



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS



IZABELLE SILVA NASCIMENTO

**A COORDENAÇÃO FUNCIONAL ENTRE OS DIFERENTES ÓRGÃOS DAS
PLANTAS ARBÓREAS DE FLORESTA ATLÂNTICA VARIA CONFORME A
ESTRATÉGIA DE USO E CONSERVAÇÃO DOS RECURSOS?**

RECIFE
Pernambuco - Brasil
Maio - 2016

IZABELLE SILVA NASCIMENTO

A COORDENAÇÃO FUNCIONAL ENTRE OS DIFERENTES ÓRGÃOS DAS PLANTAS
ARBÓREAS DE FLORESTA ATLÂNTICA VARIA CONFORME A ESTRATÉGIA DE
USO E CONSERVAÇÃO DOS RECURSOS?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco, para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais, Área de Concentração: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Florestais.

Orientadora:

Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal

Co-orientadores:

Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva

Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

RECIFE
Pernambuco - Brasil
Maio - 2016

Ficha catalográfica

N244c Nascimento, Isabelle Silva

A coordenação funcional entre os diferentes órgãos das plantas arbóreas de Floresta Atlântica varia conforme a estratégia de uso e conservação dos recursos? / Isabelle Silva Nascimento. – Recife, 2016.

45 f. : il.

Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.

Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Ciência Florestal, Recife, 2016.

Inclui referências e anexo(s).

1. Estratégia aquisitiva 2. Estratégia conservativa 3. Folha 4. Raiz 5. Caule I. Rodal, Maria Jesus Nogueira, orientadora II. Título

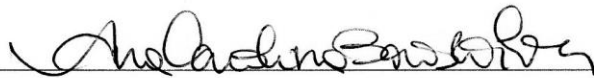
CDD 634.9

IZABELLE SILVA NASCIMENTO

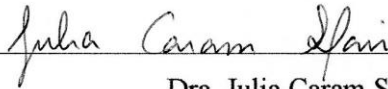
A COORDENAÇÃO FUNCIONAL ENTRE OS DIFERENTES ÓRGÃOS DAS PLANTAS
ARBÓREAS DE FLORESTA ATLÂNTICA VARIA CONFORME A ESTRATÉGIA DE
USO E CONSERVAÇÃO DOS RECURSOS?

APROVADA em 31/05/2016

Banca Examinadora:

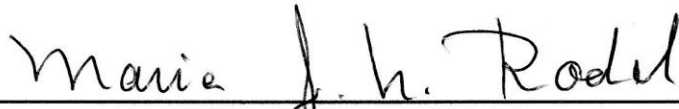


Profa. Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO



Dra. Julia Caram Sfair
UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

Orientadora:



Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

RECIFE-PE
Maio/2016

Dedico este trabalho aos meus pais Messias e
Marindalva, aos meus irmãos Hebet e Rayanne, a
meu noivo Miller, alicerces da minha vida.
Obrigada por acreditarem no meu potencial.

Amo vocês.

AGRADECIMENTOS

A Deus que me guia e dá forças todos os dias para não desistir dos meus sonhos. Ele que acima de tudo e todos está sempre em mim e é a razão real de eu estar de pé todos os dias.

À minha família, em especial meus pais, Messias e Marinalva, e meus irmãos, Hebet e Rayanne, que são o motivo de todo meu esforço. É pensando neles que sei que todo esse esforço está valendo a pena. Também a minha querida vó Severina, por quem tenho tanto amor.

A meu noivo Miller Marcelino, companheiro de todas as horas, que me ouve e me incentiva sempre a seguir em frente.

À Professora Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, minha orientadora, que no decorrer desses dois anos foi sempre muito paciente comigo e me ensinou muito do que sei hoje.

Aos professores Dra. Maria Amanda Menezes Silva e Dr. André Luiz Alves de Lima, meus co-orientadores, por toda ajuda e atenção no decorrer dessa dissertação.

À minha amiga Maria Holanda, companheira de todas as horas, com quem troquei muito conhecimento. Às amigas do Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas, Carla Pessoa, Lyanne Alencar e Fernanda Galvão, com quem dividi bons momentos. Ao amigo Valdemir, por toda ajuda e conselhos dados para construção dessa dissertação. Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais - PPGCF, Tamires Lima, Najara Fontenele e José Nailson, companheiros ao longo desses dois anos e que levarei para toda vida. À Ângela Maria de Miranda Freitas, amiga desde o início da graduação, que sempre me incentivou a subir novos degraus. Vocês são muito especiais.

Ao amigo e também mateiro Marcos Chagas (Marquinhos), por toda ajuda em campo. Ele que nunca mediu esforços para nos ajudar. Também agradeço a Lenilson Barboza (Seu Lenilson) pelo acompanhamento, ajuda e segurança em campo. Vocês são demais.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE, pela oportunidade de cursar o Mestrado.

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco – FACEPE, pela concessão da bolsa de estudo.

À Usina São José – USJ, por disponibilizar sua área para realização da pesquisa.

A todos os professores do PPGCF, por todo conhecimento passado.

À secretária do PPGCF, Juliana Pereira, por ser sempre muito prestativa e amiga.

Aos membros da banca examinadora a Profa. Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva (UFRPE) e a Dra. Julia Caram Sfair (Universidade Federal de Pernambuco - UFPE) pelas valiosas contribuições dadas.

Ao Professor Dr. Thiago Gonçalves Souza (Departamento de Biologia - UFRPE), pelas contribuições dadas nas análises estatísticas.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram para a construção dessa dissertação, mas não foram aqui citados. Muito obrigada!

“Precisa-se de pessoas que enxerguem as árvores, mas também prestem atenção na magia das florestas. Que tenham percepção do todo e da parte.”

Isaac Libermann

NASCIMENTO, IZABELLE SILVA. A coordenação funcional entre os diferentes órgãos das plantas arbóreas de Floresta Atlântica varia conforme a estratégia de uso e conservação dos recursos? 2016. Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal. Co-orientadores: Maria Amanda Menezes Silva e André Luiz Alves de Lima.

RESUMO

Características funcionais de plantas estão associadas com sua capacidade de sobreviver, crescer e reproduzir-se, e podem ser indicadores da ecologia das espécies. Já conhecemos os espectros de economia da folha e da madeira do caule, mas não para toda a planta, bem como as raízes. A fim de compreendermos se houve coordenação entre os diferentes órgãos da planta investigamos dez características funcionais (área foliar específica, teor de matéria seca da folha, conteúdo de nitrogênio e fósforo foliar, conteúdo de clorofila, densidade básica da madeira do caule e da raiz, teor de matéria seca do caule e da raiz e altura máxima) de 64 espécies arbóreas em uma floresta tropical do Brasil. Para identificar as estratégias funcionais das espécies foi feita uma análise de agrupamento hierárquico utilizando o método de Ward e distância de Gower. Para encontrar o número ótimo de grupos foram realizadas simulações entre dois e cinco grupos por meio de análises de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVAs). As correlações entre os pares de características das espécies foram analisadas por meio de correlações de Pearson. Para analisar se há ou não coordenação funcional entre as características dos diferentes órgãos da planta, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA). Para corrigir o efeito da dependência filogenética foram calculados os contrastes filogenéticos independentes sobre as correlações e as PCAs. Dividimos as espécies em três grupos: o primeiro grupo, com nove espécies (aquisitivas); o segundo grupo, com 22 espécies (conservativas); e o terceiro grupo, com 33 espécies (intermediárias). A análise de correlação permitiu compreender as demandas conflitantes entre os pares de características funcionais com e sem contrastes filogenéticos. Estas análises mostraram que as relações de parentesco influenciaram as características das 64 espécies. Espécies com estratégia aquisitiva e conservativa do uso dos recursos não apresentaram coordenação entre os diferentes órgãos da planta; o mesmo aconteceu para espécies pertencentes ao grupo das intermediárias. Quando os contrastes filogenéticos foram considerados esta falta de coordenação foi confirmada. Os resultados sobre a coordenação de estratégias funcionais entre os diferentes órgãos não confirmaram nossa hipótese de que as espécies aquisitivas tendem a apresentar coordenação, mas confirmaram a hipótese para as espécies conservativas, que não apresentaram coordenação entre os diferentes órgãos da planta.

Palavras-chaves: Estratégia aquisitiva. Estratégia conservativa. Folha. Raiz. Caule.

NASCIMENTO, IZABELLE SILVA. The functional coordination between the different organs of the tree plants of Atlantic Forest vary according to the strategy of use and conservation resources? 2016. Adviser: Maria Jesus Nogueira Rodal. Comit e: Maria Amanda Menezes Silva e Andr e Luiz Alves de Lima.

ABSTRACT

Functional characteristics of plants are associated with their ability to survive, grow and reproduce, and can be indicators of the ecology of the species. We know the economy spectra leaf and stem wood but not for the entire plant, as well as the roots. In order understand if there are coordination among distinct plant organs, we investigated ten characteristics (specific leaf area, dry matter content of leaf nitrogen content and phosphorus leaf, chlorophyll content, a wood density of the stem and root dry matter content of stem and root and maximum height), of 64 tree species in a tropical rainforest of Brazil. To identify the functional strategies of the species was made one hierarchical cluster analysis using Ward method and distance Gower. To find the optimal number of groups were performed simulations between two and five groups through the non-parametric multivariate analysis of variance (PERMANOVAs). Correlations between the pairs of species characteristics were analyzed using Pearson correlations. To analyze if there are or not functional coordination between the characteristics of the different organs of the plant, was performed one principal component analysis (PCA). To correct the effect of phylogenetic dependence were calculated phylogenetic independent contrasts on the correlations and the PCAs. We divided the species into three groups: the first group, with nine species (acquisitive); the second group 22 species (conservative); and the third group with 33 species (intermediate). The correlation analysis allowed to understand the conflicting demands between pairs of functional characteristics with and without phylogenetic contrasts. These analyses showed that family relationships influenced the characteristics of 64 species. Species with acquisitive strategy and conservative use of resources showed no coordination between the different organs of the plant; the same was true for species belonging to the group of intermediaries. When phylogenetic contrasts were considered this lack of coordination has been confirmed. The results of the coordination of functional strategies between the different bodies have not confirmed our hypothesis that the acquisitive species tend to have coordination, but proved the hypothesis for conservative species that showed no coordination between the distinct organs of the plant.

