



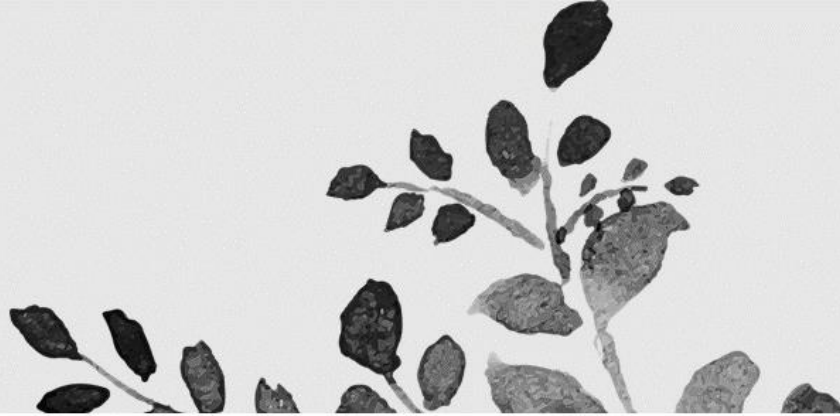
ECOLOGIA FUNCIONAL DE PLANTAS COMO FERRAMENTA PARA RESTAURAÇÃO FLORESTAL



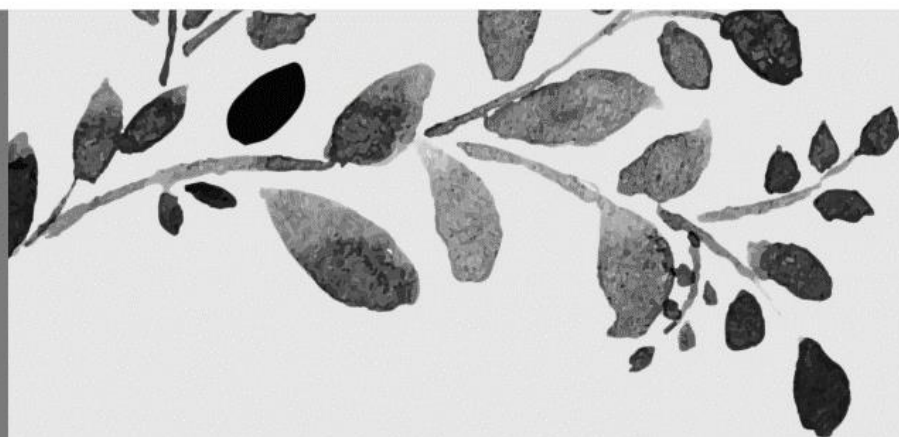
Maria José de Holanda Leite



AMPLLA
EDITORA



ECOLOGIA FUNCIONAL DE PLANTAS COMO FERRAMENTA PARA RESTAURAÇÃO FLORESTAL



Maria José de Holanda Leite



AMPLLA
EDITORA



2022 - Editora Ampla

Copyright da Edição © Editora Ampla

Copyright do Texto © Maria José de Holanda Leite

Editor Chefe: Leonardo Pereira Tavares

Design da Capa: Editora Ampla

Diagramação: João Carlos Trajano

Revisão: Maria José de Holanda Leite

Ecologia funcional de plantas como ferramenta para restauração florestal 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 Ampla. É permitido o download da obra e o compartilhamento desde que sejam atribuídos créditos aos autores. Todos os direitos para esta edição foram cedidos à Editora Ampla.

ISBN: 978-65-5381-073-0

DOI: 10.51859/ampla.efp730.1122-0

Editora Ampla

Campina Grande – PB – Brasil

contato@amplaeditora.com.br

www.amplaeditora.com.br



2022

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
Aryane de Azevedo Pinheiro – Universidade Federal do Ceará
Bergson Rodrigo Siqueira de Melo – Universidade Estadual do Ceará
Bruna Beatriz da Rocha – Instituto Federal do Sudeste de Minas Gerais
Bruno Ferreira – Universidade Federal da Bahia
Caio Augusto Martins Aires – Universidade Federal Rural do Semi-Árido
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
Dandara Scarlet Sousa Gomes Bacelar – Universidade Federal do Piauí
Daniela de Freitas Lima – Universidade Federal de Campina Grande
Darlei Gutierrez Dantas Bernardo Oliveira – Universidade Estadual da Paraíba
Denise Barguil Nepomuceno – Universidade Federal de Minas Gerais
Diogo Lopes de Oliveira – Universidade Federal de Campina Grande
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
Fernanda Beatriz Pereira Cavalcanti – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”
Fredson Pereira da Silva – Universidade Estadual do Ceará
Gabriel Gomes de Oliveira – Universidade Estadual de Campinas
Gilberto de Melo Junior – Instituto Federal do Pará
Givanildo de Oliveira Santos – Instituto Brasileiro de Educação e Cultura
Higor Costa de Brito – Universidade Federal de Campina Grande
Isabel Fontgalland – Universidade Federal de Campina Grande
Isane Vera Karsburg – Universidade do Estado de Mato Grosso
Israel Gondres Torné – Universidade do Estado do Amazonas
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
Katia Fernanda Alves Moreira – Universidade Federal de Rondônia
Laís Portugal Rios da Costa Pereira – Universidade Federal de São Carlos
Laíze Lantyer Luz – Universidade Católica do Salvador
Lindon Johnson Pontes Portela – Universidade Federal do Oeste do Pará
Luana Maria Rosário Martins – Universidade Federal da Bahia
Lucas Araújo Ferreira – Universidade Federal 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 Moraes – Universidade Federal do Amazonas
Mário César de Oliveira – Universidade Federal de Uberlândia
Michele Antunes – Universidade Feevale
Milena Roberta Freire da Silva – Universidade Federal de Pernambuco
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
Paula Milena Melo Casais – Universidade Federal da Bahia
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 Gustavo Pacheco Soares – Autarquia do Ensino Superior de Garanhuns
Renan Monteiro do Nascimento – Universidade de Brasília
Ricardo Leoni Gonçalves Bastos – Universidade Federal do Ceará
Rodrigo da Rosa Pereira – Universidade Federal do Rio Grande
Rubia Katia Azevedo Montenegro – Universidade Estadual Vale do Acaraú
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 Carloto Andres – Universidade Federal de Santa Maria
Silvio de Almeida Junior – Universidade de Franca
Tatiana Paschoalette R. Bachur – Universidade Estadual do Ceará | Centro Universitário Christus
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



2022 - Editora Ampla

Copyright da Edição © Editora Ampla

Copyright do Texto © Maria José de Holanda Leite

Editor Chefe: Leonardo Pereira Tavares

Design da Capa: Editora Ampla

Diagramação: João Carlos Trajano

Revisão: Maria José de Holanda Leite

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Leite, Maria José de Holanda
Ecologia funcional de plantas como ferramenta para
restauração florestal [livro eletrônico] / Maria José de
Holanda Leite. -- Campina Grande : Editora Ampla, 2022.
50 p.

Formato: PDF

ISBN: 978-65-5381-073-0

1. Plantas. 2. Comunidade vegetais - Espécies.
3. Ecossistemas. I. Título.

CDD-577.1

Sueli Costa - Bibliotecária - CRB-8/5213
(SC Assessoria Editorial, SP, Brasil)

Índices para catálogo sistemático:

1. Ecologia : Ecossistemas 577.1

Editora Ampla
Campina Grande - PB - Brasil
contato@ampllaeditora.com.br
www.ampllaeditora.com.br

APRESENTAÇÃO

A ecologia funcional é um ramo da ecologia que se concentra nos papéis, ou funções, que as espécies desempenham na comunidade ou ecossistema em que ocorrem. Tem como as características funcionais representada em grande número de espécies e pode ser medido de duas maneiras – a primeira é a triagem, que envolve medir a característica em várias espécies, e a segunda é o empirismo, que fornece relações quantitativas para as características medidas na triagem.

A ecologia funcional muitas vezes enfatiza uma abordagem integrativa, usando traços e atividades do organismo para entender a dinâmica da comunidade e os processos ecossistêmicos, particularmente em resposta às rápidas mudanças globais que ocorrem no ambiente da terra. De modo que, a ecologia funcional está no nexo de várias disciplinas díspares e serve como princípio unificador entre ecologia evolutiva, biologia evolutiva, genética e genômica, e estudos ecológicos tradicionais. Explora áreas como habilidades competitivas entre “espécies, padrões de co-ocorrência de espécies, montagem comunitária e o papel de diferentes características no funcionamento do ecossistema”.

A ecologia funcional também auxilia na escolha das espécies com base em suas características, levando em conta as condições ambientais e os potenciais filtros para o desenvolvimento das espécies, bem como as metas propostas para o projeto de restauração.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| CAPÍTULO I - ALÉM DA LUZ, QUAIS OUTRAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS ESTÃO RELACIONADAS COM A SUCESSÃO SECUNDÁRIA? | 8 |
| REFERÊNCIAS | 16 |
| CAPÍTULO II - QUAL OU QUAIS ÓRGÃOS DA PLANTA SE ESPERA QUE SEJAM MAIS PLÁSTICOS? | 24 |
| REFERÊNCIAS | 30 |
| CAPÍTULO III - COMO AVALIAÇÃO DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS PODE SER IMPORTANTE PARA PROJETOS DE RESTAURAÇÃO FLORESTAL? | 37 |
| REFERÊNCIAS | 43 |
| SOBRE A AUTORA | 50 |

CAPÍTULO I

ALÉM DA LUZ, QUAIS OUTRAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS ESTÃO RELACIONADAS COM A SUCESSÃO SECUNDÁRIA?

COMO ESSAS VARIÁVEIS PODEM AFETAR A SUCESSÃO SECUNDÁRIA?

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

O termo sucessão é utilizado para descrever processos dinâmicos de modificação na composição de espécies e estrutura de uma comunidade vegetal ao longo do tempo, até que esta atinja um estado próximo de um equilíbrio dinâmico com o ambiente, que é denominado de clímax (NAPPO, 2002). Sucessão envolve, portanto, a imigração, extinção de espécies e alterações na sua abundância relativa. As modificações ocorridas numa comunidade são causadas por alterações das condições abióticas e bióticas, decorrentes de atividades dos próprios componentes da comunidade ou devido a fatores externos com consequências na probabilidade de estabelecimento e sobrevivência de cada espécie (MARGALEF, 1989; KENT; COKER, 1992; MEGURO, 1994; ODUM, 1996).

Algumas sucessões vegetais podem convergir a um futuro comum, independente do tipo de processo inicial causador das modificações. Outras, no entanto, podem ser cíclicas ou alternar processos de regressão e progressão dependendo do histórico dos distúrbios sofridos (MEGURO, 1994).

Clements (1916) propôs uma teoria de causas da sucessão, assumindo que as comunidades pioneiras são as que primeiramente colonizam um ambiente antes nunca habitado, que ao longo do tempo sofrerá mudanças em direção ao clímax. A comunidade clímax é conceituada como sendo inteiramente controlada pelo clima, sendo a composição de espécies na vegetação, caracterizada pela zona climática. A

sucessão primária é predominantemente autogênica. Todas as demais fisionomias de vegetação, encontradas na mesma zona climática são consideradas estádios temporários de diferentes séries sucessionais.

