

Maria José de Holanda Leite

# CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL ÚMIDA



Maria José de Holanda Leite

# CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL ÚMIDA



**2021 - Editora Amplla**  
**Copyright © Editora Amplla**  
**Copyright do Texto © 2021 Maria José de Holanda Leite**  
**Copyright da Edição © 2021 Editora Amplla**  
**Editor Chefe:** Leonardo Pereira Tavares  
**Diagramação:** Higor Costa de Brito  
**Edição de Arte:** Higor Costa de Brito  
**Revisão:** Maria José de Holanda Leite  
**Imagem da Capa:** Maria José de Holanda Leite

**Características funcionais de árvores em floresta tropical úmida** por Maria José de Holanda Leite está licenciado sob CC BY 4.0.



Esta licença exige que as reutilizações deem crédito aos criadores. Ele permite que os reutilizadores distribuam, remixem, adaptem e construam o material em qualquer meio ou formato, mesmo para fins comerciais.

O conteúdo da obra e seus dados em sua forma, correção e confiabilidade são de responsabilidade exclusiva dos autores, não representando a posição oficial da Editora Amplla. É permitido o download da obra e o compartilhamento desde que sejam atribuídos créditos ao autor. Todos os direitos para esta edição foram cedidos à Editora Amplla pelos autores.

**ISBN: 978-65-88332-43-6**  
**DOI: 10.51859/amplla.cfa436.1121-0**

**Editora Amplla**  
Campina Grande – PB – Brasil  
[contato@ampllaeditora.com.br](mailto:contato@ampllaeditora.com.br)  
[www.ampllaeditora.com.br](http://www.ampllaeditora.com.br)

## CONSELHO EDITORIAL

Andréa Cátia Leal Badaró – Universidade Tecnológica Federal do Paraná

Andréia Monique Lermen – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Antoniele Silvana de Melo Souza – Universidade Estadual do Ceará

Bergson Rodrigo Siqueira de Melo – Universidade Estadual do Ceará

Bruna Beatriz da Rocha – Instituto Federal do Sudeste de Minas Gerais

Caio César Costa Santos – Universidade Federal de Sergipe

Carina Alexandra Rondini – Universidade Estadual Paulista

Carla Caroline Alves Carvalho – Universidade Federal de Campina Grande

Carlos Augusto Trojaner – Prefeitura de Venâncio Aires

Carolina Carbonell Demori – Universidade Federal de Pelotas

Cícero Batista do Nascimento Filho – Universidade Federal do Ceará

Clécio Danilo Dias da Silva – Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Daniela de Freitas Lima – Universidade Federal de Campina Grande

Denise Barguil Nepomuceno – Universidade Federal de Minas Gerais

Dylan Ávila Alves – Instituto Federal Goiano

Edson Lourenço da Silva – Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Piauí

Elane da Silva Barbosa – Universidade Estadual do Ceará

Érica Rios de Carvalho – Universidade Católica do Salvador

Gilberto de Melo Junior – Instituto Federal do Pará

Higor Costa de Brito – Universidade Federal de Campina Grande

Italan Carneiro Bezerra – Instituto Federal da Paraíba

Ivo Batista Conde – Universidade Estadual do Ceará

Jaqueline Rocha Borges dos Santos – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Jessica Wanderley Souza do Nascimento – Instituto de Especialização do Amazonas

João Henriques de Sousa Júnior – Universidade Federal de Santa Catarina

João Manoel Da Silva – Universidade Federal de Alagoas

João Vitor Andrade – Universidade de São Paulo

Joilson Silva de Sousa – Instituto Federal do Rio Grande do Norte

José Cândido Rodrigues Neto – Universidade Estadual da Paraíba

Jose Henrique de Lacerda Furtado – Instituto Federal do Rio de Janeiro

Josenita Luiz da Silva – Faculdade Frassinetti do Recife

Josiney Farias de Araújo – Universidade Federal do Pará

Karina de Araújo Dias – SME/Prefeitura Municipal de Florianópolis

Laíze Lantyer Luz – Universidade Católica do Salvador

Lindon Johnson Pontes Portela – Universidade Federal do Oeste do Pará

Lucas Capita Quarto – Universidade Federal do Oeste do Pará

Lúcia Magnólia Albuquerque Soares de Camargo – Unifacisa Centro Universitário

Luciana de Jesus Botelho Sodrê dos Santos – Universidade Estadual do Maranhão

Luís Paulo Souza e Souza – Universidade Federal do Amazonas

Luiza Catarina Sobreira de Souza – Faculdade de Ciências Humanas do Sertão Central

