

HELOISA BORTOLIN BRUNO

Aspectos funcionais do conteúdo de lignina foliar em árvores da Mata Atlântica-SP

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

2018

HELOISA BORTOLIN BRUNO

Aspectos funcionais do conteúdo de lignina foliar em árvores da Mata Atlântica-SP

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

2018

HELOISA BORTOLIN BRUNO

Aspectos funcionais do conteúdo de lignina foliar em árvores da Mata Atlântica-SP

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

2018

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

B894a	Bruno, Heloisa Bortolin Aspectos funcionais do conteúdo de lignina foliar em árvores da Mata Atlântica-SP / Heloisa Bortolin Bruno -- São Paulo, 2018. 101 p.; il. Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2018. Bibliografia. 1. Lignina. 2. Ecofisiologia. 3. Características funcionais. I. Título CDU: 581.526.422.2
-------	---

*Dedico esta, bem como todas as minhas demais conquistas,
a minha amada família.*

*“Quem um dia irá dizer que existe razão nas coisas feitas pelo coração?
E quem irá dizer que não existe razão?”*

Renato Russo.

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 técnica, e pude crescer e amadurecer durante todo esse período.

Ao meu orientador, Dr. Marcos Aidar, que acreditou e confiou em meu trabalho, como técnica e como mestranda, sempre incentivando meu crescimento profissional e acadêmico durante toda essa trajetória que estivemos juntos. Ao professor Igor Cesarino, que abriu as portas do seu laboratório da USP e me ensinou muito sobre a tão querida lignina.

Aos amigos de campo, do cotidiano, que estiveram presentes nos momentos difíceis, mas que também participaram de toda alegria que esse trabalho propiciou: Fábio, Josiane, Vitor, Deroila e Maraba. Agradeço pela paciência, pelo apoio e pelas risadas, vocês foram essenciais.

Ao Leonardo e Lucas por todas as discussões e ensinamentos que ajudaram (e muito!) a escrita desse trabalho; a Dra. Nídia Marchiori, por todas as conversas (mesmo que muitas vezes não pessoalmente). Devo a vocês grande parte da minha formação científica.

Também agradeço ao Renato (Pezão), pelo transporte de todos os campos, pela imensa experiência de trabalho de campo, apoio logístico e companheirismo.

Ao Núcleo Santa Virgínia (NSV), onde tive o privilégio de desenvolver esta pesquisa. Aos funcionários do NSV, em especial ao Vagner, que colaborou praticamente em toda a coleta de material desse projeto.

Agradeço, por fim, aos meus pais Artur e Solange, que me ensinaram e ajudaram a lutar pelos meus objetivos e a acreditar neles independente das dificuldades, sempre tornando tudo possível com muito esforço e dedicação. Obrigada a toda minha família, minha amiga Marcela e ao meu namorado Felipe, que sempre me incentivaram e me ajudaram a continuar na caminhada. Amo todos vocês!

RESUMO

O processo de fragmentação vem promovendo grande degradação do bioma Mata Atlântica, considerado extremamente ameaçado. Florestas são intensamente convertidas em áreas voltadas para uso antrópico, levando a intensa fragmentação que, entre outros efeitos, altera sua composição de espécies e funcionamento dos ecossistemas. A compreensão das condições das florestas em múltiplas escalas ecológicas e do estágio sucessional das mesmas é uma condição básica para que políticas de conservação e manejo sejam executadas e priorizadas com sucesso. As estratégias de uso de recursos, que favorecem a sobrevivência e perpetuação da espécie, são componentes fundamentais no estabelecimento das florestas em diferentes níveis de perturbação. Nesse contexto, uma abordagem de características funcionais- que relacione o papel da estrutura foliar, como da lignina, com a fotossíntese e o teor de nutrientes- pode ajudar a compreender as estratégias das espécies ligadas a diferentes níveis de perturbação. Com o objetivo de caracterizar as estratégias funcionais apresentadas pelas espécies arbóreas da Mata Atlântica, foram amostradas espécies que compõem 70% da área basal de florestas contínuas (maduras, FM e secundárias, FS), na região do Parque Estadual Serra do Mar, e fragmentos de florestas distribuídos ao longo do transecto São Luis do Paraitinga-Taubaté. Cada espécie selecionada foi amostrada através de três indivíduos, com duas folhas cada, para os seguintes parâmetros: Conteúdo de lignina (LIG), Área foliar específica (AFE), Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), Assimilação de carbono com luminosidade saturante (Asat) e Conteúdo de C foliar (C) e N foliar (N). Dessa forma, foi testado se (1) as características funcionais estruturais- LIG, AFE, CSMF- Asat e conteúdo de nutrientes variam nas duas áreas florestais estudadas; (2) se as correlações observadas entre os parâmetros caracterizam os extremos aquisitivo e conservativo ao longo de um eixo econômico foliar e (3) como as florestas (contínuas e fragmentadas) se caracterizam nessas estratégias funcionais no âmbito do Espectro Econômico Foliar (EEF). As diferenças entre FM e FS foram confirmadas, com FM apresentando maiores valores de LIG, CMSF e C foliar, devido à presença de espécies mais tardias. Nas áreas fragmentadas, foi observada variação parcial das características funcionais, não havendo um padrão nessas mudanças, assim como não houve diferença entre a borda e interior dos mesmos.