Já para Gleason (1926) todas as espécies de plantas distribuem-se como um contínuo, e respondem individualmente a variações de fatores ambientais que variam no tempo e no espaço. Esta visão é conhecida como “conceito individual de associação de plantas”. O resultado desta combinação de espécies de plantas encontradas em um ponto da superfície da terra é único. O conjunto de plantas crescendo em uma área é o resultado das condições ambientais e da migração das mesmas, uma vez que qualquer área está constantemente recebendo propágulos. O autor ainda afirma que os limites de permuta de combinações entre fatores ambientais, em conjunto com o limite de tolerância das espécies, podem resultar em diferentes combinações de abundância de espécies.

Para Walker (1971) a vegetação depende totalmente do ambiente. Os fatores ambientais (temperatura, luz, química e física do solo, topografia, etc.) são condicionadores do clima. Para todas as zonas climáticas pode-se encontrar um tipo de vegetação correspondente, chamado de “vegetação de zona”, devendo ser entendido como um extenso conceito de unidades de vegetação que ocupam grande parte da superfície da terra em áreas não perturbadas. Em condições extremas de solos a vegetação é mais fortemente influenciada por fatores edáficos do que por fatores climáticos, sendo chamada de “vegetação sazonal”, não sendo inteiramente independente da zona climática. Da mesma forma o conceito de “vegetação extrazonal” é apresentado como referência à vegetação mais influenciada por micro condições locais, não correspondendo à vegetação da região.

Já Connell e Slatyer (1977) consideram o termo sucessão como se referindo a mudanças observadas em uma comunidade de plantas após uma perturbação que abre, relativamente, grandes espaços. O stress físico das plantas e a competição por recursos entre elas são os principais mecanismos que determinam o curso da sucessão. Neste sentido, estes autores apresentam três modelos de sucessão. O primeiro é denominado “facilitação”, que é caracterizado pela ocupação dos espaços abertos no sítio por espécies aptas à colonização imediata, envolvendo a composição florística inicial e a substituição de espécies que atuam como modificadoras do ambiente. A sucessão é facilitada pelas espécies colonizadoras que condicionam o

ambiente de forma favorável para o desenvolvimento de espécies colonizadoras subsequentes. O segundo modelo é denominado “história de vida”, onde as espécies colonizadoras iniciais dos espaços gerados por perturbação causam transformações no ambiente, mas pouco ou nenhum efeito causam sobre o recrutamento e crescimento das espécies colonizadoras posteriores. Neste modelo a sequência de espécies na sucessão é determinada apenas pela história de vida de cada uma, sendo as primeiras espécies colonizadoras as de ocorrência na própria área, ou espécies de estágios posteriores e de crescimento lento. O terceiro modelo, denominado “inibição” ocorre quando as primeiras espécies colonizadoras são invasoras, não apresentando a mesma história de vida das espécies de ocorrência na área, segurando o processo de sucessão por inibirem a colonização por espécies subsequentes.

Enquanto Tilman (1985) apresenta a hipótese “razão de recursos” para a sucessão, cujo significado é aplicado a espécies que são dominantes ocasionalmente na sucessão. Esta teoria tem dois elementos principais que são a competição interespecífica por recursos e o padrão de longevidade para suprimento de recursos limitados, chamado pelo autor de trajetória de suprimento de recursos. De acordo com esta hipótese, a sucessão é resultante de um gradiente direto da relativa distribuição de recursos limitantes. A sucessão deve ser um processo direcional ou repetitivo somente quando o suprimento de recursos for também direcional ou repetitivo. Para plantas terrestres, a evolução e diferenciação têm estado correlacionadas com gradientes de recursos de habitat, principalmente nutrientes, água e luz. Segundo esta teoria as espécies podem ser divididas em cinco grupos, sendo: Espécies A, as que requerem baixos teores de nutrientes e alta luminosidade na superfície do solo; Espécies E, são competidoras superiores em solos ricos e a baixa luminosidade na superfície do solo; Espécies B, C e D apresentam estratégia intermediária, cada uma alcançando melhor desempenho ao longo de variações de picos de nutriente e luz.

Já Begon et al. (1996) consideram que, em qualquer situação, uma espécie ocorrerá somente quando for capaz de alcançar a área, e que esta tenha recursos apropriados para o estabelecimento da mesma, e que os competidores, predadores e parasitas não a excluam. A sequência temporal de aparecimento e

desaparecimento das espécies em florestas secundárias parece depender destas condições, recursos e ou da influência de inimigos, variando com o tempo.

Conforme visto anteriormente, a maioria dos ecólogos concorda com a existência das comunidades de plantas e que elas se repetem no espaço. Todavia, suas visões geralmente ficam entre o extremo das visões de Clements e Gleason (KENT; COKER, 1992).

Porém é importante salientar que diversas variáveis ambientais podem estar relacionadas com a sucessão secundária. Dentre estas, podemos citar a luz, uma vez que sua disponibilidade tem papel crucial no estabelecimento e crescimento de plântulas em áreas secundárias, afetando desde a germinação de sementes até o crescimento e desenvolvimento das plantas. A limitação por luz reduz o recrutamento de espécies pioneiras e facilita a colonização por espécies tolerantes à sombra (CAPERS et al., 2005; CHAZDON, 2008; SWAINE; WHITMORE, 1988), promovendo a substituição de espécies com o avanço da sucessão.

O efeito da luz sobre o crescimento de plantas depende da intensidade, qualidade e da periodicidade (ANDRAE, 1978). A variação de qualquer uma dessas características pode afetar o desenvolvimento e crescimento das plantas, de forma tanto quantitativa como qualitativa (FERNANDES, 1998). No interior de uma floresta a radiação luminosa que atinge o solo sofre variações em suas características quantitativas e qualitativas, em função das espécies presentes, das propriedades óticas das folhas e da densidade dos sucessivos estratos abaixo do dossel (REIFSNYDER; LULL, 1966, citados por ENGEL, 1989). Estas modificações têm importância considerável nos processos de regeneração e crescimento de um ecossistema florestal (NYGREN; KELLOMAKI, 1984).

Nessa perspectiva de que a variável luz é o fator ambiental mais importante na sucessão secundária, alguns autores têm procurado investigar a composição de espécies no dossel, apurando a influência no regime de luz no interior da floresta e sua interferência no desenvolvimento das plantas no sub-bosque (KABAKOFF; CHAZDON, 1996; LEE, 1989). Trabalhos científicos têm considerado a relação de luz e sombra no desenvolvimento e formação das florestas (MARTINEZ-RAMOS, 1985; VAZQUEZ-YANES; SADA, 1985; WHITMORE, 1990). Para Bazzaz e Pickett (1988) a classificação das espécies entre pioneiras e não pioneiras de acordo com a luz incidente não engloba a totalidade dos eventos responsáveis pelo processo de

sucessão secundária. Para eles o crescimento da floresta em grupos sucessionais pode ser resultado de outras questões ambientais e não somente da disponibilidade de luz. Eles afirmam que a complexidade nas florestas tropicais é resultado da grande variação de luz que passa pelas copas, resultando em variadas oportunidades de regeneração.

Porém, a relação sol e sombra não pode ser o único fator determinante das florestas secundárias, pois as necessidades de luz para germinação e desenvolvimento dos indivíduos não é a mesma. Antes de entrar no dossel as plantas demandam uma série de ambientes alternados e contrastantes, e as propriedades morfológicas, fisiológicas e bioquímicas das folhas podem mudar durante o desenvolvimento da árvore.

Portanto, além da luz existem outras variáveis ambientais que estão relacionadas com a sucessão secundária e que podem afetar o sucesso da sucessão secundária. Para Lüttge (1997) os fatores ambientais importantes na distribuição e crescimento das espécies nas florestas tropicais secundárias são: intensidade e qualidade de luz, disponibilidade de nutrientes, tipo de solo, topografia, temperatura, umidade do ar e concentração de CO₂.

França (1991) relata que outros fatores podem alterar o curso da sucessão secundária e até mesmo mudar completamente o resultado final. Os fatores que podem promover estas alterações no curso da sucessão são: fogo, atividades antrópicas, herbívoros e outros. Sendo que o fogo é um dos fatores físicos mais importantes que pode alterar o curso da sucessão.

Para Kageyama et al. (1989) a sucessão secundária em florestas tropicais ocorre desde que haja banco de sementes no solo e fonte de sementes nas proximidades. Hawley (1949), citado por Durigan (1990), considera que, o sucesso da regeneração natural nessas florestas dependerá dos seguintes fatores: fornecimento de sementes em abundância, de modo que exceda à capacidade de destruição por predadores e outros agentes, condições favoráveis para germinação das sementes e para o crescimento das plântulas (KAGEYAMA et al, 1989).

Já Valdez-Hernandez et al. (2014) e Holl; Zahawi (2014) relataram que a regeneração da sucessão secundária pode ser fortemente influenciada pelo tipo, duração, frequência e intensidade do uso do solo (VALDEZ-HERNANDEZ et al., 2014; HOLL; ZAHAWI, 2014), incluindo o tamanho do local perturbado e a proximidade de

sementes (HOLL, 1999; MUIZ-CASTRO et al., 2006; ZIMMERMAN et al., 2000; URIARTE et al., 2011). Assim como, as características químicas e físicas do solo que também podem afetar a velocidade da recuperação da floresta secundária (CHAZDON, 2003; JOHNSON et al 2000; MORAN et al., 2000).

Enquanto Haag (1985) e Swaine (1996) afirmaram que as variáveis como umidade, temperatura, características do solo, e elementos bióticos afetam o crescimento e desenvolvimento das plantas em regeneração e a estrutura das florestas tropicais secundárias, sendo que as plantas apresentam exigências diferenciadas entre si, ou seja, a distribuição e abundância variam ao longo de gradientes ambientais. Já Andrae (1978) afirma que a precipitação e a temperatura são os fatores primários que determinam o estabelecimento de uma comunidade florestal secundária em determinado local. Whatley e Whatley (1982) relatam que a distribuição das diferentes espécies dentro da comunidade secundária, é fortemente influenciada pela disponibilidade de luz. Isso porque a diversidade de espécies e, por consequência, a variabilidade das exigências destas, em relação aos fatores de crescimento, favorecem o melhor aproveitamento da energia luminosa que chega ao dossel da floresta (WHATLEY; WHATLEY, 1982).

Para Celentano et al. (2011) a quantidade de nutrientes presentes no solo são importantes reguladores de rebrota durante a sucessão secundária (CHAZDON, 2003; MACEDO et al., 2008). Porém, o retorno de nutrientes para o solo irá depender da composição e do desenvolvimento da vegetação nestes ambientes (MELVIN et al., 2011).

Pan et al. (1999) afirmaram que a sucessão secundária poder ser limitada pela topografia. Especialmente em áreas montanhosas, onde a topografia controla a distribuição de água no solo (DEL BARRIO et al., 1997; VILLALBA et al., 1994). No entanto, após grande perturbação esta poder ser determinada pelo diferencial de crescimento, sobrevivência e capacidade de colonização de espécies de plantas, que conseguir regenerar na área, dependendo das condições ambientais (ARAGÓN; MORALES, 2003; MUELLER-DOMBOIS, 2000; MYSTER; PICKETT, 1992).

Fato também reconhecido por Robinson et al. (2015) que afirmaram que a topografia influencia as condições edáficas do solo, afetando suas propriedades físicas e químicas (OLIVEIRA-FILHO et al., 1994), assim como a riqueza e composição das espécies (XU et al., 2015). A declividade do terreno afeta o

recrutamento de espécies vegetais por dificultar a drenagem da água e o acúmulo de nutrientes no solo (ROBINSON et al., 2015; FU et al., 2004; OSMAN; BARAKBAH, 2010; BENTOS et al., 2013), porém a utilização de curvas de nível pode-se minimizar este efeito (MAGNUSSON et al., 2005).