Manoel Mariano Neto da Silva – Universidade Federal de Campina Grande

Marcelo Alves Pereira Eufrazio – Centro Universitário Unifacisa

Marcelo Williams Oliveira de Souza – Universidade Federal do Pará

Marcos Pereira dos Santos – Faculdade Rachel de Queiroz

Marcus Vinicius Peralva Santos – Universidade Federal da Bahia

Marina Magalhães de Morais – Universidade Federal de Campina Grande

Nadja Maria Mourão – Universidade do Estado de Minas Gerais

Natan Galves Santana – Universidade Paranaense

Nathalia Bezerra da Silva Ferreira – Universidade do Estado do Rio Grande do Norte

Neide Kazue Sakugawa Shinohara – Universidade Federal Rural de Pernambuco

Neudson Johnson Martinho – Faculdade de Medicina da Universidade Federal de Mato Grosso

Patrícia Appelt – Universidade Tecnológica Federal do Paraná

Paulo Henrique Matos de Jesus – Universidade Federal do Maranhão

Rafael Rodrigues Gomides – Faculdade de Quatro Marcos

Reângela Cíntia Rodrigues de Oliveira Lima – Universidade Federal do Ceará

Rebeca Freitas Ivanicska – Universidade Federal de Lavras

Renan Monteiro do Nascimento – Universidade de Brasília

Ricardo Leoni Gonçalves Bastos – Universidade Federal do Ceará

Rodrigo da Rosa Pereira – Universidade Federal do Rio Grande

Sabrynna Brito Oliveira – Universidade Federal de Minas Gerais

Samuel Miranda Mattos – Universidade Estadual do Ceará

Shirley Santos Nascimento – Universidade Estadual Do Sudoeste Da Bahia

Silvana Carlotto Andres – Universidade Federal de Santa Maria

Silvio de Almeida Junior – Universidade de Franca

Tatiana Paschoalette Rodrigues Bachur – Universidade Estadual do Ceará

Telma Regina Stroparo – Universidade Estadual do Centro-Oeste

Thayla Amorim Santino – Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Virgínia Maia de Araújo Oliveira – Instituto Federal da Paraíba

Virginia Tomaz Machado – Faculdade Santa Maria de Cajazeiras

Walmir Fernandes Pereira – Miami University of Science and Technology

Wanessa Dunga de Assis – Universidade Federal de Campina Grande

Wellington Alves Silva – Universidade Estadual de Roraima

Yáscara Maia Araújo de Brito – Universidade Federal de Campina Grande

Yasmin da Silva Santos – Fundação Oswaldo Cruz

Yuciara Barbosa Costa Ferreira – Universidade Federal de Campina Grande



# CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL ÚMIDA

**2021 - Editora Ampla**

**Copyright** © Editora Ampla

**Copyright do Texto** © 2021 Maria José de Holanda

Leite **Copyright da Edição** © 2021 Editora Ampla

**Editor Chefe:** Leonardo Pereira Tavares **Diagramação:**

Higor Costa de Brito

**Edição de Arte:** Higor Costa de Brito

**Revisão:** Maria José de Holanda Leite

**Imagem da Capa:** Maria José de Holanda Leite

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sueli Costa CRB-8/5213

Leite, Maria José de Holanda  
Características funcionais de árvores em floresta  
Tropical úmida [livro eletrônico / Maria José de Holanda  
Leite. - Campina Grande : Editora Ampla, 2021.  
23 p.

