS; POORTER, 2001). Os ajustes nas repostas fisiológicas e morfológicas em conjunto demonstram a existência de um esquema para aclimatação aos níveis de luminosidade. Folhas sombreadas (alta área foliar específica) e folhas expostas ao sol (baixa área foliar específica) possuem a mesma quantidade de clorofila por área foliar, visto que não foram encontradas diferenças significativas entre os estratos para esse traço

funcional. Considerando-se que existe uma forte associação entre a concentração de nitrogênio por área foliar e a capacidade fotossintética (EVANS, 1989), as folhas expostas ao sol (baixa área foliar específica) possuem mais investimento do nitrogênio em compostos envolvidos na fixação de CO₂. Por outro lado, folhas sombreadas (alta área foliar específica) possuem um menor investimento nos compostos fotossintéticos, porém maximizam a absorção da luminosidade em termos de área foliar.

Os resultados apresentados demonstram que os indivíduos podem ajustar traços morfológicos e fisiológicos de acordo com a disponibilidade de luz, buscando a maximização desse recurso. Folhas submetidas à baixa luminosidade (sub-bosque florestal) apresentaram um esquema de respostas característico, assim como relatado na literatura, com menor peso seco, menor teor de matéria seca, menor concentração de nutrientes por área foliar e maior área foliar específica (EVANS; POORTER, 2001, ROZENDAAL et al., 2006, COSTE et al., 2005; VALLADARES; NIINEMETES, 2008).

5.2 Plasticidade fenotípica

5.2.1 Plasticidade de traços funcionais foliares

Os índices de plasticidade fenotípica foram elevados e diferiram entre alguns traços funcionais foliares (*sensu* VALLADARES et al., 2000). Possivelmente essas variações ocorrem porque os requisitos para funcionamento ideal da folha diferem entre alta e baixa irradiância (STERCK et al., 2013), como as condições encontradas no dossel e sub-bosque, respectivamente. Em condições de alta irradiância, sabe-se que os *trade-offs* são distintos daqueles observados no sub-bosque, como exemplo, a relação entre o nitrogênio foliar e os pigmentos fotossintéticos (EVANS; POORTER, 2001). Essa relação altera a eficiência na interceptação da luz incidente e influencia no requisito mínimo de luz para a sobrevivência das plantas (NIINEMETS, 2006).

O fato dos maiores valores de plasticidade terem sido encontrados nos índices da concentração de fósforo por massa e área foliar, peso seco e área foliar

pode indicar, segundo Rozendaal et al. (2006), que tais traços são os mais críticos para o funcionamento da folha em diferentes ambientes de luz. Neste sentido, a elevada plasticidade encontrada nos traços relacionados ao fósforo foliar se deve à importância desse elemento nos processos metabólicos das plantas. A concentração de fósforo por área foliar influencia diretamente a capacidade fotossintética das folhas e o fornecimento de energia para a síntese de carboidratos (ROZENDAAL et al., 2006). A capacidade fotossintética e o fósforo foliar estão relacionados devido à composição de moléculas bioenergéticas (ATP e NADPH) que desempenham papel fundamental nos processos metabólicos de fotossíntese e respiração (ATWELL et al., 1999 *apud* WRIGHT et al., 2001).

Ainda sobre traços com alta plasticidade, o balanço entre peso seco e área foliar está relacionado com a otimização da captura de luz (GIVNISH, 1988). Nossos resultados apontam que em uma mesma quantidade de biomassa, as plantas do sub-bosque possuem área foliar maior que as do dossel. Trata-se de uma estratégia que auxilia na interceptação luminosa em condições de pouca luz. A concentração de nutrientes por área foliar foi mais elevada no dossel florestal, otimizando a capacidade fotossintética e a síntese dos compostos envolvidos na fotossíntese (POORTER et al., 2009).

A literatura relata que, em geral, variáveis estruturais são menos plásticas que as variáveis fisiológicas (VALLADARES et al., 2000; BARROS et al., 2011). No presente trabalho não foi possível identificar diferenças entre a plasticidade dos traços morfológicos e dos traços fisiológicos. Desta forma, levantamos a hipótese que essa ausência aponta para um balanço dos traços foliares independente da sua natureza (morfológico ou fisiológico). Como exemplo, a plasticidade elevada da área foliar, com valores maiores no sub-bosque, permite que as folhas compensem a baixa luminosidade mesmo com a menor plasticidade da concentração de clorofila.