Keywords: Acquisitive strategy. Conservative strategy. Leaf. Root. Stem.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	14
2. REVISÃO DE LITERATURA	17
2.1 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS	17
2.2 ESTRATÉGIA DAS ESPÉCIES	18
2.3 COORDENAÇÃO ENTRE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS	19
3. MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1 ÁREA DE ESTUDO	21
3.2 COLETA E TRATAMENTO DE DADOS	22
3.2.1 Características foliares	23
3.2.2 Densidade básica da madeira	24
3.2.3 Altura máxima	25
3.3 ANÁLISE DE DADOS	25
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
5. CONCLUSÃO	35
6. REFERÊNCIAS	36
ANEXO	41

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Localização da área de estudo em Igarassu, Pernambuco, Brasil. Fragmentos florestais de 17 (S1, S2, S6), 25 (S3, S4, S5) e mais de 40 anos (M1, M2, M3).....	22
Figura 2. Análise de agrupamento hierárquico realizada pelo método de Ward para as 64 espécies estudadas na Usina São José, Igarassu, PE.....	27
Figura 3. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 64 espécies arbóreas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.....	33
Figura 4. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para nove espécies aquisitivas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.....	33
Figura 5. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 22 espécies conservativas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.....	34
Figura 6. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 33 espécies intermediárias, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.....	34

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 1. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 64 espécies arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica	29
Tabela 2. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as nove espécies aquisitivas arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica	30
Tabela 3. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 22 espécies conservativas arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica	31
Tabela 4. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 33 espécies intermediárias arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica	31

1. INTRODUÇÃO

Diversos autores tem proposto que características funcionais de plantas estão relacionadas com sua capacidade de sobreviver, crescer e reproduzir (VIOLLE et al., 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), e podem ser bons indicadores da ecologia das espécies (WESTOBY, 1998; MARTINEZ-VILALTA et al., 2010). A correlação destas características com o desempenho das plantas nos permite identificar suas estratégias em diferentes biomas (POORTER et al., 2008; WRIGHT et al., 2010). No entanto, poucos estudos têm investigado a coordenação das características de órgãos vegetativos acima e abaixo do solo (folha, caule e raiz), principalmente no que diz respeito a estratégias de plantas (FRESCHET et al., 2010).

Dentre as diferentes características funcionais, algumas têm sido bastante investigadas em relação à sua influência sobre o desempenho adaptativo das plantas. Área foliar específica (AFE), por exemplo, reflete a capacidade fotossintética da planta, que está positivamente relacionada com as concentrações dos nutrientes nitrogênio e fósforo nas folhas (NF e PF) (WRIGHT et al., 2004; FORTUNEL; FINE; BARALOTO, 2012). Concentrações de NF e PF atuam diretamente nas reações metabólicas relacionadas com a captura de luz, capacidade fotossintética, respiração e crescimento (WRIGHT et al., 2004). A concentração de clorofila (CC) está diretamente envolvida no processo fotossintético, atuando na conversão de energia luminosa em energia química (GITELSON; GRITZ; MERZLYAK, 2003). Além disso, o elevado teor de clorofila associado a uma alta AFE maximizam a absorção de luz nas folhas (EVANS; POORTER, 2001). Teor de matéria seca da folha (TMS) é um indicador de resistência a riscos físicos, como herbivoria, vento e granizo (CORNELISSEN et al., 2003).

Densidade da madeira do caule (DM) pode ser um bom indicador de durabilidade e força estrutural da planta. Árvores que apresentam uma alta densidade básica do caule, em geral, apresentam maior estabilidade mecânica (CHAVE et al., 2009). Densidade da madeira da raiz (DR) está positivamente relacionada com a resistência a patógenos e a seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Raízes com baixa densidade têm menor expectativa de vida, porém maiores taxas de absorção de nutrientes (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Teor de matéria seca do caule (TMSC) está positivamente relacionado com o potencial de inflamabilidade, uma vez que plantas com elevado teor de matéria seca secam mais rápido durante as estações secas. Plantas com baixo TMSC pode ser positivamente correlacionado com elevada taxa de crescimento (CORNELISSEN et al., 2003). Teor de matéria seca da raiz (TMSR) representa o investimento estrutural da planta (FRESCHET et al., 2010). Altura

máxima da planta ($H_{máx}$) reflete a capacidade da planta para obter o recurso luz e a capacidade de dispersão de sementes (WESTOBY, 1998).

Apesar de já se conhecer o espectro de economia da folha e da madeira (WRIGHT et al., 2004; CHAVE et al., 2009), ainda não se tem um entendimento do espectro para toda a planta. Isto é devido em parte à dificuldade de se medir características de outras partes da planta, especialmente abaixo do solo (FRESCHET et al., 2010).

Acerca da coordenação funcional dos diferentes órgãos da planta existem contradições nos resultados já encontrados (LAUGHLIN et al., 2010; MORALES et al., 2015; PRIETO et al., 2015). Alguns autores têm confirmado a coordenação entre as estratégias funcionais nos diferentes órgãos (FRESCHET et al., 2010; LIU et al., 2010; PÉREZ-RAMOS et al., 2012; RIVA et al., 2014). Outros relatam não existir padrão (BARALOTO et al., 2010; KEMBEL; CAHILL, 2011; FORTUNEL; FINE; BARALOTO, 2012). Como exemplos, podemos citar o estudo do Riva et al. (2016), ao longo de um gradiente de umidade no Sul da Espanha, que relatou encontrar a estratégia conservativa em diferentes órgãos de plantas lenhosas. Além disso, Fortunel, Fine e Baraloto (2012) ao analisar características funcionais de espécies arbóreas da Amazônia não encontraram coordenação, uma vez que traços foliares e radiculares não mostraram nenhuma coordenação. A este respeito, Wright et al. (2004) deixam claro que ainda não há um marco teórico definido para as estratégias de aquisição e conservação dos recursos ao nível de toda planta.

Considerando-se que as plantas com estratégia aquisitiva (altura mais baixa, menor tempo de vida, alta área foliar específica, alto teor de nitrogênio e fósforo na folha, alta taxa fotossintética e baixa densidade da madeira) são reconhecidas pelo rápido crescimento e utilização de recursos, e plantas com estratégia conservativa (maior altura, maior tempo de vida, baixa área foliar específica, baixos níveis de nitrogênio e fósforo nas folhas, baixa taxa fotossintética e alta densidade da madeira) têm crescimento e uso dos recursos mais lentos, podemos supor: plantas aquisitivas têm coordenação entre os órgãos como uma forma de chegar a esse maior crescimento, entretanto espécies conservativas não têm coordenação, uma vez que elas não crescem tão rápido como resultado da estratégia distinta de órgãos.

Assim, o presente trabalho pretende responder a seguinte pergunta: 1) A coordenação funcional entre os diferentes órgãos da planta varia entre as espécies aquisitivas e conservativas? Como objetivo geral, temos: conhecer as características funcionais das espécies arbóreas em uma paisagem de Floresta Atlântica, visando identificar se a coordenação funcional dos diferentes órgãos da planta varia conforme as estratégias de uso e

conservação dos recursos. E como objetivos específicos: Classificar as espécies de acordo com as estratégias de uso e conservação dos recursos; Analisar relações entre as características funcionais nas estratégias encontradas; Verificar se a coordenação funcional entre os diferentes órgãos da planta varia entre as espécies com estratégia aquisitiva e conservativa do uso dos recursos.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

Característica ou traço funcional é toda característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no indivíduo, sem referência para o meio ambiente (VIOLLE et al., 2007), e que exerça influência no estabelecimento, sobrevivência e reprodução de uma espécie (REICH et al., 2003). O valor conferido a essa característica em qualquer lugar ou tempo é chamado atributo (LAVOREL et al., 1997). Diversas características funcionais têm sido utilizadas no estudo do desempenho adaptativo das plantas (POORTER et al., 2008), por estarem relacionadas com mecanismos de estrutura, defesa e captação de recursos (BARALOTO et al., 2010). Dentre elas podemos citar características foliares, densidade da madeira (massa seca/volume em g.cm^{-3}) e altura da planta (WRIGHT, et al., 2004; POORTER et al., 2008; CHAVE et al., 2009).

O espectro de economia da folha varia de espécies com potencial para retornos rápidos dos investimentos em nutrientes para as espécies com uma taxa mais lenta do potencial de retorno (WRIGHT, et al., 2004). Como estratégias de aquisição dos recursos as plantas tendem a apresentar alta área foliar específica (razão entre área foliar e peso seco, expresso em $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$), alta concentração de nitrogênio e fósforo foliar (WESTOBY et al., 2002; CORNELISSEN et al., 2003), enquanto que características de conservação são representadas por elevado teor de matéria seca (peso seco/peso úmido em mg.g^{-1}), lignina e carbono foliar (FRESCHET et al., 2010).

Plantas que apresentam madeiras mais densas tendem a apresentar também maior estabilidade mecânica (CHAVE et al., 2009), que por sua vez possibilita maior investimento em altura (POORTER et al., 2008). Além disso, madeiras mais densas são mais resistentes a ataques de patógenos (POORTER et al., 2008). Por outro lado, madeira de menor densidade apresenta maior crescimento em volume, maior condutividade e armazenamento de água e casca mais fina (CHAVE et al., 2009; BARALOTO et al., 2010). Já a densidade da madeira da raiz está negativamente relacionada com o comprimento da raiz e taxas de captação de nutrientes, e positivamente relacionada com a longevidade, resistência a patógenos e a seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Falster e Westoby (2003) mostram que altura da planta está fortemente relacionada com as estratégias que elas usam para competir por luz. Assim, em ambientes com alta intensidade de luz as plantas costumam apresentar menor altura e tem ciclo de vida mais curto, ao contrário das espécies encontradas em ambientes com baixa luminosidade, que

apresentam maior altura e tem ciclo de vida mais longo (WEIHER et al., 1999). Mas vale salientar que altura da planta é uma característica que varia muito, inclusive entre indivíduos da mesma espécie (SILVA et al., 2015).

Apesar de sabermos a importância de cada característica funcional, Laughlin (2014) afirma que para aperfeiçoarmos nossos estudos devemos minimizar o número de traços estudados, para evitar redundância. Este autor recomenda que sejam medidos traços da planta inteira, principalmente de folha, caule e raiz, uma vez que cada órgão da planta produz informações importantes sobre o comportamento da planta dentro de seu ambiente.

2.2 ESTRATÉGIA DAS ESPÉCIES

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

O excesso ou a falta de recursos como água, luz e nutrientes minerais podem limitar a ocorrência de algumas espécies ou reduzir sua abundância (GRIME et al., 1997), levando ao desenvolvimento de diferentes estratégias de captação e otimização dos recursos (VALLADARES; SALDANA; GIANOLI, 2012). Dentro dos gradientes ambientais, o de luminosidade representa um filtro ambiental que pode restringir a presença de algumas espécies (VALLADARES; SALDANA; GIANOLI, 2012). Florestas com baixa disponibilidade de luz, por exemplo, seriam dominadas por plantas que apresentam estratégias conservativas do uso dos recursos, enquanto que em florestas com alta luminosidade plantas com estratégias aquisitivas seriam predominantes (DONOVAN et al., 2011; SILVA et al., 2015).