As correlações em ambas as áreas foram positivas entre Asat, N e AFE e entre LIG, CMSF e C e negativas quando associadas entre si, indicando estratégias opostas em relação ao uso de recursos disponíveis. Na escala das espécies foi possível observar a FM no eixo conservativo e a FS no eixo aquisitivo ao longo do EEF. Nos fragmentos só foi possível notar a diferença de estratégias das espécies quando analisadas em grupos de sucessão ecológica, e como o esperado, a maioria das espécies secundárias tardias permaneceram ao longo das estratégias conservativas, com altos valores de LIG e CMSF. Por fim, estudos que caracterizam respostas ecofisiológicas, em especial sob a ótica da estrutura foliar e seus determinantes, em diferentes tipos de áreas ambientais são essenciais para o desenvolvimento de ferramentas para conservação das florestas tropicais, como a Mata Atlântica.

Palavras-chave: Lignina; Características foliares; Espectro econômico foliar; Mata Atlântica.

ABSTRACT

The process of fragmentation has promoted great degradation of the Atlantic Forest biome, considered extremely threatened. Forests are intensely converted into areas for anthropic use, leading to intense fragmentation that, among other effects, changes their species composition and ecosystem functioning. Understanding forest conditions at multiple ecological scales and their successional stages is a basic condition for successful conservation and management policies to be implemented and prioritized. Resource use strategies, which favor the survival and perpetuation of the species, are fundamental components in the establishment of forests at different levels of disturbance. In this context, a functional traits approach - which relates the role of leaf structure, such as lignin, to photosynthesis and nutrient content - may help to understand the strategies of species linked to different levels of disturbance. In order to characterize the functional strategies presented by the Atlantic Forest tree species, we sampled 70% of the basal area of continuous forests (mature, FM and secondary, FS) in the Parque Estadual Serra do Mar region, and fragments of forests distributed along the São Luis do Paraitinga-Taubaté cities transect. Each species selected was sampled through three individuals, with two leaves each, for the following parameters: Lignin content, Specific leaf area (AFE), Leaf dry matter content (CMSF), Carbon assimilation with saturating light (Asat) and Foliar C and N content. Thus, it was tested if (1) the structural-functional characteristics as foliar lignin, AFE, CMSF-Asat and nutrient content vary in the two forest areas studied; (2) if the observed correlations between the parameters characterize the acquisitive and conservative extremes along a leaf economical axis, and (3) how forests (continuous and fragmented) are characterized in these functional strategies within the EEf (Leaf economic spectrum). The differences between FM and FS were confirmed, with FM presenting higher values of Lignin, CMSF and C foliar, due to the presence of later species. In fragmented areas, partial variation of CF was observed, but no ecological explanation, as there was any difference between the border and the interior of the same. Correlations in both areas were positive between Asat, N and AFE and between lignin content, CMSF and C and negative when associated with each other, indicating opposite strategies regarding the use of available resources. In the species scale it was

possible to observe FM in the conservative axis and FS in the acquisition axis along the EEF. In the fragments it was only possible to note the difference in the strategies of the species when analyzed in groups of ecological succession, and as expected, most of the late secondary species remained along conservative strategies, with high LIG and CMSF values. Finally, studies that characterize ecophysiological responses, especially from the standpoint of leaf structure and its determinants, in different types of environmental areas are essential for the development of tools for the conservation of tropical forests, such as the Atlantic Forest.