5.2.2 Plasticidade de espécies arbóreas

Apesar dos traços apresentarem diferenças entre os estratos florestais, a análise fatorial demonstrou que as espécies e sua interação com os estratos têm maior peso naquelas diferenças. Desta forma, classificamos as espécies em

demandantes e não demandantes de luz como um meio de testar se as espécies mais plásticas teriam estratégias diferentes na aquisição e uso dos recursos. Espécies demandantes de luz são citadas na literatura como um grupo que apresenta maior plasticidade fenotípica, visto que essas espécies modificam seus atributos rapidamente e ocupam habitats de sucessão inicial, clareiras e bordas florestais com grande variação na irradiância (BAZZAZ; PICKET, 1980; STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1991; VALLADARES et al., 2000; dos ANJOS et al., 2015). Na perspectiva das 24 espécies estudadas, as sete com maiores índices de plasticidade total foram classificadas como demandantes de luz, confirmando o exposto acima.

Além disso, a análise da plasticidade total das sete espécies citadas acima demonstrou que os traços com maiores variações entre estratos foram área foliar específica e concentrações de nutrientes por área foliar. Tal resultado confirma que a área foliar, peso seco e nutrientes são os traços mais críticos para os ajustes foliares.

Considerando-se as sete espécies mais plásticas, o índice de plasticidade da área foliar específica foi mais elevado em *Cupania racemosa* que é classificada como demandante de luz. Endres et al. (2010) observaram que a alta plasticidade da área foliar específica está associada positivamente com taxas de crescimento e renovação foliar, constituindo características de espécies com uso aquisitivo dos recursos.

Do conjunto de espécies com maior plasticidade, foi possível observar que *Cupania racemosa*, *Himathantus phagedaenicus*, *Brosimum guianense* e *Alseis floribunda* apresentaram índices mais elevados nos traços concentração de nitrogênio e fósforo por área foliar. Esse padrão pode ser associado ao ajuste entre o aumento da capacidade fotossintética de acordo com o grau de luminosidade do ambiente, que se modifica de forma acentuada em habitats ocupados por espécies demandantes de luz (STRAUSS-DEBENEDETTI; BAZZAZ, 1996).

6. CONCLUSÕES

As diferenças entre as folhas dos dois estratos florestais demonstraram que as espécies são capazes de ajustar suas características morfológicas e fisiológicas de acordo com os níveis de luminosidade. Assim, os maiores valores de área foliar específica, concentração de clorofila e concentração de nitrogênio por massa foliar encontrados no sub-bosque florestal possuem relação com a disponibilidade de luz nesse estrato, corroborando com a primeira hipótese proposta. Portanto, as folhas apresentaram variação de seus traços para otimizar o processo fotossintético e a captura de luz.

A plasticidade da concentração de fósforo por área e massa foliar, peso seco e a área foliar apresentaram os índices mais elevados, sugerindo que tais traços seriam os mais críticos para aclimação das plantas estudadas. Tanto traços morfológicos quanto fisiológicos apresentaram índices elevados e não foi observada diferença entre esses conjuntos de variáveis, refutando a segunda hipótese proposta. Por outro lado, observou-se que as espécies desempenham um papel importante nas respostas observadas. Espécies demandantes de luz, que em geral são encontradas sob altos níveis de luminosidade, apresentaram os maiores valores de plasticidade total em relação às espécies com estratégia de uso conservativo dos recursos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADLER, P.B. et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. **Ecology letters**, v. 16, n. 10, p. 1294-1306, 2013.

ADLER, P.B. et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 2, p. 740-745, 2014.

ALVARENGA, A.A. et al. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill. in southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v. 27, n. 1, p. 53-57, 2003.

BARROS, F.V. et al. Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus Cerrado (savanna). **Plant Biology**, v. 14, p.208-215, 2011.

BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual review of ecology and systematics**, p. 287-310, 1980.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115–155, 1965.

BRANDÃO, C.F.L.S. et al. Estrutura fitossociológica e classificação sucessional do componente arbóreo em um fragmento de floresta atlântica em Igarassu-Pernambuco. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 4, n. 1, p. 55-61, 2009.

BREMNER, J.M. Nitrogen total. In: SPARKS, D.L. (Ed.). **Methods of soil analysis**. Part 3. American Society of Agronomy, 1996. p.1085-1121,

CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, n. 11, p. 760-766, 1991.

CHAZDON, R.L. et al. Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. In: CHAZDON, R.L., MULKEY, S.S., SMITH, A.P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Chapman & Hall, 1996. cap. 1.

CHEVIN, L.M.; LANDE, R.; MACE, G.M. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. **PLoS biology**, v. 8, n. 4, p. e1000357, 2010.

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

COSTE, S. et al. Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. **Tree physiology**, v. 25, n. 9, p. 1127-1137, 2005.

CPRH - Companhia Pernambucana do Meio Ambiente. Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco. Recife: CPRH, 2003.

DAHLGREN, J.P. et al. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 5, p. 577-582, 2006.

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.

DOS ANJOS, L. et al. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. **Trees**, v. 29, n. 1, p. 247-258, 2014.

