

FABIO FERNANDES CARVALHO

Eficiência potencial do uso do nitrogênio e  
fósforo na fotossíntese ao longo de um  
gradiente de perturbação antrópica da Mata  
Atlântica

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica  
da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos  
requisitos exigidos para a obtenção do título de  
MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E  
MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de  
Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2017



FABIO FERNANDES CARVALHO

Eficiência potencial do uso do nitrogênio e  
fósforo na fotossíntese ao longo de um  
gradiente de perturbação antrópica da Mata  
Atlântica

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica  
da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos  
requisitos exigidos para a obtenção do título de  
MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E  
MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de  
Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADOR: DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR

SÃO PAULO

2017





Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECA E MEMÓRIA**

Carvalho, Fabio Fernandes.

C331e Eficiência potencial do uso do nitrogênio e fósforo na fotossíntese ao longo de um gradiente de perturbação antrópica da Mata Atlântica / Fabio Fernandes Carvalho -- São Paulo, 2017.

72p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2017.

Bibliografia.

1. Fotossíntese. 2. Nitrogênio. 3. Fósforo. I. Título.

CDU: 581.526.422.2

*À minha família,  
que sempre me inspirou a continuar*

*“Vá embora e tente continuar a sorrir. Ouça um pouco de rock-and-roll no rádio e vá em direção a toda vida que existe com toda a coragem que você consegue reunir e toda a crença que tem. Seja verdadeiro, seja corajoso, enfrente.”*

Stephen King, It.

## **Agradecimentos**

A CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado. Agradeço ao Projeto Temático ECOFOR (FAPESP), no qual este projeto está inserido, e ao PELD (CAPES), pelo apoio logístico, pelos recursos, pela oportunidade de aprender e interagir com novas áreas de conhecimento e eixos de pesquisa alinhados à Biodiversidade e Mata Atlântica.

Agradeço ao Instituto de Botânica (IBt), em especial o Núcleo de Fisiologia e Bioquímica, pela infraestrutura e espaço de convivência, no qual iniciei meus trabalhos como técnico, e pude crescer e amadurecer durante todo o período.

Ao meu orientador, Dr. Marcos Aidar, que confiou e acreditou em meu trabalho, me dando mais essa oportunidade, (pois trabalhei por quase dois anos como técnico com ele no mesmo projeto), sempre incentivando a crescer nos âmbitos profissional e acadêmico.

Ao Dr. Mauro Marabesi (Maraba), por todos os ensinamentos, conversas e discussões e aos amigos de campo, do cotidiano, dos momentos difíceis, mas também sempre presentes em todas as conquistas: Vitor, Deroila, Heloisa, Josiane, Leonardo, Lucas, Maraba e Nidia. Agradeço pela paciência nos meus momentos de crise, de dúvidas e desespero, vocês foram essenciais. Também agradeço ao Renato (Pezão), pelo transporte de todos os campos, pela imensa experiência de trabalho de campo, apoio logístico e risadas.

Ao Núcleo Santa Virgínia (NSV), que é um lugar incrível, onde tive o privilégio de desenvolver esta pesquisa, pois se trata de um lugar mágico. Aos funcionários do NSV, sempre amigos e dispostos a ajudar e, em especial ao Vagner, que coletou praticamente todos nossos ramos, tendo sido indispensável para meu projeto.

Agradeço, por fim, aos meus pais Sônia e Otávio, que me ensinaram o respeito, amor e carinho, sempre me ajudando a continuar. As minhas irmãs Jéssica e Valéria, que me ensinaram a lutar pelos meus objetivos e acreditar independente das dificuldades, sempre tornando tudo possível com muito esforço e sacrifício, amor e cuidado, amo vocês. Agradeço

a minha avó, Leonilda (Dona Nilda), por toda a sua criação, que me ensinou o que é ser um homem, sendo meu maior exemplo. E agradeço a você Érika, que durante essa caminhada é minha melhor amiga, me ouve, me acalma, me faz ver o grande valor das pequenas coisas, é meu amor! Obrigada por tudo, você me ensinou a ser livre!

## RESUMO

Uma grande porção da biodiversidade existente no globo está associada às Florestas Tropicais, e o Brasil abriga um dos maiores remanescentes desse grupo de florestas, a Mata Atlântica (MA), que também detém altas taxas de desmatamento e existe hoje sob a forma de fragmentos florestais com tamanhos e fitofisionomias variados. É preciso entender melhor como esses impactos afetam a estrutura e funcionamento de florestas modificadas pelo homem, sendo que uma abordagem promissora é o estudo das estratégias no uso dos recursos que favorecem a sobrevivência e perpetuação da espécie, determinando a formação e manutenção dessas florestas. Sendo assim, o uso de características funcionais que relacionem fotossíntese, teor de nutrientes e estrutura foliar pode ajudar em uma melhor compreensão sobre as estratégias adotadas pelas diferentes espécies nos uso de recursos disponíveis em diferentes condições ambientais. Com o objetivo de caracterizar as estratégias funcionais apresentadas pelas espécies arbóreas ao longo de um gradiente de perturbação antrópica na Mata Atlântica, foram amostradas espécies arbóreas dominantes (70% da área basal) em duas áreas de florestas contínuas com diferentes condições sucessionais (FM; madura, sem histórico recente de distúrbios/FS; secundária, corte seletivo há 45 anos). Cada espécie selecionada foi amostrada através de três indivíduos, com duas folhas cada, para os seguintes parâmetros: Assimilação de carbono com luz saturante (Asat), conteúdo N e P foliar (que permitiram os cálculos de eficiência do uso dos nutrientes na fotossíntese), área foliar específica (AFE) e conteúdo de matéria seca foliar (CMSF). Nossas hipóteses de trabalho foram: (1) FS apresenta um comportamento mais próximo de estratégia aquisitiva no uso dos recursos em relação a FM (conservativo), com altos valores de N, P, Asat, AFE e eficiência do uso do N em Asat ( $E_{punf}$ ) e baixos valores de conteúdo de CMSF e eficiência do uso do fósforo em Asat ( $E_{puff}$ ), com FM sendo o inverso; (2) se as correlações observadas entre os parâmetros caracterizam os extremos aquisitivo e conservativo ao longo de um eixo

econômico foliar; e se é possível distinguir estratégias no uso dos recursos independente da parcela por meio de agrupamentos. As diferenças entre FM e FS foram parcialmente confirmadas, com FS apresentando maiores valores de Asat, P e Epunf, o que se deve as espécies iniciais na sucessão presentes. A razão N:P indicou limitação por P nas duas áreas. Independentemente da área, P foi utilizado com mais eficiência que o N, sugerindo que FS parece estar próxima a uma condição de floresta madura. As correlações foram positivas entre Asat, N, P e AFE e negativas entre Asat-CMSF e AFE-CMSF, indicando estratégias opostas entre AFE-CMSF e parâmetros associados. A análise de agrupamento mostrou grupos diversos, indicando além dos extremos aquisitivo/conservativo grupos intermediários, sendo a variação em Asat mais associada à eficiência no uso no nutriente do que com o valor absoluto do seu conteúdo na folha.

Palavras-chave: Mata atlântica; características funcionais; fotossíntese; nitrogênio; fósforo.

## ABSTRACT

A large portion of the world's biodiversity is associated with tropical forests, and Brazil is home to one of the largest remnants of this forest group, the Atlantic Forest (MA), which also has high rates of deforestation and exists today in the form of forest fragments with varied sizes and phytophysiognomies.

It is necessary to better understand how these impacts affect the structure and functioning of human-modified forests, and a promising approach is the study of strategies on use of resource that favors the survival and perpetuation of the species, determining the formation and maintenance of these forests. Therefore, the use of functional traits that relate photosynthesis, nutrient content and leaf structure can help in a better understanding of the strategies adopted by the different species in the use of available resources in different environmental conditions.

In order to characterize the functional strategies presented by the tree species along an anthropic disturbance gradient in the Atlantic Forest, dominant tree species (70% of the basal area) were sampled in two continuous forest areas with different successional conditions (OF – Mature Forest with no recent history of disturbances; SF – secondary forest, selective cut 45 years ago).

Each selected species was sampled through three individuals, with two leaves each, for the following parameters: photosynthetic capacity ( $A_{sat}$ ), N and P foliar content, N:P ratio, specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC).

The differences between OF and SF were partially confirmed, with SF presenting higher values in  $A_{sat}$ , P and PNUE, which is due to the initial species presents in this plot.

The N: P ratio suggests P limitation (not N) in both areas. Regardless of the area, P was used much more efficiently than N, suggesting that SF appears to be close to a mature forest condition. Correlations were positive between  $A_{sat}$ , N, P and SLA and negative between  $A_{sat}$ -LDMC and SLA-LDMC, indicating opposite strategies between SLA-LDMC and associated

parameters. The cluster analysis showed several groups, indicating in addition to the acquisitive / conservative extremes, intermediate groups with the  $A_{\text{sat}}$  variation being more associated with nutrient use efficiency than with the absolute value of its content in the leaf.

**Key words:** Atlantic Forest; functional traits; photosynthesis; nitrogen; phosphorus.

## LISTA DE ABREVIACÕES

ABR – Área basal relativa

ACP – Análise de componentes principais

AFE – Área foliar específica

AF – Área foliar

Asat – Fotossíntese saturada de luz

CMSF – Conteúdo de matéria seca foliar

EEF – Espectro da economia foliar

Epuff – Eficiência potencial do uso do fósforo na fotossíntese

Epunf – Eficiência potencial do uso do nitrogênio na fotossíntese

FM – Floresta Madura

FS – Floresta Secundária

FODM – Floresta Ombrófila Densa Montana

MA – Mata Atlântica

MFE – Massa foliar específica

MS – Massa seca

MT – Massa túrgida

N – Nitrogênio

N:P – Razão nitrogênio fósforo

NP – Não pioneira

NSV – Núcleo Santa Virgínia

P – Fósforo

P – Pioneira

PESM – Parque Estadual Serra do Mar

Si – Secundária inicial

St – Secundária tardia

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Distribuição espacial do domínio Mata Atlântica (a), as principais fisionomias das vegetações que o compõem (b) e a cobertura de floresta restante (Ribeiro *et al.*, 2009), representadas em células de 256 ha (c). Abreviações dos estados brasileiros em (b): MA, Maranhão; PI, Piauí; CE, Ceará; RN, Rio Grande do Norte; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; AL, Alagoas; SE, Sergipe; BA, Bahia; GO, Goiás; DF, Distrito Federal; MG, Minas Gerais; ES, Espírito Santo; RJ, Rio de Janeiro; SP, São Paulo; MS, Mato Grosso do Sul; PR, Paraná; SC, Santa Catarina; RS, Rio Grande do Sul. Adaptado de Joly *et al.* (2014).....18
- Figura 2:** Relação de interdependência entre os ciclos do Carbono e Nitrogênio. (Adaptado de Thornton *et al.* 2009).....27
- Figura 3.** Parcelas do Projeto ECOFOR, indicando as parcelas selecionadas de florestas madura e secundária (FM e FS. 1 ha cada) no Núcleo Santa Virginia (PESM), nordeste do estado de São Paulo.....38
- Figura 4.** Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados em FM e FS padronizados por Z valor, sendo (A) log Asat, (B) CMSF, (C) log P, (D) log N, (E) AFE, (F) N:P, (G) log Epunf e (H) log Epuff.....44
- Figura 5:** Análise de componentes principais (ACP) de parâmetros associados à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, médias por espécie. As cores dos grupos estão de acordo com a análise de agrupamento. ....55

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1:** Relação das espécies/famílias coletadas nas parcelas de Floresta Madura (FM) e Secundaria (FS), ABR (%) – área basal relativa da espécie. (Padgurschi *et al.*, 2011; Marchiori *et al.* 2016)..... 39

**Tabela 2:** Características funcionais, abreviação, unidades e transformações adotadas.  
.....42

**Tabela 3:** Teste T de Mann Whitney, nível de significância de  $p < 0,05$ , média e desvio padrão de cada variável por parcela. Valores de p com \* indicam diferença significativa entre FM e FS. ....46

**Tabela 4:** Coeficientes de correlação de Pearson ( $r_p$ ) entre as características funcionais das espécies. \*  $p < 0,01$ ; \*\*  $p < 0,001$ . Correlações não significativas foram omitidas (-). CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de  $CO_2$  saturada de luz; P, fósforo foliar; N, nitrogênio foliar; AFE, área foliar específica. Dados transformados de acordo com a tabela 2.....50

**Tabela 5:** Grupos formados pela análise de agrupamento (clustering k means) com valores definidos entre baixo (\*), médio (\*\*) e alto (\*\*\*) para cada variável utilizada nos agrupamentos, de acordo com a média vista por grupo. ....54

## SUMÁRIO

RESUMO .....	Erro! Indicador não definido.
ABSTRACT .....	IX
<b>Lista de Abreviações.....</b>	<b>XI</b>
<b>Lista de Figuras.....</b>	<b>XII</b>
<b>Lista de Tabelas.....</b>	<b>XIII</b>
<b>1. Introdução.....</b>	<b>166</b>
1.1. Mata Atlântica: Floresta Tropical no Antropoceno.....	16
1.2. Sucessão secundária no contexto da fragmentação florestal.....	19
1.3. Características funcionais e o espectro de economia foliar.....	21
<i>a. características funcionais.....</i>	<i>21</i>
<i>b. o espectro da economia foliar.....</i>	<i>23</i>
1.4. Parâmetros estruturais: Área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar.....	25
1.5. Trocas gasosas de CO <sub>2</sub> e nutrição mineral.....	26
<i>a. uma visão geral.....</i>	<i>26</i>
<i>b. eficiência potencial do uso do nitrogênio e fósforo na fotossíntese .....</i>	<i>28</i>
<i>b. razão N:P.....</i>	<i>32</i>
<b>2. Objetivos e Hipóteses.....</b>	<b>34</b>
2.1. Objetivos Gerais.....	34
2.2. Objetivos Específicos.....	34
2.3. Objetivos do Projeto Temático.....	35
2.4 Hipóteses.....	35
<b>3. Material e Métodos.....</b>	<b>36</b>
3.1. Áreas de estudo.....	36
3.2. Seleção e coleta dos indivíduos.....	38
3.3. <i>Determinação das características funcionais .....</i>	<i>39</i>
<i>a. Fotossíntese.....</i>	<i>39</i>
<i>b. Parâmetros estruturais.....</i>	<i>40</i>
<i>c. Análise do teor de N e P foliares.....</i>	<i>40</i>
3.4. Análise dos dados.....	41

<b>4. Resultados e Discussão.....</b>	<b>43</b>
4.1. Amplitude dos dados.....	43
4.2. Características funcionais.....	46
<i>a. teste T de Mann Whitney.....</i>	<i>46</i>
<i>b. correlações.....</i>	<i>49</i>
<i>c. análise agrupamento (UPGMA).....</i>	<i>54</i>
d. análise de componentes principais (ACP).....	55
<b>5. Considerações Finais.....</b>	<b>58</b>