Key words: *Lignin; functional traits; leaf economic spectrum; Atlantic Forest.*

LISTA DE ABREVIATURAS

ABR – Área basal relativa

ACP – Análise de componentes principais

AF – Área foliar

AFE – Área foliar específica

Asat – Fotossíntese saturada de luz

C – Carbono

C:N – Razão carbono nitrogênio

CMSF – Conteúdo de matéria seca foliar

CS – Classificação sucessional

CWM – Média ponderada para comunidade (do inglês, *community weighted mean*)

CWR – Resíduo de parede celular (do inglês, *cell wall residue*)

EEF – Espectro da economia foliar

FES – Floresta Estacional Semidecidual

FM – Floresta Madura

FOD – Floresta Ombrófila Densa

FODM – Floresta Ombrófila Densa Montana

FS – Floresta Secundária

GC – Grande conectado

GI – Grande isolado

LIG- Conteúdo de lignina

MA – Mata Atlântica

MFE – Massa foliar específica

MS – Massa seca

MT – Massa túrgida

N – Nitrogênio

N70 – Número de espécies que compõem 70% da área basal

NSV – Núcleo Santa Virgínia

PC – Pequeno conectado

PESM – Parque Estadual Serra do Mar

PI – Pequeno isolado

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)20

Figura 2. Características funcionais (functional traits) relacionadas com o espectro econômico da folha. A folha do lado de “retorno lento” do espectro (esquerdo) é de *Ocotea* sp (Lauraceae), espécie secundária tardia na sucessão florestal; A folha do lado de “retorno rápido” do espectro (direita) é de *Cecropia* sp (Urticaceae), espécie pioneira na sucessão florestal. (Adaptado de Royer 2008)27

Figura 3. Uma visão geral da distribuição de lignina, biossíntese e estrutura. (Bonawitz, & Chapple, 2010)30

Figura 4. Localização da área de trabalho no nordeste do Estado de São Paulo e o transecto ECOFOR (Joly, 2013). Áreas de floresta contínua estão localizadas no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), na extrema direita do transecto (Floresta) e áreas de fragmentos florestais se distribuem ao longo do Vale do Paraíba (especificamente, da região de São Luís do Paraitinga até a região Taubaté)38

Figura 5. Flutuações anuais do balanço hídrico no estado de São Paulo. Caixa preta representa o contínuo climático que vai do PESH (azul escuro, área sem período seco com excedentes de chuvas ao longo do ano) até as proximidades de Taubaté (amarelo-área com período crítico associada a maior sazonalidade). Adaptado de Monteiro (1971)39

Figura 6. Média da precipitação (mm) e temperatura (0C) mensal para os municípios da região de estudo: PESM (Ubatuba/São Luis do Paraitinga) e fragmentos (distribuídos nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté). Dados em relação à média para 15 anos. Fonte: Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura (CEPAGRI).....40

Figura 7. Precipitação média anual para os municípios da região de estudo: PESM (Ubatuba/São Luis do Paraitinga)- manchas vermelhas e fragmentos (distribuídos nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté)- manchas vermelhas. Dados em relação à média de 1977-20040

Figura 8. Temperatura média e precipitação média mensal no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, município de São Luis do Paraitinga. Dados em relação à média para 3 anos (Joly et al., 2012)41

Figura 9. Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados em FM e FS padronizados por Z valor, sendo (A) raiz LIG, (B) log AFE, (C) CMSF, (D) log Asat, (E) log C, (F) log N (G) log C:N50

Figura 10. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Área foliar específica (AFE, m^2/g), e o efeito fixo Lignina (LIG, mg/mg), transformados em $\log_{10}$. Quadrados brancos, indivíduos da FS e quadrados pretos, indivíduos da FM56

Figura 11. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Conteúdo de massa seca foliar (CMSF, g/g), e o efeito fixo Lignina (Lig, mg/mg), transformados em $\log_{10}$. Quadrados pretos, indivíduos da FM e quadrados brancos, indivíduos da FS57

Figura 12. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 73,1 % da variabilidade dos dados. Quadrados pretos, espécies da floresta madura (FM); quadrados vermelhos, espécies de floresta secundária (FS). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF,

conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.....59

Figura 13. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 98,9% da variabilidade dos dados. Quadrados pretos, floresta madura (FM) e quadrados vermelhos, floresta secundária (FS). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.....61

Figura 14. Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados nos fragmentos, padronizados por Z valor, sendo (A) raiz LIG, (B) log AFE, (C) CMSF, (D) log Asat, (E) log C, (F) log N e (G) log C:N64