Para Jakovac et al. (2012) o estabelecimento de plântulas podem afetar o sucesso da sucessão secundária, pois esta dependerá da quantidade de sementes que chegam ao interior da floresta, assim como de interações com outras espécies e com o ambiente para germinar, se estabelecer e crescer. Alves e Metzger (2006) também informaram que a regeneração de florestas secundárias depende da quantidade de sementes que chegam à área, pois em geral, o banco de sementes da área é considerado pouco representativo, devido a curta viabilidade da maioria das sementes arbóreas tropicais.

Segundo Eyre (1984) as composições química e física dos solos são importantes na distribuição de comunidades vegetais secundárias, assim como: temperatura, precipitação, insolação, velocidade do vento e outros fatores climáticos que exercem forte influência no seu estabelecimento (JOSE et al., 1994). As características dos solos podem variar em pequenas distâncias, em virtude das variações topográficas e originar padrões intrincados de disponibilidade de recursos, como radiação solar direta, água e nutrientes, influenciando o processo da sucessão secundária (RESENDE; REZENDE, 1983; RESENDE et al. 2002).

Para Garwood (1983) a regeneração de florestas secundárias depende inicialmente, da chuva de sementes produzidas pelas espécies florestais e sua dispersão na paisagem. Em particular, as mudanças na estrutura e composição florestal que ocorrem após o uso e abandono da terra têm diversas implicações para diferentes populações de animais (DE WALT et al., 2003). As alterações na comunidade de dispersores, predadores de sementes e de herbívoros (como aves, mamíferos e primatas) também podem afetar a regeneração destas florestas (DIRZO; MIRANDA, 1990; TABARELLI; PERES, 2002), pois grande proporção de espécies arbóreas tropicais tem suas sementes consumidas por vetores animais (HOWE; SMALLWOOD, 1982).

Enquanto Myster (2004) afirma que os fatores bióticos e abióticos que influenciam a sucessão secundária são: as condições físicas e de fertilidade do solo, o tipo de uso pretérito do solo e sua duração, a ação de dispersores de sementes e a

competição entre espécies. Uma vez que, as interações entre espécies e destas com o meio atuam como controladores da colonização e no estabelecimento das populações vegetais no decorrer da sucessão secundária (MYSTER, 2004), ocorrendo simultaneamente interações positivas e negativas entre os indivíduos que levam à inibição, facilitação ou tolerância durante o estabelecimento das espécies (CONNELL; SLATYER, 1977, GANADE; BROWN, 2002). Assim, nos estádios pioneiros da sucessão secundária, o componente herbáceo-subarbusivo é predominante, exercendo importantes funções. Promovem a proteção do solo contra erosões, à manutenção das condições térmicas, luminosas e de umidade no nível do solo, atração de animais, iniciando a retomada das interações planta-animal, favorecendo, então, a formação de microhabitats propícios para espécies vegetais e animais (REIS et al. 1999; PEREIRA et al. 2005).

Para Martinez-Garza; Howe (2003) as florestas secundárias apresentam modificações ao longo da sucessão, determinadas por fatores como a intensidade e frequência de distúrbios, a distância dessas áreas a uma fonte de propágulos (UHL, 1987; UHL et al., 1998; PARROTTA et al., 1997; HOLL, 1999), a forma de regeneração (KENNARD et al., 2002; KAMMESHEIDT, 1999; SOUZA; BATISTA, 2004), a presença de espécies exóticas (HOOPER et al., 2004), além de características do solo (DALANESI et al., 2004). Assim, cada tipo de distúrbio modifica o ambiente de forma distinta, podendo resultar em um mosaico edáfico complexo, no qual a sucessão secundária pode tomar caminhos distintos, de acordo com a flora local e as condições do meio ambiente durante a sucessão secundária.

Assim, a regeneração de uma floresta secundária após um distúrbio natural, como a abertura de clareiras através da queda de árvores, pode ocorrer por contribuição das árvores remanescentes via rebrota ou sementes presente no solo e através do recrutamento de plântulas sobreviventes à perturbação (HARPER, 1977; WHITMORE, 1991; DENSLOW, 1987; DENSLOW; HARTSHORN, 1994; MARTINS; RODRIGUES, 2002; VAN DER MEER; BONGERS, 1996).

Porém de fato as variáveis ambientais estão relacionadas com a sucessão secundária e nessa perspectiva é importante ressaltar que estas florestas geralmente apresentam baixa densidade de árvores de maior porte e redução significativa na cobertura do dossel (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; WILLIAMS-LINERA, 2002), criando condições abióticas não-propícias à germinação e

estabelecimento de espécies de plântulas características do interior da floresta, como dessecamento, aumento da temperatura, diminuição da umidade do solo, e maior taxa de danos mecânicos. Em resumo, as condições abióticas e bióticas encontradas nas florestas secundárias alteram o balanço dos fatores causadores de mortalidade em relação a áreas de floresta mais antiga, menos perturbada, e tem forte influência na abundância de espécies e na diversidade da comunidade.

É notório ao decorrer do manuscrito que, além da variável luz, diversas variáveis ambientais se encontram em consonância com a dinâmica de sucessão secundária, tais como declividade, topografia, características físicas e químicas do solo, disponibilidade de nutrientes, umidade, temperatura, clareiras, velocidade dos ventos, insolação, intensidade e frequência dos distúrbios, etc. Assim, o processo de sucessão secundária pode ser influenciado por diferentes vias e em diversos níveis. A escolha da variável ambiental luz em nosso trabalho foi considerado após um vasto levantamento bibliográfico mostrando que em florestas tropicais úmidas maduras e/ou jovens, esse fator ambiental é o mais importante afetando o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência das plantas nessas florestas (POORTER, 2001).

REFERÊNCIAS

- ALVES, L. F.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotrop.** v. 6, p. 1-26, 2006.
- ANDRAE, F.H. **Ecologia florestal.** Santa Maria-RS: Universidade Federal de Santa Maria/Centro de Ciências Rurais, 1978. 121 p.
- ARAGÓN, R.; MORALES, J. M. Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forest: effects of land use history, environment and landscape. **J. Veg. Sci.**, v.14, p. 195-204, 2003.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Ecofisiologia de la sucesion tropical: uma revision comparative. **Cronica Forestal y del medio ambiente**, n.6, p. 1-27, 1988.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology: Individuals, populations and communities.** 1996. 1068 p.
- BENTOS, T. V.; NASCIMENTO, H. E. M.; WILLIAMSON, G. B. Tree seedling recruitment in Amazon secondary forest: importance of topography and gap micro-site conditions. **For Ecol Manag.**, 287:140–146, 2013.

- CAPERS, R. S.; CHAZDON, R. L.; BRENES, A. R.; ALVARADO, B. V. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 1071-1084, 2005.
- CELENTANO, D. et al. Tropical forest restoration in Costa Rica: the effect of several strategies on litter production, accumulation and decomposition. **Rev Biol Trop.**, v. 59, p. 1323-1336, 2011.
- CONNELL, J. H.; SLATYER, R. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspect Plant Ecol, Evol Syst.**, v. 6, p. 51-71, 2003.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. P. CARSON & S. A. SCHNITZER (Eds.): **Tropical forest community ecology**: 384-408. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford. 2008.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession**: An analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institute, 1916. 516 p. (Publication, 242).
- DALANESI, P.E.; OLIVEIRA FIHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG, e correlações entre a distribuição das espécies e variáveis ambientais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 737-757, 2004.
- DENSLOW, J. S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 18, p. 431-451, 1987.
- DENSLOW, J. S.; HARTSHORN, G. S. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: McDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (Eds.). **La Selva**: Ecology and natural history of a neotropical rain forest. Chicago: University of Chicago Press, 1994. p. 121-127.
- DEL BARRIO, G. et al. Response of high mountain landscape to topographic variables: Central Pyrenees. **Landscape Ecol.**, v.12, p. 95-115, 1997.
- DE WALT, S. J.; MALIAKAL, S. K.; DENSLOW, J. S. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. **Forest Ecol. Manag.**, v.182, p. 139-15, 2003.
- DIRZO, R.; MIRANDA, A. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity: a sequel to John Terborgh. **Conserv. Biol.**, v. 4, p. 444-447, 1990.
- DURIGAN, G. Abundância e diversidade da regeneração natural sob mata ciliar implantada. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6., 1990, Campos do Jordão. **Anais...** Campos do Jordão: SBS, 1990. p. 308-311.

- ENGEL, V. L. **Influência do sombreamento sobre o crescimento de mudas de essências nativas, concentração de clorofila nas folhas e aspectos de anatomia.** Piracicaba-SP: ESALQ, 1989. 202 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 1989.
- EYRE, S. R. **Vegetation and soils** - a world picture. London: Edward Arnold, 1984. 342 p.
- FERNANDES, H. A. C. **Dinâmica e distribuição de espécies arbóreas em uma floresta secundária no domínio da mata atlântica.** Viçosa, MG: UFV, 1998. 90 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa, 1998.
- FU, B. J.; LIU, S.L.; MA, K. M.; ZHU, Y. G. Relationships between soil characteristics, topography and plant diversity in a heterogeneous deciduous broad-leaved forest near Beijing, China. **An Int J Plant-Soil Relat.**, v. 261, p. 47-54, 2004.
- FRANÇA, J. T. **Estudo da sucessão secundária em áreas contíguas a mineração de cassiterita na Floresta Nacional do Jamari - RO.** Piracicaba-SP: ESALQ, 1991. 169 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade de São Paulo, 1991.
- GANADE, G.; BROWN, V.K. 2002. Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. **Ecology**, 83: 743-754.
- GARWOOD, N.C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecol. Monogr.**, v. 53, p.159-181, 1983.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of plant association. **Botanic Club**, v. 53, n. 1, p. 93-110, 1926.
- 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
- HAAG, H. P. **Ciclagem de nutrientes em florestas tropicais.** Campinas-SP: Fundação Cargil, 1985. 144p.
- HARPER, J. L. **Population biology of plants.** Academic Press, London. 1977.
- HOLL, K.D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, micro-climate and soil. **Biotropica**, v. 31, p. 229-242, 1999.
- HOLL, K. D; ZAHAWI, R. A. Factors explaining variability in woody above-ground biomass accumulation in restored tropical forest. **For Ecol Manag.** (2014) doi:10.1016/j.foreco.2014.01.024.

- HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, v. 31, p. 229–242, 1999.
- HOOPER, E.R.; LEGENDRE, P.; CONDIT, R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panamá. **Ecology**, v. 85, p. 3313-3326, 2004.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 13, p. 201-228, 1982.
- JAKOVAC, A. C. C., T. V. BENTOS, R. C. G. MESQUITA & G. B. WILLIAMSON, 2012. Age and light effects on seedling growth in two alternative secondary successions in central Amazonia. **Plant Ecology & Diversity** iFirst: 1-10.
- JOHNSON, C. M.; ZARIN, D. J.; JOHNSON, A. H. Post- disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. **Ecology**, v. 81, p. 1395–1401, 2000.
- JOSE, S.; SREEPATHY, A.; MOHAN KUMAR, B. Structural, floristic and edaphic attributes of the grassland-shoal forests of Eravikulam in peninsular India. **Forest Ecology and Management**, v. 65, p. 279-91, 1994.
- KABAKOFF, R. P.; CHAZDON, R. L. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v.12, p. 779-788, 1996.
- KAGEYAMA, P. Y.; CASTRO, C. E. A.; CARPANEZZI, A. A. Implantação de matas ciliares: estratégia para auxiliar a sucessão secundária. In: SIMPÓSIO SOBRE MATAS CILIARES, 1., 1989, Campinas. **Anais...** Campinas-SP: Fundação Cargil. 1989. p. 130-143.
- KAMMESHEIDT, L. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 143-157, 1999.
- KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis: a practical approach**. London: Belhaven Press, 1992. 263 p.
- KENNARD, D.K.; GOULD, K.; PUTZ, F.E.; FREDERICKSEN, T.S.; MORALES, F. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 162, p. 197-208, 2002.
- LEE, D. W. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 65-79, 1989.
- LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin, New York: Springer, 1997. 384 p.