Estudos sobre os grupos funcionais estão avançando no entendimento de como os atributos das plantas são relevantes para a compreensão da dinâmica da vegetação e dos ecossistemas locais (MOLES; WESTOBY, 2006). Silva et al. (2015), por exemplo, estudaram áreas com diferentes composição e abundância de espécies, encontrando substituição parcial das estratégias ao longo da sucessão. Esses autores perceberam a existência de espécies como *Albizia saman*, *Apeiba tibourbou*, *Inga ingoides*, *Schefflera morototoni* e *Casearia sylvestris*, que são abundantes em áreas mais iniciais da sucessão e apresentam estratégias de uso rápido dos recursos, e outras como *Pouteria gardneri*, *Maytenus distichophylla*, *Eschweilera ovata*,

Thyrsodium spruceanum e *Ouratea castanaeifolia* que são espécies abundantes em áreas mais no final da sucessão e apresentam estratégias conservativas de uso dos recursos.

Sabe-se ainda que diferentes processos de montagem afetam a estrutura da comunidade, os quais são influenciados pelo filtro ambiental e interações competitivas (LOHBECK et al., 2014). Esses processos de montagem atuam como etapas distintas no conjunto de processos que afetam as estratégias funcionais dentro da comunidade (CORNWELL; ACKERLY, 2009). Por exemplo, em áreas no início da sucessão (florestas secundárias) o filtro ambiental leva as espécies a apresentarem características semelhantes, ou seja, tendem a apresentar uma convergência do traço. Por outro lado, diferenças de nicho, que ocorrem mais em áreas no final da sucessão (florestas maduras), criam respostas diferenciadas de espécies às condições ambientais e às diferentes interações interespecíficas (LOHBECK et al., 2014).

2.3 COORDENAÇÃO ENTRE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

A literatura tem revelado que para entender bem o compromisso entre aquisição e conservação de recursos é necessário abranger a planta completa, não somente os tecidos da folha (FRESCHET et al., 2010). Nessa perspectiva o “espectro de economia foliar” foi ampliado para outros órgãos da planta como o caule (CHAVE et al., 2009) e a raiz (KEMPELL; CAHILL, 2011), sendo relevante constatar que poucos estudos abarcam a planta completa (FRESCHET et al., 2010).

De acordo com a história de vida da planta, características foliares e do caule são coordenadas de tal forma que um único eixo de variação explica a maioria das estratégias de plantas, resultando em estratégias de alocação de recursos coordenadas no nível da planta inteira (GRIME et al., 1997). Todavia, existem contradições nos resultados sobre essa coordenação funcional de características pertencentes a diferentes órgãos da planta. Enquanto alguns estudos encontram a coordenação entre as características de folha e raiz (FRESCHET et al., 2010; PÉREZ-RAMOS et al., 2012), outros não encontram padrão algum (FORTUNEL; FINE; BARALOTO, 2012).

Como exemplo de autores que encontraram coordenação podemos citar os trabalhos de Freschet et al. (2010) e Riva et al. (2016) que estudaram a flora ártica e a vegetação da região Mediterrânea, respectivamente. Por outro lado, Silva et al. (2015), analisando áreas de floresta tropical, encontraram estratégias independentes dos diferentes órgãos da planta (folha e densidade básica da madeira do caule), o que significa que características de folha, densidade

básica da madeira do caule e altura não ocupam a mesma posição no espectro entre o uso lento e rápido do recurso.

Os dois principais impulsionadores da abundância de espécies ao longo de uma cronossequência em florestas úmidas tropicais são: o filtro ambiental, que predomina no início da sucessão que seleciona indivíduos com características semelhantes (convergência funcional); e a competição, que prevalece nas áreas maduras e que seleciona indivíduos com características diferentes (divergência funcional) (LOHBECK et al., 2014). À medida que aumenta a pressão por competição, as espécies tendem a diferenciar suas estratégias para obter recursos cada vez mais escassos. Dessa forma, esses autores (LOHBECK et al., 2014) mostram que em florestas em estádios iniciais de sucessão são formadas, na sua maioria, por espécies aquisitivas e por processos movidos pelo filtro ambiental, enquanto que florestas maduras, ou seja, estruturalmente mais complexas, prevalecem espécies conservativas sendo a estruturação da comunidade moldada por processos competitivos. Assim, sugerem que os processos conduzidos pela competição tornam-se gradualmente mais importantes que os processos de filtragem ambiental.

Todavia, a maioria dos autores apontam para a necessidade de mais estudos para se ter certeza da existência ou não de um espectro economia da planta inteira em diferentes biomas do planeta em diferentes escalas (FRESCHET et al., 2010; PÉREZ-RAMOS et al., 2012; FORTUNEL; FINE; BARALOTO, 2012).

3. MATERIAL E MÉTODOS

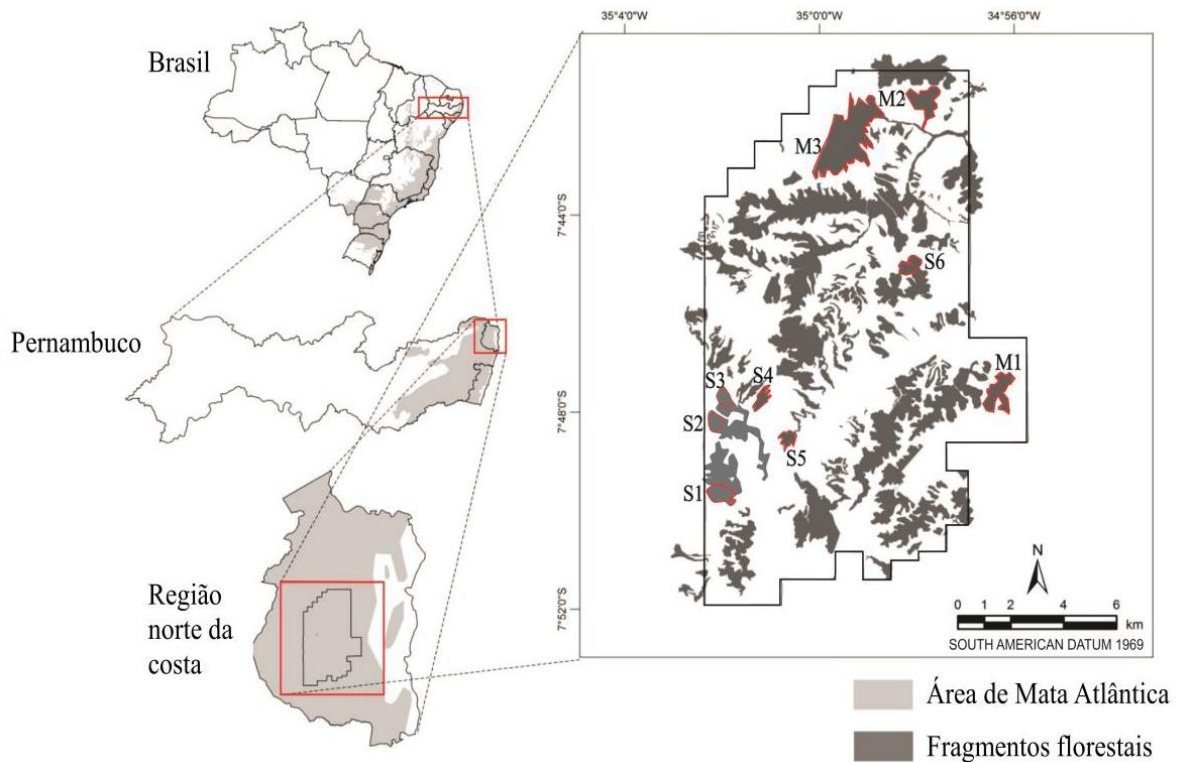
3.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma paisagem fragmentada de floresta localizados na Usina São José – USJ (7° 40' 21,25" - 7° 55' 50,92" S e 34° 54' 14,25" - 35° 05' 21,08" W) (TRINDADE et al., 2008), no município de Igarassu, litoral norte do Estado de Pernambuco, Brasil (Figura 1). A vegetação do litoral norte de Pernambuco corresponde à Floresta Atlântica, cuja vegetação e diversidade biológica têm sido destruídas, e um dos principais motivos é o cultivo da cana-de-açúcar, padrão de uso do solo predominante na zona costeira, ocupando 35,6% da sua superfície do município de Igarassu (CPRH, 2003).

A estrutura geológica predominante na área de estudo é a Formação de Barreiras, do pleistoceno, cuja constituição se dá por sedimentos areno-argilosos não consolidados, de origem continental. O relevo é constituído por tabuleiros, com altitudes variando de 40 a 160 metros. O clima dominante é o tropical úmido do tipo As' da classificação de Koppen (CPRH, 2003). A temperatura média anual é de 24,9° C e a precipitação média anual é de 1687 mm (dados meteorológicos coletados na USJ), com o período chuvoso estendendo-se de janeiro a agosto e o período seco de setembro a dezembro (SCHESSL; SILVA; GOTTSBERGER, 2008).

Ao todo, a Usina São José apresenta 280 km² de área, onde 76 km² são cobertos de florestas. Essas florestas são compostas de 206 fragmentos, dos quais 110 são florestas maduras e 96 florestas secundárias (TRINDADE et al., 2008). Segundo Trindade et al. (2008), entre os anos de 1975 e 2005 houve uma grande redução na cobertura de florestas maduras dessas áreas, além da redução no número de fragmentos. Os autores concluíram que os principais motivos dessa perda foram a conversão dessas áreas em florestas secundárias, além da transformação dessas áreas em cultivos de cana-de-açúcar. Dentre estes fragmentos de floresta, nove foram escolhidos para o presente estudo, sendo três em regeneração há 17 anos, três em regeneração há 25 anos (NASCIMENTO et al., 2012) e três com mais de 40 anos (LINS E SILVA., 2010) (Figura 1), não havendo ação humana atualmente. Para tal, foram analisados aspectos da vegetação em aerofotos (CONDEPE/FIDEM) das décadas de 1960, 1970 e 1980, imagens do satélite IKONOS do ano 2005 e o histórico de perturbação da década de 1990.

Figura 1. Localização da área de estudo em Igarassu, Pernambuco, Brasil. Fragmentos florestais de 17 (S1, S2, S6), 25 (S3, S4, S5) e mais de 40 anos (M1, M2, M3).