Figura 15. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Teor de N foliar (CMSF, g/g) e o efeito fixo Lignina (Lig, mg/mg), transformados em log₁₀. Círculos pretos, indivíduos do grupo GI; círculos brancos, indivíduos do grupo GC; triângulos pretos, indivíduos do grupo PI e triângulos brancos, indivíduos do grupo PC70

Figura 16. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Conteúdo de massa seca foliar (CMSF, g/g), e o efeito fixo Lignina (LIG, mg/mg), transformados em log₁₀. Círculos pretos, indivíduos do grupo GI; círculos brancos, indivíduos do grupo GC; triângulos pretos, indivíduos do grupo PI e triângulos brancos, indivíduos do grupo PC71

Figura 17. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 75% da variabilidade dos dados. Círculos pretos, espécies do grupo GI; círculos brancos, espécies do grupo GC; triângulos pretos, espécies do grupo PI; triângulos brancos, espécies do grupo PC. LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca

foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.....72

Figura 18. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 75% da variabilidade dos dados. Pontos pretos, espécies secundárias iniciais; pontos laranja, espécies secundárias tardias. LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.....73

Figura 19. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 85,9% da variabilidade dos dados. Círculos pretos, comunidades de fragmentos da borda (b, **borda**) e círculos amarelos, comunidades de fragmentos do interior (i, **interior**). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.....75

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Informações sobre as áreas de estudo e abreviaturas adotadas. N70, número de espécies que compõem 70% da área basal total. Levantamento de florística e fitosociologia: FM (Joly et al, 2012); FS (Marchiori et al., 2015) e fragmentos (Gomes & Rochelle, dados não publicados), sendo b, borda; i, interior; GI, grande isolado; GC, grande conectado; PI, pequeno isolado e PC, pequeno conectado44

Tabela 2. Características funcionais, abreviação, unidades e transformações adotadas48

Tabela 3. Média e Desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para as florestas do PESM. Abreviatura das características e valores por indivíduo transformados de acordo com a Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste post hoc Tukey ($p < 0,05$)52

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Pearson (rp) entre as características funcionais das espécies. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ e $p < 0,001$ ***. Correlações não significativas foram omitidas (-). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar. Dados transformados em log54

Tabela 5. Média e Desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para os grupos GI, GC, PI e PC dos fragmentos. Abreviatura das características e valores por indivíduo transformados de acordo com a Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste post hoc Tukey ($p < 0,05$)66

Tabela 6. Média e Desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para os grupos Borda e Interior dos fragmentos. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste post hoc Tukey ($p < 0,05$)67

Tabela 7. Coeficientes de correlação de Pearson (rp) entre as características funcionais das espécies. $p < 0,001$ ***. Correlações não significativas foram omitidas (-). LIG,

conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar. Dados transformados em log68

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
Lista de Abreviaturas.....	x
Lista de Figuras.....	xi
Lista de Tabelas.....	xv
1. Introdução.....	19
1.1. Mata Atlântica: Floresta Tropical.....	19
1.2. Fragmentação de paisagens e sucessão secundária.....	22
1.3. Características funcionais dentro do espectro de economia foliar.....	24
a. A relevância das características funcionais.....	24
b. O espectro da economia foliar.....	26
1.4. Parâmetros estruturais: Área foliar específica e Conteúdo de Matéria Seca Foliar.....	27
1.5. Lignina e sua relação com a folha.....	28
a. Características gerais.....	28
b. Processo de lignificação.....	29
c. Lignina e características estruturais da folha.....	30
1.6. Assimilação fotossintética saturada.....	31
1.7. Minerais – Carbono e Nitrogênio.....	32
a. Razão C:N.....	34
1.8. Justificativa do trabalho.....	35
2. Objetivos.....	36
2.1. Objetivos Gerais.....	36
2.2. Objetivos Específicos.....	37
3. Material e Métodos.....	38
3.1. Áreas de estudo.....	38
a. Floresta Ombrófila Densa Montana – PESM.....	41
b. Fragmentos florestais de FOD em transição para FES.....	43
3.2. Seleção e coleta dos indivíduos.....	44
3.3. Determinação das características funcionais.....	45
a. Assimilação fotossintética saturada.....	45
b. Características estruturais.....	46