- MACEDO, M. O et al. Changes in soil C and N stocks and nutrient dynamics 13 years after recovery of degraded land using leguminous nitrogen- fixing trees. **For Ecol Manag**, v. 255, p. 1516–1524, 2008.
- MAGNUSSON, W. E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, 2005.
- MARTINS, S. V.; RODRIGUES, R. R. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 163, p. 51-62, 2002.
- MARTINEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitals de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: GOMEZ-POMPA, A.; DEL-AMO, R.S. (Ed.) **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz**, México. México:Alambra Mexicana, 1985, cap.10, p.191-239.
- MARTINEZ-GARZA, C.; HOWE, H.F. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, p. 423-429, 2003.
- MARGALEF, R. **Ecologia**. Barcelona, 1989. 951 p.
- MEGURO, M. **Métodos em ecologia vegetal**. Universidade de São Paulo - Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia Geral, 1994. 118 p.
- MELVIN, K. K. K. et al. Comparison of carbon and selected macronutrients in forest-floor litter of rehabilitated and secondary forests. **Am J Appl Sci.**, v. 8, p. 967, 2011.
- MORAN, E. F. et al. Effects of soil fertility and land- use on forest succession in Amazônia. **For Ecol Manag.**, v. 139, p. 93–108, 2000.
- MUELLER-DOMBOIS, D. Rain forest establishment and succession in the Hawaiian Islands. **Landscape Urban Plann.**, v. 51, p. 147-157, 2000.
- MUIZ-CASTRO, M.A.; WILLIAMS-LINERA, G.; BENAYAS, J. M. R. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. **J. Trop. Ecol.**, v. 22, p.431–440, 2006.
- MYSTER, R.W.; PICKETT, S.T.A. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession. **The Journal of Ecology**, v. 80, n. 2, p. 291-302, 1992.
- MYSTER, R.W. Post-Agricultural Invasion, Establishment, and Growth of Neotropical Trees. **The Botanical Review**, v. 70, p. 381–402, 2004.
- NAPPO, M. E. **Dinâmica da regeneração natural de espécies arbóreas e arbustivas no sub-bosque de povoamento de *Mimosa scabrella* Bentham, em área minerada, em poços de caldas – MG.** 2002. 97 f. Tese (Doutorado) - Pós-Graduação em Ciência Florestal, Viçosa.

- 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, 1983/1984.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro-RJ, 1996. 434 p.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in a south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, p. 483-508, 1994.
- OSMAN, N.; BARAKBAH, S. S. The effect of plant succession on slope stability. **Ecol Eng.**, v. 37, p. 139-147, 2010.
- PARROTTA, J.A.; KNOWLES, O.H.; WUNDESLE, J.M. Development of floristic diversity in 10-years-old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 99, p. 21-42, 1997.
- PAN, D.Y. et al. Temporal (1958-1993) and spatial patterns of land use changes in Haut-Saint-Laurent (Quebec, Canada) and their relation to landscape physical attributes. **Landscape Ecol.**, v. 14, p. 35-52, 1999.
- PEREIRA, M.G.; MENEZES, L.F.T.; SILVEIRA-FILHO, T.B.; Silva, A.N. Propriedades químicas de solos sob Neoregelia cruenta (R. Grah) L.B. Smith na restinga da Marambaia, RJ. **Floresta & Ambiente**, v. 12, p. 70-73. 2005.
- POORTER, H. Light-depending changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, p. 113-123, 2001.
- REIS, A.; ZAMBONIN, R.M. & NAKAZONO, E.M. 1999. Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. (Série Cadernos da Reserva da Biosfera, 14).
- RESENDE, M.; REZENDE, S. B. Levantamentos de solos: uma estratificação de ambientes. **Informe Agropecuário**, v. 9, n. 105, p. 3-25, 1983.
- RESENDE, M.; CURI, N.; REZENDE, S.B.; CORRÊA, S.A. **Pedologia: Base para distinção de ambientes**. 4.ed. Viçosa: NEPUT, 2002. 338 p.
- ROBINSON, S. J. B. et al. Factors influencing early secondary succession and ecosystem carbon stocks in Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, 2015. Doi: 10.1007/s10531-015-0982-9.
- SOUZA, F.M.; BATISTA, J.L.F. Restoration of seasonal semideciduos Forest in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. **Forest Ecology and Management**, v. 191, p. 185-200, 2004.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetation**, v. 75, p. 81-86, 1988.

- SWAINE, M. D. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. **Journal of Ecology**, v.84, p.419-28, 1996.
- TABARELLI, M.; PERES, C. A. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. **Biol. Conserv.**, v. 106, p. 165-176, 2002.
- TILMAN, D. The resource-ratio hypothesis of plant succession. **The American Naturalist**, v. 125, n. 6, p. 827-852, 1985.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v. 75, p. 377-407, 1987.
- UHL, C., R. BUSCHBACHER & E. A. S. SERRÃO, 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology**, v. 76, p. 663-681, 1998.
- URIARTE, M. et al. Disentangling the drivers of reduced long- distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. **Ecology**, v. 92, p. 924-937, 2011.
- VALDEZ-HERNANDEZ, M. et al. Recovery and early succession after experimental disturbance in a seasonally dry tropical forest in Mexico. **For Ecol Manag.** 2015. doi:10.1016/j.foreco.2014.09.018.
- VAZQUEZ-YANES, C.; AND SADA, S. G. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. In Gomez-Pompa, A. & Amo, S. (ed.) **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera cruz**, Mexico Ed. Alhambra Mexicana, 6-78. 1985.
- VAN DER MEER, P. J.; BONGERS, F. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 19-29, 1996.
- VILLALBA, R.; VELEN, T.; OGDEN, J. Climatic influences on the growth of subalpine trees in the Colorado Front Range. **Ecology**, v. 75, p. 1450-1462, 1994.
- WALKER, L. R.; WALKER, J.; HOBBS, R. J. (Edt.). Linking Restoration and Ecological Succession. London: **Springer**, 2007.
- WALKER, H. **Ecology of tropical and subtropical vegetation**. 1971. 539 p.
- WILLIAMS-LINERA, G. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. **Biodivers. Conserv.**, v. 11, p. 1825-1843, 2002.
- WHATHEY, J.M., WHATLEY, F.R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo: EPU EDUSP, 1982. 101p. (Temas de Biologia, 30).
- WHITMORE, T. C. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford: Oxford University Press, 1990. 226 p.

WHITMORE, T.C. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In Rain forest regeneration and management (A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore & M.

Hadley, eds). **UNESCO & Parthenon Publishing Group**, p.67-89, 1991.

XU, H. et al. Partial recovery of a tropical rain forest a half-century after clear-cut and selective logging. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, p. 1044–1052, 2015. Doi: 10.1111/1365-2664.12448.

ZIMMERMAN, J. K.; PASCARELLA, J. B.; AIDE, T. M. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. **Restor Ecol.**, v. 8, p. 350–360, 2000.

CAPÍTULO II

QUAL OU QUAIS ÓRGÃOS DA PLANTA SE ESPERA QUE SEJAM MAIS PLÁSTICOS?

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

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

Em ambientes florestais ao longo do processo de sucessão e mesmo em estágios mais maduros das florestas, as espécies lidam com grandes variações espaciais e temporais em relação aos níveis de luminosidade, fator considerado como o mais importante para a regeneração e crescimento de plantas nas florestas (OLDEMAN, 1990). As plantas podem responder a variações do ambiente em diferentes escalas, através de aclimatações (plasticidade fenotípica) e adaptações (resposta evolutiva). A plasticidade fenotípica possibilita a um dado genótipo responder às mudanças do meio com diferentes valores para uma característica dentro do tempo de vida de um indivíduo, enquanto que as adaptações resultam das variações na pressão seletiva ao longo do gradiente de variação do meio, capaz de produzir diferenças hereditárias entre populações ou espécies, através do processo de evolução (LUSK et al., 2008).

Contudo, os traços foliares têm sido considerados como fundamentais na determinação da captura de luz através dos ajustes estruturais e químicos que ocorrem nas folhas (NIINEMETS, 2010). O ambiente heterogêneo de luz em área jovem traz diversos fatores de estresse para as folhas em diferentes estratos da vegetação (GRATANI, 2014). As plantas respondem a essas variações com mudanças na fenologia, fisiologia e reprodução, trazendo consequências para as interações bióticas e composição da comunidade vegetal (MATEZANS et al., 2010). Folhas que crescem expostas ao sol, comuns em área jovem, e, portanto com poucas limitações na quantidade de luz disponível, podem maximizar sua capacidade fotossintética produzindo folhas espessas e com maior área foliar específica (EVANS; POORTER, 2001). Ainda segundo os mesmos autores, folhas de sombra, em área madura apresentam baixa área foliar específica em combinação com baixo teor de clorofila para maximizar a absorção de luz quando comparadas com folhas de sol através de um menor investimento em biomassa.

Além disso, os traços funcionais coordenam a capacidade fotossintética de acordo com a influência dos níveis de luz na história de vida de uma planta (WRIGHT et al., 2004). Assim, as folhas das plantas se ajustam continuamente às mudanças no ambiente luminoso (alta e baixa irradiância) implicando no aumento da sua adaptabilidade (BRADSHAW, 1965; ROZENDAAL et al., 2006).

Por ser mais exposta, a folha torna-se o órgão mais plástico da planta, cuja morfologia é fortemente influenciada por fatores ambientais (GRATANI et al., 2006), sendo a luz um dos fatores de maior importância sobre suas respostas adaptativas (HENRIQUES; MARCELIS, 2000). Uma das principais características funcionais que muda em resposta às variações de luz é a área foliar específica (razão entre a área foliar e massa seca das folhas) (GRATANI et al., 2014). A área foliar específica indica um trade-off entre o investimento na área foliar para captura de luz utilizada na fotossíntese e um investimento na construção eficiente de tecidos para evitar a desidratação e herbivoria (WESTOBY, 1998).

Outro traço funcional importante relacionado com o comportamento ecológico das espécies é o teor de matéria seca, expressado pela razão entre a matéria seca e matéria fresca das folhas (GARNIER et al., 2001). O teor de matéria seca está associado com a densidade média dos tecidos foliares, correlacionando-se

negativamente com a taxa relativa de crescimento da planta e positivamente com o tempo de vida das folhas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

A concentração de nitrogênio (N) e fósforo foliar (N) são elementos essenciais nas reações metabólicas da planta relacionada com a captura de luz, capacidade fotossintética e crescimento, seu investimento na planta varia em função das diferenças nas estratégias de crescimento das espécies e limitações provocadas pelo ambiente (REICH et al., 2010).