Formato: PDF

ISBN: 978-65-88332-43-6

1. Ecossistemas 2. Ambientes florestais - Restauração  
I. Título.

CDD-577.1

## Índices para catálogo sistemático:

1. Ecologia : Ecossistemas 577.1

## CONTEXTUALIZAÇÃO

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

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

No caso das florestas, onde a luz é o principal recurso, sabe-se que no início da sucessão há maior luminosidade e menores valores de área basal (BOUKILI; CHADZON, 2017). Nesse ambiente tendem a ocorrer espécies com altos valores de área foliar, área foliar específica e conteúdo de clorofila (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), baixa densidade de madeira do caule e raiz, alto conteúdo de água no caule e raiz, o que aponta para estratégias ligadas à aquisição de recursos (CHADZON, 2007). À medida que a sucessão avança, as copas vão se fechando, o que faz com que mude a quantidade de luz que chega no chão da floresta, levando a maior sobrevivência de plantas com características mais ligadas à conservação do recurso luz (DONOVAN et al., 2011).

A avaliação das características funcionais (*sensu* Violle et al. 2007) no conjunto de plantas de uma determinada área pode ser utilizada para entender as mudanças da vegetação sob diferentes pressões ambientais (LAVOREL; GARNIER, 2002). Em ambientes florestais, ao longo

do processo de sucessão, as espécies lidam com variações nos níveis de luminosidade, recurso considerado importante para a regeneração e crescimento de plantas em florestas tropicais úmidas (CHEVIN; HOFFMANN, 2017).

As plantas respondem às variações ambientais por meio de ajustes (resposta ecológica) ou adaptações (resposta evolutiva). A variabilidade dentro das populações é reflexo do ajustamento do valor de uma dada característica proveniente de um único genótipo, de acordo com mudanças no ambiente no tempo de vida do indivíduo (VALLADARES et al., 2014). Por outro lado, as adaptações resultam das variações da pressão seletiva ao longo do tempo evolutivo, capazes de produzir diferenças hereditárias entre espécies, pelo processo de evolução (RAMIREZ-VALIENTE et al., 2015). Sabe-se que dos diferentes órgãos da planta, sem dúvida a folha é o que mais se ajusta às variações de luz, especialmente no início da sucessão onde há maior incidência de luz (LAURANS et al., 2012). Conhecer essas características ajudar a entender melhor o funcionamento das florestas tropicais úmidas e planejar uma possível restauração desses fragmentos, caso seja necessário.

Maria José de Holanda Leite



# SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO I - SUCESSÃO</b> .....	<b>9</b>
1.1 <b>IMPORTÂNCIA DA DISPONIBILIDADE DE LUZ NO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS</b> .....	10
1.2 <b>CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS RELACIONADAS A SUCESSÃO</b> .....	11
1.3 <b>ESTRATÉGIAS DAS PLANTAS NA SUCESSÃO</b> .....	14
1.4 <b>VARIABILIDADE DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES</b> .....	16
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>17</b>
<b>SOBRE A AUTORA</b> .....	<b>17</b>

A sucessão pode ser caracterizada como mudanças na composição de espécies e cobertura vegetal do substrato ao longo do tempo, enquanto que a sucessão secundária ocorre após distúrbios que causem mudanças abruptas ou perda da biomassa e funções ecossistêmicas com algum legado biológico, diferindo da sucessão primária, que ocorre com a formação de novos substratos sem legado biológico (WALKER et al., 2010).

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

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

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

Cabe mais uma vez destacar que os processos ocorrentes durante a recuperação dos ecossistemas florestais são dependentes dos fatores específicos locais, como exemplo, a paisagem circundante, a intensidade do uso do solo no passado, assim como as perturbações sofridas no presente (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Dessa forma, é válido ressaltar que a recuperação desses ecossistemas em áreas urbanas pode ocorrer de forma singular, pelo fato

das constantes perturbações que incluem: efeito de borda, poluição da água e do ar, caça, incêndios, deposição de lixo, ruído, retirada de madeira, crescimento das cidades, construção de ruas e mineração (AMLIN et al., 2012) que acabam modificando a paisagem circundante e conseqüentemente alteram os padrões de crescimento e sobrevivência das plantas desse ambiente (MEINERS et al., 2015).

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

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

## **1.1 IMPORTÂNCIA DA DISPONIBILIDADE DE LUZ NO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS**

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

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

ontogenético, sabe-se que as florestas tropicais vão representar (para as plantas) um mosaico complexo de micro sítios, com diferentes intensidades de luz (CHAZDON et al., 1996).