c. Teor de C e N.....	46
d. Quantificação de lignina.....	46
3.4. Análise dos dados.....	47
4. Resultados e Discussão do PESM.....	49
4.1. Amplitude e distribuição dos dados.....	49
4.2. Características funcionais dos indivíduos.....	51
a. Análise de variância.....	51
b. Correlações e Regressões.....	53
4.3. Características funcionais das espécies.....	58
a. Análise de componentes principais (ACP).....	58
4.4. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM).....	60
5. Conclusão.....	62
6. Resultados e Discussão dos Fragmentos.....	63
6.1. Amplitude e distribuição dos dados.....	63
6.2. Características funcionais dos indivíduos.....	65
a. Análise de variância.....	65
b. Correlações e Regressões.....	68
6.3. Características funcionais das espécies.....	71
a. Análise de componentes principais (ACP).....	71
6.4. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM).....	74
7. Conclusão.....	76
8. Considerações finais.....	77
9. Referências bibliográficas.....	78
10. Anexo.....	92

1. Introdução

1.1. Mata Atlântica: Floresta Tropical

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, apresentam um papel essencial na regulação do clima e dos ciclos biogeoquímicos por meio das trocas de energia, água, carbono e nutrientes, promovendo a ligação e interação entre atmosfera, biosfera e litosfera (Malhi et al. 2012). Nos últimos anos, muitas florestas tropicais vêm sendo transformadas em paisagens modificadas pelo homem. Essas fortes pressões de impactos antrópicos sob as florestas são as principais marcas do Antropoceno – possível nova era geológica que tem início na Revolução Industrial (sec. XIX) em que as atividades do homem começam a mudar significativamente o funcionamento dos biomas terrestres (Steffen et al., 2011). Essas atividades estão ligadas a fatores como corte de madeira, aumento de incêndios florestais, monoculturas de espécies exóticas, mineração, expansão da agricultura e pasto (Malhi et al., 2014) e uma das grandes preocupações dessas modificações é a perda de habitat, que leva a perda de biodiversidade e, uma possível extinção em massa (Laurence et al., 2012; Dent & Wright, 2009).

Dentre as florestas tropicais, no Brasil a Mata Atlântica é uma grande representante do paradigma das florestas modificadas pelo homem, sendo a segunda maior floresta do continente americano e mais antiga floresta brasileira, sendo que no passado chegou a cobrir cerca de 150 milhões de ha (Tabarelli et al., 2005), se estendendo ao longo de 17 estados (Figura 1). Além disso, a Mata Atlântica oferece diversos recursos econômicos como alimentos e matérias-primas (Colombo & Joly, 2010), garante a manutenção de reservas hídricas que abastecem de água a maior parte da população do país (Rosado, 2011), hidrelétricas (<http://www.itaipu.gov.br>) e proporciona áreas de recreação em regiões urbanas (Joly et al., 2014).