Fonte: adaptado de Trindade et al. (2008)

3.2 COLETA E TRATAMENTO DE DADOS

Nos estudos anteriores do grupo de pesquisa “Ecologia de Comunidades” foram instaladas em cada uma das nove áreas 30 parcelas de 100 m², totalizando 90 parcelas por cada grupo de área, 17, 25 e mais de 40 anos, que corresponde a 2,7 ha. As parcelas de 10x10 m tinham distribuição sistemática, distando uma da outra 10 m. Todas as árvores das parcelas, com DAP \geq 5 cm, foram identificadas e tiveram seu diâmetro e altura medidos. Das 267 espécies amostradas por Silva et al. (2015) foram selecionadas aquelas com DAP \geq 5 cm e que apresentassem no mínimo 25 indivíduos, totalizando 64 espécies estudadas (Anexo 1).

Foram estudadas características funcionais foliares (área foliar específica, teor de matéria seca e conteúdo de nitrogênio, fósforo e clorofila), densidade básica da madeira do caule e da raiz, teor de matéria seca do caule e da raiz e altura máxima. Os dados do presente trabalho referentes às características foliares e à altura foram coletados por Silva et al. (2015) e os dados referentes à densidade básica da madeira e teor de matéria seca do caule e da raiz foram por nós coletados.

A metodologia adotada no presente trabalho para a mensuração dos atributos seguiu os protocolos propostos por Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013), que

fornece o passo a passo para a mensuração de diversas características funcionais de plantas e contém métodos que os pesquisadores identificaram como sendo úteis, confiáveis e viáveis para serem aplicados em grande escala.

3.2.1 Características foliares

Para medição das características foliares (SILVA et al., 2015) foram selecionados cinco indivíduos por espécie, onde foram coletadas dez folhas em cada indivíduo, totalizando 50 folhas por espécie (CORNELISSEN et al., 2003). Foram coletadas folhas maduras, expostas a luz, e sem sintomas evidentes de ataques de patógenos ou herbívoros. Após coletadas, as folhas foram envolvidas com papel úmido e armazenadas em sacos plásticos fechados e em ambiente refrigerado (isopor com gelo), para minimizar sua perda de água, até sua análise em laboratório (CORNELISSEN et al., 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Já no laboratório, as folhas foram reidratadas em água deionizada, no escuro, por no mínimo seis horas (CORNELISSEN et al., 2003). O conteúdo de clorofila ($\mu\text{g}\cdot\text{mm}^{-2}$) foi estimado ainda em campo, com o auxílio do equipamento Minolta SPAD 502DL (*Soil Plant Analysis Development*), com calibração baseada em Coste et al. (2010).

Após a reidratação em laboratório, as folhas foram pesadas em balança analítica de precisão com quatro casas decimais para determinação do seu peso úmido. Posteriormente, foram digitalizadas para o cálculo da área foliar, com o auxílio do programa Image-Tool (O'NEAL; LANDIS; ISAACS, 2002). Feito isso, as folhas foram colocadas em estufa a 60°C durante pelo menos 72 h, para posterior determinação do seu peso seco. O cálculo da área foliar específica foi feito através da razão entre a área foliar e o peso seco, expressa em $\text{mm}^2\cdot\text{mg}^{-1}$. Já o teor de matéria seca foi feito através do peso seco de uma folha dividido pelo seu peso úmido, expresso em $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

As concentrações de nitrogênio e fósforo nas folhas (quantidade de N e P por unidade de massa seca, expressa em $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) foram obtidas após a moagem das folhas secas e armazenamento do material em sacos plásticos. N-total das folhas foi determinado por meio do método semimicro-Kjeldahl, descrito por Bremner et al. (1996), e a determinação do fósforo foi feita por foto-colorimetria, utilizando o método de *ammonium molybdate* (HOUBA et al., 1989).

3.2.2 Densidade básica da madeira

Para análise da densidade foram selecionadas plantas adultas e saudáveis (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Foi coletada uma amostrada da madeira (alburno + cerne) do caule e uma amostra da madeira da raiz (no mesmo indivíduo), em cinco indivíduos de cada espécie, com auxílio de um trado de incremento (CHAVE, 2005). A amostra do caule foi coletada a 1,30 m de altura. Já para amostra da raiz, com o auxílio de uma pá de jardinagem, o solo foi cavado até a exposição da mesma. As amostras coletadas foram armazenadas em sacos plásticos fechados até análise em laboratório (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Em laboratório, as amostras ficaram emersas em um recipiente com água, por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário à medição (CHAVE, 2005). Feito isso, cada amostra permaneceu por 5 a 10 minutos fora da água para que o excesso de água escorresse e em seguida foi determinado seu peso úmido. Posteriormente, cada amostra foi mergulhada em outro recipiente (proveta) com água para determinação do volume, baseada no deslocamento do líquido provocado pela imersão da peça (Método de deslocamento da água) (TRUGILHO et al., 1990; CHAVE, 2005). No método de deslocamento da água, uma proveta, grande o suficiente para conter toda a amostra, foi preenchida com água (mas não completamente, para que quando a amostra fosse colocada dentro da água, o líquido não derramasse), e posteriormente colocada na balança para realização da tara. A amostra de madeira foi completamente submersa na água, tomando cuidado para não tocar nas paredes ou no fundo da proveta, para não causar variações no peso. No momento que a amostra de madeira foi submersa, o aumento no nível de água levou a um aumento do peso (o peso da água deslocada), que é igual ao volume da amostra de madeira, em cm^3 (porque a água tem uma densidade de 1 g.cm^{-3}). O volume da amostra de madeira (peso da água deslocada) foi lido e registrado rapidamente. A cada medição a balança foi calibrada novamente e a água da proveta, substituída (TRUGILHO et al., 1990; CHAVE, 2005).

Após isso, as amostras foram levadas a estufa à temperatura de 70°C durante 72 h e pesadas, para determinação da massa seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A densidade foi obtida através da divisão da massa seca da madeira pelo seu volume saturado, expressa em g.cm^3 (TRUGILHO et al., 1990). E o teor de matéria seca foi obtido através do peso seco da amostra de madeira dividido pelo seu peso úmido, expresso em mg.g^{-1} (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

3.2.3 Altura máxima

Para medição das alturas máximas (SILVA et al., 2015) foi utilizado um Telêmetro a Laser JCS-602 1000. Foram coletadas alturas dos 25 indivíduos mais altos por espécie. Porém, foi calculada a média das alturas apenas entre os indivíduos localizados no quartil superior, dentre os 25 indivíduos, com o intuito de minimizar o efeito da variação intraespecífica.

3.3 ANÁLISE DE DADOS

Para classificar as espécies de acordo com as estratégias de aquisição e conservação dos recursos foram utilizadas as dez características (Anexo 1). A classificação das estratégias foi feita por meio de uma análise de agrupamento hierárquico de Ward. Em seguida, uma matriz de dissimilaridade de Gower foi gerada (para comparar as distâncias entre as espécies). A análise de agrupamento hierárquico foi realizada como um método objetivo e quantitativo para identificar as estratégias. Como os traços apresentavam escalas totalmente diferentes, foram ponderados igualmente na análise (DARLING et al., 2012).

Com o objetivo de saber o número ótimo de grupos na análise de agrupamento hierárquico foram realizadas simulações entre dois ($k=2$) e cinco ($k=5$) grupos por meio de análises de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVAs), para avaliar diferentes grupos de espécies, comparando o coeficiente de determinação (R^2). A PERMANOVA foi utilizada, pois permite a análise de dados multivariados. O melhor número de grupos foi aquele em que o aumento na quantidade de variância explicada foi superior a 15%, ou seja, aglomerados acima desse ponto de corte foram considerados como “melhor ajuste” (DARLING et al., 2012).

Para avaliar as relações entre os pares de características foram realizadas correlações de Pearson. Para testar a normalidade dos dados, as médias de cada característica, por espécie, foram submetidas ao teste Shapiro-Wilk. Os dados que não apresentaram distribuição normal (todas as características, exceto conteúdo de clorofila) foram transformados em logaritmo natural. As correlações de Pearson foram realizadas com auxílio do IBM SPSS Statistics 20.

Para analisar se há ou não coordenação funcional entre as características dos diferentes órgãos da planta, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA; MCCUNE; GRACE, 2002). Para que os eixos da PCA não fossem dominados por uma ou duas variáveis que tivessem valores grandes de medida, todas as médias foram transformadas usando ($Z=(Y_i-\bar{Y})/s$), para que tivessem na mesma escala relativa (GOTELLI; ELLISON, 2004),

onde: “ Y_i ” é o somatório dos cinco indivíduos da espécie; “ \bar{Y} ” é a média dos cinco indivíduos da espécie; e “ s ” é o desvio padrão da espécie.