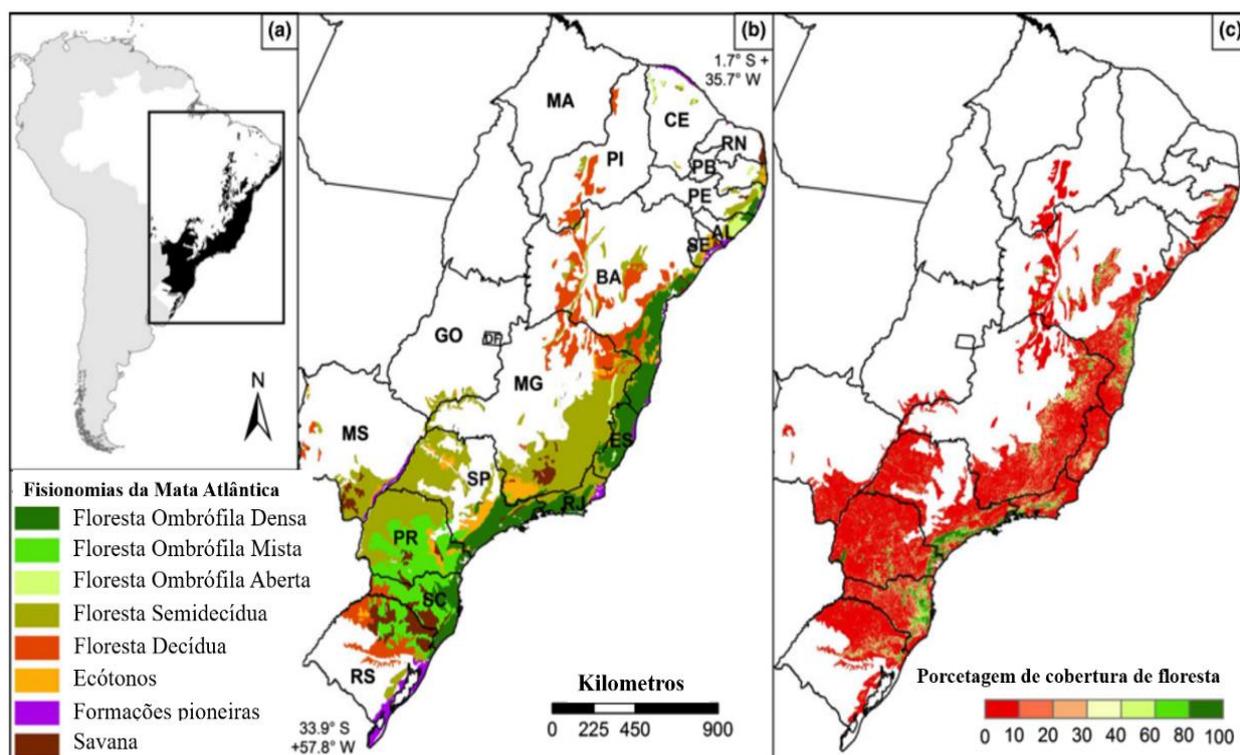
## **1. Introdução**

### **1.1. Mata Atlântica: Floresta Tropical no Antropoceno**

Os ecossistemas florestais tropicais abrigam grande parte da biodiversidade terrestre e são responsáveis por 1/3 da produtividade primária e evapotranspiração global, e mesmo estando localizados em regiões com solos extremamente pobres, fazem a manutenção do clima e dos ciclos biogeoquímicos por meio das trocas de água e nutrientes, promovendo a ligação e interação entre atmosfera, biosfera e litosfera (Malhi *et al.*2012). Porém, o destino dessas florestas se torna cada dia mais incerto, uma vez que são raras as áreas nos trópicos que não sofreram algum tipo de impacto proveniente de atividades antrópicas (Rissman *et al.*2007), o que desde o último século vem ocasionando a conversão de regiões de floresta em paisagens florestais modificadas pelo homem, ameaçando tornar essas regiões o centro de possíveis extinções (Gardner *et al.*2009). Esse contexto é característico do período geológico definido como Antropoceno, que tem seu início assumido a partir do momento em que as ações antrópicas começaram a alterar consideravelmente a estrutura e funcionamento dos biomas terrestres (Revolução Industrial - sec. XIX) (Malhi *et al.*2014). Tais interações entre homem e florestas tropicais sempre ocorreram, porém passaram a ter mais intensidade a partir desse período, o que é visto pelo aumento de incêndios florestais, corte raso e seletivo de madeira, monoculturas de espécies exóticas, mudanças climáticas e nos ciclos biogeoquímicos (Steffen *et al.* 2011), levando a perda de habitat e consequentemente de biodiversidade. A crescente intensidade com que as florestas tropicais vêm sendo impactadas pode afetar a biodiversidade em escala global com mais seriedade do que qualquer outro fenômeno de origem antrópica.

No Brasil ocorreu uma das maiores florestas tropicais do planeta, a Mata Atlântica (MA), que é também uma das mais ameaçadas e que pode ser tomada como exemplo da devastação das florestas tropicais nesse cenário do Antropoceno, já que o país apresenta as

maiores taxas absolutas de desmatamento, provocado principalmente pela conversão em larga escala de florestas em pastagens, agricultura e corte de madeira (Hansen *et al.* 2008). Já foi considerada provavelmente a segunda maior floresta do continente americano, onde abrangia originalmente cerca de 150 milhões de ha, se estendendo ao longo de 17 estados, do Rio Grande do Sul ao Rio Grande do Norte. Atualmente restam cerca de 15,3 % de remanescentes florestais (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE, 2016), e isso associado à sua elevada biodiversidade e endemismo, evidenciam a MA como um dos cinco maiores *hotspots* para a conservação da biodiversidade do planeta (Myers *et al.* 2000). Esse processo foi iniciado nos ciclos econômicos do Pau-Brasil, do ouro, da cana-de-açúcar e do café, hoje se reflete em uma ocupação demográfica desenfreada, principalmente no Sudeste do país. Mais da metade dos municípios brasileiros se localizam hoje em regiões que pertenciam à mata original. Aproximadamente 108 milhões de pessoas habitam locais que estão sobre influência direta ou indireta dessa floresta (Tabarelli *et al.* 2005). Por estar presente em uma gama de diferentes ambientes (Figura 1), é composta por fisionomias florestais diversas através de toda sua extensão, exibindo conjuntos de formações florestais com composição e estrutura muito heterogêneas, seguindo as variações climáticas e alterações antrópicas. Desta forma, a vegetação é composta basicamente por habitats alterados, como culturas de espécies exóticas sendo principalmente *Pinus* e *Eucalyptus* (Fonseca *et al.* 2009); grande incidência de pequenos fragmentos com impactos de diferentes níveis (Ribeiro *et al.* 2009; Joly *et al.* 2014); florestas secundárias originárias da regeneração de áreas antes utilizadas na agricultura e pecuária e poucas áreas de florestas maduras, geralmente áreas protegidas que acabam por ser os únicos refúgios para espécies ameaçadas. Entretanto, as áreas protegidas em unidades de conservação da MA, encontram-se sob extrema pressão principalmente devido a especulação imobiliária (Joly *et al.* 2014).



**Figura 1.** Distribuição espacial do domínio Mata Atlântica (a), as principais fisionomias das vegetações que o compõem (b) e a cobertura de floresta restante (Ribeiro *et al.*, 2009), representadas em células de 256 ha (c). Abreviações dos estados brasileiros em (b): MA, Maranhão; PI, Piauí; CE, Ceará; RN, Rio Grande do Norte; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; AL, Alagoas; SE, Sergipe; BA, Bahia; GO, Goiás; DF, Distrito Federal; MG, Minas Gerais; ES, Espírito Santo; RJ, Rio de Janeiro; SP, São Paulo; MS, Mato Grosso do Sul; PR, Paraná; SC, Santa Catarina; RS, Rio Grande do Sul. Adaptado de Joly *et al.* (2014)

Com sua criação datada em 1977, o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) concentra a maior área preservada e contínua destinada à conservação da Mata Atlântica do Brasil. Seus 332 mil hectares abrangem 25 municípios paulistas, conectando as florestas da Serra do Mar desde o Rio de Janeiro e Vale do Paraíba, até o litoral mais ao Sul do estado de São Paulo no Vale do Ribeira. O PESM é recoberto pela Floresta Ombrófila Densa (Joly *et al.* 1999, Figura 1), fisionomia de Mata Atlântica que se divide conforme variam as espécies que a compõem e a topografia da região (Veloso *et al.* 1991). As regiões com menores elevações

acabam ficando mais suscetíveis aos impactos de maior intensidade, trazidos pelo uso da terra, o que acabou resultando em menos de 10% de extensão original no que se refere a florestas situadas entre 200 e 800 metros (Tabarelli *et al.* 2005). Diante disso, muitos serviços ecossistêmicos vitais oferecidos pela MA estão sendo cada vez mais comprometidos, principalmente o fornecimento de água, que atende grande parte da população do país (Joly *et al.* 2014). Temos então uma região altamente endêmica e biodiversa, que sofre com as consequências do uso da terra, sobretudo em regiões de Floresta Ombrófila, onde restaram poucas áreas preservadas e muitas outras foram subdivididas em fragmentos florestais de tamanhos e características variadas. Uma região cuja composição, estrutura e funcionamento devem ser melhor compreendidos sob diferentes aspectos, principalmente frente a um cenário de fortes pressões e impactos antrópicos que caracterizam a época em que vivemos, o Antropoceno.

Estudos mais amplos sobre os mecanismos ecofisiológicos das espécies em resposta a um cenário de constantes modificações trazidas pela ação antrópica, e suas possíveis implicações na composição, estruturação e no funcionamento de uma comunidade florestal, podem subsidiar modelos de recomposição da floresta e políticas públicas, contribuindo para uma conservação mais efetiva dessas regiões.

## **1.2. Sucessão secundária no contexto da fragmentação florestal**

A sucessão ecológica pode ser entendida como um processo de modificações na composição específica e nas demais características de uma comunidade (diversidade, biomassa, produtividade, estabilidade, fisionomia, e.g.) ao longo do tempo, resultando num estado onde estas modificações são muito lentas ou inexpressivas. É um processo de

desenvolvimento e auto-organização da comunidade (ou do ecossistema), direcionando-se da simplicidade para a complexidade organizacional, de formas de vida mais simples para mais complexas e diversificadas, até certo ponto passível de previsão (Budowski 1963, 1965; Bazzaz & Pickett 1980; Finegan 1984).

Ao longo da sucessão em floresta tropical, as espécies vegetais se ordenam no espaço e no tempo e as espécies iniciais são denominadas de pioneiras (P) e colonizam áreas após algum distúrbio natural ou de origem antrópica. Estas espécies são substituídas pelas secundárias iniciais (Si) que por sua vez são substituídas pelas espécies secundárias tardias (St) (Aidar *et al.* 2003).

Como já comentado anteriormente, a fragmentação de paisagens florestais no Antropoceno se tornou uma das mais preocupantes consequências impulsionadas pelas alterações no uso da terra, sendo que a velocidade e proporção com que as ações antrópicas modificam os habitats florestais superam em muito processos que ocorrem naturalmente (Corlett 2000). Processos de perda e fragmentação de habitats são apenas o início de profundas modificações nas paisagens naturais, que englobam a derrubada de árvores e a formação de bordas, deixando assim fragmentos cada vez mais imersos em matrizes não florestais (Tabarelli *et al.* 2004). Impactos sofridos pelos ecossistemas florestais (extinções, mudanças nas interações entre espécies, invasão de espécies exóticas) são muitas vezes atribuídos a fatores como efeitos de borda, extração de material vegetal, caça e perda de habitat, fatores que podem ou não agir simultaneamente, afetando a sobrevivência de espécies de árvores emergentes e de dossel em regiões fragmentadas (Gascon *et al.* 2000). Durante o processo de fragmentação, acredita-se que a perda de habitat traga uma forte redução no tamanho das populações de espécies consideradas raras, sendo esse um dos efeitos primários trazidos por esse evento (Bierregaard *et al.* 2001). Já as espécies restantes, poderão sofrer perdas em suas populações associadas à morte de indivíduos adultos (Laurance *et al.* 2000), corte de madeira (Veríssimo *et al.* 1995), incêndios e competição com espécies exóticas

(Tabarelli *et al.* 1999). A fragmentação também influencia o processo de dispersão de sementes, uma vez que a caça e perda de habitat podem muitas vezes eliminar espécies de dispersores de importantes (Cordeiro & Howe 2001), o que afetará de forma mais drástica espécies mais especialistas, ou seja, que possuam polinizadores específicos e sementes/frutos mais estruturados, o que favorecerá espécies generalistas, como pioneiras (Farah *et al.* 2014). Tal processo leva a perda de diversidade funcional, com uma dominância de espécies ecologicamente muito semelhantes (Joly *et al.* 2014), em um processo denominado “homogeneização florestal”.

O estudo do espectro de condições ambientais e disponibilidade de recursos associados aos diversos estágios de sucessão secundária, pode ajudar a entender os mecanismos ecofisiológicos que se relacionam às adaptações e substituições de espécies em estratégias de manutenção e recuperação de áreas florestais afetadas (Pineda-García *et al.* 2013), uma vez que nos remanescentes de floresta secundária (i.e., áreas que foram regeneradas a partir de uma remoção parcial ou total) algumas características como riqueza e abundância podem alcançar padrões próximos ao de uma floresta madura em poucas décadas. Por outro lado, a ocorrência de grandes espécies de dossel e sua fauna associada, bem como as relações existentes entre elas podem levar muito mais tempo para serem alcançadas (Dunn 2014), mostrando que a diversidade funcional em áreas secundárias se mantém diferente por um período muito mais longo.

### **1.3. Características funcionais e o espectro de economia foliar**

#### **a. Características funcionais**

Em meio a um cenário de fortes pressões, estudiosos tem buscado entender possíveis explicações para a grande variação existente na ocorrência e abundância das espécies no espaço e no tempo. Diante dessa crescente crise, pesquisas que foquem na biodiversidade e

funcionamento dos ecossistemas se tornaram cada vez mais frequentes na Ecologia Contemporânea (Nunes-Net *et al.* 2013). Frente às várias modificações trazidas na estrutura e funcionamento de florestas, cria-se um contexto cada vez mais complexo, onde mecanismos que levem a criação de ferramentas preditoras e que ampliem o conhecimento sobre o funcionamento atual e como deverão funcionar no futuro as áreas modificadas pelo homem, são cada vez mais essenciais no âmbito dos estudos ecológicos.

Sabe-se que existe uma ampla diversidade ecofisiológica e funcional entre as espécies arbóreas, o que está diretamente ligado à variação na dinâmica de populações e comunidades e função do ecossistema. A ampla concordância dessas variações com as condições climáticas e ambientais em escala local, regional e global promoveu o conceito de que as características ecofisiológicas das plantas estão bem adaptadas às suas circunstâncias locais (Ackerly *et al.* 2000). Parâmetros ecofisiológicos podem fornecer uma abordagem mais integrada, com grande poder de predição e compreensão de padrões gerais, com resultados que podem ser extrapolados para comunidades e até mesmo ecossistemas. Nesse contexto, muito tem se falado sobre estudos que utilizem características funcionais, ou seja, uma propriedade mensurável e bem definida de um organismo, geralmente medida no indivíduo e comparada entre espécies que influênciam em seu desempenho (Violle *et al.* 2007). Além de possuir um alto poder de predição e de reconhecimento de padrões gerais, essa abordagem permite análises estatísticas baseadas nas relações funcionais existentes (McGill *et al.* 2006), perdendo assim a limitação imposta por testes categóricos. As características funcionais são geralmente consideradas como os aspectos da absorção e utilização de recursos - bioquímica e metabolismo, trocas gasosas, estrutura e funcionamento, alocação de nutrientes e biomassa, estrutura do dossel e crescimento - e estão susceptíveis a mudanças e possivelmente a uma evolução adaptativa. Assim sendo, características que afetem, por exemplo, a assimilação de carbono e o uso da água e nutrientes podem influenciar o crescimento das plantas. A alocação

de recursos visando reprodução, defesa e tolerância ao estresse provavelmente também estarão sob forte pressão (Ackerly *et al.* 2000).

#### **b. O espectro de economia foliar**

As folhas são essenciais no funcionamento dos ecossistemas terrestres. A captação de nutrientes, assimilação de carbono e seu poder de decomposição impulsionam os ciclos biogeoquímicos do planeta. Muitos animais, fungos e outros heterótrofos dependem indiretamente do processo de fotossíntese para sobreviver, e seus habitats são estruturados a partir das espécies vegetais que ocupam determinado ambiente. Entender como os atributos funcionais dessas espécies covariam entre si ao longo do espaço e do tempo é algo fundamental para um melhor entendimento sobre as diferentes estratégias no uso dos recursos (Wright *et al.* 2004).