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

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

## **1.2 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS RELACIONADAS A SUCESSÃO**

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

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

Características consideradas chaves têm sido propostas para avaliar o desempenho adaptativo de plantas (MARTINEZ-VILALTA et al., 2010). A área foliar específica (AFE), por exemplo, representa a área de captura de luz por unidade de biomassa investida no tecido foliar e pode ser considerada um descritor fundamental de estrutura e função da folha (WESTOBY et al., 2002). Folhas com alta AFE tendem a ter alta concentração de clorofila (POORTER et al., 2009), enquanto folhas com baixa AFE têm período de vida mais longo (WEIHER et al., 1999) e

são mais resistentes aos riscos físicos e biológicos (herbivoria) (WESTOBY et al., 2002), devido a estrutura mais rígida (alto teor de matéria seca), alocação de taninos, fenóis e outros compostos defensivos. O conteúdo de clorofila também contribui para desempenho das plantas, uma vez que é responsável pelo processo fotossintético, atuando na conversão da energia luminosa em energia química nas plantas (MALHI et al., 2016).

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

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

A densidade da madeira da raiz (DMR) está positivamente relacionada com a resistência a patógenos e a seca (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Raízes com baixa densidade têm menor expectativa de vida, porém maiores taxas de absorção de nutrientes (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Teor de matéria seca do caule (TMSC) está positivamente relacionado com o potencial de inflamabilidade, uma vez que plantas com elevado teor de matéria seca secam mais rápido durante as estações secas. Plantas com baixo TMSC pode ser positivamente correlacionado com elevada taxa de crescimento (CORNELISSEN et al., 2003). Teor de matéria seca da raiz (TMSR) representa o investimento estrutural da planta (FRESCHET et al., 2010).

Porém, são poucos os estudos de madeira comparando caule e raiz, pois a maioria tem sido realizada preferencialmente sobre caules, sendo raros os que tratam do lenho de raízes

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

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

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

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



Madeira de alta densidade está associada com baixa mortalidade em diversas florestas tropicais, esse achado tem sido relatado para espécies de várias florestas tropicais na região Neotropical e na Malásia (POORTER et al., 2008). Portanto, em primeiro lugar, plantas que são maiores, tanto acima do solo (e, potencialmente, abaixo do solo) pode ter uma rede vascular de condutas maiores sendo capazes de fornecer uma maior área foliar total; em segundo lugar, densidade da madeira correlaciona-se com eixos importantes de função do caule, e parece ser coordenado com traços em toda a planta, incluindo o tamanho da folha, potencial de água na folha, profundidade e enraizamento; em terceiro lugar, a densidade da madeira está relacionada com as medidas de desempenho da planta, especialmente a sobrevivência e, em alguns casos o crescimento (CHAVE et al., 2009). Ainda segundo os mesmos autores, um contínuo lento de desempenho da planta combina características de madeira, com crescimento lento e baixa mortalidade e menor densidade, sendo provável que estas espécies de crescimento lento, também devem ter uma maior resistência mecânica e/ou melhor, defesa química.

É importante relatar que valores das características de folhas, caules e raízes da mesma espécie geralmente ocupam a mesma posição no eixo entre *trade-off* aquisição ou conservação do recurso, enquanto que as características ambientais locais explicam parte significativa da variação das características funcionais na planta (WRIGHT et al., 2006).

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

### 1.3 ESTRATÉGIAS DAS PLANTAS NA SUCESSÃO

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

Cada espécie evidencia um conjunto de características funcionais ecologicamente eficiente em alguma situação ambiental (WRIGHT et al., 2006). Fundamentalmente, todas as espécies de plantas utilizam os mesmos recursos: luz, água e nutrientes. O excesso ou a falta de recursos podem limitar a ocorrência de algumas espécies ou reduzir sua abundância, levando ao desenvolvimento de diferentes estratégias de captação e otimização uso e conservação dos

recursos (VALLADARES et al., 2014). Dentro dos gradientes ambientais, a luminosidade, especialmente em florestas tropicais, representa um filtro ambiental que pode restringir a presença de algumas espécies (VALLADARES et al., 2014).