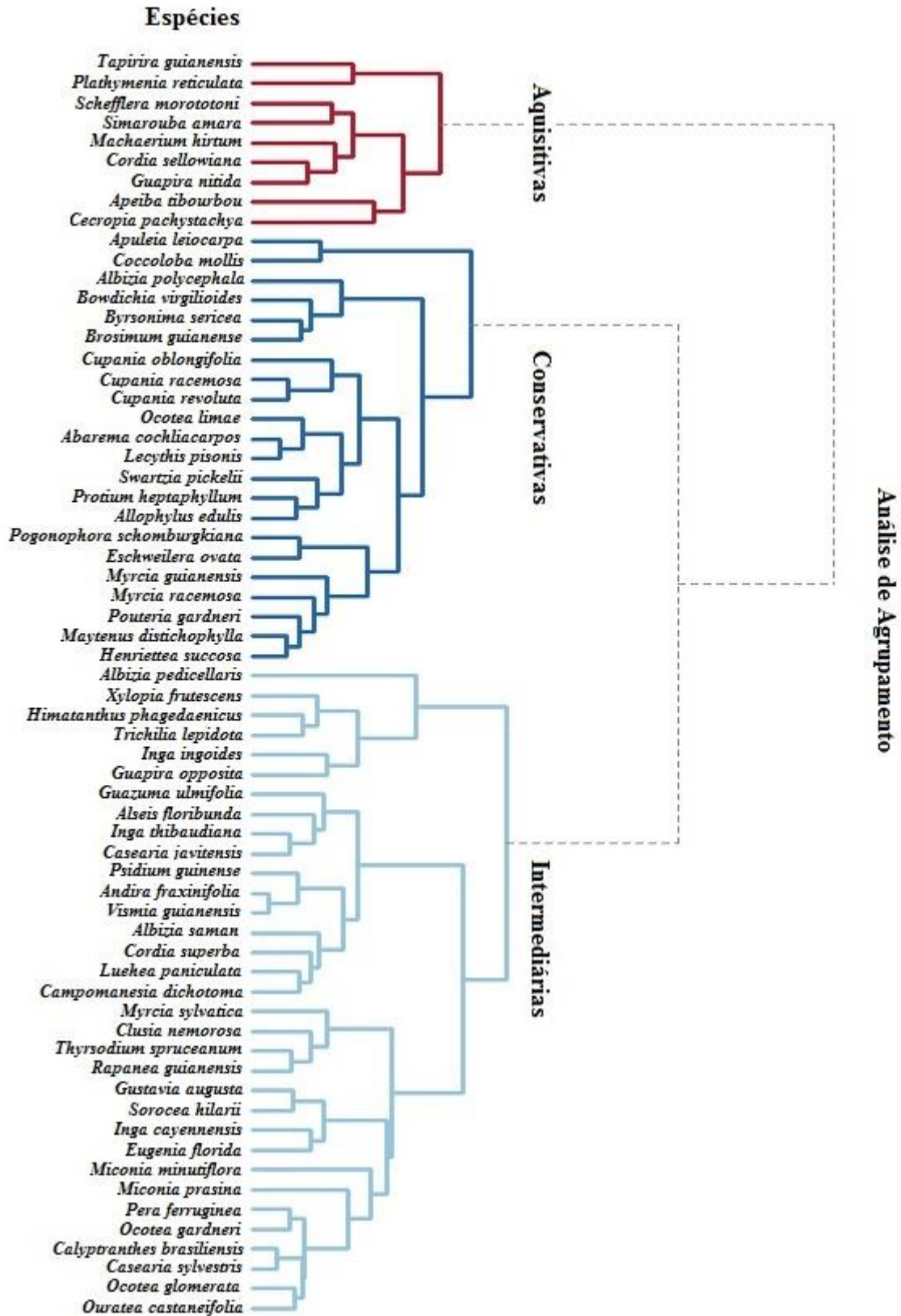
Para corrigir o possível efeito da dependência filogenética nas correlações e nas PCAs, foram calculados os contrastes filogenéticos independentes (PIC). Foi construída uma árvore filogenética para todas as espécies estudadas, com base na filogenia para famílias de angiospermas, proposta por Davies et al. (2004). Com base na diferença dos valores médios das características, os valores de PIC foram calculados para pares de espécies irmãs e nós, tendo o comprimento dos ramos dimensionado para 1.0, conforme recomendado por Mendéz-Alonzo et al. (2012) e Fortunel, Fine e Baraloto (2012).

A matriz de dissimilaridade de Gower, análise de agrupamento hierárquico e PERMANOVA foram realizados com os pacotes “ggplot2”, “ggdendro”, “vegan” e “cluster” em R (2015) (R Core Team 2015). A normalidade dos dados e as PCAs foram realizadas com auxílio do Past 3. A árvore filogenética foi construída por meio do Phylocom (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008). Os contrastes filogenéticos independentes foram realizados com auxílio do Pacote “APE” do Ambiente R versão 3.0.2 (R Development Core Team 2013).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As análises de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVAs) e de agrupamento hierárquico das características funcionais das 64 espécies revelaram que o número ótimo de grupos das estratégias foi três ($k=3$), com $R^2 = 0,54$. Com base nas características funcionais, esses três grupos de espécies foram classificados como: aquisitivas, com nove espécies, conservativas, com 22 espécies, e as intermediárias, com 33 espécies (Figura 2). Esses resultados mostram que na área estudada há um predomínio de espécies pertencentes ao grupo das intermediárias do uso dos recursos.

Figura 2. Análise de agrupamento hierárquico realizada pelo método de Ward para as 64 espécies estudadas na Usina São José, Igarassu, PE.



Fonte: NASCIMENTO, I. S. (2016)

A análise de correlação das 64 espécies permitiu compreender as demandas conflitantes entre os pares de características funcionais com e sem contrastes filogenéticos (Tabela 1). A Tabela 1 mostra que houve um espectro de economia da folha mesmo quando os contrastes filogenéticos foram levados em consideração. Quando incluímos a filogenia das espécies na análise, algumas relações entre os pares de características deixaram de existir, como as relações entre área foliar específica e nitrogênio foliar, área foliar específica e teor de fósforo e a relação entre teor de clorofila e teor de fósforo. Da mesma forma, relações que antes não existiam passaram a ocorrer, como a relação negativa entre área foliar específica e teor de matéria seca da folha, evidenciando que essas correlações entre as características estão ocorrendo devido ao grau de parentesco das espécies. Características foliares revelaram uma correlação positiva entre as concentrações de fósforo e nitrogênio e correlação negativa entre concentração de fósforo e teor de matéria seca da folha, confirmando o que foi descrito para o espectro de economia da folha proposto por Wright et al. (2004). Diversos autores têm observado que a maioria dos traços foliares (área foliar específica, teor de matéria seca da folha, concentração de nitrogênio foliar, concentração de fósforo foliar, entre outros) são fortemente correlacionados entre as espécies (LAUGHLIN, 2014; RIVA et al., 2014; RIVA et al., 2016), assim como encontrado em nosso trabalho.

Correlação negativa entre características de diferentes órgãos foram encontradas, a exemplo de área foliar específica e altura máxima (Tabela 1). Essa correlação negativa entre área foliar específica e altura máxima se deve ao fato de que folhas que crescem expostas ao sol tendem a crescer rapidamente e serem de plantas com um ciclo de vida mais curto e, conseqüentemente, de menor altura (EVANS; POORTER, 2001), sendo bastante eficientes no uso da luz para fotossíntese (maior área foliar específica) (WRIGHT et al., 2004; POORTER et al., 2009), indicando que plantas de menor altura apresentam uma estratégia mais aquisitiva do uso dos recursos. Não foi encontrada relação entre características foliares (em especial área foliar específica) e densidade básica da madeira, assim como os resultados encontrados por Baraloto et al. (2010). Apesar desse resultado, era esperado que houvesse relação negativa entre essas duas características. Segundo Wright et al. (2004), a causa dessa relação negativa seria explicada pelo fato de que plantas de maior área foliar específica possuem caule com maior condutividade hidráulica, ou seja, maior transporte de água, que está associado com uma menor densidade da madeira.

Tabela 1. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 64 espécies arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica

	DM	DR	Hmáx	CC	AFE	TMS	NF	PF	TMSC	TMSR
DM	1	0,89	-0,17	0,15	-0,05	0,22	-0,22	-0,22	0,99	0,90
DR	0,87	1	-0,19	0,07	0,00	0,19	-0,21	-0,19	0,89	0,99
Hmáx	-0,10	-0,16	1	-0,20	-0,33	-0,14	0,02	0,16	-0,18	-0,23
CC	-0,10	-0,07	-0,07	1	-0,16	0,08	-0,11	-0,43	0,16	0,07
AFE	0,10	0,09	-0,25	0,05	1	-0,21	0,30	0,25	-0,04	0,03
TMS	0,08	0,06	-0,15	-0,01	-0,30	1	-0,24	-0,31	0,24	0,22
NF	-0,11	-0,16	0,20	0,04	0,14	-0,23	1	0,62	-0,21	-0,23
PF	-0,18	-0,21	0,25	-0,23	0,11	-0,30	0,74	1	-0,22	-0,19
TMSC	0,99	0,88	-0,11	-0,07	0,10	0,11	-0,11	-0,17	1	0,90
TMSR	0,88	0,99	-0,21	-0,03	0,11	0,08	-0,17	-0,23	0,89	1

Legenda: Correlações baseadas nos dados e nos contrastes filogenéticos independentes são expostas na diagonal acima e abaixo, respectivamente. Abreviações: DM – densidade básica da madeira do caule, DR – densidade básica da madeira da raiz, Hmáx – altura máxima, CC – conteúdo de clorofila, AFE – área foliar específica, TMS – teor de matéria seca da folha, NF – concentração de nitrogênio foliar, PF – concentração de fósforo foliar, TMSC – teor de matéria seca do caule, TMSR – teor de matéria seca da raiz. Valores em negrito apresentam significância estatística ($p < 0,05$). **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Poucas correlações foram encontradas para o grupo das nove espécies aquisitivas (correlação positiva entre teor de matéria seca do caule e densidade da madeira do caule e entre teor de matéria seca da raiz e densidade da madeira da raiz, teor de matéria seca da folha foi positivamente relacionada com densidade da madeira do caule e conteúdo de clorofila foi negativamente relacionado com densidade da madeira da raiz). Alguns delas não ocorreram quando os contrastes filogenéticos independentes foram incluídos na análise, como foi o caso das características teor de matéria seca da folha e densidade da madeira do caule (Tabela 2), que mostra que a relação entre esses pares de características ocorreu devido ao grau de parentesco das espécies. Isso significa que nossa hipótese foi negada, de que espécies aquisitivas teriam traços coordenados nos diferentes órgãos da planta.

Tabela 2. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as nove espécies aquisitivas arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica

	DM	DR	Hmáx	CC	AFE	TMS	NF	PF	TMSC	TMSR
DM	1	0,53	-0,16	0,15	-0,20	0,72	-0,38	0,02	0,99	0,63
DR	0,72	1	-0,07	-0,69	0,13	0,35	-0,42	0,04	0,50	0,96
Hmáx	-0,50	-0,10	1	-0,15	-0,64	-0,38	-0,07	-0,12	-0,21	-0,24
CC	-0,46	-0,90	-0,17	1	-0,07	0,24	0,36	-0,17	0,19	-0,57
AFE	0,09	0,26	-0,41	-0,03	1	-0,11	0,35	0,31	-0,12	0,26
TMS	0,45	0,08	-0,43	0,07	-0,33	1	-0,40	-0,27	0,67	0,44
NF	-0,51	-0,41	-0,02	0,44	0,29	-0,40	1	-0,09	-0,29	-0,42
PF	-0,26	-0,13	-0,29	-0,03	0,31	-0,51	0,12	1	0,13	0,20
TMSC	0,95	0,62	-0,69	-0,32	0,29	0,32	-0,30	-0,05	1	0,62
TMSR	0,73	0,98	-0,23	-0,85	0,40	0,05	-0,41	0,00	0,68	1

Legenda: Ver Legenda da Tabela 1. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

As análises para as 22 espécies conservativas mostraram correlações positivas entre densidade da madeira e teor de matéria seca do caule e entre densidade da madeira e teor de matéria seca da raiz. Além disso, concentrações de nitrogênio e fósforo foliares foram correlacionadas positivamente (Tabela 3). Quando os contrastes filogenéticos foram levados em consideração essas relações se mantiveram, o que significa que essas correlações não são moldadas pela filogenia das espécies. Essas correlações entre características do caule e da raiz confirmam o que foi dito por Fortunel, Fine e Baraloto (2012), a respeito de características de caule e raiz estarem estreitamente relacionadas, correspondendo a um espectro de economia de madeira. Já a correlação entre as características teor de N e P também era esperada (CORNELISSEN et al., 2003; PEREZ HARGUINDEGUY et al., 2013), pois ambas atuam diretamente nas reações metabólicas relacionadas à captura de luz, capacidade fotossintética, respiração e crescimento (WRIGHT et al., 2004).