Wright *et al.* (2004) delimitam e descrevem um espectro universal de economia foliar (EEF) em escala global, utilizando-se de atributos foliares de 2.548 espécies em 175 locais, e que integram propriedades químicas, estruturais e fisiológicas. O EEF sugere um contínuo de variação econômica foliar no uso de recursos que abrange desde estratégias com um rápido retorno do investimento até aquelas com lento retorno, em relação aos investimentos em nutrientes e massa seca nas folhas. Este contínuo é independente da forma de crescimento do vegetal, do seu tipo funcional ou do bioma onde se encontra, descrevendo assim, uma variação econômica das folhas em escala global.

Uma das características foliares principais nesse contexto é a área foliar específica (AFE; área foliar por unidade de massa seca) ou seu inverso, a massa foliar específica (MFE). Esse atributo integra aspectos da construção foliar e alocação de recursos, sendo então determinante na distribuição das espécies através do espectro, muito também devido a sua correlação com outras variáveis (Lambers & Poorter 1992; Wright *et al.* 2004).

O EEf pode ser definido então como um espectro multivariado de estratégias de utilização dos recursos, com um extremo definido por um baixo investimento na estrutura foliar (alta AFE), trazendo um consequente investimento na eficiência de interceptação de luz (maior área foliar em relação à massa), alto investimento em nutrição mineral integrada a um rápido retorno deste investimento (altas taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>) e um alto custo de manutenção (alta respiração e transpiração), tudo isso associado a uma baixa longevidade foliar (Poorter & Bongers, 2006). Este comportamento “aquisitivo” permite um crescimento rápido, garantindo uma rápida ocupação do ambiente. Em oposição a esta estratégia se encontra o outro extremo, representado por uma estratégia mais conservativa de recursos, com um alto investimento na estrutura foliar, baixos teores de nutrientes minerais, baixo retorno do investimento associado a um baixo custo de manutenção, porém apresentam uma alta longevidade foliar (maior tempo de residência dos nutrientes e conservação dos recursos), sendo uma estratégia importante em locais pobres em minerais (Wright *et al.* 2004, Zhu *et al.* 2013, Lohbeck *et al.* 2015).

Uma adequada quantificação do espectro econômico foliar e sua interação com o clima permitem modelar os fluxos de nutrientes e os limites da vegetação, algo importante principalmente devido ao atual cenário de mudanças climáticas e fortes implicações geradas pelo uso da terra (Reich, 2014).

Considerando a visão sobre as “Florestas Tropicais no Antropoceno” proposto por Malhi *et al.* (2014), esta abordagem sobre a funcionalidade das florestas tropicais pode auxiliar para uma melhor compreensão dos processos e padrões que por sua vez poderão ser de fundamental importância para o enfrentamento dos desafios atuais e futuros que são sugeridos pelos autores: “a) reconhecer e descrever a realidade do antropoceno para as Florestas Tropicais e seus ecossistemas alterados e (b) identificar os maiores desafios, incógnitas e oportunidades que podem ajudar na condução dos biomas da floresta tropical através do início do antropoceno”.

#### **1.4. Parâmetros estruturais: Área Foliar Específica e Conteúdo de Matéria Seca Foliar**

A área foliar específica (AFE; área foliar por unidade de massa seca) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF; relação entre massa seca e túrgida) se tornaram importantes parâmetros ecológicos para entender o funcionamento das plantas, pois além de representar estratégias de investimento em massa seca (MS), área de interceptação de luz e armazenamento de água e íons (massa túrgida, MT), possuem associação com diversas variáveis que influenciam em sua sobrevivência (Garnier *et al.* 2001b; Shipley & Vu, 2002). Estudos demonstraram o importante papel dessas variáveis em ajudar a entender a variação no crescimento (Poorter & Van der Werf, 1998) e nas estratégias de uso de recursos das plantas (Garnier *et al.* 2001a). De acordo com estudos realizados por Poorter e Jong (1999), AFE e CMSF fazem parte de um trade-off (não há como otimizar os dois parâmetros simultaneamente) entre rápida produção de biomassa (espécies com alta AFE e baixos valores de CMSF) ou conservação eficiente dos nutrientes (espécies com baixa AFE e altos valores de CMSF). A AFE geralmente apresenta uma correlação positiva com a taxa de assimilação fotossintética e o conteúdo de nutrientes na folha (Field & Mooney 1986; Reich *et al.* 1997; Shipley & Lechowicz 2000) e negativa com a longevidade foliar (Reich *et al.* 1992).

Muitos estudos foram realizados para determinar a relação entre AFE e CMSF (Wilson *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2001b; Shipley & Vu, 2002) e geralmente é visto que há uma correlação negativa entre essas variáveis. Garnier *et al.* (2001b) viram que a correlação entre AFE e CMSF foi de -0,96, mostrando que esses dois parâmetros indicam estratégias opostas quanto ao uso de recursos (Westoby 1998; Weiher *et al.* 1999).

## **1.5. Trocas gasosas de CO<sub>2</sub> e nutrição mineral**

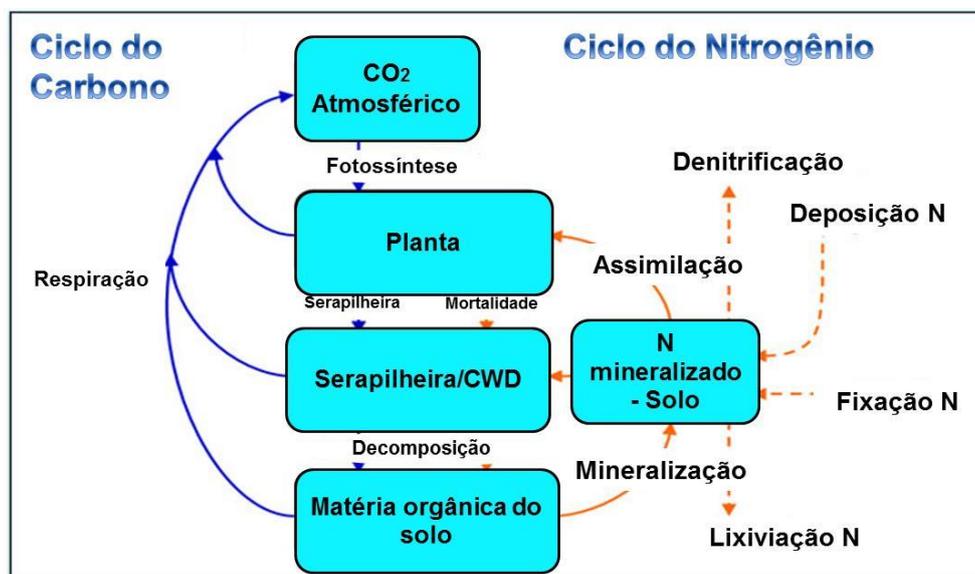
### **a. Uma visão geral**

A produtividade nos ecossistemas florestais tropicais é mantida por um amplo sistema de interações, que com uma série de mecanismos eficientemente interligados (Jordan 1985; Brinkmann *et al.* 1989) também conservam os nutrientes dentro desse sistema (Meirelles-Filho 2004). Após o intenso desmatamento, geralmente a terra passa a ser utilizada na agricultura e pecuária (Laurance *et al.* 2001), mas devido à baixa produtividade das pastagens e dos cultivares agrícolas consequência do solo pobre que tem seus recursos esgotados rapidamente, essas áreas são abandonadas em um curto período de tempo, tendo início então um processo de regeneração florestal natural (Finegan 1996). A disponibilidade de nutrientes depende em muito da reciclagem da matéria orgânica e da ação dos organismos do solo que a realizam (Schroth *et al.* 2001), já a conservação desses nutrientes no solo e os mecanismos a ela associados, apresentam grande dependência da presença de uma cobertura vegetal, que traz consigo a camada de serapilheira, raízes finas e a matéria orgânica do solo (Matson *et al.* 1999). Porém, solos argilosos, intemperizados e ácidos como os das florestas tropicais, costumam ser inadequados para suprir ou armazenar os nutrientes necessários para o adequado crescimento vegetal (Vitousek & Sanford 1986).

Em escala global, as florestas tropicais são fundamentais na regulação não só do clima, mas também dos ciclos biogeoquímicos da Terra principalmente por meio das trocas de energia, água, carbono e nutrientes que realizam com a atmosfera (Melillo *et al.* 1993). Sendo assim, sabe-se que existe uma forte relação de interdependência entre os ciclos do carbono e nitrogênio em ecossistemas terrestres (Figura 2), uma vez que o nitrogênio (N) é elemento limitante do ciclo do carbono e da produtividade nestes ecossistemas, e sua mineralização depende do carbono disponível para os microrganismos que a realizam (Oren *et al.* 2001;

Knops *et al.* 2002) e podem depender também de valores ótimos de outros nutrientes, principalmente de fósforo.

A partir de suas análises, Vitousek (1984) sugere que a disponibilidade de fósforo, e não de nitrogênio, limita a serapilheira em um subconjunto substancial de florestas tropicais intactas. A partir daí, muitas sínteses globais de dados desses nutrientes tanto na folha quanto na serapilheira indicaram que o P parece ser menos abundante que o N em muitas áreas de floresta tropical (McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn 2004; Townsend *et al.* 2007). Porém, se esses padrões indicam uma limitação por P na produção primária líquida ou não, continua a ser uma questão aberta, uma vez que as florestas tropicais geralmente apresentam níveis de P baixos, mas suficientes para satisfazer os requisitos de crescimento (Johnson *et al.* 2003).



**Figura 2:** Relação de interdependência entre os ciclos do Carbono e Nitrogênio (Adaptado de Thornton *et al.* 2009).

A identificação das relações entre a disponibilidade de nutrientes e a ciclagem do carbono é fundamental para prever com precisão como florestas tropicais podem responder (e

controlar) muitos aspectos das mudanças ambientais, sejam naturais ou causadas pelo homem (Cleveland *et al.* 2011).

#### **b. Eficiência potencial do uso do nitrogênio e fósforo na fotossíntese**

Como seres autotróficos, as plantas necessitam de elementos considerados essenciais para seu crescimento e desenvolvimento. Ao longo de sua vida ocorre um acúmulo de biomassa e energia, onde o CO<sub>2</sub> é fixado por meio da fotossíntese e os nutrientes minerais são absorvidos do solo. Esses nutrientes acumulam-se nos diferentes compartimentos celulares, atuando muitas vezes como reguladores de processos metabólicos, podendo ainda ser armazenados até que haja necessidade de serem incorporados ao metabolismo celular da planta, onde poderão compor uma série de moléculas orgânicas. De acordo com os critérios de Arnon Stout (1939), um elemento é considerado essencial quando: na ausência dele a planta não completa o seu ciclo de vida; o elemento não pode ser substituído por outro; elementos diretamente envolvidos no metabolismo da planta, seja como constituinte de uma molécula essencial ou atuando para a ação de algum sistema, como o enzimático, por exemplo (Knops *et al.* 2002).

A distinção feita entre macro e micronutrientes caracteriza a concentração na qual o elemento é encontrado na matéria seca dos organismos vegetais, o que reflete na demanda nutricional da planta. Os elementos considerados macronutrientes são necessários em maiores quantidades: por exemplo, os elementos que compõem a água e qualquer molécula orgânica (C, H, O) são considerados essenciais, juntamente com o nitrogênio (N), fósforo (P), enxofre (S), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg). Já os micronutrientes, exigidos em menores quantidades são o ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn), cobre (Cu), boro (B) molibdênio (Mo) e cloro (Cl).

O nitrogênio (N) possivelmente seja o elemento que mais limite o crescimento das plantas, e os custos e benefícios envolvidos em sua aquisição podem determinar diferentes estratégias quanto ao uso desse recurso (Chapin *et al.* 1987). Esse elemento é essencial na nutrição mineral e crescimento da planta através do metabolismo do carbono, formação de proteínas do aparato fotossintético, clorofilas, tilacóides e de enzimas, principalmente da ribulose-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), que requer um alto custo desse nutriente (Larcher 2000).

É bem conhecido que existe uma forte correlação entre a capacidade fotossintética e o conteúdo de N foliar, pois mais da metade do nitrogênio foliar está associado ao aparato fotossintético (Hikosaka *et al.* 1998).

A taxa de fotossíntese saturada de luz (Asat) representa a capacidade de assimilação de carbono da folha em concentrações ambientais de CO<sub>2</sub>. Isso pode refletir, portanto, o máximo de aquisição de carbono possível sob um dado investimento nutricional no aparato fotossintético (Hikosaka 2004). Makino & Osmond (1991) demonstraram que cerca de 80% do N foliar em trigo está presente nos cloroplastos. Evans & Seemann (1989) e Hikosaka & Terashima (1995) sugerem que 50-60% do nitrogênio foliar é investido no maquinário fotossintético em espécies herbáceas. Sabe-se ainda que, 50 mol de nitrogênio nos tilacóides são responsáveis por 1 mol de clorofila (Evans 1989).

A captação do nitrogênio pelas plantas pode sofrer influência da variação de outros fatores correlacionados, como principalmente o conteúdo de fósforo (P) foliar (Reich *et al.* 2009). A estrutura e composição química de uma folha e principalmente o conteúdo de N e P, determinam a quantidade de enzimas, clorofila, NADPH e ATP disponíveis para o metabolismo do processo fotossintético. Durante a assimilação de carbono, o fósforo é necessário para a produção de ATP a partir de ADP, produção e exportação da triose-P e regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato (RuBP) (Geiger & Servaites 1994), onde pode comprometer o transporte de metabólitos e fotoassimilados. A deficiência em fósforo na folha

pode causar a diminuição da taxa fotossintética através da redução de processos que ocorrem nos tilacóides (Conroy *et al.* 1986; Lauer *et al.* 1989) e no estroma (Sivak & Walker 1986; Brooks, Woo & Wong 1988). Experimentos com plantas deficientes em P mostraram que após o comprometimento da regeneração da RuBP, houve queda na condutância estomática, atividade carboxilativa, eficiência do uso da luz e redução no uso do N na fotossíntese (Reich *et al.* 2009).

Shaver & Melillo (1984) especularam em seus dados que interações entre nitrogênio e fósforo poderiam afetar a eficiência na captação de nutrientes. Portanto, tem-se a hipótese de que a eficiência relativa do uso do nitrogênio na fotossíntese e crescimento é diretamente dependente da suficiente disponibilidade de outros nutrientes importantes, e, em particular, do fósforo. Se assim for, a capacidade fotossintética e conteúdo de nitrogênio na folha só devem ser estreitamente correlacionadas quando outros nutrientes estão disponíveis em quantidades não limitantes.

Berendse & Aerts (1987) demonstraram que um parâmetro importante para se quantificar a relação existente entre o ganho de carbono e o fluxo de N na folha é a eficiência do uso do nitrogênio (EUN). A EUN pode ser subdividida em produtividade e tempo médio de residência do N na planta. O tempo médio de residência é proporcional à longevidade foliar e radicular e também à eficiência de reabsorção do nitrogênio. A produtividade do nitrogênio é equivalente ao aumento de biomassa por unidade de nitrogênio na planta e é proporcional ao Asat dividido pela quantidade de nitrogênio na forma orgânica. Esta razão mede a quantidade de CO<sub>2</sub> absorvido pela folha por unidade de nitrogênio investida nesta folha e, portanto, é uma medida da eficiência potencial do uso do nitrogênio na fotossíntese (Epunf), sendo que nesse contexto, o mesmo se aplica ao uso do fósforo (Epuff). A relação entre Asat e esses nutrientes apresenta diferenças significativas entre as espécies, sendo que a Epunf e Epuff são considerados importantes atributos foliares para caracterizar espécies de acordo com as suas estratégias e economia/fisiologia foliar (Hikosaka 2004). Essas

correlações são importantes no sentido de que simplificam a estimativa do ganho de carbono das espécies em condições de campo, embora as medidas de trocas de gasosas demandem certo período de tempo e nem sempre sejam aplicáveis a todas as folhas do dossel. Muitos estudos utilizam essas correlações para entender o processo de fotossíntese em escalas que variam da folha ao ecossistema em escala global (Baldocchi & Harley 1995; Harley & Baldocchi 1995; Larocque 2002). Por apresentarem uma base fisiológica e econômica, essas relações podem representar a dinâmica econômica do processo fotossintético (Grindlay 1997; Anten *et al.* 2000).