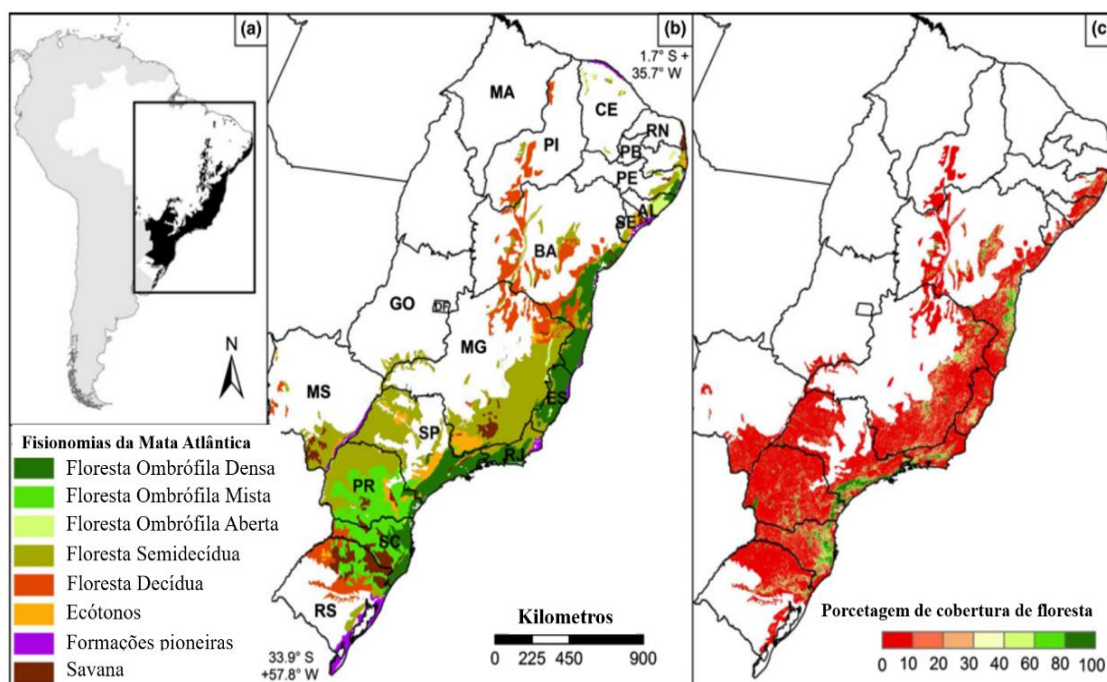


Figura 1. Distribuição espacial do domínio Mata Atlântica (a), as principais fisionomias das vegetações que o compõem (b) e a cobertura de floresta restante (Ribeiro et al., 2009), representadas em células de 256 ha (c). Abreviações dos estados brasileiros em (b): MA, Maranhão; PI, Piauí; CE, Ceará; 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).

Classificada por Myers et al. (2000) entre os cinco maiores *hotspots* mundiais de biodiversidade em função da sua alta riqueza de espécies, associada a alto endemismo e baixa fração de cobertura original remanescente (de 8 a 16%, dependendo se fragmentos remanescentes e florestas secundárias estão incluídos) (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE, 2016), atribuindo-lhe assim enorme valor de conservação. Este cenário é resultado do histórico de desmatamento associado a importantes ciclos econômicos do país, como da cana de açúcar no Nordeste (sec. XVII), do café no Sudeste (sec. XVIII e XIX), do cacau na Bahia (séc. XIX e XX) e também pelas ocupações urbanas - onde vivem 70% da população brasileira - e sua expansão nas últimas décadas. Atualmente esse padrão é refletido em uma ocupação demográfica desenfreada, sendo que mais da metade dos municípios brasileiros localizam-se em regiões que pertenciam à Mata

Atlântica original. Aproximadamente 108 milhões de pessoas habitam locais que estão sobre influência direta ou indireta dessa floresta (Tabarelli et al., 2005). Como resultado, a Mata Atlântica passa a ser um mosaico de habitats modificados, composto por monoculturas de espécies exóticas, como *Pinus* e *Eucalyptus* (Fonseca et al. 2009); muitos fragmentos pequenos, com efeito de borda e níveis de perturbação variáveis (Ribeiro et al., 2009); florestas secundárias formadas a partir da regeneração de terras agrícolas e pastos abandonados; e poucas áreas remanescentes de florestas mais desenvolvidas, que configuram habitats cruciais para conservação da biodiversidade (Joly et al. 2014).

O Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), criado em 1977, concentra a maior área preservada e contínua destinada à conservação da Mata Atlântica do Brasil, possuindo 315 mil ha distribuídos ao longo da costa do estado de São Paulo. O PESM é representado pela fisionomia denominada Floresta Ombrófila Densa (Joly et al. 1999), a qual se divide conforme variam as espécies que compõem a topografia da região (Veloso et al. 1991). As regiões com terrenos mais baixos foram fortemente impactadas, devido à vulnerabilidade para conversão de florestas em terras agrícolas e pastos abandonados em áreas urbanas, o que acabou resultando em menos de 10% da extensão original das florestas situadas a 200-800 metros acima do nível do mar (Tabarelli et al., 2005). Diante disso, mais de 80% da área de remanescentes florestais possuem menos que 50 ha (Ribeiro et al., 2009) e importantes serviços ecossistêmicos, como o fornecimento de água para aproximadamente 75% da população brasileira, estão sendo ameaçados (Joly et al., 2014).

Portanto, podemos notar que a região da Mata Atlântica, sobretudo a Floresta Ombrófila Densa, apresenta uma floresta altamente endêmica e diversa, tanto em riqueza de espécies, quanto diversidade funcional, com poucas áreas preservadas e muitas outras áreas de fragmentos florestais. A fragmentação das florestas tropicais é uma das maiores ameaças à biodiversidade global, entretanto pouco é conhecido sobre como os atributos biológicos e funcionais das comunidades vegetais respondem a fragmentação, sendo estes, portanto, aspectos críticos para avaliação dos seus efeitos de longo prazo e o valor biológico da conservação de fragmentos florestais. Estudos mais sólidos sobre as respostas ecofisiológicas das espécies frente a um cenário de constantes modificações

criadas pela ação antrópica, e suas possíveis implicações na composição, estruturação e funcionamento da comunidade, poderão trazer uma maior capacidade de compreender e prever ações futuras, assim como embasar políticas de conservação mais efetivas para essas regiões.