As análises de correlações para o maior grupo de espécies, as intermediárias (33 espécies), mostraram que a maioria das correlações manteve-se quando os contrastes filogenéticos foram considerados (Tabela 4). Assim, essas correlações entre pares de características estão ocorrendo não por causa da filogenia das espécies, mas por causa das próprias características. A análise para este grupo foi muito semelhante à análise realizada para todas as espécies em conjunto, provavelmente por se tratar do maior grupo de espécies.

Tabela 3. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 22 espécies conservativas arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica

	DM	DR	Hmáx	CC	AFE	TMS	NF	PF	TMSC	TMSR
DM	1	0,39	0,41	-0,11	-0,01	0,03	-0,29	-0,24	0,95	0,32
DR	0,53	1	0,00	-0,11	0,30	-0,22	0,00	0,14	0,27	0,88
Hmáx	0,23	-0,10	1	-0,52	-0,38	-0,09	0,09	0,32	0,36	-0,12
CC	0,19	0,29	-0,58	1	-0,04	0,02	-0,20	-0,67	-0,09	0,04
AFE	-0,03	0,45	-0,53	0,09	1	-0,09	0,11	0,12	0,04	0,39
TMS	-0,30	-0,45	0,00	-0,14	-0,08	1	-0,26	-0,40	0,15	-0,05
NF	-0,46	-0,22	0,05	-0,17	-0,16	-0,24	1	0,69	-0,31	-0,05
PF	-0,41	-0,12	0,25	-0,64	0,07	-0,25	0,70	1	-0,27	0,03
TMSC	0,96	0,43	0,15	0,21	0,06	-0,23	-0,55	-0,46	1	0,33
TMSR	0,50	0,90	-0,30	0,50	0,57	-0,31	-0,38	-0,31	0,50	1

Legenda: Ver Legenda da Tabela 1. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Tabela 4. Correlações de Pearson realizadas entre os pares de características funcionais para as 33 espécies intermediárias arbóreas em uma paisagem de Mata Atlântica

	DM	DR	Hmáx	CC	AFE	TMS	NF	PF	TMSC	TMSR
DM	1	0,48	-0,15	0,12	-0,17	0,08	-0,42	-0,27	0,90	0,50
DR	0,46	1	-0,24	0,21	-0,13	0,15	-0,46	-0,27	0,52	0,96
Hmáx	-0,29	-0,26	1	0,13	-0,14	-0,15	-0,05	0,07	-0,18	-0,29
CC	0,05	0,26	0,00	1	-0,37	0,09	-0,18	-0,32	0,13	0,12
AFE	0,15	-0,01	-0,09	-0,27	1	-0,31	0,44	0,39	-0,18	-0,08
TMS	0,04	0,18	-0,37	0,20	-0,56	1	-0,20	-0,26	0,12	0,19
NF	-0,36	-0,45	0,25	0,04	0,03	-0,26	1	0,74	-0,46	-0,47
PF	-0,27	-0,32	0,37	-0,14	0,14	-0,32	0,83	1	-0,33	-0,26
TMSC	0,93	0,49	-0,28	0,04	0,17	0,07	-0,38	-0,25	1	0,59
TMSR	0,50	0,96	-0,25	0,14	0,14	0,11	-0,47	-0,29	0,57	1

Legenda: Ver Legenda da Tabela 1. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

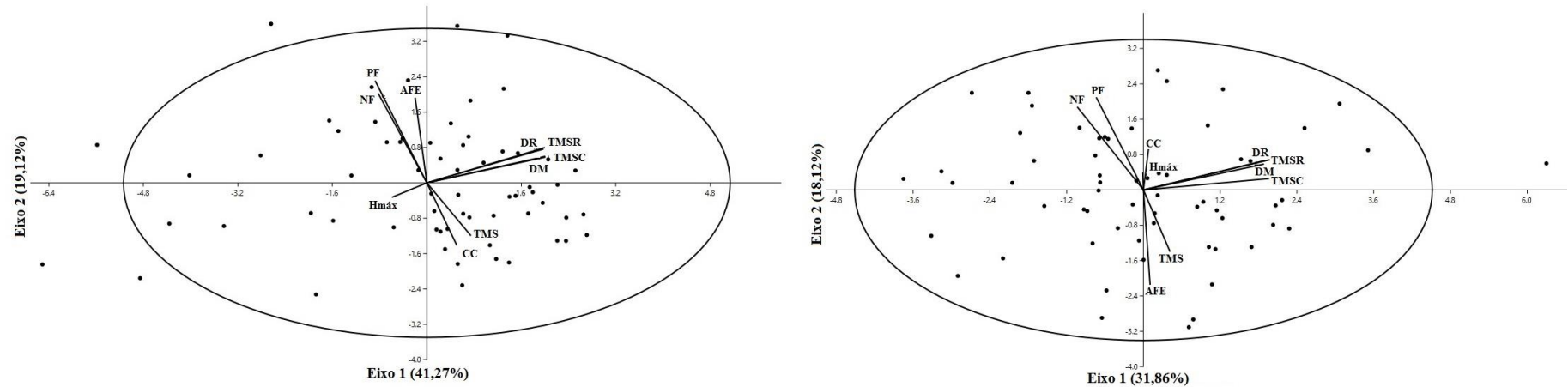
A análise de componentes principais (PCA) realizada para todas as espécies não mostrou coordenação das características entre diferentes órgãos (folha, caule e raiz) das plantas. É possível observar que a característica de aquisição de recursos (alto teor de clorofila) está relacionada com a característica de conservação (alto teor de matéria seca da folha) (Figura 3). Quando os contrastes filogenéticos independentes foram incluídos na análise essa ausência de coordenação foi ampliada, uma vez que a elevada área foliar específica também se apresentou associada a características conservativas.

A PCA das espécies com estratégia aquisitiva mostrou que não houve coordenação funcional entre os órgãos. Característica de aquisição dos recursos (alta concentração de fósforo foliar) encontrou-se associada a características de conservação (elevado teor de

matéria seca da folha, elevada densidade da madeira do caule, etc.). Quando os contrastes filogenéticos foram levados em consideração essa não coordenação foi confirmada, mostrando que essa ausência de coordenação não foi moldada pela filogenia das espécies (Figura 4). O mesmo aconteceu quando foi realizada a PCA para as espécies com estratégia conservativa (Figura 5) e para as espécies pertencentes ao grupo das intermediárias (Figura 6). Para as espécies com estratégia conservativa, característica de aquisição dos recursos, como a elevada área foliar específica, encontrou-se associada a características de conservação (elevadas densidade da madeira do caule e da raiz). Para o grupo das intermediárias, característica de aquisição dos recursos (elevado conteúdo de clorofila) encontrou-se associada a características de conservação (elevadas densidade da madeira do caule e da raiz).

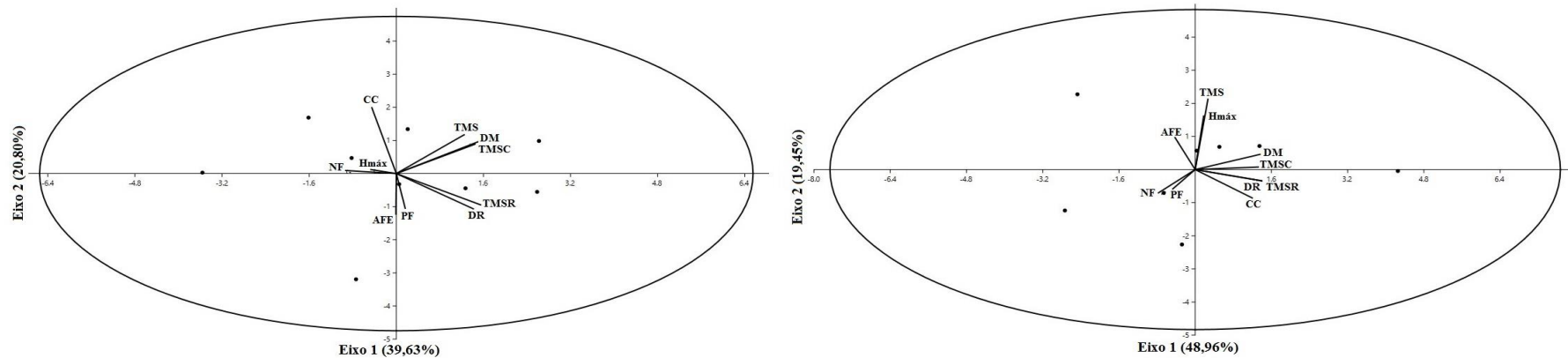
Esses resultados não confirmam o que era esperado, de que há coordenação das estratégias para as espécies aquisitivas. Imaginávamos que o fato das espécies aquisitivas serem mais abundantes no início da sucessão (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011; SILVA et al., 2015), onde há maior disponibilidade do recurso luz, o filtro abiótico levaria a uma convergência de características (LOHBECK et al., 2014). No entanto, confirmam o que era esperado para as espécies com estratégia conservativa, mais abundantes em locais com limitação de recursos (luz) (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011), que tendem a divergir em estratégias para evitar a exclusão competitiva (LOHBECK et al., 2014). Deste modo, a não coordenação entre os diferentes órgãos da planta para todos os grupos é real, uma vez que não estão relacionadas com a filogenia das espécies.

Figura 3. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 64 espécies arbóreas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.