Tanto a capacidade fotossintética quanto os teores de nutriente de uma folha podem ser expressos com base na área ou massa. Parâmetros expressos com base na área são importantes do ponto de vista fisiológico, pois processos físico-químicos relacionados à fotossíntese como difusão de CO<sub>2</sub>, interceptação de luz, transpiração e respiração ocorrem como um fluxo por unidade de área foliar, enquanto parâmetros com base na massa são importantes para se entender a economia foliar, considerando a massa foliar como investimento para fixação de carbono (Hikosaka 2004). Entender a variação dessas relações entre as espécies através de diferentes gradientes ambientais é algo fundamental para caracterizar diferentes estratégias de uso dos recursos.

Acompanhando o exposto no espectro de economia foliar, estudos mostram que espécies com altos valores de *E<sub>punf</sub>* geralmente são de início de sucessão, decíduas, intolerantes a stress, apresentam altos valores de AFE, baixos valores de CMSF e longevidade foliar, já as espécies com baixos valores desse atributo apresentam um comportamento inverso, indicando respectivamente uma estratégia aquisitiva e conservativa, com um contínuo de variação associada entre elas (Field & Mooney 1986; Chazdon & Field 1987; Poorter, Remkes & Lambers 1990; Reich *et al.* 1991; Reich *et al.* 1994; Ellsworth & Reich 1996; Takashima *et al.* 2004;). Em relação à *E<sub>puff</sub>*, alguns estudos têm mostrado um comportamento inverso a *E<sub>punf</sub>*, sendo que espécies com altos valores de eficiência do uso do

fósforo costumam ser mais avançadas na sucessão, apresentando baixos valores de AFE e de Epunf e uma alta longevidade foliar, ou seja, diferente do que ocorre com o nitrogênio, espécies com estratégias mais conservativas parecem utilizar o fósforo de forma mais eficiente na fotossíntese (McIntyre 2008; Hikosaka 2004; Hidaka & Kitayama 2013; Denton *et al.* 2007).

### **c. Razão N:P**

A limitação por nutrientes, principalmente N ou P, é uma força motriz no desenvolvimento dos ecossistemas, sendo que as técnicas atuais para determinar a natureza da limitação de nutrientes costumam utilizar experimentos de fertilização (Grace & Tilman 1990; Vitousek & Howarth 1991). Essa limitação pode afetar a competição entre espécies de plantas, uma vez que elas variam em sua capacidade de lidar com recursos em quantidades limitantes. Parece existir um “trade-off” evolutivo entre as características da planta que são vantajosas em condições limitantes do ponto de vista nutricional e aquelas que servem como adaptações a condições não limitantes (Berendse & Elberse 1990). Além disso, a adaptação a áreas com pouco P requer diferentes características da planta do que a adaptação a locais limitados por N (Tilman 1985).

Além da fertilidade da área, a natureza da limitação de nutrientes (limitação N-P) pode afetar a composição de espécies de uma determinada formação vegetal. A adição de P na ausência de N estimula em particular o crescimento de leguminosas, que são mais eficientes em captar nitrogênio. Por sua vez, as aplicações de N na ausência de P podem estimular o crescimento de espécies herbáceas (DiTomasso & Aarsen 1989). Na escala da espécie, a limitação de nutrientes é reconhecida pelo aumento do crescimento em resposta a um incremento nutricional, o que se reflete na produtividade primária dessa comunidade (Koerselman & Meuleman 1996).

A razão N:P é uma ferramenta simples e acurada, uma vez que o conteúdo desses nutrientes no tecido foliar pode refletir a sua disponibilidade relativa no solo. Acredita-se que em condições de limitação por P e maior disponibilidade de N as plantas utilizem mais N como nutriente, elevando assim os valores de N:P. Em contrapartida, quando há limitação por N e maior disponibilidade de P, possivelmente haja maior consumo de P, diminuindo assim os valores de N:P (Koerselman & Meuleman 1996; Koerselman *et al.* 1992; Redente *et al.* 1992).

## **2. Objetivos e Hipóteses**

### **2.1. Objetivos Gerais**

O presente trabalho tem por objetivo analisar as características funcionais foliares das espécies arbóreas dominantes em dois ambientes com diferentes níveis de perturbação na Mata Atlântica do nordeste do Estado de São Paulo, buscando assim integrar aspectos da estrutura foliar, assimilação de carbono e teor de nutrientes.

### **2.2. Objetivos específicos**

Caracterizar (1) parâmetros obtidos a partir das medidas de trocas gasosas de CO<sub>2</sub>, teor de nutrientes foliares associados e componentes da estrutura foliar em duas parcelas de florestas contínuas com diferentes históricos de uso, sendo uma de floresta secundária (FS) e outra de floresta madura (FM), avaliar (2) se é possível distinguir estratégias em relação ao uso e limitação dos nutrientes na fixação de carbono e construção foliar, e entender (3) como essas estratégias estão coordenadas entre as espécies dessas duas comunidades, com base na variação e na correlação entre essas variáveis. O parâmetro obtido por meio das trocas gasosas de CO<sub>2</sub> é a taxa de assimilação fotossintética saturada de luz (Asat). Os nutrientes analisados foram o conteúdo de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares, que permitem junto com Asat avaliar a eficiência potencial do uso do N e P na fotossíntese (Epunf e Epuff) e a razão N:P. As características da estrutura foliar são: área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar (AFE e CMSF, respectivamente).

### **2.3. Objetivos do Projeto Temático no qual se insere esse trabalho**

O projeto em questão faz parte do Projeto Temático Biota/FAPESP em cooperação internacional NERC/RCUK “ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas Florestas Amazônica e Atlântica” (Processo 12/51872-5; Coordenador: Prof. Dr. Carlos A. Joly, UNICAMP e Dr. Jos Barlow, Lancaster University, UK; Coordenação de subprojeto “Leaf Traits”: Prof. Dr. Marcos P. M. Aidar) cujos principais objetivos são: i) Avaliar os impactos das alterações humanas sobre o funcionamento do ecossistema, especialmente ciclagem de matéria orgânica, nutrientes e as relações entre os processos biofísicos, a biodiversidade, o solo e o clima; ii) caracterizar a conexão entre o funcionamento do ecossistema e seus caracteres biológicos, que podem fornecer pistas sobre a estabilidade e a resiliência das florestas degradadas; iii) compreender o impacto e as consequências das alterações humanas a nível de paisagem e tempo, multi escalas espaciais e temporais. O Projeto Temático visa proporcionar maior compreensão sobre as consequências da degradação florestal para a biodiversidade e os processos ecológicos associados e também serviços ambientais na Mata Atlântica.

### **2.4. Hipóteses**

a. Comparação entre FM e FS: Maiores taxas de Asat, Epunf e AFE, com menores valores de CMSF e de Epuff em FS comparada com FM, pois FS se trata de uma área que mesmo sendo secundária, (sofreu corte raso há cerca de 45 anos), ainda apresenta em sua composição espécies com características mais aquisitivas quanto ao uso dos recursos em relação à FM, uma área sem histórico recente de impacto, apresentando em sua maioria espécies mais conservativas.

b. Correlação entre os parâmetros: AFE terá uma correlação negativa com CMSF, indicando estratégias opostas quanto ao investimento em uma estratégia mais aquisitiva (maiores valores de AFE e variáveis correlacionadas como Asat, N, P e menores valores de CMSF) ou mais conservativa (maiores valores de CMSF, que apresenta correlação negativa com AFE e suas variáveis correlacionadas). As espécies devem se distribuir de acordo com suas estratégias onde ocupam um espaço multivariado, uma vez que as características medidas representam eixos de estratégias quanto ao uso dos recursos, onde é possível distinguir grupos distintos de acordo com a similaridade entre as espécies das duas áreas.

### **3. Materiais e Métodos**

#### **3.1. Área de estudo**

Com 315 mil ha, o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) apresenta uma extensa área coberta por Floresta ombrófila densa montana (FODM) e conta com oito núcleos administrativos, dentre os quais o Núcleo Santa Virgínia (NSV), local do presente estudo (Figura 3). O NSV (23° 17' a 23° 24' S; 45° 03' a 45° 11' O) tem sua maior área (7.557 ha/44,5%) localizada no município de São Luiz do Paraitinga, Vale do Paraíba, São Paulo. O PESM apresenta relevo com fortes declividades (24 a 37°) (Tabarelli *et al.* 1994), as altitudes variam entre 800 e 1.500m e o clima regional é do tipo Cwa na classificação de Koeppen (1948) com inverno seco e verão quente e úmido. A precipitação média anual e mensal é de 2.180 mm e 60 mm, respectivamente, com máximas no período de dezembro a fevereiro e mínimas de junho a agosto. O NSV forma um mosaico composto por florestas secundárias, pastagens, plantio de *Eucalyptus* e floresta primária (Tabarelli *et al.* 1993). As unidades amostrais foram parcelas permanentes do Projeto ECOFOR, representando duas áreas com diferentes status sucessionais.

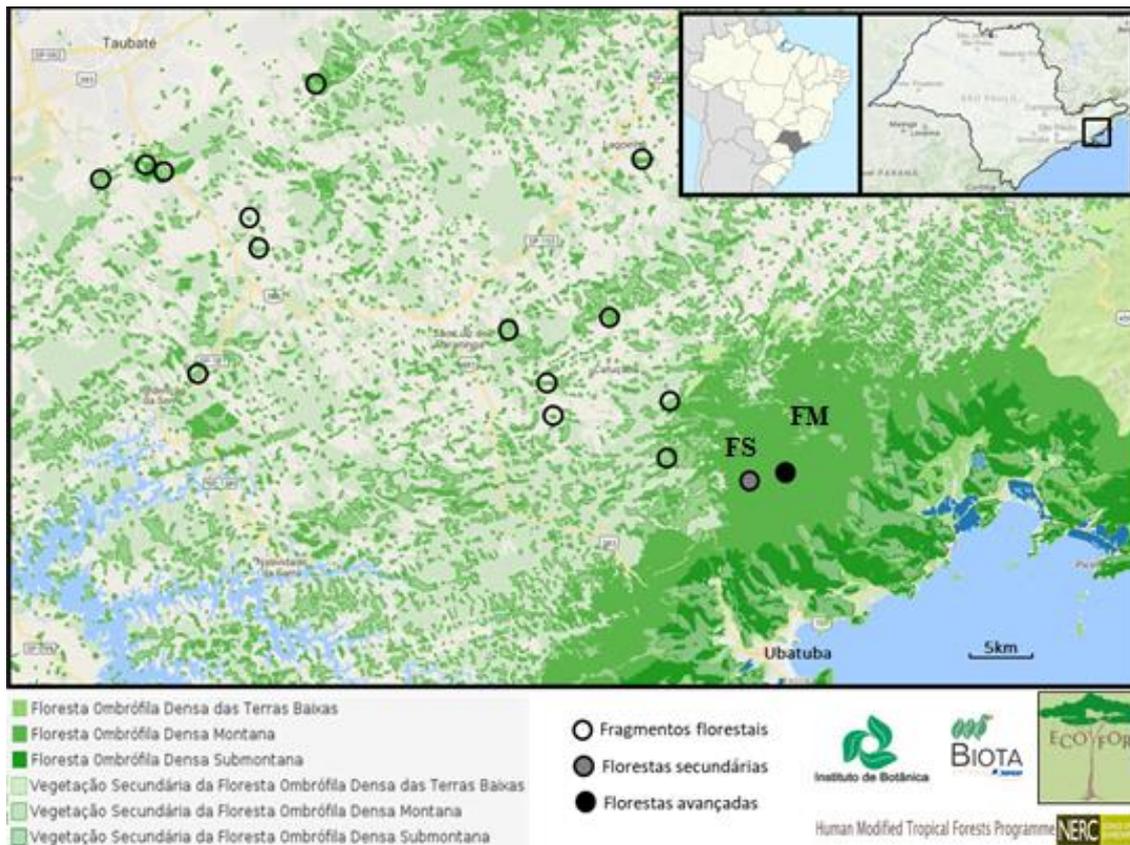
### **Parcela FM – Floresta Madura (1 ha)**

Localizada na Trilha do rio Itamambuca (NSV - PESM), é recoberta por Floresta Ombrófila Densa Montana em estágio de sucessão avançada, não possuindo histórico de uso recente. A topografia é fortemente inclinada (40°), com altitudes variando de 1.050 a 1.100 (Padgurschi *et al.* 2011). O solo é classificado como cambissolo háplico distrófico típico, argiloso, ácido (pH 3,5), pobre em nutrientes e saturado de alumínio (Martins 2010).

### **Parcela FS – Floresta Secundária (1 ha)**

Situada na micro bacia do Ribeirão Casa de Pedra, (NSV - PESM), onde está instalada uma torre micro meteorológica. As altitudes variam entre 740 e 1.620 m e o relevo apresenta-se fortemente escarpado (Tabarelli *et al.* 1994). O solo predominante na região é classificado como cambissolo háplico distrófico típico (Martins 2010).

A parcela é constituída principalmente de Floresta Ombrófila Densa Montana, e a sua composição, biomassa e histórico de exploração demonstraram que a fisionomia estudada apresenta-se em estágio secundário médio de regeneração avançando para uma condição mais tardia. Ocorrem nesta parcela a dominância das famílias Myrtaceae, Lauraceae, Arecaceae e Euphorbiaceae (Marchiori *et al.* 2016).



**Figura 3.** Parcelas do Projeto ECOFOR, indicando as parcelas selecionadas de florestas madura e secundária (FM e FS. 1 ha cada) no Núcleo Santa Virginia (PESM), nordeste do estado de São Paulo.

### 3.2. Seleção e coleta dos indivíduos

Em cada área de estudo, foram determinados os parâmetros descritos a seguir em três indivíduos por espécie das espécies que compõem 70% da área basal ( $DAP > 10$  cm, ver tabela 1 para relação das espécies e valores de área basal relativa). As espécies (ou gêneros, em alguns casos) foram coletadas durante a estação de chuva/crescimento (Setembro-Março), utilizando-se poda alta ou escalador. Após a coleta os ramos foram levados até a estação de campo, postos em baldes e recortados debaixo da água para restabelecer a coluna de água no xilema, onde permaneceram em reidratação por aproximadamente 24 horas. Adicionalmente,

um saco preto foi envolvido em cima dos ramos para fechamento dos estômatos e maior garantia de uma hidratação eficiente.

**Tabela 1:** Relação das espécies/famílias coletadas nas parcelas de Floresta Madura (FM) e Secundária (FS), ABR (%) – área basal relativa da espécie. (Padgurschi *et al.*, 2011; Marchiori *et al.* 2016).