Além dessas características funcionais, o teor de clorofila nas plantas também pode apresentar variações em função da disponibilidade de luz (GITELSON et al., 2003). Característica essencial para a conversão da energia luminosa em energia química é a absorção de radiação solar da folha que ocorre em função dos teores de pigmentos fotossintéticos, por isso é considerada como um indicador de adaptação a diferentes condições de disponibilidade luminosa (LICHTENTHALER, 1981).

Para Rozendaal et al. (2006) a área foliar específica, o conteúdo de nitrogênio foliar e o teor de clorofila são mais plásticos em ambientes com alta irradiância, essas características tornam-se importantes para maximizar o crescimento em diferentes condições de luz, sendo estreitamente ligadas à capacidade fotossintética e balanço de carbono da planta. Mostrando que os ajustes provenientes da plasticidade fenotípica, estão relacionados com traços fisiológicos e morfológicos que desempenham funções diferentes na adaptação da planta às alterações do ambiente (GRATANI, 2014).

Feng et al. (2004) afirmaram que a plasticidade fenotípica de plantas tolerantes à sombra é geralmente menor do que as de plantas adaptadas ao sol, mas as diferenças não são as mesmas em cada nível de organização biológica (folhas, galhos, planta). Embora a plasticidade na morfologia da folha aproxime-se entre as espécies de diferentes tolerâncias à sombra, as plantas de sol são mais plásticas em características de morfologia foliar, enquanto que as adaptadas a ambientes intermediários ou de alta variação de luz, são mais plásticas em características relacionadas à síndrome de escape da sombra, como o estiolamento (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Logo, plantas demandantes em alta quantidade de luz, quando sombreadas, são induzidas a alocar uma maior parte dos seus recursos para crescimento em

altura. Assim, aumentam as chances de crescer acima do dossel e adquirir uma maior porção de radiação (GIVNISH, 1988; WALTERS; REICH, 1999; DUARTE; DILLENBURG, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004; GRATANI et al. 2006; FRANCO; DILLENBURG, 2007). Todavia, é importante relatar que respostas plásticas de um nível podem influenciar outros níveis da planta, por exemplo, um determinado padrão de alongamento ou ramificação caulinar em ambientes que apresente variações em níveis de luz, pode afetar respostas plásticas na morfologia e fisiologia da folha (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

A diferenciação entre as plantas que crescem em condições de sombreamento ou exposição ao sol reside principalmente na economia de carbono e produção de assimilados (POPMA; BONGERS, 1988). A quantidade de luz não é limitante para as plantas que crescem expostas no dossel florestal e, com isso, ocorre a maximização da capacidade fotossintética através da produção de folhas mais espessas e aumento do teor de nitrogênio por unidade de área (GIVNISH, 1988). As folhas de sombra são menos espessas e menos resistentes, porém estresses abióticos como vento e dessecação são menores no sub-bosque florestal (ROZENDAAL et al., 2006). Para Chazdon et al. (1996) as espécies de sombra não atingem a mesma taxa de fotossíntese que as plantas de sol quando expostas à alta luminosidade.

Deste modo, os ajustes fenotípicos para a aclimatação das plantas em diferentes condições de luminosidade atuam principalmente na regulação da fotossíntese dentro dos limites genéticos específicos, mantendo um balanço positivo de carbono (KITAJIMA, 1994; KRAUSE et al., 2001). Esses ajustes podem ser fisiológicos, morfológicos e anatômicos variando de acordo com o nível de radiação e exposição das características de plasticidade do indivíduo (GIVINISH, 1988; RÔÇAS et al., 1997; KELLY et al., 2009). Todavia, é importante salientar que plantas adaptadas à sombra, quando submetidas a um aumento brusco da radiação solar podem não ter capacidade de sobreviver a essa nova condição devido à sua susceptibilidade à fotoinibição e plasticidade (POWLES, 1984; KITAO et al., 2000).

É importante ressaltar que, plantas jovens apresentam maiores níveis de plasticidade em relação às adultas, o que demonstra a importância da plasticidade no estabelecimento das espécies no ambiente (VALLADARES et al., 2005). Segundo Krause (2004) estudos demonstram a capacidade de adaptação de folhas maduras

em função da radiação solar, mas estes indicam ser possível pelo menos uma aclimatação parcial. Os ajustes anatômicos e a capacidade fotossintética nem sempre se modificam paralelamente no processo de aclimatação, e as respostas variam entre as diferentes espécies (SIMS; PEARCY, 1992; CHAZDON; KAUFMANN, 1993). Muitas vezes as respostas verificadas em folhas submetidas a altas irradiâncias também são associadas à deficiência hídrica, comuns a ambientes xerofíticos.

E por a folha ser o órgão de maior exposição às variáveis ambientais (FAHN, 1986) e, por essa razão, modificações de suas características em vários níveis podem ser observadas (CASTRO et al., 2009) tanto no teor de carboidratos solúveis (KRAMER; KOZLOWSKI, 1979; CHAPIN III et al., 1990; NEWELL et al., 2002; WÜRTH et al., 2005) quanto na atividade de enzimas antioxidantes (MITTLER, 2002; APEL; HIRT, 2004; SCANDALIOS, 2005), aliado a modificações da anatomia da folha (KUBINOVÁ, 1991; ASHTON; BERLYN, 1992; PAIVA et al., 2003; CRAVEN et al., 2010; MARCH; CLARK, 2011; SILVA et al., 2010) que permitem a manutenção e proteção do processo fotossintético, mantendo-o em funcionamento mesmo em condições adversas.

Porém, apesar da maioria dos estudos serem focados na estrutura foliar, a anatomia do caule tem sido utilizada com eficiência para a compreensão dos fatores ambientais com foco principal na variação da estrutura anatômica do lenho (ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; 2002; DICKINSON, 2000). Embora as respostas das plantas em função da disponibilidade luminosa sejam mais amplamente estudadas em folhas, o caule também pode apresentar variações em sua estrutura, especialmente no xilema secundário (IGBOANUGO, 1990; SCHULTZ; MATTEWS, 1993; ARNOLD; MAUSETH, 1999; HOFFMAN; SCHWINGRUBER, 2002; CAQUET et al., 2009; RAIMONDO et al., 2009). Fatores como intensidade luminosa, seca, inundação, altitude, latitude, constituição do solo e poluição podem alterar significativamente a estrutura anatômica do xilema secundário (COSTA et al., 2009).

O crescimento do caule de uma espécie arbórea é influenciado por dois elementos principais: o fluxo de água e a sustentação da planta (ANGYALOSSY et al., 2005). Segundo Poorter (2010) o xilema é construído por elementos de vaso que promovem o fluxo axial da água, parênquima com células vivas que armazenam carboidratos e também promovem transporte radial de substâncias e de fibras que

promovem, principalmente, sustentação. Logo, o padrão de investimento nesses três tipos de tecido pode variar de acordo com a necessidade da planta e com o ambiente. As respostas de plantas jovens expostas a diferentes níveis de radiação resultam em alterações na morfologia do caule e anatomia, principalmente do tecido xilemático (IGBOANUGO, 1990). Como a principal função do tecido xilemático é a condução de água até as folhas, é necessário que o tecido apresente mecanismos que permitam a sua eficiência e ainda, que evitem o interrompimento do fluxo por embolia (LINDORF, 1994). Plantas em ambientes secos, muito ensolarados ou muito frios são propícias ao embolismo, o que está diretamente relacionado à disponibilidade hídrica (CARLQUIST, 1984; CAQUET et al., 2009; CHOAT et al., 2011).

Estudos relacionados à anatomia do lenho em função da radiação solar mostram que as principais modificações ocorrem na densidade, diâmetro e comprimento de vasos, comprimento e espessura da parede das fibras e composição do parênquima axial (IGBOANUGO, 1990; ARNOLD; MAUSETH, 1999; HOFFMAN; RAIMONDO et al., 2009). Uma vez que a variação das condições ambientais afeta a atividade fotossintética, o floema secundário pode apresentar variações, visando manter o equilíbrio no padrão fonte-dreno (LAMBERS et al., 2008; CASTRO et al., 2009). Além disso, o tecido de revestimento do corpo secundário, a periderme, pode apresentar variações principalmente devido às suas características hidrofóbicas, que conferem a esse tecido isolamento térmico dos caules, além de evitar a perda de água (MAZZONI-VIVEIROS; COSTA, 2009). No entanto, a influência da luminosidade sobre as características estruturais do floema e da periderme ainda é pouco conhecida.

Contudo, estudos relacionados a morfologia e anatomia pode fornecer informações valiosas a respeito da modificação nas características em função de variáveis ambientais, sendo amplamente utilizado para estudos ecológicos e taxonômicos (CUTLER et al., 2011). Ainda segundo os mesmos autores, grande parte dos estudos anatômicos, em função da radiação solar, detém-se à análise do tecido foliar, apesar disso, estudos relacionados a outros tecidos e órgãos como caules e raízes, também são amplamente difundidos.

Segundo Valladares et al. (2000) e Barros et al. (2011) as variáveis estruturais da folha apresentam diferenças em relação à plasticidade, quando comparadas com as variáveis fisiológicas, uma vez que, traços fisiológicos

apresentam maior plasticidade fenotípica do que traços morfológicos. Desse modo, é essencial análise morfológica e fisiológica em resposta à variação de luz relacionando-a com a plasticidade fenotípica, por permitir melhor interpretação das preferências de habitat das espécies em áreas de Mata Atlântica (BARROS et al., 2011).

Como já visto acima, algumas plantas podem apresentar fenótipos diferentes ao longo de gradientes de um determinado recurso, ou seja, um mesmo genótipo pode manifestar diferentes fenótipos em resposta a ambientes distintos (NICOTRA et al., 2010). Assim, estudo de plasticidade fenotípica se faz necessário para que possamos compreender a distribuição e abundância das espécies em escala local.

Portanto, é esperado em nosso trabalho que o órgão vegetativo (folha) apresente maior plasticidade e, por isso, refletirá com maior propriedade as relações plásticas ocorrentes através de variações ambientais, na qual sua morfologia é fortemente influenciada (GRATANI et al., 2006). Porém, o caule pode também apresentar variações em sua estrutura, especialmente no xilema secundário em ambientes altamente variáveis. Vale salientar que, tanto as espécies exigentes em luz, quanto espécies tolerantes à sombra são capazes de apresentar grande plasticidade fotossintética, sugerindo que a flexibilidade de ajustes em resposta a novas condições ambientais não esteja necessariamente relacionada ao grupo sucessional da espécie (SILVA, 2010).

REFERÊNCIAS

- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal**, v. 23, p. 391-418, 2002.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth ring and vessels. **IAWA Journal**, Leiden, v. 20, n. 1. p. 3-30, 2000.
- ANGYALOSSY, V.; AMANO, E.; ALVES, E. S. Madeiras utilizadas na fabricação de arcos para instrumentos de corda: aspectos anatômicos. **Acta bot. bras.**, v. 19, n. 4, p. 819-834, 2005.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 55, p. 373-399, 2004.