A maneira como os organismos lidam com a maior ou menor disponibilidade de recursos (luz, nutrientes, água, etc.) são compreendidos como táticas, e o conjunto dessas táticas é denominado de estratégias ecológicas. Esse autor observa ainda que o benefício de uma tática ou estratégia depende das condições ambientais, da disponibilidade de recursos, das interações com predadores, dos patógenos e os efeitos da competição. Vale destacar que, uma espécie de planta que habita em ambientes secos geralmente usa a estratégia de abrir mão do crescimento ou da reprodução, fechando os estômatos em favor de conservar água. Caso essa espécie tolere ambientes úmidos tal estratégia faria com que a planta tivesse menor desempenho do que plantas que possuem estômatos sempre abertos. Assim, a tática que favorece a planta em um ambiente pode impedir que esta planta resista à competição com outras espécies de outro ambiente.

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

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

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

consistência nas relações entre elas e os investimentos diferenciais entre órgãos também devem ser testados em diferentes ambientes (FRESCHET et al., 2010).

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

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

#### 1.4 VARIABILIDADE DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES

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

Das características funcionais dos diferentes órgãos de plantas, a folha é o órgão mais variável pelo fato de sua morfologia e fisiologia serem fortemente influenciados pelos fatores ambientais, em especial área foliar (AF), teor de matéria seca da folha (TMSF), área foliar específica e conteúdo de clorofila ( $Cc_{mass}$ ) (VOLIS et al., 2015). A AFE reflete um *trade-off* demanda conflitante entre a captura e o uso de energia luminosa, fundamental para manutenção e funcionamento dos ecossistemas (WRIGHT et al., 2004).

TMSF representa a área de interceptação de luz a biomassa de folhas e quantidade de carbono investido por unidade de área de luz interceptada, refletindo um *trade-off* entre o custo de construção e longevidade das folhas (CORNELISSEN et al., 2006; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Conteúdo de clorofila, característica essencial para a conversão da energia luminosa

em energia química, é considerada como um indicador de ajuste à diferentes condições de disponibilidade de recurso luz. Características foliares são consideradas importantes para maximizar o crescimento da planta em diferentes condições de luz, as quais são diretamente ligadas à capacidade fotossintética e ao balanço de carbono da planta (LAURANS et al., 2012).

O conhecimento dessas variáveis citadas acima, são importantes para projetos de restauração de ecossistemas degradados. Sugere-se mais estudos dando ênfase a variação das características funcionais em função da área basal e da disponibilidade de luz, e quando em fragmento tropical urbano é válido ter um olhar diferencial no tocante a sucessão clássica comumente relatada, apontando que possíveis perturbações causadas pelo entorno são os principais agentes da estruturação funcional da comunidade.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMLIN, G.; SURATMAN, M. N.; ISA, N. N. M. Anthropogenic impacts on forest regeneration: Challenges and the way forward. In: **Symposium on Business, Engineering and Industrial Applications**. Bandung, Indonésia: ISBEIA. 2012. p. 158–162.
- BOUKILI, V. K.; CHAZDON, R. L. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 37–47, 2017.
- CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. **Ecological Applications**, v. 26, p. 174–189, 2016.
- CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 1453–1463, 2012.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. Foliar pH as a new plant trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types? **Oecologia**, v. 147, p. 315–326, 2006.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 51, p. 335–380, 2003.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, p. 351–366, 2009.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, p. 273–289, 2007.
- CHAZDON, R. L. et al. Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. In: CHAZDON, R.L., MULKEY, S.S., SMITH, A.P. **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. Editora Chapman & Hall. 1996. p. 17–50.
- CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, p. 760–766, 1991.
- CHEVIN, L. M.; HOFFMANN, A. A. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, 20160138, 2017.
- DONOVAN, L.A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, p. 88–95, 2011.
- FORTUNEL, C.; FINE, P. V. A.; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 26, p. 1153–1161, 2012.