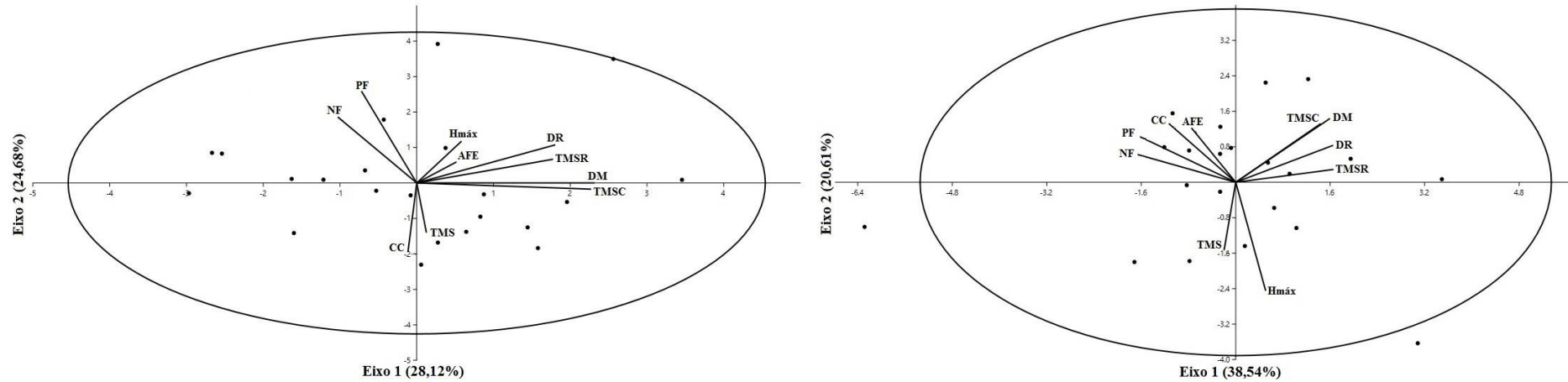
Abreviações: DM – densidade básica da madeira do caule, DR – densidade básica da madeira da raiz, Hmáx – altura máxima, CC – conteúdo de clorofila, AFE – área foliar específica, TMS – teor de matéria seca da folha, NF – concentração de nitrogênio foliar, PF – concentração de fósforo foliar, TMSC – teor de matéria seca do caule, TMSR – teor de matéria seca da raiz. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Figura 4. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para nove espécies aquisitivas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.



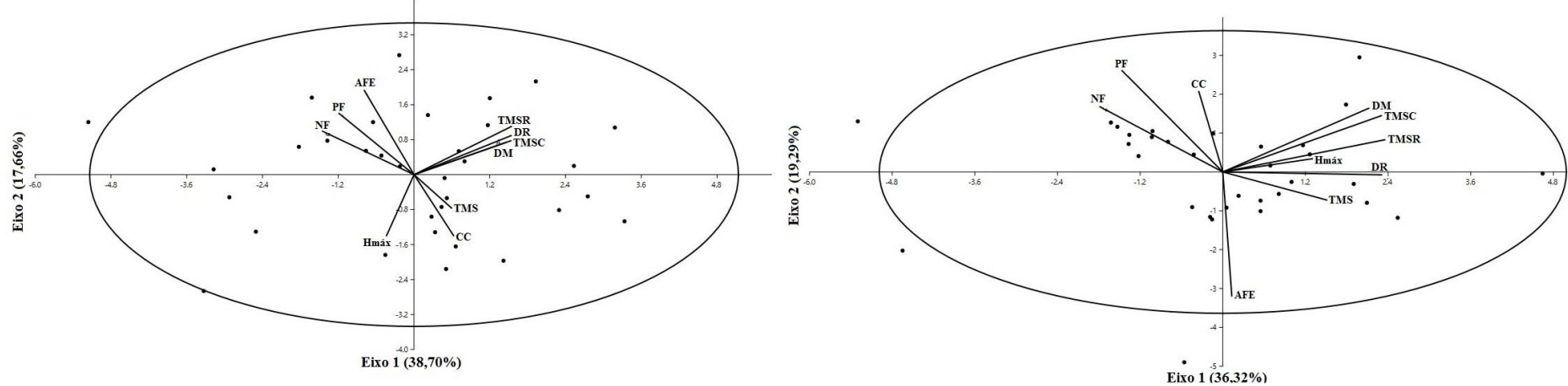
Ver abreviação das características funcionais na Figura 3. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Figura 5. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 22 espécies conservativas, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.



Ver abreviação das características funcionais na Figura 3. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Figura 6. Análise de componentes principais das dez características funcionais medidas para 33 espécies intermediárias, sem (esquerda) e com (direita) contrastes filogenéticos independentes (PIC). Valores em parênteses nos eixos são porcentagens da variância explicada.



Ver abreviação das características funcionais na Figura 3. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

5. CONCLUSÃO

Os resultados sobre a coordenação de estratégias funcionais entre os diferentes órgãos das plantas arbóreas de Floresta Atlântica não confirmaram nossa hipótese de que as espécies aquisitivas tendem a apresentar coordenação das estratégias entre os diferentes órgãos da planta. Essa não coordenação encontrada para as espécies aquisitivas também ocorreu para as espécies conservativas, porém já era esperado, uma vez que essas espécies tendem a exibir maior divergência nas estratégias como forma de reduzir a competição por recursos (luz).

Assim, nossos resultados apontam que não houve diferença na coordenação funcional entre as espécies aquisitivas e conservativas, uma vez que ambas não apresentaram coordenação das estratégias entre os diferentes órgãos das plantas arbóreas.

6. REFERÊNCIAS

- BARALOTO, C. et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest Trees. **Ecology Letters**, Oxford, v. 13, n. 13, p. 1338-1347, 2010.
- BREMNER, J. M. et al. Nitrogen-total. In: SPARKS, D. L. (Ed.). **Methods of Soil Analysis. Part 3-chemical methods**, Madison: SSSA Book Series 5, 1996. p. 1085-1121.
- CHAVE, J. **Measuring wood density for tropical forest trees: a field manual for the CTFS sites**. Toulouse: Université Paul Sabatier, 2005. p. 1-7.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.
- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.
- COSTE, S. et al. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. **Annals of Forest Science**, Les Ulis, v. 67, n. 6, p. 607, 2010.
- DO MEIO AMBIENTE, CPRH Companhia Pernambucana. Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco. **Recife: CPRH**, 2003.
- DAVIES, T. J. et al. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, n. 7, p. 1904-1909, 2004.
- DARLING, E. S. et al. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, n. 12, p. 1378-1386, 2012.
- DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 26, n. 2, p. 88-95, 2011.
- 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**, Oxford, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Plant height and evolutionary games. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 18, n. 7, p. 337-343, 2003.
- FORTUNEL, C.; FINE, P. V. A.; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional Ecology**, London, v. 26, n. 5, p. 1153-1161, 2012.

FRESCHET, G. T. et al. Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, London, v. 98, n. 2, p. 362-373, 2010.

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**, Stuttgart, v. 160, n. 3, p. 271-282, 2003.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **A primer of ecological statistics**. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2004.

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

HOUBA V. J. G. et al. Digestions and extractions. In: **Soil and plant analysis, part 7**. Plant analysis procedures. Wageningen Agricultural University, Wageningen, p. 12-35, 1989.

KEMBEL, S. W.; CAHILL JR, J. F. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. **Plos One**, San Francisco, v. 6, n. 6, p. e19992, 2011.

LAUGHLIN, D. C. et al. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. **Functional Ecology**, London, v. 24, n. 3, p. 493-501, 2010.

LAUGHLIN, D. C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, London, v. 102, n. 1, p. 186-193, 2014.

LAVOREL, S. et al. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 12, n. 12, p. 474-478, 1997.

LINS e SILVA, A. C. B. **Influência da área e da heterogeneidade de habitats na diversidade vegetal em fragmentos de floresta atlântica**. 2010. 162f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

LOHBECK, M. et al. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. **Functional Ecology**, London, v. 28, n. 4, p. 1052-1058, 2014.

LIU, G. et al. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. **New Phytologist**, Cambridge, v. 188, n. 2, p. 543-553, 2010.

MARTÍNEZ-VILALTA J. et al. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. **Journal of Ecology**, London, v. 98, n. 6, p. 1462-1475, 2010.

MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology**, New York, v. 93, n. 11, p. 2397-2406, 2012.

- MCCUNE, B.; GRACE, J. B. **Analysis of ecological communities**. Gleneden Beach, Oregon: MjM software design, 2002. v. 28.
- MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. **Oikos**, Lund, v. 113, n. 1, p. 91-105, 2006.
- MORALES, J. et al. Resource economics and coordination among above- and below-ground functional traits of three dominant shrubs from the Chilean coastal desert. **Journal of Plant Ecology**, London, v. 8, n. 1, p. 70-78, 2015.
- NASCIMENTO, L. M. et al. Natural forest regeneration in abandoned sugarcane fields in northeastern Brazil: floristic changes. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, n. 4, p. 84-97, 2012.
- O'NEAL, M. E.; LANDIS, D. A.; ISAACS, R. An inexpensive, accurate method for measuring leaf area and defoliation through digital image analysis. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 95, n. 6, p. 1190-1194, 2002.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.
- PÉREZ-RAMOS, I. M. et al. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. **Journal of Ecology**, London, v. 100, n. 6, p. 1315-1327, 2012.
- POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, New York, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008.
- POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, Cambridge, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.
- PRIETO, I. et al. Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. **Journal of Ecology**, London, v. 103, n. 2, p. 361-373, 2015.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.0.2. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <<http://www.r-project.org>>. Acesso em: 7 dez. 2015.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>> Acesso em: 3 fev. 2016.
- REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.

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**, Knivsta, v. 27, n. 1, p. 187-199, 2016.

RIVA, E. G. et al. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estratégias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. **Revista Ecosistemas**, Móstoles, v. 23, n. 2, p. 82-89, 2014.

SCHESSEL, M.; SILVA, W. L.; GOTTSBERGER, G. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, Jena, v. 203, n. 3, p. 215-228, 2008.

SILVA, M. A. M. et al. Does the plant economics spectrum change with secondary succession in the forest? **Trees**, Berlin, v. 29, n. 5, p. 1521-1531, 2015.

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

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 Amazônica**, Manaus, v. 20, p. 307-319, 1990.

VALLADARES, F.; SALDANA, A.; GIANOLI, E. Costs *versus* risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. **Austral Ecology**, Carlton, v. 37, n. 1, p. 35-43, 2012.

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

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098-2100, 2008.

WEIHER, E. et al. Challenging theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 10, n. 5, p. 609-620, 1999.

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

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, The Hague, v. 199, n. 2, p. 213-227, 1998.