- ARNOLD, D. H.; MAUSETH, J. D. Effects of environmental factors on development of wood. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 367-371, 1999.
- ASHTON, P. M. S.; BERLYN, G. P. Leaf adaptation of some *Shorea* species to sun and shade. **New phytol**, v.121, p. 587-596, 1992.
- BARROS, F.V. et al. Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus Cerrado (savanna). **Plant Biology**, v. 14, p.208-215, 2011.
- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115-155, 1965.
- CAQUET, B.; BARIGAH, T.; COCHARD, H.; MONTPIED, P.; COLLET, C.; DREYER, E.; EPRON, D. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. **Tree Physiology**, v. 29, p. 1395-1405, 2009.
- CARLQUIST, S. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. **ALISO**, v. 10, p. 505-525, 1984.
- CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: Estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009.
- COSTA, C. G.; CALLADO, C. H.; CORADIN, V. T. R.; CARMELLO GUERREIRO, S. M. Xilema. In: APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.
- CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia Vegetal: Uma abordagem aplicada**. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- CHAZDON, R. L. et al. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L., SMITH, A.P. **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman e Hall, 1996, chap. 1, p. 5-55.
- CHAZDON, R. L.; KAUFMANN, S. Plasticity of Leaf Anatomy of Two Rain Forest Shrubs in Relation to Photosynthetic Light Acclimation. **Functional Ecology**, v. 7, p. 385-394, 1993.
- CHAPIN III, F. S.; SCHULZE, E.; MOONEY, H. A. The ecology and economics of storage in plants. **Annu. Rev. Ecol Syst**, v. 21, p. 423-447, 1990.
- CHOAT, B. et al. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. **New Phytologist**, v. 191, p. 996-1005, 2011.
- CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G. P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedlings to varying light and drought conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 205-213, 2010.

- DICKINSON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. Califórnia, Academic Press Inc. Edwards PJ, Wratten SD (1981) Ecologia das Interações entre Insetos e Plantas. São Paulo, EPU. 2000.
- DUARTE, L.S.; DILLENBURG, L.R. 2000. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. **Australian Journal of Botany**, v. 48, p. 531-537.
- EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 755-767, 2001.
- FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, p. 631-637, 1986.
- FENG, Y. L.; CAO, K. F.; ZHANG, J. L. Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. **Photosynthetica**, v. 42, p. 431-437, 2004.
- FRANCO, A. M. S.; DILLENBURG, L. R. Ajuste morfológico e fisiológico em plantas jovens de *Araucária angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea**, v. 34, p. 135-144, 2007.
- GARNIER, E. et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69-83, 2001.
- GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 63-92, 1998.
- GITELSON, A.A.; GRITZ, Y.; MERZLYAK, M.N. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. **Journal of plant physiology**, v. 160, p. 271-282, 2003.
- GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. **Advances in Botany**, v. 2014, p. 1-17. 2014.
- GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees** 20: 549-558, 2006.
- HENRIQUES, A. R. P.; MARCELIS, L. F. M. Regulation of growth at steady - state nitrogen nutrition in lettuce (*Lactuca sativa* L.): interactive effects of nitrogen and irradiance. **Annals of Botany**, v. 86, p. 1073-1080, 2000.
- HOFFMAN, S.; SCHWEINGRUBER, F. H. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. **IAWA Journal**, v. 23, p. 121-141, 2002.

- IGBOANUGO, A. B. I. Effects of shading on shoot morphology, wood production and structure of *Quercus petraea* seedlings. **Forest Ecology and Management**, v. 38, p. 27-36, 1990.
- KELLY, J.; JOSE, S.; NICHOLS, J. D.; BRISTOW, M. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 257, n. 1, p. 287-293, 2009.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v.98, p. 419- 428, 1994.
- KITAO, M.; LEI, T. T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 81- 89, 2000.
- KINGSOLVER, J. G.; HUEY, R. B. Selection and evolution of morphological and physiological plasticity in thermally varying environments. **American Zoologist**, v. 38, p. 545-560, 1998.
- KUBINOVÁ, L. Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: stereological analysis. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, p. 995-1001, 1991.
- KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. **Physiology of woody plants**. New York: Academic Press, 1979.
- KRAUSE, G. H.; GRUBE, E.; KOROLEVA, O. Y.; BARTH, C.; WINTER, K. Do mature shade leaves of tropical tree seedlings acclimate to high sunlight and UV radiation? **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 743-756, 2004.
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W.; WINTER, K. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 1345-1352, 2001.
- LAMBERS, H.; CHAPIM III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2 ed. Berlin: Springer, 2008.
- LICHTENTHALER, H. K. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Res.**, p. 115-141, 1981.
- LINDORF, H. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical Forest. **IAWA Journal**, v. 15, p. 361-376, 1994.
- LUSK, C. H. et al. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. **Trends in Ecology and Evolution**, v.23, p.299-303, 2008.

- MARCH, R. H.; CLARK, L. G. Sun-shade variation in bamboo (Poaceae: Bambusoideae) leaves. **Telopea**, v. 13, p. 93-104, 2011.
- MATESANZ, S., GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v.1206, p. 35-55, 2010.
- MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; COSTA, C. G. Periderme. In: APEZZATO-DA GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, 2002.
- NICOTRA, A.B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.
- NEWELL, E. A.; MULKEY, S. S.; WRIGHT, S. J. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. **Oecologia**, v. 131, p. 333-342, 2002.
- NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance, **Ecological Research**, v. 25, p. 693-714, 2010.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. **Forest Elements of Silvology**. Berlin: Springer-Verlag 624 p.
- OSUNKOYA, O. O.; ASH, J. E.; HOPKINS, M. S.; GRAHAM, A. W. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 149-163, 1994.
- PAIVA, E. A. S.; ISAIAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallid* (Rose) Hunt. cv. *Purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, p. 617-624, 2003.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167- 234, 2013.
- POPMA, J.; BONGERS, F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia**, v. 75, p. 625-632, 1988.
- POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, p. 481-492, 2010.
- POWLES, 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v. 35, p. 15-44, 1984.

- RAIMONDO, F.; TRIFILÒ, P.; LO GULLO, M. A.; RUFFA, R.; NARDINI, A.; SALLES, S. Effects of reduced irradiance on hydraulic architecture and water relations of two olive clones with different growth potentials. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 249-256, 2009.
- REICH, P. B. et al. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 277, p. 877-883, 2010.
- RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v. 11, p. 469-473, 1997.
- ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, p. 207-216, 2006.
- SCHLICHTING, C.D.; WUND, M.A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. **Evolution**, v. 68, p. 656-672, 2014.
- SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 38, p. 995-1014, 2005.
- SCHULTZ, H. R.; MATTHEWS, M. A. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. **Planta**, v. 190, p. 393-406, 1993.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F.A. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: MULKEY, R.L.; CHAZDON, R.; SMITH, A.P. **Tropical forest plant ecophysiology**, New York: Chapman e Hall, 1996, chap.6, p. 162-186.
- SILVA, A. S.; OLIVEIRA, J. G.; CUNHA, M.; VITÓRIA, A. P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic Forest. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 22, p. 245-254, 2010.
- SILVA, L. A. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica**. 2010. 120 f. Tese (Doutorado) -Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal de Viçosa.
- SIMS, D. A.; PEARCY, R. W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. **American Journal of Botany**, v. 79, p. 449-455, 1992.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Bot. Neerl.**, v.44, n.4, p.363- 383, 1995.

- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3ed. Porto Alegre: Artmed, 719p. 2004.
- VALLADARES, F.; NIIMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant trait of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution**, v. 39, p. 237-257, 2008.
- VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; SÁNCHEZ GÓMEZ, D.; TENA, D.; SUÁREZ, F.; PARDOS, J. A. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. **Tree Physiology**, v. 25, p. 1041-1052, 2005.
- VALLADARES, F. et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, p.1925–1936, 2000.
- WALTERS, M. B; REICH, P. B. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? **New Phytolol**. 143:143–54, 1999.
- WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v. 199, p. 213-227, 1998.
- WÜRTH, M. K. R.; PELÁEZ-RIEDL, S.; WRIGHT, S. J.; KÖRNER, C. Non structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, v. 143, p. 11-24, 2005.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821-827, 2004.
- YAMASHITA, N.; ISHIDA, A.; KUSHIMA, H.; TANAKA, N. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, v. 125, p. 412-419, 2000.

CAPÍTULO III

COMO AVALIAÇÃO DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS PODE SER IMPORTANTE PARA PROJETOS DE RESTAURAÇÃO FLORESTAL?

Restauração florestal: é a ciência prática e arte de assistir e manejar à recuperação da integridade ecológica dos ecossistemas, incluindo um nível mínimo de biodiversidade e de variabilidade na estrutura e funcionamento dos processos ecológicos, considerando seus valores ecológicos, ambientais e sociais (ENGEL; PARROTTA, 2003). Para Norden et al. (2011) a restauração florestal sustentável baseia-se nas ações de gestão, buscando a compreensão dos fatores que influencia a montagem da comunidade, porém vários fatores podem influenciar abundância e composição das espécies ao longo dos gradientes ambientais. E um dos fatores que influencia a montagem da comunidade são os fatores estocásticos, que incluem (NORDEN et al., 2011) história de colonização (KARDOL et al., 2013) e limitação de dispersão das espécies (HUBBELL, 2001). Porém, o nível de diferença na história do uso do solo também pode reduzir o sucesso do estabelecimento destas nas áreas (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003).

Em escala global, a maioria dos ecossistemas naturais encontram-se sob pressão em virtude das mudanças no uso do solo, por decorrência de invasões biológicas, fragmentação, isolamento e destruição de habitat (CHAPIN et al., 2000; DAVIS, 2003; MARTIN et al., 2012; NOVACEK; CLELAND, 2001). Essas alterações, em particular, têm sido identificadas como uma das maiores ameaças à biodiversidade em todo mundo (SALA et al., 2000).

A necessidade de pesquisas com objetivo de identificar como as espécies e comunidades respondem as mudanças no uso do solo e como esta conduz a biodiversidade em todas as paisagens impactadas pela ação antrópica, é um desafio devido à complexidade dos ecossistemas (MAYFIELD et al., 2010). Uma maneira de gerenciar essa complexidade dos ecossistemas seria através de uma perspectiva

sobre a utilização de características funcionais das espécies arbóreas (GARNIER et al., 2007), por desempenhar papel essencial nos ecossistemas (McGILL et al., 2006).

Características funcionais é qualquer característica mensurável de um indivíduo que tem o potencial para impactar o fitness (CADOTTE et al., 2011). As características funcionais de maior interesse para os estudos das comunidades de plantas são as que possuem papéis claros para determinar onde as espécies podem viver (quais condições ambientais que podem tolerar) e como elas adquirem recursos para o crescimento e reprodução interagindo com as outras espécies (WESTOBY et al., 2002; WESTOBY; WRIGHT, 2006).

Por exemplo, dentro de uma comunidade, as espécies podem apresentar grupos taxonômicos distintos, porém podem compartilhar características semelhantes como tamanho de folha e capacidade de fixação de nitrogênio, refletindo em estratégias de história de vida que são bem-sucedidas em seu ambiente específico. Assim, comparando as características funcionais presentes nos ecossistemas intactos com aqueles através do uso do solo em gradientes em constante mudança, podemos entender melhor as formas específicas às alterações no uso do solo, assim como as mudanças na diversidade e no funcionamento das comunidades vegetais (DÍAZ et al., 2007; GARNIER et al., 2007; FLYNN et al., 2009; LALIBERTÉ et al., 2010).

Nesse sentido, algumas abordagens têm sido utilizadas para estudo de comunidades de plantas a partir de um ponto de vista funcional (CADOTTE et al., 2011), as quais concentram-se nas distribuições dos valores dos traços úteis para identificar os mecanismos e as diferenças entre as categorias de uso do solo (GRIME, 2006; MESSIER et al., 2010; VIOLLE et al., 2012). Porém, quando a distribuição de uma característica funcional do indivíduo muda ou se expande entre as categorias de uso do solo ou ao longo dos gradientes ambientais, refletem em mudanças significativas nos processos bióticos e abióticos para comunidade estruturante (CORNWELL; ACKERLY, 2009), evidenciando a importância do uso de características funcionais de várias espécies para melhor compreensão de suas estratégias ecológicas nos diferentes gradientes ambientes, fator importante para restauração florestal (WEIHER et al., 1999).