Floresta Madura (FM)			Floresta Secundária (FS)			
	família	ABR(%)		família	ABR(%)	
1	<i>Aiouea acarodomatifera</i>	Lauraceae	1,66	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	26,81
2	<i>Alchornea glandulosa</i>	Euphorbiaceae	3,23	<i>Calyptranthes strigipes</i>	Myrtaceae	1,59
3	<i>Amaloua intermedia</i>	Rubiaceae	0,92	<i>Chrysophyllum viride</i>	Sapotaceae	2,42
4	<i>Bathysa australis</i>	Rubiaceae	1,95	<i>Dicksonia sellowiana</i>	Dicksoniaceae	4,38
5	<i>Cabralea canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i>	Meliaceae	1,27	<i>Euterpe edulis</i>	Arecaceae	11,88
6	<i>Calyptranthes lucida</i>	Myrtaceae	1,17	<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	1,62
7	<i>Chrysophyllum viride</i>	Sapotaceae	16,86	<i>Inga marginata</i>	Fabaceae	2,28
8	<i>Couepia venosa</i>	Chrysobalanaceae	2,72	<i>Licania hoehnei</i>	Chrysobalanaceae	3,47
9	<i>Coussapoa microcarpa</i>	Urticaceae	1,11	<i>Miconia cabussu</i>	Melastomataceae	2,34
10	<i>Cryptocarya mandioccana</i>	Lauraceae	1,32	<i>Mollinedia argyrogyna</i>	Monimiaceae	1,57
11	<i>Cryptocarya saligna</i>	Lauraceae	0,83	<i>Piptocarpha macropoda</i>	Asteraceae	3,16
12	<i>Euterpe edulis</i>	Palmae	11,61	<i>Schefflera angustissima</i>	Araliaceae	1,97
13	<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	3,78	<i>Sloanea monosperma</i>	Elaeocarpaceae	1,85
14	<i>Licania hoehnei</i>	Chrysobalanaceae	5,84	<i>Solanum cinnamomeum</i>	Solanaceae	2,4
15	<i>Miconia cabussu</i>	Melastomataceae	1,36	<i>Tibouchina pulchra</i>	Melastomataceae	3,67
16	<i>Mollinedia argyrogyna</i>	Monimiaceae	1,26			
17	<i>Myrcia spectabilis</i>	Myrtaceae	2,36			
18	<i>Myrtaceae</i> sp.2	Myrtaceae	1,15			
19	<i>Ocotea catharinensis</i>	Lauraceae	5,37			
20	<i>Ocotea dispersa</i>	Lauraceae	0,82			
21	<i>Pouteria caimito</i>	Sapotaceae	1,31			
22	<i>Rapanea hermogenesii</i>	Primulaceae	0,84			
23	<i>Schefflera angustissima</i>	Araliaceae	1,78			
	total		70,53			71,41

### 3.3. Determinação das características funcionais

#### a. Fotossíntese.

Para se determinar as taxas fotossintéticas por meio de trocas gasosas, foi utilizado um analisador portátil de trocas gasosas por infravermelho (Irga LI-6400, Licor, USA) que permite a realização de medidas com ampla gama de controle sobre as variáveis ambientais envolvidas. O sistema faz com que um dado valor conhecido de CO<sub>2</sub> passe pela folha, calculando um valor de saída desse gás, estimando assim a taxa fotossintética.

Foram coletados com uma tesoura de poda alta ou escalador, três indivíduos por espécie, sendo medidas três folhas por indivíduo. Foram escolhidas somente folhas íntegras, totalmente expandidas e em regiões da copa voltadas para a luz, garantindo medidas mais fidedignas. Os valores de Asat foram obtidos com:  $\text{CO}_2 = 400\mu\text{mol}/\text{mol}^{-1}$  e  $\text{Luz} = 1500\mu\text{mol}/\text{Fótons}/\text{m}^{-2}/\text{s}^{-1}$ . A razão entre Asat e um nutriente (N ou P) permitiu calcular assim a eficiência potencial do uso do N e P na fotossíntese (equação 1 e 2).

$$\text{Epunf} = \text{Asat} (\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}) / \text{N} (\text{mg/g}) \quad (1)$$

$$\text{Epuff} = \text{Asat} (\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}) / \text{P} (\text{mg/g}) \quad (2)$$

#### **b. Parâmetros estruturais.**

As folhas utilizadas nas medidas de trocas gasosas foram coletadas para as análises dos parâmetros estruturais. Primeiramente, as folhas foram imersas em sacos plásticos com água e pesadas em balança analítica após 24 horas, para a obtenção da massa túrgida total (MT). Em seguida, essas folhas tiveram sua área foliar (AF) avaliada por meio do medidor LiCor 3100, e por fim, as folhas foram secas em estufa à 60°C por 72 horas e pesadas novamente em balança analítica para se obter a massa seca (MS). Com essas variáveis, foi possível calcular os valores de AFE e CMSF, conforme a equação 3 e 4 respectivamente:

$$\text{AFE} = \text{AF} (\text{m}^2) / \text{MS} (\text{g}) \quad (3)$$

$$\text{CMSF} = \text{MS} (\text{g}) / \text{MT} (\text{g}) \quad (4)$$

#### **c. Análise do teor de N e P foliares.**

Foram coletadas cerca de 10 folhas por indivíduo, que após serem limpas com papel umedecido, foram secas em estufa a 60°C por 72 horas. As amostras foram então moídas em moinho de bola para se conseguir um pó fino do material vegetal, pesadas (cerca de 2g), acondicionadas em tubos do tipo Eppendorf e enviadas para o Instituto Nacional de Pesquisas

da Amazônia (INPA), onde as análises de fósforo foram feitas por meio de digestão em micro-ondas (Anton Paar Multiwave 3000) em solução de ácido nítrico, sendo determinado então por colorimetria a 660nm. Para a determinação do nitrogênio, as amostras foram enviadas para o Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/ESALQ/USP, onde foram analisadas através de analisador elementar (Carlo Erba, EA 1110, CHNS, CE Instruments) e espectrometria de massas para razões isotópicas de nitrogênio (Delta Plus, Thermo Quest-Finnigan).

Com os valores de N e P foi possível calcular a razão N/P, como mostra a equação 5:

$$\mathbf{N:P = N (mg/g) / P (mg/g) \quad (5)}$$

### **3.4. Análise dos dados**

Os dados foram transformados para fins de normalidade, homoscedasticidade e linearidade, requeridos para algumas análises. As transformações monotônicas (ou seja, que alteram os valores, mas não o seu rank) foram baseadas na literatura de Legendre & Legendre (1998). O critério da melhor transformação adotada foi com base no menor desvio possível da normalidade, segundo os parâmetros de distribuição *skewness* (obliquidade) e *kurtosis* (assimetria).

A Tabela 2 abaixo sumariza os atributos funcionais medidos, suas unidades e transformações adotadas.

**Tabela 2:** Características funcionais, abreviação, unidades e transformações adotadas.

<b>Característica Funcional</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Unidade</b>	<b>Transformação</b>
<b>Área foliar específica</b>	AFE	m <sup>2</sup> / g	----
<b>Conteúdo de matéria seca foliar</b>	CMSF	g / g	----
<b>Nitrogênio foliar</b>	N	mg/g e mmol/g	log
<b>Fósforo foliar</b>	P	mg/g e mmol/g	log
<b>Taxa de assimilação fotossintética saturada de luz</b>	Asat	μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	log
<b>Eficiência potencial do uso do N na fotossíntese</b>	Epunf	μmol s <sup>-1</sup> mg <sup>-1</sup>	log
<b>Razão NP</b>	N:P	-----	----
<b>Eficiência potencial do uso do P na fotossíntese</b>	Epuff	μmol s <sup>-1</sup> mg <sup>-1</sup>	log

A análise dos dados foi feita com base nos indivíduos de espécies de duas comunidades. Foi realizado um histograma de distribuição e frequência com os valores padronizados por Z para verificar a distribuição dos dados e calcular a amplitude de variação de cada característica, independente da parcela. Para obter a amplitude, se subtrai o menor valor do maior para cada característica. Para analisar possíveis diferenças entre as duas áreas, foi feito um teste T de Mann – Whitney (não paramétrico) para examinar diferenças significativas entre os parâmetros medidos entre os indivíduos das duas parcelas, assumindo significância com p-valor <0,05. Para examinar como as características funcionais das espécies variam entre si, e se é possível distinguir estratégias em relação ao investimento dos nutrientes, fixação de carbono e estrutura, as características foram correlacionadas entre si para determinação do coeficiente de correlação de Pearson (rp). Uma análise de agrupamento (clustering k means) foi feita para agrupar as espécies de acordo com a similaridade nos valores das variáveis medidas, pois permite formar grupos com homogeneidade dentro do agrupamento e heterogeneidade entre eles, indicando possíveis estratégias no uso dos recursos entre as espécies. Valores dos parâmetros medidos definidos como alto, médio e baixo (no agrupamento) foram baseados no percentil de 0,33; 0,66; 0,99 das médias por espécie para cada variável. A análise da distribuição, frequência e normalidade dos dados foi feita com o

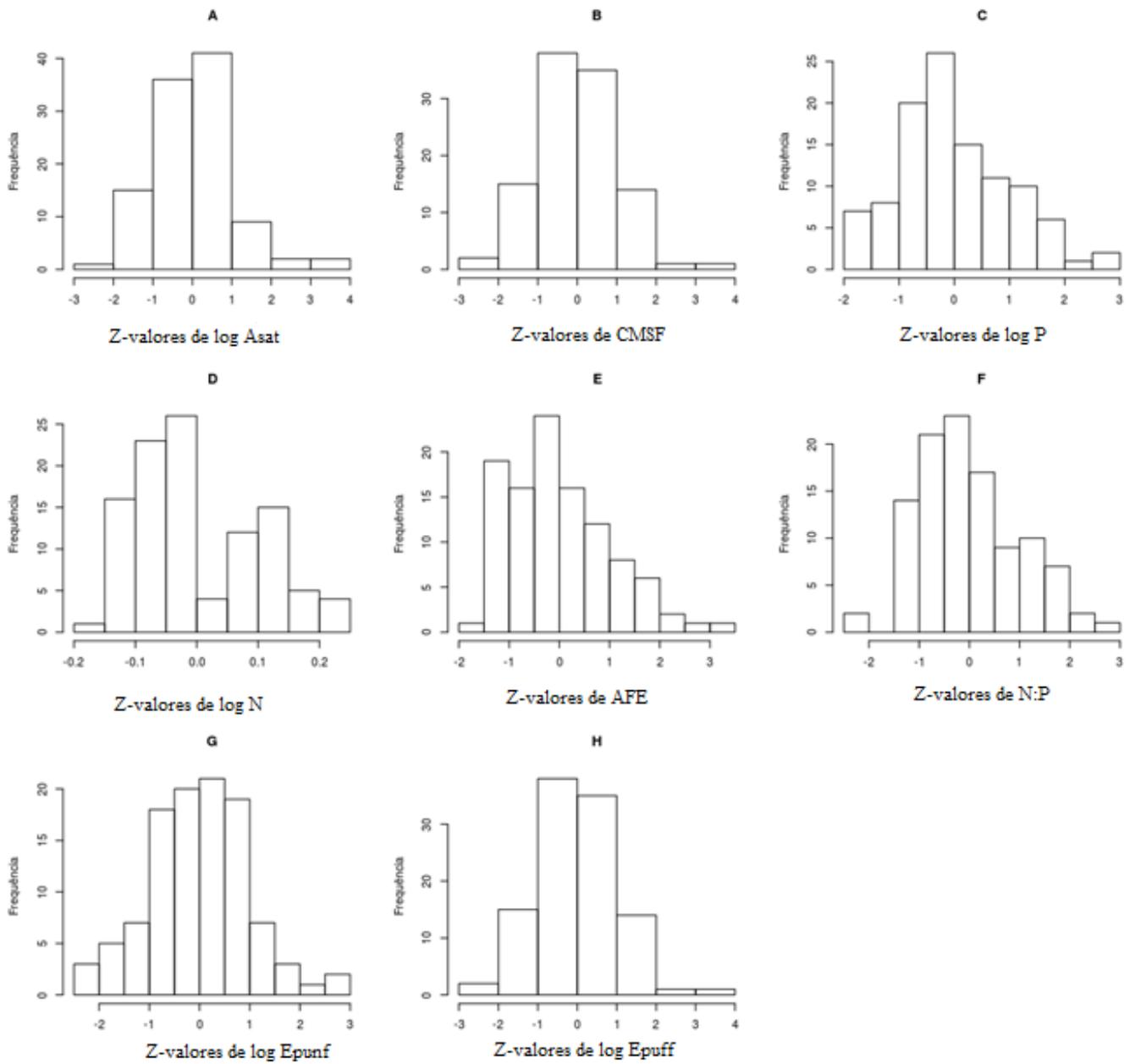
software livre R (R *Core Team*, 2015), enquanto os demais testes e análises foram realizados com o software Past 3.

## **4. Resultados e Discussão**

### **4.1. Amplitude e distribuição dos dados**

Considerando as duas parcelas, foram analisadas um total de 31 espécies (Tabela 1), 93 indivíduos, com 279 folhas medidas para as trocas gasosas, parâmetros estruturais e nutrientes. Para analisar a distribuição e amplitude de variação dos dados medidos por indivíduo, foi utilizado um histograma de frequência com os valores padronizados por Z (Z valores), que correspondem então a quantos desvios padrão os valores se afastam da média (Figura 4).

Com relação aos parâmetros estruturais, a área foliar específica e o conteúdo de matéria seca foliar apresentaram uma amplitude de variação média, de aproximadamente 4,8 e 5,7 vezes respectivamente. Vemos que apesar das parcelas se encontrarem em uma mesma matriz florestal e terem algumas espécies em comum em sua composição, pode ser encontrada uma variação relativa com relação a esses parâmetros que indicam estratégias opostas na aquisição de recursos, o que pode se refletir em seus parâmetros correlacionados.



**Figura 4:** Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados em FM e FS padronizados por Z valor, sendo (A) log Asat, (B) CMSF, (C) log P, (D) log N, (E) AFE, (F) N:P, (G) log Epunf e (H) log Epuff.

Nos nutrientes, a menor amplitude de variação foi vista nos valores de N foliar (aproximadamente 3,9 vezes), seguida por uma média amplitude nos valores de P foliar e razão N:P (4,6 e 5 vezes respectivamente). Em relação aos valores de N:P, sabe-se que uma razão N:P >16 indica limitação por fósforo, um valor <14 por nitrogênio e valores entre 16 e 14 apontam uma limitação possível por ambos os nutrientes (Koerselman & Meuleman 1996; Koerselman *et al.* 1992; Redente *et al.* 1992). Apesar da média amplitude de variação vista, de acordo com os valores (FM = 32 e FS = 27, média de todos os indivíduos por parcela) vistos em N:P, ambas as áreas estariam sendo limitadas por fósforo e não por nitrogênio. Logo, temos uma variação relativa quanto aos valores de N:P associada a valores acima de 16.

Com baixa amplitude está o conteúdo de N foliar, indicando teores de nitrogênio muito semelhantes entre as espécies, reforçando a possível condição não limitante desse nutriente nessas áreas vista em N:P. Ainda com uma amplitude média temos o P foliar, indicando uma variação relativa no teor desse nutriente na folha quando comparado ao N foliar, onde possivelmente estratégias para captação (ou conservação) desse nutriente folha sejam importantes, dadas as condições limitantes observadas nas áreas.

As maiores amplitudes de variação foram observadas em Epuff e Asat (6,2 e 6,3 vezes) seguida por uma média amplitude em Epunf (5,2 vezes). Vemos que para ambos os nutrientes, há uma maior variação com a relação à eficiência do seu uso na assimilação de carbono fotossintético do que em relação à concentração do nutriente na folha (variação de aproximadamente 1,5 vezes a mais em Epuff e Epunf quando comparadas a P e N), podendo então alocação dos nutrientes dentro da folha explicar a variação dos valores de Asat, o que é mais bem expresso quando o nutriente se encontra em condições não limitantes (Hikosaka *et al.* 1998; Geiger & Servaites, 1994; Reich *et al.* 2009).

## 4.2. Características funcionais das espécies

### a. Teste T de Mann Whitney

Para analisar possíveis diferenças nos parâmetros avaliados entre as duas parcelas, foi realizado um Teste T de Mann Whitney (Tabela 4), utilizando os valores por indivíduo transformados de acordo com a tabela 2.