1.2. Fragmentação de paisagens e sucessão secundária

A fragmentação das florestas tropicais no antropoceno é uma das maiores ameaças à biodiversidade global, entretanto pouco é conhecido sobre como os atributos biológicos e funcionais das comunidades vegetais respondem à fragmentação, sendo estes, portanto, aspectos críticos para avaliação dos seus efeitos de longo prazo e o valor biológico da conservação de fragmentos florestais. Essas perturbações têm causado mudanças drásticas na abundância de espécies como o empobrecimento da composição de espécies arbóreas em trechos da Mata Atlântica, afetados pelo efeito de borda – como, aumento da incidência de luz e da temperatura, diminuição da umidade do ar, turbulência pelo vento, alto déficit de pressão de vapor e baixa capacidade de retenção de água no solo (Camargo & Kapos, 1995, Oliveira et al., 2004, Cotler & Ortega-Larrocea, 2006) – e a dominância de determinadas espécies sobre outras (Joly et al., 2014; Farah et al., 2014; Oliveira et al., 2008; Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000), o que leva a diversidade funcional reduzida (Lopes et al., 2009), perda de informação filogenética (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Santos et al., 2010), dessecação do habitat e limitação da dispersão de sementes (Melo et al., 2013; Oliveira et al., 2008; Cardoso da Silva & Tabarelli, 2000).

Em paisagens fragmentadas, tanto o tamanho dos remanescentes florestais, (relacionado com a probabilidade de extinções locais), como também a conectividade entre remanescentes (relacionada à probabilidade de (re)colonização), são fatores que influenciam a persistência das espécies (Hanski & Gilpin, 1997). A conectividade é uma medida de fluxo de organismos ou genes entre as unidades de uma paisagem, podendo apresentar aspectos estruturais e funcionais (Wiens et al., 1997). Estruturalmente a conectividade faz a configuração espacial dos remanescentes de habitat e é influenciada pela distância entre as manchas, permeabilidade da matriz de ambientes alterados do entorno e presença e densidade de corredores (Beier & Noss, 1998). Já a conectividade

funcional não depende unicamente da estrutura, composição e configuração da paisagem, ela depende também da interação desses aspectos com as características biológicas das espécies (Taylor et al., 1993).

Além dos efeitos da fragmentação e do desflorestamento, a MA está ameaçada pelas mudanças climáticas, que poderão modificar consideravelmente as condições abióticas de sobrevivência das espécies (Souza et al., 2011; Colombo & Joly, 2010). Há fortes evidências de que a biodiversidade e os processos ecológicos são afetados pelas alterações globais, levando a impactos sobre a regulação de importantes serviços ecossistêmicos (Garibaldi et al., 2013; Ricketts et al., 2008). Para determinar a possibilidade de uma espécie vegetal ocorrer em certo ambiente, devem-se considerar suas características intrínsecas e a forma como tal espécie responde à variação dos fatores ambientais, o que muda de acordo com o estágio sucessional ou intensidade do impacto antrópico no qual essa espécie se insere (Whitmore, 1996). Características ambientais diferenciadas, principalmente pela disponibilidade de luz, nutrientes no solo e competição, determinam a ocupação de espécies com características ecofisiológicas distintas que podem ser então consideradas como grupos funcionais em termos de estratégias de regeneração.

A sucessão ecológica é um mecanismo de desenvolvimento e auto-organização da comunidade (ou do ecossistema), conduzindo-se da simplicidade para a complexidade organizacional, de formas de vida mais simples para mais complexas e diversificadas (Budowski, 1963, 1965; Bazzaz & Pickett, 1980; Finegan, 1984). Ao longo da sucessão em florestas, as espécies vegetais se ordenam no espaço e no tempo, no qual as espécies iniciais que colonizam áreas após algum distúrbio natural ou de origem antrópica são denominadas de pioneiras (P). Estas espécies são substituídas pelas secundárias iniciais (Si) e que por sua vez são substituídas pelas espécies secundárias tardias (St) (Aidar et al., 2003).