ENDRES, L. et al. Morphological and photosynthetic alterations in the Yellow-ipe, *Tabebuia chrysotricha* (Mart. Ex DC.) Standl., under nursery shading and gas exchange after being transferred to full sunlight. **Agroforestry systems**, v. 78, n. 3, p. 287-298, 2010.

EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 755–767, 2001.

FARIAS, G. B.; ALVES, A. G. C.; LINS-E-SILVA, A. C. B. Riqueza de aves em cinco fragmentos de Floresta Atlântica na Zona da Mata Norte de Pernambuco, Brasil. **Biotemas**, v. 20, p. 111-122. 2007.

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

GITELSON, A.A.; GRITZ, Y.; MERZLYAK, M.N. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. **Journal of plant physiology**, v. 160, n. 3, p. 271-282, 2003.

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

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

HÖLSCHER, D. Leaf traits and photosynthetic parameters of saplings and adult trees of co-existing species in a temperate broad-leaved forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, n. 2, p. 163-172, 2004.

IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**, Rio de Janeiro. 2012.

KINGSOLVER, J. G.; HUEY, R. B. Selection and evolution of morphological and physiological plasticity in thermally varying environments. **American Zoologist**, v. 38, p. 545-560, 1998.

LANDE, R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. **Journal of evolutionary biology**, v. 22, n. 7, p. 1435-1446, 2009.

MATESANZ, S., GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1206, p. 35–55, 2010.

MCGILL, B.J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. VB. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1908-1926, 1999.

NICOTRA, A.B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.

NIINEMETS, Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. **Journal of Ecology**, v. 94, p.464–470, 2006.

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, p. 693–714, 2010.

NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. **Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 254-268, 2004.

OLIVEIRA, A.F.M.; MEIRELLES, S.T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 75, n. 4, p. 431-439, 2003.

OLIVEIRA, L.S.B. et al. Florística, classificação sucessional e síndromes de dispersão em um remanescente de Floresta Atlântica, Moreno-PE. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 6, p.502-507, 2011.

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.

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, L. et al. Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. **Tree physiology**, v. 20, n. 8, p. 519-526, 2000.

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

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v.185, p. 481–492, 2010.

POORTER, L.; ROZENDAAL, D.M.A. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. **Oecologia**, v. 158, n. 1, p. 35-46, 2008.

POPMA, J.; BONGERS, F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia**, v. 75, p. 625-632, 1988.

POPMA, J.; BONGERS, F.; WERGER, M. J. A. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. **Oikos**, v. 63, p. 207-214, 1992.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Version 2.12.2. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2011. Disponível em:<<http://www.r-project.org>> Acesso em: 28 out. 2013.

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.

REICH, P.B. et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. **Ecology**, v. 80, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P.B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164 (3 Suppl.), p. S143-S164, 2003.

REICH, P. B. et al. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. Proceedings of the Royal Society B: **Biological Sciences**, v. 277, n. 1683, p. 877-883, 2010.

ROSSATTO, D.R. et al. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 24, n. 3, p. 640-647, 2010.

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, p. 207-216, 2006.

THOMAS, S.C.; BAZZAZ, F.A. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. **Ecology**, v. 80, p. 1607–1622, 1999.

SALLA, L.; RODRIGUES, J.C.; MARENCO, R.A. Teores de clorofila em árvores tropicais determinados com o SPAD-502. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, supl.2, p.159-161, 2007.

SCHLICHTING, C.D.; WUND, M.A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. **Evolution**, v. 68, n. 3, p. 656-672, 2014.

SILVA, M.A.M.; RODAL, M.J.N. (submetido). Does the plant economics spectrum change with secondary succession in the forest?

SILVA, R. K. S. et al. Florística e sucessão ecológica da vegetação arbórea em área de nascente de um fragmento de mata atlântica, Pernambuco - DOI: 10.5039/agraria.v5i4a829. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 5, n. 4, p. 550-559, 2010.

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.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F. A. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. **Oecologia**, v. 87, n. 3, p. 377-387, 1991.

STRAUSS-DEBERIEDETTI, S.; BAZZAZ, F. A. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: **Tropical forest plant ecophysiology**. Springer US, 1996. p. 162-186.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 44, p. 363-383, 1995.

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

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

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

VALLADARES, F.; 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, p. 1103–1116, 2006.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, J. B.; PEARCY, R. W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 8, p. 1275-1284, 2002.

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

VAN GELDER, H.A.; POORTER, L.; STERCK, F.J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, v. 171, p. 367–378, 2006.

VIEIRA, W.L.; BOEGER, M.R.T.; COSMO, N.L.; COAN, A.I. Leaf morphological plasticity of tree species from two developmental stages in Araucaria forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.54, n. 4, p. 476-485, 2014.

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

WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 4, p. 207-215, 2004.

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

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

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