**Tabela 3:** Teste T de Mann Whitney, nível de significância de  $p < 0,05$ , média e desvio padrão de cada variável por parcela. Valores de p com \* indicam diferença significativa entre FM e FS.

Característica	Valor de P	FM (Média / DP)	FS (Média /DP)
CMSF (g/g)	0,44	0,28±0,07	0,27±0,10
AFE (m <sup>2</sup> /g)	0,81	0,009±0,003	0,01±0,004
N (mg/g)	0,12	22,6±7,10	25,85±9,43
P (mg/g)	0,008*	0,81±0,43	1,04±0,51
Epunf (μmol s <sup>-1</sup> mg)	0,0002*	0,003±0,001	0,004±0,002
Epuff (μmol s <sup>-1</sup> mg)	0,06	0,08±0,03	0,1±0,06
Asat (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	0,0001*	0,06±0,02	0,11±0,09

O teste mostrou que os parâmetros Asat, Epunf e P foliar apresentaram diferenças significativas entre os indivíduos das parcelas FM e FS, com maiores valores na parcela secundária para as três variáveis. Isso se deve a presença de alguns indivíduos de espécies consideradas pioneiras e/ou secundárias iniciais, ou seja, espécies com características mais aquisitivas quanto ao uso dos recursos e que apresentaram altos valores desses parâmetros,

sendo: *Tibouchina pulchra* (Si) (Aidar 2003), *Inga marginata* (Si) (Marchiori *et al.* 2016), *Piptocarpha macropoda* e *Solanum cinnamomeum* (SMA 2008).

A relação Asat–N apresenta uma forte base fisiológica, uma vez que a maior parte do N foliar é alocada no aparato fotossintético. A enzima Ribulose 1,5 – bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) representa cerca de 50% do nitrogênio presente nessa região, o que mostra que a alocação do N dentro da folha e até mesmo sua partição dentro do aparato podem explicar as variações nas taxas de Asat entre as espécies (Evans & Seemann 1989; Poorter & Evans 1998). Mesmo com valores de nitrogênio muito semelhantes entre as áreas, dada a baixa amplitude de variação desse parâmetro e a ausência de diferenças entre as parcelas, vemos que FS apresentou altos valores de Asat em relação à FM, o que se reflete em uma alta eficiência do uso do nitrogênio na fotossíntese na parcela secundária, composta por algumas de espécies que apresentam uma estratégia mais aquisitiva no uso dos recursos, fazendo mais fotossíntese por unidade de N investida.

O teor de fósforo foliar também apresentou diferenças significativas entre as duas áreas, com maiores valores na parcela secundária. Apesar de menos compreendida, a relação Asat-P apresenta forte base fisiológica, pois assim como em Asat-N, principalmente a alocação desse nutriente dentro da folha e do aparato fotossintético podem influenciar os valores de Asat (Reich, 2009). A eficiência do uso do fósforo na fotossíntese, apesar de maior na parcela FS em comparação a FM, não apresentou diferença estatisticamente significativa, mostrando que a quantidade de CO<sub>2</sub> fixada por unidade de fósforo investida é semelhante entre as duas áreas, o que sugere um investimento similar desse nutriente no aparato fotossintético mesmo com maiores teores de P na parcela secundária. Uma vez que os valores de razão N:P indicaram limitação por fósforo (Koerselman & Meuleman, 1996) em praticamente todas as espécies avaliadas, vemos que nessas áreas é importante apresentar uma alta  $E_{puff}$  independente da concentração de P foliar.

Do ponto de vista estrutural, FM e FS se mostraram muito semelhantes, não apresentando diferenças significativas nos parâmetros AFE e CMSF. É possível que a associação destas variáveis com outras características foliares avaliadas (dada as correlações que costumam apresentar) tenha ainda mais influência na distribuição das espécies. Esses parâmetros indicam estratégias opostas quanto a velocidade de retorno nos investimentos em área de interceptação de luz, massa seca e túrgida foliar (Poorter & Jong, 1999), pois há um trade – off entre maximizar a AFE ou o CMSF, ou seja, as espécies que apresentam alta AFE possivelmente apresentem baixos valores de CMSF, mas altos valores de parâmetros correlacionados positivamente com AFE, como fotossíntese e nitrogênio por exemplo (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1997; Shipley & Lechowicz, 2000).

Com base no teste realizado, vemos que dos parâmetros analisados somente três (Asat Epunf, e P foliar) apresentaram diferenças significativas entre FM e FS, com maiores valores na parcela secundária. Apesar das diferenças quanto ao histórico de uso e tempo de regeneração, a parcela FS apresenta espécies que também ocorrem em FM, e parece estar caminhando para uma condição de floresta madura com base na maioria das características avaliadas (Marchiori *et al.* 2016), uma vez que ambas também se encontram em uma mesma matriz florestal. As diferenças vistas em Asat e Epunf (que conservam a assimilação fotossintética como variável comum) e P muito se devem a presença de algumas espécies com características mais aquisitivas em FS, que utilizam de forma eficiente o nitrogênio disponível, fazendo mais fotossíntese por unidade de N, e que costumam concentrar maiores teores de N e P na folha.

Quando analisamos as diferenças nos parâmetros Epunf e Epuff entre todos os indivíduos independente da parcela, o valor do teste foi de  $p = 0,0001$ , indicando que houveram diferenças significativas entre as duas eficiências, mostrando que a Epuff foi ( $Epuff = 0,09$  e  $Epunf = 0,003 \mu\text{mol s mg}$ ) trinta vezes maior que a Epunf. Os resultados sugerem que nessas áreas a utilização do fósforo de maneira eficiente na fixação de carbono

fotossintético pode ser algo vantajoso (Koerselman & Meuleman 1996; Koerselman *et al.* 1992; Redente *et al.* 1992), o que corrobora estudos prévios que mostram uma alta Epuff em áreas de sucessão avançada e/ou presentes em ambientes limitados por P (Hidaka & Kitayama 2013).

Mesmo com FS e FM se apresentando de modo geral muito semelhantes com base nos parâmetros avaliados, possivelmente a análise das correlações existentes entre estas características que são chave no EEF em relação a gradientes ambientais ajude a entender melhor a distribuição das espécies em relação aos parâmetros e distinguir estratégias quanto ao uso dos recursos entre as duas áreas avaliadas.

#### **b. Correlações**

As correlações (de Pearson) entre as características funcionais dos indivíduos estão listadas na tabela 5. As correlações positivas mais fortes foram entre Asat e AFE ( $r_p = 0,56$ ;  $p < 0,001$ ), N e P ( $r_p = 0,53$ ;  $p < 0,001$ ) e Asat e N ( $r_p = 0,46$ ;  $p < 0,001$ ). Já as correlações negativas mais fortes foram entre CMSF e AFE ( $r_p = -0,66$ ;  $p < 0,001$ ) e CMSF e Asat ( $r_p = -0,47$ ;  $p < 0,001$ ).

**Tabela 4:** Coeficientes de correlação de Pearson ( $r_p$ ) entre as características funcionais das espécies. \*  $p < 0,01$ ; \*\*  $p < 0,001$ . Correlações não significativas foram omitidas (-). CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de  $CO_2$  saturada de luz; P, fósforo foliar; N, nitrogênio foliar; AFE, área foliar específica. Dados transformados de acordo com a tabela 2.

<b>CMSF</b>	<b>Asat</b>	<b>P</b>	<b>N</b>	<b>AFE</b>
<b>CMSF</b>	-0,47**	-0,17	-0,26*	-0,66**
	<b>Asat</b>	0,41**	0,46**	0,56**
		<b>P</b>	0,53**	0,32**
			<b>N</b>	0,44**
				<b>AFE</b>

A correlação existente entre Asat e N ( $r_p = 0,46$ ;  $p < 0,001$ ) é bem descrita na literatura (Item 1.5b), e muitos estudos a utilizam para entender a variação na assimilação de  $CO_2$  na escala da folha, podendo assim prever variações globais associadas à economia do carbono (Baldocchi & Harley 1995; Harley & Baldocchi 1995; Larocque 2002) e o investimento de N associado. Por ser um elemento limitante para o crescimento vegetal na maioria dos ecossistemas florestais, seu uso de forma eficiente contribui para a plasticidade ecológica das plantas, e assumindo que elas maximizam seu desempenho por unidade de N investido, estudos tentam descrever e prever seu comportamento em relação à partição de N dentro da folha e até mesmo dentro do aparato fotossintético (Field & Mooney 1986; Aerts & Chapin 2000; Hikosaka 2004). Para entender as diferenças significativas observadas na relação Asat - N, muitos ecofisiologistas levam em consideração as diferenças existentes nas características

ecológicas das espécies. Maiores valores de Epunf tendem a ser observados mais em espécies C4 em comparação as C3 (Sage & Pearcy 1987; Anten *et al.* 1995), em herbáceas em relação as lenhosas (Evans 1989a; Evans 1989b; Hikosaka *et al.* 1998), decíduas do que em perenes (Field & Mooney 1986; Reich *et al.* 1995; Ripullone *et al.* 2003, Takashima *et al.* 2004), em espécies presentes em clareiras em comparação com espécies de sub bosque (Chazdon & Field 1987), espécies existentes em ambientes com maior disponibilidade de nutrientes (Poorter *et al.* 1990), baixa longevidade foliar (Reich *et al.* 1991, 1992), em espécies que aparecem em estágios sucessionais iniciais (Reich *et al.* 1994; Reich & Walters 1994; Ellsworth & Reich 1996), e em espécies que aparecem em baixas altitudes (Körner & Diemer 1987; Atkin *et al.* 1996; Westbeek *et al.* 1999; Hikosaka *et al.* 2002).

Ao observar a correlação existente entre Asat – P ( $r_p = 0,41$ ;  $p < 0,001$ ), temos uma tendência muito parecida com o que foi observado anteriormente entre Asat – N. O fósforo é um nutriente essencial para uma variedade de funções da planta e é um componente importante de ácidos nucleicos, açúcares fosfatados, ATP e fosfolipídios, todos os quais desempenham papéis importantes na fotossíntese (Item 1.5b). Porém, a relação Asat-P ainda permanece menos estudada e compreendida em comparação à Asat-N (Cordell *et al.*, 2001; Whitehead *et al.*, 2005). Estudos mostram baixos valores de Asat em plantas com menor conteúdo de P foliar em ambientes limitados por esse nutriente (Reich *et al.*, 1994; Raaimakers *et al.*, 1995; Wright *et al.*, 2004; Whitehead *et al.*, 2005; Denton *et al.* 2007), relação Asat–N mais fraca em espécies que crescem em solos mais limitados por P do que por N (Reich & Schoettle, 1988; Reich *et al.*, 1994) e aumento da fotossíntese via fertilização com fósforo em ambientes limitados (Cordell *et al.* 2001).

Ao analisar um banco de dados reunindo 314 espécies de quatro biomas diferentes, Reich *et al.* (2009) encontraram os menores valores de P nas regiões de Floresta Tropical, consequentemente associados à altos valores de razão N:P. Logo, um aumento da fotossíntese em resposta ao N poderia estar sendo limitado por baixas quantidades de fósforo

(possivelmente via regeneração da RuBP) nessas florestas mesmo quando o N não é um fator limitante (Jacob & Lawlor 1992; Rao & Terry 1995; Loustau *et al.* 1999; Campbell & Sage 2006).

As correlações observadas entre Asat-N e Asat-P são consistentes com estudos prévios, que geralmente mostram uma correlação positiva entre essas variáveis independente do bioma, com o N e P podendo exercer influencia sobre a variação em Asat.

A maior correlação obtida foi entre CMSF e AFE ( $r_p = -0,66$ ;  $p < 0,001$ ). Tanto Asat quanto N e P apresentaram uma correlação positiva e significativa com AFE e negativa com CMSF, indicando possivelmente que maiores valores de fotossíntese, fósforo e nitrogênio foliar podem estar associados a maiores valores de AFE, e conseqüentemente a menores valores de CMSF.

A AFE é determinada pela densidade do tecido e pela espessura foliar (Witkowski & Lamont 1991), e a densidade diminui conforme o conteúdo de água na folha aumenta, e esse conteúdo de água é um importante determinante da AFE (Shipley 1995; Meziane & Shipley 1998). A massa seca foliar geralmente se concentra primariamente nas paredes celulares, enquanto a maioria dos elementos minerais e enzimas estão no citoplasma, onde está a maior parte da água dos tecidos. Sendo assim, um aumento na AFE causará um aumento na concentração de massa seca de todos os constituintes citoplasmáticos. Portanto, a AFE pode ser considerada um indicador quanto ao teor de N foliar, e conseqüentemente nos valores de Asat. A AFE também aumenta à medida que a espessura foliar diminui, e uma vez que a atenuação da luz através da lâmina diminui exponencialmente, espera-se que folhas mais espessas tenham uma taxa de fotossíntese líquida mais baixa por grama de massa seca da folha (Reich 1999).

Mcintyre (2008) observou em seus resultados que características foliares variadas podem refletir estratégias adaptativas das plantas a fatores ambientais, como a deficiência em fósforo no solo, principalmente. Observou que um aumento no CMSF e conseqüente

diminuição da AFE estavam associados a uma menor disponibilidade de P no solo, onde as plantas aumentam o investimento estrutural das folhas via maior fixação na parede celular (maior CMSF e menor AFE) prolongando a longevidade foliar, aumentando assim o tempo de residência do P, o que causaria uma queda nos valores de  $E_{punf}$ , por conta do trade – off existente entre maximizar a estrutura foliar ou as taxas de fotossíntese por unidade de N investida (Hikosaka 2004). Portanto, folhas mais resistentes poderiam estar associadas a ambientes pobres em P, com altos valores de  $E_{puff}$ .

Uma alta correlação positiva e significativa foi observada entre N e P foliar , podendo indicar uma influência do fósforo sobre a relação Asat-N, uma vez que as espécies tendem a aumentar a fotossíntese por unidade de nitrogênio investida em ambientes com suprimento adequado de fósforo (Shaver & Melillo, 1984; Hidaka & Katayama 2009). Com os valores de N:P indicando limitação por P na maioria das espécies avaliadas, algo comumente observado em florestas tropicais (Cleveland *et al.* 2011), possivelmente um incremento de fósforo nesses ambientes impulsionaria um aumento na eficiência potencial do uso do N fotossintético, influenciando assim outras características associadas (Hidaka & Katayama 2011). A fotossíntese requer fosfato inorgânico ( $P_i$ ) como substrato em suas reações, logo, há uma maior correlação entre  $P_i$ , Asat e variáveis associadas do que em relação ao fósforo orgânico foliar ( $P_o$ ) (Thomas *et al.* 2006), o que poderia aumentar os valores e significância das correlações associadas a esse nutriente.