- FRESCHET, G. T. et al. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 362–373, 2010.
- FRESCHET, G.T. et al. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. **Journal of Ecology**, v.101, p. 943–952, 2013.
- GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 105, p. 1–7, 2012.
- GILMAN et al. Recovery of floristic diversity and basal area in natural forest regeneration and planted plots in a Costa Rican wet forest. **Biotropica**, v. 48, p. 798–808, 2016.
- GONZALEZ, A.; LOREAU, M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 393–414, 2009.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.
- LAURANS, M. et al. Functional traits and their plasticity predict tropical trees regeneration niche even among species with intermediate light requirements. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 1440–1452, 2012.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, p. 545–556, 2002.
- LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are 40 similar but differ in their consequences for succession. **Plos One**, v.10: e0123741. 2015.
- LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, p. 1211–1216, 2013.
- MACHADO, I.C.S.; BARROS, M.; SAMPAIO, E. V. S. B. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, p. 57-68, 1997.
- MALHI, Y. et al. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. **New Phytologist**, v. 214, p. 1019–1032, 2016.
- MARTINEZ-VILALTA, J. et al. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 1462–1475, 2010.
- MASSOCA, P. E. S. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, p. 235-250, 2012.



- MEINERS, S. J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154–164, 2015.
- MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 93, p. 2397–2406, 2012.
- MOMMER, L.; WEEMSTRA, M. The role of roots in the resource economics spectrum. **New Phytologist**, v.195, p. 725–7, 2012.
- NICOTRA, A. B. et al. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, p. 1908-1926, 1999.
- NYGREN, M.; KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth. and *Betula pubescens* Ehrh. **Forest Ecology and Management**, v.7, p. 119-132, 1984.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: editora interamericana, 1996. 434 p.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p.167–234, 2013.
- POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytology**, v. 182, p. 565–588, 2009.
- POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, v. 89, p. 1908-1920. 2008.
- RAMÍREZ-VALIENTE, J. A. et al. Understanding the importance of intrapopulation functional variability and phenotypic plasticity in *Quercus suber*. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, p. 1–11, 2015.
- REICH, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275–301, 2014.
- RIVA, E. G. et al. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 187–199, 2016.
- ROCHA, M. R et al. Functionally similar species have similar dynamic. **Journal Ecology**, v. 99, p. 1453–1459, 2011.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal Botany**, v. 94, p. 451–459, 2007.
- VALLADARES, F. et al. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. **Ecology Letters**, v. 17, p. 1351–1364, 2014.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, p. 882–892, 2007.

- VOLIS, S. et al. Role of phenotypic plasticity and population differentiation in adaptation to novel environmental conditions. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 3818–3829, 2015.
- WALKER L. R, et al. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 725-736, 2010.
- WEEMSTRA, M. et al. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. **New Phytologist**, v. 211, p. 1159–1169, 2016.
- WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125–159. 2002.
- WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p. 609–620, 1999.
- WRIGHT, I. J. et al. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. **Physiologia Plantarum**, v. 127, 445–456, 2006.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.

## SOBRE A AUTORA



Doutora em Ciências Florestais pelo Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais (PPGCF) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) (2018). Mestre em Ciências Florestais pelo Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais (PPGCF) da Universidade Federal de Campina Grande (UFCG) (2014) e Engenheira Florestal pela Universidade Federal de Campina Grande (UFCG) (2012). Especialista em Engenharia de Segurança do Trabalho, pela Faculdade Integradas de Patos (FIP) (2017) e Técnica de Saúde e Segurança do Trabalho, pela Escola técnica Redentorista (ETER) (2007). Presentemente é professora substituta na Universidade Estadual do Maranhão (UEMA) e professora voluntária na Universidade Federal de Alagoas (UFAL). Com experiência nas áreas de Segurança do Trabalho e Ecologia e Conservação dos Recursos Florestais e Engenharia Florestal, com ênfase em: Ecologia Funcional de Plantas (aspectos morfológicos e fisiológicos), Silvicultura, Recuperação e Manejo de Áreas Degradadas, Produção e Fertilização de Mudanças Florestais, Licenciamento Ambiental, Análise e Avaliação de Impactos Ambientais, Educação Ambiental e Engenharia de Segurança do Trabalho.

*maryholanda@gmail.com*

# CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ÁRVORES EM FLORESTA TROPICAL ÚMIDA

Maria José de Holanda Leite