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

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

ANEXO

Anexo 1. Média das características funcionais amostradas por espécies nas áreas estudadas

Família/Espécies	DM	DR	Hmáx	CC	AFE	TMS	NF	PF	TMSC	TMSR
	(g.cm ³)		(m)	(µg.mm ⁻²)	(mm ² .mg ⁻¹)			(mg.g ⁻¹)		
Anacardiaceae										
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0,43	0,41	20,92	38,69	41,55	0,53	0,0107	0,0007	0,41	0,39
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	0,49	0,50	12,26	56,71	87,64	0,46	0,0113	0,0006	0,49	0,49
Annonaceae										
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	0,53	0,44	12,24	47,08	59,12	0,39	0,0142	0,0007	0,52	0,43
Apocynaceae										
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson	0,44	0,42	10,07	58,34	99,23	0,32	0,0151	0,0007	0,44	0,41
Araliaceae										
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm & Frodin	0,34	0,35	20,08	56,05	118,05	0,34	0,0185	0,0010	0,34	0,34
Boraginaceae										
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	0,35	0,36	9,19	48,22	110,71	0,36	0,0195	0,0015	0,37	0,35
<i>Cordia superba</i> Cham.	0,52	0,45	6,02	43,99	182,03	0,37	0,0181	0,0008	0,49	0,45
Burseraceae										
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	0,55	0,57	7,48	48,99	133,85	0,48	0,0150	0,0010	0,55	0,57
Celastraceae										
<i>Maytenus distichophylla</i> Mart.	0,58	0,58	8,11	56,27	98,74	0,43	0,0107	0,0004	0,56	0,57
Clusiaceae										
<i>Clusia nemorosa</i> G. Mey.	0,53	0,56	14,37	65,67	81,25	0,32	0,0094	0,0005	0,52	0,55
Euphorbiaceae										
<i>Pera ferruginea</i> (Schott) Müll. Arg.	0,53	0,46	8,55	50,34	100,02	0,44	0,0136	0,0007	0,52	0,46
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	0,66	0,60	14,00	51,66	136,98	0,43	0,0149	0,0005	0,67	0,59

Fabaceae

<i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W. Grimes	0,61	0,56	5,95	65,02	134,65	0,47	0,0179	0,0006	0,62	0,57
<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L.Rico	0,50	0,50	5,74	43,02	198,14	0,57	0,0118	0,0004	0,49	0,49
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	0,54	0,53	13,18	37,24	125,95	0,61	0,0218	0,0012	0,55	0,53
<i>Albizia saman</i> (Jacq.) F. Muell.	0,45	0,45	12,20	45,82	211,59	0,33	0,0428	0,0026	0,45	0,44
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	0,48	0,49	4,97	43,71	111,89	0,43	0,0181	0,0007	0,48	0,49
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.	0,63	0,64	14,28	36,37	255,23	0,35	0,0202	0,0014	0,61	0,61
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0,60	0,54	13,34	43,65	54,36	0,52	0,0206	0,0006	0,60	0,54
<i>Inga cayennensis</i> Sagot ex Benth.	0,47	0,55	6,63	64,51	134,04	0,51	0,0205	0,0006	0,47	0,53
<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.	0,49	0,44	11,74	58,11	143,14	0,44	0,0284	0,0014	0,48	0,43
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	0,49	0,50	8,18	45,16	109,63	0,40	0,0212	0,0010	0,48	0,49
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	0,35	0,35	7,45	60,47	144,99	0,57	0,0246	0,0008	0,36	0,35
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	0,38	0,41	5,08	41,68	179,22	0,53	0,0127	0,0007	0,38	0,41
<i>Swartzia pickelii</i> Killip ex Ducke	0,56	0,62	6,03	54,81	151,87	0,42	0,0302	0,0010	0,54	0,60

Hypericaceae

<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	0,48	0,48	4,50	43,52	115,15	0,47	0,0136	0,0007	0,48	0,48
--	------	------	------	-------	--------	------	--------	--------	------	------

Lauraceae

<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez	0,54	0,50	5,99	63,69	93,53	0,50	0,0125	0,0005	0,53	0,49
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	0,54	0,49	8,24	60,96	80,61	0,47	0,0162	0,0007	0,47	0,46
<i>Ocotea limae</i> Vattimo-Gil	0,55	0,56	3,90	61,00	136,79	0,44	0,0198	0,0004	0,54	0,57

Lecythidaceae

<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers	0,63	0,59	15,20	50,70	42,58	0,48	0,0131	0,0005	0,62	0,58
<i>Gustavia augusta</i> L.	0,53	0,50	7,42	65,66	113,54	0,42	0,0231	0,0011	0,52	0,50
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	0,61	0,58	6,06	55,37	124,85	0,43	0,0174	0,0007	0,61	0,58

Malpighiaceae

<i>Byrsonima sericea</i> DC.	0,55	0,54	14,07	51,66	44,67	0,38	0,0172	0,0007	0,53	0,51
------------------------------	------	------	-------	-------	-------	------	--------	--------	------	------

Malvaceae

<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	0,48	0,50	9,48	34,06	170,64	0,32	0,0171	0,0015	0,47	0,50
-------------------------------	------	------	------	-------	--------	------	--------	--------	------	------

<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	0,26	0,38	12,18	25,99	161,03	0,30	0,0156	0,0015	0,26	0,38
<i>Luehea paniculata</i> Mart.	0,53	0,47	9,32	42,67	217,61	0,48	0,0158	0,0008	0,53	0,50
Melastomataceae										
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	0,60	0,57	9,49	55,19	123,13	0,31	0,0111	0,0004	0,61	0,56
<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	0,48	0,47	6,11	52,95	66,46	0,89	0,0158	0,0004	0,49	0,47
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	0,50	0,48	6,44	55,61	290,50	0,19	0,0147	0,0005	0,50	0,48
Meliaceae										
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	0,46	0,45	12,26	52,11	114,48	0,36	0,0203	0,0008	0,46	0,45
Moraceae										
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	0,58	0,55	9,96	55,37	83,17	0,38	0,0204	0,0008	0,57	0,53
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	0,53	0,52	3,64	58,34	136,85	0,41	0,0209	0,0009	0,52	0,51
Myrtaceae										
<i>Calyptanthes brasiliensis</i> Spreng.	0,49	0,49	7,57	56,20	113,85	0,41	0,0118	0,0006	0,48	0,49
<i>Campomanesia dichotoma</i> (O. Berg) Mattos	0,55	0,54	8,72	43,32	176,04	0,34	0,0133	0,0008	0,54	0,52
<i>Eugenia florida</i> DC.	0,53	0,55	3,27	64,31	104,05	0,53	0,0118	0,0008	0,53	0,55
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	0,56	0,57	5,24	57,09	225,24	0,53	0,0102	0,0004	0,57	0,57
<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	0,61	0,58	8,95	47,57	113,80	0,78	0,0120	0,0004	0,61	0,57
<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Mey.) DC.	0,53	0,53	7,74	50,37	59,85	0,30	0,0104	0,0004	0,53	0,53
<i>Psidium guinense</i> Pers.	0,51	0,52	4,52	44,60	90,24	0,39	0,0140	0,0009	0,51	0,52
Nyctaginaceae										
<i>Guapira nitida</i> (J.A. Schmidt) Lundell	0,40	0,39	9,58	43,46	130,54	0,36	0,0240	0,0010	0,41	0,39
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	0,48	0,43	5,02	53,45	139,22	0,24	0,0331	0,0007	0,47	0,42
Ochnaceae										
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	0,55	0,52	8,76	54,22	110,95	0,47	0,0157	0,0005	0,55	0,51
Polygonaceae										
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	0,58	0,60	14,34	32,62	167,29	0,33	0,0236	0,0020	0,58	0,59
Primulaceae										
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	0,51	0,50	12,83	70,95	83,42	0,34	0,0110	0,0005	0,51	0,49

Rubiaceae										
<i>Alseis floribunda</i> Schott	0,52	0,50	4,02	43,38	150,49	0,29	0,0232	0,0012	0,52	0,49
Salicaceae										
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	0,50	0,48	7,37	52,45	120,83	0,50	0,0129	0,0005	0,49	0,48
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,48	0,48	8,28	50,73	170,58	0,39	0,0266	0,0010	0,48	0,48
Sapindaceae										
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	0,53	0,56	4,47	48,80	160,53	0,37	0,0202	0,0011	0,53	0,56
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	0,55	0,58	9,76	62,45	102,28	0,44	0,0167	0,0007	0,56	0,60
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	0,55	0,59	9,68	54,55	46,76	0,42	0,0177	0,0009	0,55	0,59
<i>Cupania revoluta</i> Rolfe	0,59	0,59	8,34	34,34	65,50	0,43	0,0130	0,0011	0,59	0,57
Sapotaceae										
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	0,59	0,60	5,63	52,40	111,07	0,50	0,0118	0,0004	0,59	0,60
Simaroubaceae										
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	0,32	0,30	8,94	61,32	80,06	0,39	0,0153	0,0010	0,32	0,30
Urticaceae										
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	0,25	0,33	15,42	45,61	87,72	0,29	0,0260	0,0004	0,24	0,30

Abreviações: DM – densidade da madeira do caule, DR – densidade da madeira da raiz, Hmáx – altura máxima, CC – conteúdo de clorofila, AFE – área foliar específica, TMS – teor de matéria seca da folha, NF – concentração de nitrogênio foliar, PF – concentração de fósforo foliar, TMSC – teor de matéria seca do caule, TMSR – teor de matéria seca da raiz. **Fonte:** NASCIMENTO, I. S. (2016)

Anexo 2. Grupos de espécies (aquisitivas, conservativas e intermediárias) nas áreas estudadas

Grupos de Espécies	
Aquisitivas	Intermediárias
<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L.Rico
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	<i>Albizia saman</i> (Jacq.) F. Muell.
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	<i>Alseis floribunda</i> Schott
<i>Guapira nitida</i> (J.A. Schmidt) Lundell	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	<i>Calyptanthes brasiliensis</i> Spreng.
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	<i>Campomanesia dichotoma</i> (O. Berg) Mattos
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyererm & Frodin	<i>Casearia javitensis</i> Kunth
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	<i>Clusia nemorosa</i> G. Mey.
Conservativas	<i>Cordia superba</i> Cham.
<i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W. Grimes	<i>Eugenia florida</i> DC.
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.	<i>Gustavia augusta</i> L.
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	<i>Inga cayennensis</i> Sagot ex Benth.
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	<i>Inga thibaudiana</i> DC.
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	<i>Luehea paniculata</i> Mart.
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.
<i>Cupania revoluta</i> Rolfe	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers	<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Mey.) DC.
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez
<i>Maytenus distichophylla</i> Mart.	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	<i>Pera ferruginea</i> (Schott) Müll. Arg.
<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	<i>Psidium guinense</i> Pers.
<i>Ocotea limae</i> Vattimo-Gil	<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.
<i>Swartzia pickelii</i> Killip ex Ducke	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.
	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.

Fonte: NASCIMENTO, I. S. (2016)