Por exemplo, altos valores de área foliar específica (AFE) e crescimento rápido em florestas primárias refletem em estratégias de aquisição de uso dos

recursos, sendo bem sucedidas nesse tipo de floresta (LAVOREL; GARNIER, 2002; WRIGHT et al., 2004). A combinação de vários traços, baseado no conhecimento dos grupos formados a partir das características funcionais de plantas, facilita a compressão de quais espécies compartilham recursos semelhantes, fornecendo conhecimento de quais espécies deverão ser inseridas primeiramente nas áreas que se encontram em processos de restauração florestal (LALIBERTÉ et al., 2010; CADOTTE et al., 2011).

No entanto, um projeto adequado para recuperar uma área degradada através da restauração florestal vai depender das condições iniciais do solo e dos recursos financeiros disponíveis para conseguir atingir todos objetivos. Nos trópicos, a maioria dos projetos de restauração usam espécies exóticas e ou espécies de valor comercial ou plantações de monoculturas de baixa diversidade (FAO, 2005; LAMB et al., 2005; CHAZDON, 2008), assim como, utilização de técnicas que incluem um conjunto diversificado de espécies, que ajuda na recuperação da complexidade estrutural e composição de espécies nativas na área (DE LA PEÑA-DOMENE et al., 2013).

Os benefícios ecológicos da utilização de povoamentos de espécies mistas para restauração foi bem sucedido em florestas tropicais da Costa Rica (LEOPOLD; SALAZAR, 2008), Panamá (POTVIN; GOTELLI, 2008; KUNERT et al., 2012), no leste da Austrália (KANOWSKI et al., 2003), na Mata Atlântica do Brasil (WUETHRICH, 2007; RODRIGUES et al., 2009), e no Sul da China (REN et al., 2007). A restauração através de plantio de espécies nativas enriquece a biodiversidade, atraindo uma diversidade de frugívoros, polinizadores e herbívoros (KANOWSKI et al., 2005; GRIMBACHER et al., 2007; ZAMORA; MONTAGNINI, 2007; CATTERALL et al., 2012) e por serem adaptadas as diferentes condições bióticas e abióticas, eventualmente, fornecem madeira útil para recursos florestais não madeireiros que podem ser utilizados por pessoas próximas (SUÁREZ et al., 2011), sem prejudicar o meio ambiente.

Porém, a utilização de um conjunto diversificado de espécies é um desafio por várias razões. A seleção das espécies para a restauração pode ser limitado pela produção de mudas nos viveiros florestais (BUTTERFIELD; FISHER, 1994; PIOTTO, 2007). O uso de espécies pioneiras fornece uma estrutura para floresta inicial, restaurando as condições microclimáticas e incentiva a dispersão de sementes por

animais, mas essas espécies pioneiras na maioria das vezes são de curta duração (FINEGAN, 1996; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2009; MELI et al., 2013) são capazes de colonizar e sobreviver nos primeiros habitats sucessionais (LOIK; HOLL, 1999, MARTINEZ-GARZA; HOWE, 2003; MARTÍNEZGARZA et al., 2005; VAN BREUGEL et al., 2007).

Assim, a forma mais eficaz para selecionar espécies nativas para projetos de restauração, é através da utilização de características funcionais de plantas, pois estas influencia sua capacidade de sobreviver e crescer em diferentes habitats (WESTOBY et al., 2002; DÍAZ et al., 2004; WRIGHT et al., 2004; VIOLLE; JIANG, 2009). Para seleção apropriadas de quais espécies poderão ser mais ativas para restauração, devem-se relacionar as características funcionais das espécies através de traços que podem ser facilmente medidos para compreender seu desempenho nos diferentes cenários de restauração (LOIK; HOLL, 1999; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2005; MARTÍNEZ-GARZA; BONGERS; POORTER, 2013). O entendimento dos traços funcionais ajuda na compreensão de quais espécies apresentam caracteres relacionados à aquisição rápida ou conservação do recurso, ou seja, os valores dos traços refletem compromissos de investimento entre as taxas de crescimento rápido (rápida aquisição de recursos) e aumento da defesa (conservação de recursos) (LAMBERS; POORTER, 1992; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004), informações estas extremamente importantes para projetos de restauração florestal.

Nessa perspectiva, a restauração ecológica pode beneficiar muito a evolução da ecologia baseada em características funcionais de plantas que permitem previsões melhoradas de como a composição das comunidades vegetais irá responder a diferentes mudanças ao longo dos gradientes ambientais, assim características funcionais podem ser usadas com maior eficiência para orientar a restauração dos habitats degradados, adequando estreitamente tratamentos para o pool de espécies locais (SANDEL et al., 2011).

As tentativas de restaurar as comunidades degradadas muitas vezes têm sucesso misto entre sistemas diferentes, mesmo quando realizada de forma eficaz (HENDRICKSON; LUND, 2010). Por exemplo, em sistemas onde espécies nativas e exóticas são funcionalmente semelhantes, pode ser difícil de desenvolver tratamentos de restauração que beneficiam um grupo sobre o outro (LEVINE;

D'ANTONIO, 1999; CORBIN; D'ANTONIO, 2010). Além disso, mesmo se as espécies nativas e exóticas diferem em traços particulares, tratamentos de restauração não podem beneficiar todas as espécies nativas de forma igual (SANDEL et al., 2011). A teoria da ecologia de comunidades de plantas baseada nas características funcionais fornecem uma base de dados que prever o sucesso de um tratamento de restauração em comunidades (LAVOREL; GARNIER, 2002; PYWELL et al., 2003; SILVEIRA PONTES et al., 2010; ROBERTS et al., 2010). Nesse sentido, pesquisas tem sido utilizadas através de características funcionais para prever o sucesso das espécies em projetos de restauração (PYWELL et al., 2003; ROBERTS et al., 2010), tem apresentado considerável sucesso.

Assim, o conhecimento da estratégia de plantas ao longo da cronosequencia nos permitem previsões de como as espécies irão responder nos tratamentos de restauração (PYWELL et al., 2003; ESCHEN et al., 2006). Um sistema útil para descrever as estratégias de plantas baseia-se em três grandes eixos: quantificação da folha, crescimento e estratégias reprodutivas (WESTOBY, 1998). O eixo de da folha, expõem sua velocidade de retorno, assim espécies que apresentam folhas com retorno rápido exibem baixo investimento em biomassa foliar, alta área foliar específica (AFE) e baixa densidade de madeira (WRIGHT; WESTOBY, 2000; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004). Já o crescimento da planta descreve suas características estruturais, assim espécies altas investem mais em biomassa estrutural por ter maior acesso à luz, enquanto as espécies mais baixas alocam parte de sua biomassa no sentido de tecido fotossintético, para quando houver luz disponível (FALSTER; WESTOBY, 2003). O eixo estratégia reprodutiva pode ser relacionado com a massa de sementes, tendo maior probabilidade de germinação competindo com as sementes menores. No entanto, plantas que produzem sementes grandes normalmente produzem um número menor de sementes, o que limita sua capacidade de colonizar em maiores quantidades (TURNBULL et al., 1999; HENERY; WESTOBY, 2001).

Para essa finalidade, alguns estudos têm sugerido que o perfil funcional de uma espécie pode ser obtido considerando valores de traços relacionados com a rápida aquisição do recurso (nutrientes nas folhas, área foliar) e a limitação de recurso (meio dia potencial da água da folha, uso de eficiência da água, massa foliar por área), investimento reprodutivo (estatura, massa de sementes, tipo de

dispersão) e alocação de recursos padrões (massa foliar por área, comprimento radicular específico, densidade da madeira) (DRENOVSKY; JAMES, 2010; DOUMA et al., 2012; SONNIER et al., 2012; FRY, POWER; MANNING, 2013). Para projetos de restauração florestal, a seleção de espécies em função dos valores traço funcionais influencia as interações entre espécies (incluindo concorrência) e propriedades do ecossistema (SUDING et al., 2008). Porém, a seleção das espécies também dependerá das particularidades da área a ser restaurada.

Os esforços da restauração do ecossistema são realizados por uma variedade de indivíduos e organizações com um conjunto igualmente variado de metas, prioridades, recursos e prazos. Uma vez que, para a restauração de uma paisagem ou comunidade degradada é necessário primeiramente conhecê-la, para escolher quais espécies deverá ser incluída em projetos de restauração e isto pode ser um processo difícil, tendo em vista a dificuldade do conhecimento das características funcionais das espécies na área (FRY, POWER; MANNING, 2013; JONES, 2013). A escolha das espécies para projetos de restauração é muitas vezes realizado com informação ecológica limitada, especialmente em relação à interação entre as espécies, os processos de sucessão e padrões de uso de recursos. A seleção das espécies pode ser particularmente problemática em sistemas onde não há dados históricos disponíveis das comunidades, ou quando o processo de restauração não é viável por razões ecológicas, logísticas ou econômicas.

Em tais casos, pode ser preferível concentrar em restaurar local "funcionalidade", em vez de retornar para uma composição de histórico da linha de base. Para tanto, nosso estudo busca fornecer banco de dados que possam ajudar na seleção de espécies para futuros projetos de restauração, através de informações das características das espécies através da medição de traços funcionais de plantas, de forma que forneça propriedades importantes sobre a variedade de espécies existentes, incluindo previsões esperadas entre interações interespecíficas e os potenciais de mudanças nas condições bióticas e abióticas.

A fim de verificar quais espécies poderiam ser selecionadas para projetos de restauração, selecionamos características funcionais de espécies comumente encontradas nas áreas jovem e madura. A coleta de traços funcionais foi baseada no papel funcional e na estratégia das espécies arbóreas existentes nas áreas (REICH, 2014), assim como traços relacionados com a disponibilidade de luz (área foliar

específica, conteúdo de nutrientes da folha, densidade de madeira, altura total da planta, etc.) visto que em florestas tropicais úmidas sua disponibilidade é um recurso limitante (OSTERTAG et al., 2009), responsável pelo crescimento e desenvolvimento das plantas (THOMSON et al., 2011). Nossa abordagem foi baseada em características funcionais de plantas que buscou enfatizar o funcionamento e manutenção do ecossistema (HOBBS et al., 2011), visando investigar a lógica por trás do conhecimento dessas características e mostrar porque sua utilização é viável para projetos de restauração florestal.

De fato, torna-se importante ressaltar que estudos relacionando as características funcionais das espécies arbóreas que são afetadas pelas mudanças no uso do solo nos fornecem informações valiosas sobre os processos de condução da composição da comunidade (KEDDY, 1992). Logo, o conhecimento dessas variações, permitirá melhor compreensão dos processos que orientam as alterações ocorrentes na comunidade e ajudarão a identificar e priorizar quais espécies poderá obter mais sucesso em projetos de restauração florestal (SUDING; GOLDSTEIN, 2008; MAYFIELD et al., 2010; DOUMA et al., 2012). E para que isso ocorra, devem ser utilizadas espécies que apresentem retornos rápidos em investimentos de folha, alta AFE e baixa densidade foliar (CRAINE et al., 2001; CRUZ et al., 2010). Isso porque espécies que apresentem investimentos de folhas em longo prazo tornam-se menos vantajoso para serem inseridas em projetos de restauração florestal.