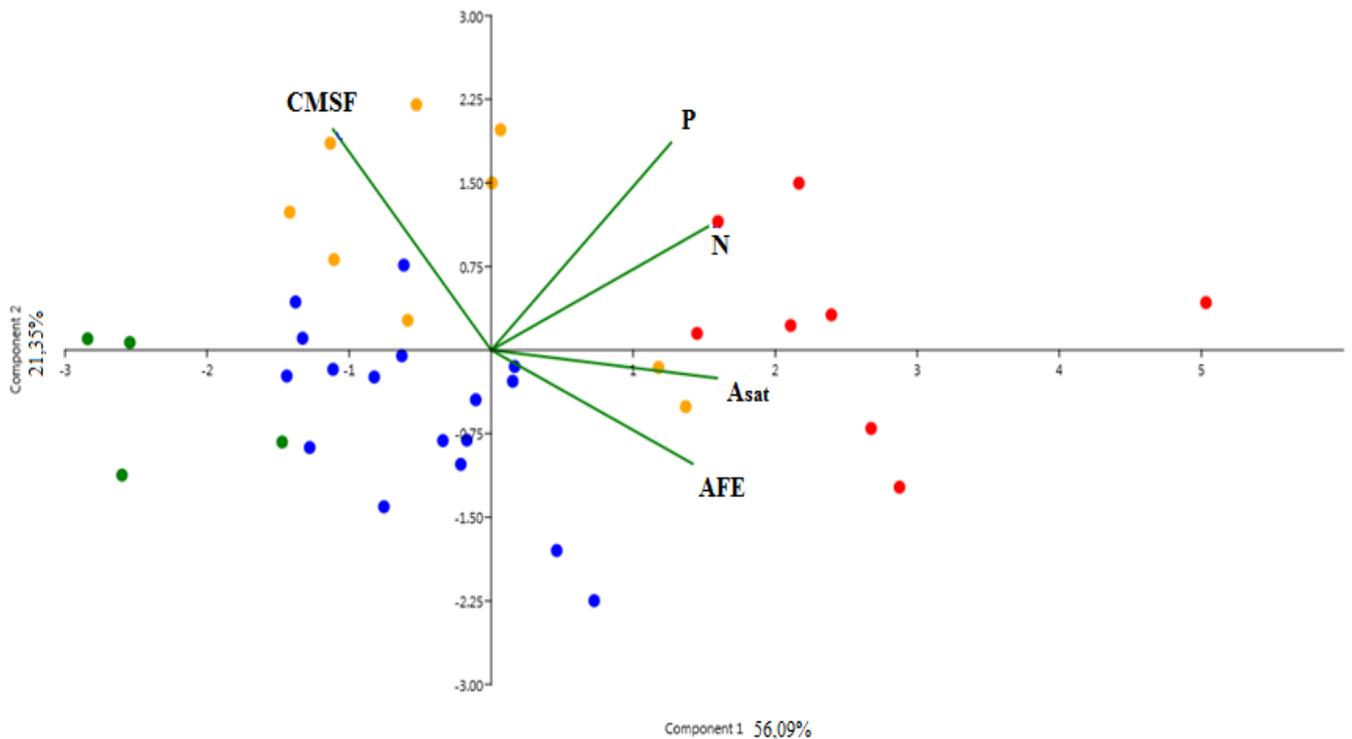
### c. Análise agrupamento (K means)

Para organizar as espécies em grupos de acordo com a similaridade entre as variáveis medidas, foi realizada uma análise de agrupamento utilizando o algoritmo K means (UPGMA, distância euclidiana) onde foi definida a priori a formação de 4 grupos, indicando possíveis estratégias no uso dos recursos entre eles com base nas correlações já vistas entre alguns parâmetros (Tabela 7).

**Tabela 5:** Grupos formados pela análise de agrupamento (clustering k means) com valores definidos entre baixo (\*), médio (\*\*) e alto (\*\*\*) para cada variável utilizada nos agrupamentos, de acordo com a média vista por grupo.

Grupos	CMSF	AFE	ASAT	N	P
	***	*	*	*	*
	**	**	**	**	*
	*	***	***	***	***
	**	**	*	***	***

Após a formação dos grupos, foi realizada então uma análise de componentes principais (ACP, Figura 4), visando entender como as espécies que os compõem se distribuem ao longo dos eixos dos parâmetros CMSF, AFE, Asat, N e P foliar.



**Figura 5:** Análise de componentes principais (ACP) de parâmetros associados à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, médias por espécie. As cores dos grupos estão de acordo com a análise de agrupamento.

A ordenação das espécies que compõem os grupos no espaço reduzido das características funcionais (ou descritores, para efeito da análise de ACP) somou 77,4% de explicação da variabilidade dos dados em seus dois eixos dos componentes principais (CP1: 56,087%; CP 2: 21,35%). O CP1 teve a maior contribuição positiva de Asat (0,51), N (0,49) e AFE (0,46); e negativa de CMSF (-0,36). Para o CP2, a maior contribuição positiva foi do CMSF (0,64) e P (0,60); e negativa de AFE (-0,33).

Com base na ACP por espécies, o eixo principal 1 vai de uma região com altos valores de Asat, N foliar e AFE até uma região com características invertidas, e consequentemente com altos valores de CMSF, sendo um eixo relacionado à economia do carbono, pois envolve

a assimilação de carbono fotossintético e algumas características a ela correlacionadas, enquanto o eixo 2 é principalmente explicado pelo CMSF, sendo um eixo mais estrutural.

As espécies que compõem o grupo vermelho (*Alchornea glandulosa*, *Cabranea canjerana* e *Guapira opposita* da parcela FM; *Alchornea triplinervia*, *Dicksonia sellowiana*, *Inga marginata*, *Piptocarpha macropoda* e *Solanum cinnamomeum* da parcela FS) apresentaram baixos valores de CMSF, com altos valores predominantemente para as demais variáveis. Altos valores de AFE e baixos de CMSF indicam espécies com alta capacidade de armazenar água e maior área de interceptação de luz em relação à massa seca (folhas pouco estruturadas, geralmente mais finas, que costumam ter maior condutância estomática), ou seja, devido ao “trade – off” existente entre maximizar estrutura ou fixação de carbono fotossintético, temos folhas pouco estruturadas e espécies altamente eficientes no uso dos nutrientes na fotossíntese, e que ainda apresentam altos teores de N e P foliares, ou seja, uma estratégia tipicamente aquisitiva quanto ao uso dos recursos.

Em contraposição ao grupo vermelho, temos o grupo verde, cujas espécies (*Calyptanthus lucida* e *Myrtaceae sp*, parcela FM; *Licania hoehnei*, presente em FM e FS) apresentaram altos valores de CMSF, com baixos valores para os demais parâmetros analisados. Esse grupo traduz bem a estratégia conservativa descrita pelo espectro de economia foliar, pois é composto por espécies que apresentam folhas altamente estruturadas, com baixa capacidade de armazenamento de água e área de interceptação de luz, o que pode explicar (por meio do trade off entre Asat - CMSF e da correlação negativa entre essas variáveis) os baixos valores de Asat vistos nesse grupo. Os baixos valores de N e P também podem explicar os baixos valores de Asat, uma vez que se sabe que espécies com estratégias conservativas geralmente apresentam menores teores de N e P foliar ou destinam pouco dos seus nutrientes para o aparato fotossintético.

O grupo laranja (*Aiouea acarodomatífera*, *Amaioua intermedia*, *Bathysa australis*, *Cryptocarya saligna*, *Ocotea catharinensis* da parcela FM; *Euterpe edulis* de FM e FS;

*Chrysophyllum viride* e *Guapira opposita* da FS) apresentou valores médios de CMSF e AFE, ou seja, folhas que estruturalmente (com base no trade off entre esses dois parâmetros) estão entre os grupos verde e vermelho. Porém, esse grupo também apresentou altos teores de N e P foliar e baixos valores de Asat. Baixos valores de fotossíntese nesse grupo podem ser explicados por uma baixa eficiência do uso de N e P na fotossíntese, uma vez que são nutrientes presentes em grandes quantidades nas espécies que o compõem, mas que ainda apresenta baixos valores de Asat (fotossíntese x estrutura).

Ainda entre os grupos vermelho e verde temos o grupo azul, composto por quase metade do total de espécies avaliadas (*Chrysophyllum viride*, *Couepia venosa*, *Coussapoa microcarpa*, *Cryptocarya mandioccana*, *Myrcia spectabilis*, *Ocotea dispersa*, *Pouteria caimito* e *Rapanea hermogenesii* da parcela FM; *Calyptranthes strigipes*, *Sloanea monosperma* e *Tibouchina pulchra* parcela FS; *Miconia cabuçu*, *Mollinedia argyrogyne* e *Schefflera angustissima*, presentes em FM e FS). Assim como o grupo laranja, aqui temos valores considerados médios de CMSF e AFE, ou seja, folhas estruturalmente muito semelhantes compõem os grupos azul e laranja. Porém, aqui temos baixos valores de fósforo foliar e valores médios de Asat e nitrogênio, mostrando espécies mais eficientes no uso do N e P na fotossíntese em comparação com o grupo laranja.

## 5. Considerações Finais

O trabalho mostrou que, apesar das diferenças conhecidas entre FM e FS, somente Asat, Epunf e P foliar apresentaram diferenças significativas entre as áreas. A parcela FS apresentou maiores valores desses atributos, como era esperado, pois conserva espécies com características mais aquisitivas no uso dos recursos em relação a FM, que utilizam o N de forma mais eficiente na fotossíntese e fazem mais fotossíntese por unidade de N. Demais parâmetros foram muito semelhantes entre as duas áreas, apoiando a hipótese de que FS parece estar próxima a uma condição funcional de floresta madura em relação à maioria dos atributos medidos, pois já compartilha espécies em comum com FM e ambas se localizam na mesma matriz florestal, conforme sugerido por Marchiori *et al* (2016).

Os valores de N:P expressam limitação por P para a maioria das espécies observadas, sendo que a comparação entre Epunf e Epuff mostrou uma maior eficiência do uso do P na fotossíntese em relação ao N para todas as espécies, independente da parcela, corroborando a hipótese de que espécies eficientes no uso dos nutrientes na fotossíntese possam ocorrer em ambientes limitados por esse nutriente.

Os baixos valores de fotossíntese por unidade de N associados à alta correlação positiva obtida entre N e P permitem inferir que, pelo sugerido por Reich *et al.* 2009, esteja ocorrendo uma possível limitação por P na relação Asat-N (baixos valores de fotossíntese por unidade de N em ambientes limitados por P e não por N) nas duas áreas.

Os parâmetros Asat, Epuff e Epunf foram os que mais variaram entre as espécies, logo, mesmo com menores variações no teor de nutrientes e estrutura foliares, uma grande diversidade de estratégias em relação à fotossíntese pode ser encontrada em áreas de sucessão secundária da Mata Atlântica, demonstrando o investimento diferencial de nutrientes na folha.

Vemos então que a parcela FS, área de floresta secundária de um importante remanescente da Mata Atlântica que sofreu distúrbio, mas que contou com um tempo considerável de regeneração dentro de uma matriz florestal, apresentou espécies com uma dinâmica funcional semelhante às áreas maduras. Do ponto de vista estrutural, as duas áreas se mostraram muito parecidas, sendo também ambas limitadas por P e não por N, com espécies que utilizam melhor o P do que o N na fotossíntese, onde possivelmente haja uma limitação por P na relação Asat-N. As correlações seguem o proposto no espectro de economia foliar, onde folhas com maior AFE (e menor CMSF) apresentam maior Asat, N e P foliar. Os agrupamentos caracterizaram grupos tipicamente aquisitivos (altos valores de Asat, AFE, N, P e baixos valores de CMSF) e conservativos (altos valores de CMSF, com baixos

valores para as demais variáveis), mas também temos a presença de grupos que se aproximam de uma característica aquisitiva por sua relativa eficiência (baixos valores de N e P, alto Asat) e outros considerados conservativos por terem uma estratégia de baixa eficiência (altos valores de N e P, baixo Asat).

Por fim, o trabalho representa um levantamento raramente feito em florestas tropicais, ligando aspectos nutricionais à fotossíntese e estrutura foliares na compreensão do funcionamento de áreas que sofreram ou não algum impacto antrópico.

Estudos futuros, que detalhem a alocação dos diferentes nutrientes dentro da folha associados ao metabolismo do carbono em áreas da Mata Atlântica com diferentes estágios sucessionais são essenciais para o desenvolvimento de políticas públicas que visem à conservação de biomas cada vez mais ameaçados.

## 6. Referências Bibliográficas

- Ackerly, D.D., Dudley, S.S., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Randall, L. C., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., Lechowicz, M.J.** 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. *Bioscience*. 50 (11): 979 – 995.
- Aerts, R., Chapin, F.S.** 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res*. 30:1– 67.
- Aidar, M.P.M., Schmidt, S., Moss, G., Stewart, G.R. & Joly, C.A.** 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant Cell & Environment* 26: 389-399.
- Anten, N.P.R., Hikosaka, K., Hirose, T.** 2000. Nitrogen utilization and the photosynthetic system. In: Marshall B, Roberts J (eds) *Leaf development and canopy growth*. Sheffield Academic Press, Sheffield, pp 171–203.
- Anten, N.P.R., Schieving, F., Werger, M.J.A.** 1995. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101:504–513.
- Arnon, D. I. & Stout, P. R.** The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant physiol*, Washington, 14 : 371-375, 1939.
- Atkin, O.K., Botman, B., Lambers, H.** 1996. The relationship between the relative growth rate and nitrogen economy of alpine and low land *Poa* species. *Plant Cell Environ* 19:1324–1330.
- Baldocchi, D.D., Harley, P.C.** 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest II. Mode testing and application. *Plant Cell Environ*. 18:1157–1173.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A.** 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecological and Systematics* 11: 287-310
- Berendse, F. & Aerts, R.** 1987. Nitrogen use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1:293-296.
- Berendse, F. & Elberse, W. Th.** 1990 Competition and nutrient availability in heathland and grassland communities. *Perspectives on Plant Competition* (eds J.B. Grace & D. Tilman), pp. 93-116. Academic Press, San Diego.

- Bierregaard Jr., Gascon, C., Lovejoy, T.E., Mesquita, R.** 2001. Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven, EUA.
- Brinkmann, W. L. F.** 1989. System propulsion of an Amazonian lowland forest: an outline. *Geo Journal*. 19: 369-380.
- Brooks, A., Woo, K.C. & Wong, S.C.** (1988) Effects of phosphorus nutrition on the response of photosynthesis to CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub>, activation of ribulosebis-phosphate carboxylase and amounts of ribulose bisphosphate and 3-phosphoglycerate in spinach leaves. *Photosynthesis Research*, 15, 133–141.
- Budowski, G.** 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* 13(1): 42-44.
- Budowski, G.** 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15: 40-42.
- Campbell, C.D, Sage, R.F.** 2006. Interactions between the effects of atmospheric CO<sub>2</sub> content and P nutrition on photosynthesis in white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environ* 29:844–853.
- Chapin, F.S, Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H.** (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*. 37 : 49-57.
- Chazdon, R. L. and Field, C. B.** 1987. Photographic Estimation of Photosynthetically Active Radiation: Evaluation of a Computerized Technique. *Oecologia*. Vol. 73, No. 4, pp. 525-532.
- Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Taylor, P., Clare, Bustamante, M.M.C., Chuyong, G., Dobrowski, S.Z., Grierson, P., Harms, K., Houlton, B.Z., Marklein, A., Parton, W., Porder, S., Reed, S.C., Sierra, A.C., Silver, W.L., Tanner, E.V.J., Wieder, W.R.** 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters*. Vol. 14, No. 12, pp 1313–1317.
- Conroy, J.P., Smillie, R.M., Küppers, M., Bevege, D. & Barlow, E.W.** (1986) Chlorophyll a fluorescence and photosynthetic and growth responses of *Pinus radiata* to phosphorus deficiency, drought stress, and high CO<sub>2</sub>. *Plant physiology*, 81, 423–429.
- Cordeiro, N.J., Howe, H.F.** 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology*. 15: 1733-1741.
- Cordell, S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Vitousek, P.M.** 2001. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* 127:198–206.