REFERÊNCIAS

- BUTTERFIELD, R. P.; FISHER, R. F. Untapped potential: native species for reforestation. **Journal of Forestry**, v. 92, p. 37–40, 1994.
- CADOTTE, M.; CARSCADDEN, K.; IROTCHNICK, N. M. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, p. 1079–1087, 2011.
- CATTERALL, C. P. et al. Can active restoration of tropical rainforest rescue biodiversity? A case with bird community indicators. **Biological Conservation**, v. 146, p. 53–61, 2012.
- CORBIN, J. D.; D'ANTONIO, C. M. Not novel, just better: Competition between native and nonnative plants in California grasslands that share species traits. **Plant Ecology**, v. 209, p. 71–81, 2010.

- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109–126, 2009.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, p. 51–71, 2003.
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, v. 320, p. 1458–60, 2008.
- CHAPIN, F. S., III, E. ZAVALA, V. EVINER, R. NAYLOR, P. VITOUSEK, H.
- REYNOLDS, D. HOOPER, ET AL. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 234–242, 2000.
- CRAINE, J. M. et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, v. 93, p. 274–285, 2001.
- CRUZ, P. et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. **Rangeland Ecology and Management**, v. 63, p. 350–358, 2010.
- DAVIS, M. A. Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? **Bioscience**, v. 53, p. 481–489, 2003.
- DE LA PEÑA-DOMENE, M.; MARTÍNEZ-GARZA, C.; HOWE, H. F. Early recruitment dynamics in tropical restoration. **Ecological Applications**, v. 23, p. 1124–1134, 2013.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 104, p. 20684–20689, 2007.
- DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, p. 15–295, 2004.
- DOUMA, J.C. et al. A combination of functionally different plant traits provides a means to quantitatively predict a broad range of species assemblages in NW Europe. **Ecography**, v. 35, p. 364–373, 2012.
- DRENOVSKY, R.E.; JAMES, J.J. Designing invasion-resistant plant communities: the role of plant functional traits. **Rangelands**, v. 32, p. 32–37, 2010.
- ESCHEN, R. et al. Soil carbon addition affects plant growth in a species-specific way. **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 35–42, 2006.
- ENGEL, V.L.; PARROTTA, J.A. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Botucatu. FEPAF, 2003. p.1-26.

- GARNIER, E. et al. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. **Annals of Botany**, v. 99, p. 967–985, 2007.
- 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.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255–260, 2006.
- GRIMBACHER, P. S. et al. Responses of groundactive beetle assemblages to different styles of reforestation on cleared rainforest land. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 2167–2184, 2007.
- FAO. 2005. **Global forest resources assessment 2005: progress towards sustainable forest management**. Global Forest Resources Assessment. FAO Forestry Paper 147, Rome, Italy.
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v. 158, p. 509–525, 2003.
- FINEGAN, B. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, p. 119–24, 1996.
- FLYNN, D. F. B. et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, v. 12, p. 22–33, 2009.
- FRY, E.L.; POWER, S.A.; MANNING, P. Trait-based classification and manipulation of plant functional groups for biodiversity ecosystem function experiments. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, p. 248–261, 2013.
- HENDRICKSON, J. R.; LUND, C. Plant community and target species affect responses to restoration strategies. **Rangeland Ecology and Management**, v. 63:435–442, 2010.
- HENERY, M. L.; WESTOBY, M. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. **Oikos**, v. 92, p. 479–490, 2001.
- HOBBS, R. J. et al. Intervention ecology: applying ecological science in the twenty-first century. **BioScience**, v. 61, p. 442–450, 2011.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Page 448. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 2001.
- JONES, T.A. Ecologically appropriate plant materials for restoration applications. **Bio Science**, v. 63, p. 211–219, 2013.

- KANOWSKI, J. et al. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. **Forest Ecology and Management**, v. 208, p. 359–372, 2005.
- KANOWSKI, J. et al. Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation. **Forest Ecology and Management**, v. 183:265–280, 2003.
- KARDOL, P.; L. SOUZA, L.; CLASSEN, A. T. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. **Oikos**, v. 122, p. 84–94, 2013.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p. 157–164, 1992.
- KUNERT, N.; SCHWENDENMANN, L.; POTVIN, C.; HÖLSCHER, D. Tree diversity enhances tree transpiration in a Panamanian forest plantation. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, p. 135–144, 2012.
- LALIBERTÉ, E. et al. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, v. 13, p. 76–86, 2010.
- LAMB, D.; ERSKINE, P. D.; PARROTTA, J. A. Restoration of degraded tropical forest landscapes. **Science**, v. 310, p. 1628–32, 2005.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. Pages 187–261 in M. Begon and A. H. Fitter, editors. **Advances in Ecological Research**. Academic Press, London, UK. 1992.
- 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.
- LEOPOLD, A. C.; SALAZAR, J. Understory species richness during restoration of wet tropical forest in Costa Rica. **Ecological Restoration**, v. 26, p. 22–26, 2008.
- LEVINE, J. M.; D'ANTONIO, C. M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility. **Oikos**, v. 87, p. 15–26, 1999.
- LOIK, M. E.; HOLL, K. D. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. **Restoration Ecology**, v. 7, p. 382–391, 1999.
- MARTIN, L.; BLOSSEY, B.; ELLIS, E. Mapping where ecologists work: Biases in the global distribution of terrestrial ecological observations. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 10, p. 195–201, 2012.
- MARTÍNEZ-GARZA, C.; BONGERS, F.; POORTER, L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical

- abandoned pastures? **Forest Ecology and Management**, v. 303, p. 35–45, 2013.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. et al. Seed rain in a tropical agricultural landscape. **Journal of Tropical Ecology**, v. 25, p. 541–550, 2009.
- MARTÍNEZ-GARZA, C. et al. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early successional environments. **Forest Ecology and Management**, v. 217, p. 365–379, 2005.
- MARTINEZ-GARZA, C.; HOWE, H. F. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, p. 423–429, 2003.
- MAYFIELD, M. M. et al. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 423–431, 2010.
- MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 178–185, 2006.
- MELI, P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; REY-BENAYAS, J. M. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. **Restoration Ecology**, v. 21, p. 163–165, 2013.
- MESSIER, J.; MCGILL, B. J.; LECHOWICZ, M. J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology Letters**, v. 13, p. 838–848, 2010.
- NORDEN, N. et al. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos**, v. 120, p. 143–151, 2011.
- NOVACEK, M. J.; CLELAND, E. E. The current biodiversity extinction event: Scenarios for mitigation and recovery. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, v. 98, p. 5466–5470, 2001.
- OSTERTAG, R. et al. Ecosystem and restoration consequences of invasive woody species removal in Hawaiian lowland wet forest. **Ecosystems**, v. 12, p. 503–515, 2009.
- PIOTTO, D. Growth of native tree species planted in open pasture, young secondary forest and mature forest in humid tropical Costa Rica. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 19, p. 92–102, 2007.
- POTVIN, C.; GOTELLI, N. J. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. **Ecology Letters**, v. 11, p. 217–23, 2008.
- PYWELL, R. F. et al. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, p. 65–77, 2003.

- REN, H. et al. Changes in biodiversity and ecosystem function during the restoration of a tropical forest in south China. **Science in China Series C: Life Sciences**, v. 50, p. 277–84, 2007.
- REICH, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275–301, 2014.
- ROBERTS, R. E.; CLARK, D. L.; WILSON, M. V. Traits, neighbors, and species performance in prairie restoration. **Applied Vegetation Science**, v. 13, p. 270–279, 2010.
- RODRIGUES, R. R. et al. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1242–1251, 2009.
- SANDEL, B.; CORBIN, J. D.; KRUPA, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, v. 2, p. 1–16, 2011.
- SALA, O. E. et al. Biodiveristy Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, v. 287, p. 1770–1774, 2000.
- SILVEIRA PONTES, L. et al. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. **Annals of Botany**, v. 105, p. 957–965, 2010.
- SONNIER, G.; NAVAS, M. L.; FAYOLLE, A.; SHIPLEY, B. Quantifying trait selection driving community assembly: a test in herbaceous plant communities under contrasted land use regimes. **Oikos**, v. 121, p. 1103–1111, 2012.
- SUDING, K. N. et al. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v. 14,, p. 1125–1140, 2008.
- SUDING, K.; GOLDSTEIN, L. Testing the Holy Grail framework: Using functional traits to predict ecosystem change. **New Phytologist**, v. 180, p. 559–562, 2008.
- SUÁREZ, A. et al. Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. **Agroforestry Systems**, v. 85, p. 35–55, 2011.
- THOMSON, F.J. et al. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 1299–1307, 2011.
- TURNBULL, L. A.; REES, M.; CRAWLEY, M. J. Seed mass and the competition/colonization tradeoff: a sowing experiment. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 899–912, 1999.
- VAN BREUGEL, M.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 663, 2006.

- VIOLLE, C. et al. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, p. 244–252, 2012.
- VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, p. 87–93, 2009.
- 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.
- WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 261–268, 2006.
- WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v.33, p. 125–159, 2002.
- WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v. 199, p. 213–227, 1998.
- WUETHRICH, B. Reconstructing Brazil's Atlantic rainforest. **Science**, v. 315, p. 1070–1072, 2007.
- WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root versus leaf function in 28 Australian woody species. **Functional Ecology**, v. 14, p. 97–107, 2000.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economic spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.
- ZAMORA, C. O.; MONTAGNINI, F. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. **Restoration Ecology**, v. 15, p. 453–461, 2007.

SOBRE A AUTORA

MARIA JOSÉ DE HOLANDA LEITE



Doutora em Ciências Florestais pela 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), Engenheira Florestal pela Universidade Federal de Campina Grande (UFCG) (2012) e Licenciada em Biologia pelo Centro Universitário FAVENI (2021). 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). Atualmente faz parte do conselho científico da Pantanal Editora (Prefixo Editorial 81460), como Organizador/Revisor dos e-books da área de Engenharia Florestal. De fevereiro de 2018 a março de 2020 atuou como professora substituta e pesquisadora no Campus de Engenharias e Ciências Agrárias CECA/UFAL, onde ministrou aula para os cursos de: Engenharia Florestal, Agroecologia, Agronomia e Engenharia de Energias. Também lecionou disciplinas na área de saúde e agrárias na Modalidade EaD nos Institutos Federais do Piauí (IFPI) e Pernambuco (IFPE-Sertão). Atuou como Professora Substituta por "dois anos" no Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas (UFAL) (cursos de Engenharia Florestal, Agronomia, Agroecologia e Engenharia de Energias) e Professora Substituta durante "um ano e cinco meses" no Centro de Ciências Agrárias (CCA) (curso de Agronomia) na Universidade Estadual do Maranhão (UEMA). Presentemente é Professora Substituta no Centro de Ciências Agrárias (CCA) da Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT) – Campus Universitário de Alta Floresta (cursos de Engenharia Florestal, Agronomia e Biologia) e Professora Voluntária na Universidade Federal de Alagoas (UFAL) (curso de Medicina Veterinária), no Campus de Engenharias e Ciências Agrárias (CECA). Possui vasta 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, Manejo Florestal da Caatinga, Recuperação e Manejo de Áreas Degradadas, Produção e Fertilização de Mudas Florestais, Licenciamento Ambiental, Análise e Avaliação de Impactos Ambientais, Educação Ambiental e Engenharia de Segurança do Trabalho.