- Corlett, R.T.** 2000. Environmental heterogeneity and species survival in degraded tropical landscapes. In: M.J. Hutchings, E.A. John & A.J.A. Stewart (eds.). *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. pp. 333-355. British Ecological Society, Londres.
- Corlett, R. T.** 2016. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. Corlett. *TRENDS in Plant Science*. 21 (7): 584 - 593.
- Denton, M.D., Veneklaas, E.J., Freimoser, F.M., Lambers,H.** 2007. *Banksia* species (Proteaceae) from severely phosphorus-impooverished soils exhibit extreme efficiency in the use and re-mobilization of phosphorus. *Plant, Cell and Environment*. 30: 1557–1565.
- DiTomasso, A. & Aarsen, L.W.** 1989 Resource manipu- lations in natural vegetation: a review. *Vegetatio*, 84, 9- 29.
- Dunn, R.R.** 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol.* 18 (2): 302–9.
- Ellsworth, D.S. & Reich, P.B.** 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77: 581–594.
- Evans, J.R.** 1989a. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9–19.
- Evans, J.R.**1989b. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiance. *Aust J Plant Physiol* 16:533–548.
- Evans, J.R, Poorter, H.** 2000. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ* 24:755–767.
- Evans, J.R. & Seemann, J.R.** 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: cost, consequences and control. In: Briggs, W.R. (ed) *Photosynthesis*. Alan R. Liss, New York, pp 183-205.
- Farah, F.T., Rodrigues, R.R., Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Shepherd, G.J., Siqueira, T., Batista, J.L.F., Manly, B.J.F.** 2014. Forest destructuring as revealed by the temporal dynamics of fundamental species – case study of Santa Genebra Forest in Brazil. *Ecological Indicators*. 37: 40–44.
- Field, C.B., Mooney, H.A.** 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *Economy of plant form and function*.UK: Cambridge University Press, 25–55.
- Finegan, B.** 1984. Forest Sucession. *Nature* 312: 109-114.

- Finegan, B.** 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree* 11: 119-124.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M.** 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation*. 142: 1209–1219.
- Gardner, A.T., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, M.R., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S.** 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. 12: 561 – 582.
- Garnier, E., Laurent, A., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, C., Navas, M.L.** 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152: 69-83.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G.** 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15: 688-695.
- Gascon, C., Williamson, G.B., Fonseca, G.A.B.** 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
- Geiger, D.R. & Servaites, J.C.** 1994. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, 235–256.
- Grace, J.B. & Tilman, D.** 1990 *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego.
- Grindlay, D.J.C.** 1997. Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. *J Agric Sci* 128:377–396.
- Hansen, M.C.** et al. 2008 Humid tropical forest clearing from 2000 to 2005 quantified by using multitemporal and multiresolution remotely sensed data. *PNAS* 105 (27): 9439-9444.
- Harley, P.C, Baldocchi, D.D.** 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. *Plant Cell Environ.* 18:1146–1156
- Hidaka, A., Kitayama, K.** 2011. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical trees species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*. 99, 849-857.

- Hidaka, A., Kitayama, K.** 2013. Relationship between photosynthetic phosphorus-use efficiency and foliar phosphorus fractions in tropical tree species. *Ecology and Evolution*. (15): 4872–4880.
- Hikosaka, K.** 2004. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research* 117:481-494.
- Hikosaka, K.; Hamba, Y.T.; Hirose, T. & Terashima, I.** 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in woody and herbaceous plants. *Functional Ecology* 12:896-905.
- Hikosaka, K., Hirose, T.** 2000. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in species coexisting in a warm-temperate evergreen forest. *Tree Physiol* 20:1249–1254.
- Hikosaka, K., Nagamatsu, D., Ishii, H., Hirose, T.** 2002. Photosynthesis nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecol Res* 17:305–313.
- Hikosaka, K. & Terashima, I.** 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C<sub>3</sub> plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell & Environment* 18:605-618.
- Jacob, J., Lawlor, D.W.** 1992. Dependence of photosynthesis of sunflower and maize leaves on phosphate supply, ribulose-1,5- biphosphate carboxylase/oxygenase activity, and ribulose-1,5- biphosphate pool size. *Plant Physiol* 98:801–807.
- Johnson, A., Frizano, J. & Vann, D.** (2003). Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia*, **135**, 487–499.
- Joly, C.A.** 2013. ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas Florestas Amazônica e Atlântica. Projeto Temático FAPESP 12/51872-5
- Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.A., McGrath, D.G., Moreira, A.G., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A., Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B.** 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Cien. Cult.* 51 (5-6): 331-348.
- Joly CA, Metzger JL, Tabarelli M.** 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204 (3): 459-473.
- Jordan, C. F.** 1985. Soils of the Amazon Rainforest. pp.83-105 in G. T. Prance & T. E. Lovejoy, eds. *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.

- Knops, J.M.H.; Bradley, K.L. & Wedin, D.A.** 2002. Mechanisms of plant impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5:454-466.
- Köeppen W.** 1948. *Climatologia*. Fundo de Cultura Econômica, México.
- Koerselman, W.** 1992. The nature of nutrient limitation in Dutch dune slacks. *Coastal Dunes; Geomorphology, Ecology and Management* (eds R.W.G. Carter, T.G.F. Curtis and M.J. Sheehy-Skeffington), pp. 189-199. Balkema, Rotterdam.
- Koerselman, W., Meuleman, A.F.M.** 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of applied ecology*. 33, 1441 -1450.
- Körner, C., Diemer, M.** 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*. 1:179-194.
- Lambers, H. & Poorter, H.** 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*. 23: 187-261.
- Larcher, W.** *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 2000. 531 p.
- Larocque, G.R.** 2002. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Ecol Model*. 148:213-232.
- Lauer, M.J., Pallardy, S.G., Blevins, D.G. & Randall, D.D.** (1989) Whole leaf carbon exchange characteristics of phosphate deficient soybeans (*Glycine max* L.). *Plant physiology*, 91, 848-854.
- Laurance, W.F., Albernaz, A.K.M., Costa, C.** 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? *Environmental Conservation* 28:305-311.
- Laurance, W.F., Delamônica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L., Lovejoy, T.E.** 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- Legendre, P. & Legendre, L.** 1998. *Numerical ecology*. Elsevier. 2 ed.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F.** 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLoS ONE* 10 (4): e0123741.
- Loustau, D., Ben Brahim, M., Gaudillére, J.P., Dreyer, E.** 1999. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. *Tree Physiol* 19:707-715.
- Makino, A. & Osmund, B.** 1991. Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning

- between chloroplast and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology* 96:355-362.
- Malhi, Y.** 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*. 100: 65-75.
- Malhi, Y., Gardner, T.A., Goldsmith, G.R., Silman M.R., Zelazowski P.** 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*. 39: 125-159.
- Marchiori, N.M.** 2012. Aspectos funcionais da floresta ombrófila densa montana, PESH: estrutura, biomassa aérea, uso de nitrogênio e fotossíntese. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)
- Marchiori, N.M., Rocha, H.R., Tamashiro, J.Y., Aidar, M.P.M.** 2016. Composição da comunidade arbórea e biomassa aérea em uma Floresta Atlântica secundária, Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo Brasil. *Cerne*. 22 (4): 501-514.
- Martins SC.** 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Centro de Energia São Paulo, Piracicaba.
- Matson, P.A., Mc.Dowell, W.H., Townsend, A.R., Vitousek, P.M.** 1999. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biochemistry*, 46:67-83.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M.** 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 21 (4): 178-185.
- McIntyre, S.** 2008. The role of plant leaf attributes in linking land use to ecosystem function in temperate grassy vegetation.
- McGroddy, M.E., Daufresne, T. & Hedin, L.O.** (2004). Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390–2401.
- Meirelles-Filho, J.** 2004. O livro de ouro da Amazônia: mitos e verdades sobre a região mais cobiçada do planeta. Rio de Janeiro, Ediouro: 398 p.
- Melillo, J.M.; McGuire, A.D.; Kicklighter, D.W.; Moore, B.; Vorosmarty, C.J. & Schloss, A.L.** 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*: 363-234.
- Meziane, D., Shipley, B.** 1998. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment* 22: 447-459.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-85.
- Nunes-Neto, N. F., do Carmo, R. S., El-Hanil, C. N.** 2013. O conceito de função na ecologia contemporânea. *Rev. Filos.* 25 (36): 43–73.
- Oren, R.; Ellsworth, D.S.; Johnsen, K.H.; Phillips, N.; Ewers, B.E.; Maier, C.; Schäfer, K.V.R.; McCarthy, H.; Hendrey, G.; McNulty, S.G. & Katul, G.G.** 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub> enriched atmosphere. *Nature* 411:469–472.
- Padgurschi MD e CG, Pereira LD e S, Tamashiro JY, Joly CA.** 2011. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*, v. 11, n. 2, p. pp. 139-152.
- Peterson, A.G., Ball, J.T., Luo, Y., Field, C.B., Reich, P.B., Curtis, P.S., Griffin, K.L., Gunderson, C.A., Norby, R.J., Tissue, D.T., Forstreuter, M., Rey, A., Vogel, C.S.**1999. The photosynthesis–leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta-analysis. *Global Change Biol* 5:331–346.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C.** 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant Cell Environment*. 36 (2): 405-18.
- Pons, T.L., Van der Werf, A., Lambers, H.**1994. Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently low- and fast-growing species: possible explanations for observed differences. In: Roy J, Garnier E (eds). *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp 61–77.
- Poorter, H., A. Van der Werf.** 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences* (eds Lambers, H., Poorter , H., Van Vuuren, M.M.I). Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers, pp. 309–336.
- Poorter, H., Evans, J.R.** 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area. *Oecologia*. 116 : 26 – 37.

- Poorter, H., Remkes, C., Lambers, H.** 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant physiology*. (2): 621-7.
- Poorter, H., Jong, R.** 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*. 143: 163-176.
- Poorter, L. & Bongers, F.** 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rainforest species. *Ecology*. 87: 1733–1743.
- Rao, I.M., Terry, N.** 1995. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. IV. Changes with time following increased supply of phosphate to low-phosphate plants. *Plant Physiol* 107:1313–1321.
- Redente, E.F., Friedlander, J.E. & McLendon, T.** 1992. Response of early and late semiarid seral species to nitrogen and phosphorus gradients. *Plant and Soil*, 140, 127-135.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.** 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.
- Ribeiro, S.L.C.** 2013. Economia do nitrogênio em árvores tropicais. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Rissman, A.R., Lozier, L., Comendant, T., Kareiva, P., Kiesecker, J.M., Shaw, M.R., Merenlender, A.M.** 2007. Conservation easements: Biodiversity, protection and private use. *Conservation Biology*. 21: 709 – 718.
- Reich, P.B.** 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 102, 275–301.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D.** 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reich, P.B., Kloeppel, B.D., Ellsworth, D.S., Walters, M.B.** 1995. Different photosynthesis–nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104:24–30.
- Reich, P.B., Oleksyn, J.** 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:11001–11006.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Wright, I.J.** 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: across-biome analysis of 314 species. *Oecologia*. Volume 160, Issue 2, pp 207–212

- Reich, P.B., Schoettle, A.W.** 1988. Role of phosphorus and nitrogen in photosynthetic and whole plant carbon gain and nutrient use efficiency in eastern white pine. *Oecologia* 77:25–33.
- Reich, P.B., Walters, M.B.** 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*. 97:73–81
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S.** 1991. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell & Environment*. 14 (3), 251-259.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S.** 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365–392.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S.** 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: Patterns among species and communities. *Oecologia*. 97:62-72.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S.** 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 94: 13730–13734.
- Richardson, S.J., Peltzer, D.A., Allen, R.B., McGlone, M.S., Parfitt, R.L.** 2004 Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia* 139:267–276
- Ripullone, F., Grassi, G., Lauteri, M., Borghetti, M.** 2003. Photosynthesis nitrogen relationships: interpretation of different patterns between *Pseudotsuga menziesii* and *Populus x eueoamericana* in a mini-stand experiment. *Tree Physiol* 23:137–144.
- Sage, R.F., Percy, R.W.** 1987. The nitrogen use efficiency of C3 and C4 plants II. leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chemopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol* 84:959–963.
- Schroth, G., Elias, M. E. A., Uguen, K., Seixar, R., Zech, W.** 2001. Nutrient fluxes in rainfall, throughfall and stemflow in tree-based and use systems and spontaneous tree vegetation of Central Amazônia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 87:37-49.
- Shaver GR, Melillo JM** (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology* 65:1491-1510.

- Shipley, B.** 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology* 9: 312-319.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J.** 2000. The functional coordination of leaf morphology and gas exchange in 40 wetland plant species. *Ecoscience* 7: 183 - 194.
- Shipley, B., Vu, T.T.** 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytol.* 153: 359-364.
- Sivak, M.N. & Walker, D.A.** (1986) Photosynthesis in vivo can be limited by phosphate supply. *New Phytologist*, 102, 499–512.
- SOS Mata Atlântica/INPE.** 2016. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2015 e 2016.
- Steffen, W. Grinevald, J. Crutzen, P. McNeill, J.** 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. A.369*: 842-867.
- Sterner, R.W, Elser, J.J.** 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton.
- Tabarelli, M., Gascon, C.** 2004. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade.* 1 (1): 181 – 188.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C.A.** 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M., Bedê, L.C.** 2005. Desafios e oportunidades para conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade.* 1 (1): 132-138.
- Tabarelli, M.; Villani, J.P.; Mantovani, W.** 1993. Aspectos da sucessão secundária em trecho da floresta atlântica no parque Estadual da Serra do mar, SP. *Rev. IF.* 5(1): 99-112.
- Tabarelli, M. Villani, J.P.; Mantovani, W.** 1994. Estudo comparativo da vegetação de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virgínia/SP. *Rev. IF.* 6(1):1-11.
- Takashima,T., Hikosaka, k & Hirose,T.** 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. 27: 1047–1054.

- Thomas, D.S., Montagu, K.D., Conroy, J.P.:** Leaf inorganic phosphorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. – For. Ecol. Manag. 223: 267-274, 2006.
- Thornton, P.K., Jones, P.G., Alagarswamy, G., Andresen, J. 2009.** Spatial variation of crop yield response to climate change in East Africa. *Global environment change*, 19: 54-65.
- Tilman, D. (1985)** The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*, 125, 827-852
- Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Asner, G. & Bustamante, M.M.C. 2007.** Controls of foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88, 107–118.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., & Lima, J.C.A. 1991.** Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal, Rio de Janeiro. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE. 123 p.
- Veríssimo, A., Barreto, P., Tarifa, R., Uhl, C. 1995.** Extraction of a high-value natural resource in Amazonia: the case of mahogany. *Forest Ecology and Management* 72: 39-60.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007** Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892
- Vitousek, P.M. 1984.** Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285–298.
- Vitousek, P.M. & Howarth, R.W. 1991** Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87-115.
- Vitousek, P.M., Sanford Jr, R.L. 1986.** Nutrient cycling in moist tropical forest. *American Review Ecological Systems*, 17: 137-167.
- Walker, T.W., Syers, J.K. 1976.** The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15:1–19.
- Weier, E., A. Van der Werf, Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O. 1999.** Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609-620.
- Westbeek, H.M.H., Pons, T.L., Cambridge, M.L., Atkin, O.K. 1999.** Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species. *Oecologia* 120:19–26.

- Westoby, M.** 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213-227.
- Whitehead, D., Boelman, N.T., Turnbull, M.H., Griyn, K.L., Tissue, D.T., Barbour, M.M., Hunt, J.E., Richardson, S.J., Peltzer, D.A.** 2005. Photosynthesis and reflectance indices for rainforest species in ecosystems undergoing progression and retrogression along a soil fertility chronosequence in New Zealand. *Oecologia* 144:233–244.
- Wilson, P., Thompson, K., Hodgson, J.** 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B.** 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Boners, F.; Cavendar-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P.K.; Gulias.J.; Hikosaka, K.; Lamont, B.B.; Lee, T.; Lee,B.; Lusk, C.; Mid Gley, J.J.; Navas, M-L.; Niinemets, Ü.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Piankov, V.I.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker,M.G.; Veneklaas, E.J.&Villar, R.** 2004.The leaf economics spectrum worldwide. *Nature* 428:821-827.
- Zhu, S.D., Song, J.J., Li, R.H., Ye, Q.** 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell & Environment.* 36: 879– 891.