Em comparação a uma floresta avançada (madura) e analisando o processo de fragmentação, as espécies especialistas (tardias) por serem mais sensíveis a perturbações, sofrem uma forte redução no tamanho das populações - um dos efeitos primários trazidos por esse evento (Bierregaard et al., 2001) - e são tipicamente substituídas por espécies generalistas, levando a perda de riqueza, mudança na estrutura das comunidades e intensa degradação dos remanescentes

florestais (Lopes et al., 2009; Tabarelli et al., 2010). Já em florestas secundárias-que são regeneradas a partir de uma área onde a floresta foi removida parcial ou totalmente para algum tipo de uso- alguns atributos como a riqueza de espécies, podem chegar a padrões semelhantes aos de uma floresta madura em poucos anos, no entanto, a diversidade funcional (i.e., interações tróficas e dispersão de sementes), podem demorar centenas de anos (Dunn, 2014).

Esse processo denominado “secundarização” altera a estrutura da comunidade e o funcionamento do ecossistema, levando a homogeneização biótica através da diminuição da diversidade funcional com uma dominância de espécies ecologicamente muito semelhantes (Joly et al. 2014). As diferenças expressivas observadas nos microambientes dos diferentes estágios sucessionais esclarecem sobre os mecanismos ecofisiológicos que permitem as espécies se estabelecerem e persistirem nas florestas secundárias e fragmentos de diferentes idades e estados de conservação (Pineda-Garcia *et al.*, 2013), podendo fornecer orientações para manejo e regeneração de florestas (McGill et al., 2006).

1.3. Características funcionais dentro do espectro de economia foliar

a. A relevância das características funcionais

Na Ecologia Contemporânea intensificaram-se temas de pesquisas vinculados à biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas devido às fortes influências antrópicas e mudanças ambientais (Nunes-Net et al., 2013). Diante esse contexto ambiental que afeta a estrutura e o desempenho nas florestas, foram desenvolvidas ferramentas de predição afim de melhor entender como as alterações influenciam o funcionamento do ecossistema e de como as plantas poderão responder a estas alterações. O funcionamento do ecossistema pode ser avaliado através dos aspectos funcionais da diversidade, incluindo a riqueza e uniformidade, que coletivamente permitem determinar a amplitude e distribuição das características funcionais das espécies que compõem a comunidade (Magnago et al., 2014).

A existência de uma grande diversidade ecofisiológica e funcional entre as espécies arbóreas e sua ampla conciliação com as condições climáticas e ambientais em escala local, regional e global fez com que o conceito de que as

características ecofisiológicas das plantas contribuem para a adaptação às circunstâncias locais (Ackerly et al., 2000). O papel da ecofisiologia é de extrema importância, pois une fatores associados à funcionalidade (fisiologia, bioquímica, etc.) às consequências ecológicas, que podem ser extrapolados para níveis de comunidades e até mesmo para ecossistemas.

Nesse âmbito, o uso de características funcionais - isso é, propriedade mensurável e bem definida de um organismo, geralmente medida no indivíduo e comparada entre espécies, que influencia seu desempenho (McGill et al., 2006 ou Violle et al. 2007) - ao longo de gradientes ambientais, tem sido uma abordagem amplamente utilizada, pois a ênfase em relações funcionais entre variáveis quantitativas resulta em padrões mais abrangentes e, como consequência, maior poder de previsão sobre os efeitos das alterações bióticas e abióticas sobre as comunidades vegetais (Westoby & Wright, 2006). Ainda, as características funcionais são indicadores de estratégias ecológicas que se relacionam no âmbito de espectros econômicos multivariados (Wright et al., 2004) e a funcionalidade de um ecossistema pode ser avaliada através da análise de características foliares, uma vez que os processos que modulam o grau de resposta de uma planta em escala foliar podem ser excedidos para níveis ecológicos mais elevados. Assim, parâmetros funcionais de uma folha estão diretamente relacionados à sua composição química, morfologia e balanço de energia (Roderick et al., 1999).

Ao nível de indivíduo, parece haver um direcionamento evolutivo causado por limitações de recursos, que privilegiam algumas dessas características em detrimento de outras e vice-versa (*trade-off*; expressão que designa uma demanda conflitante em relação a um investimento de recursos).

As diferenças expressivas, observadas nos microambientes dos diferentes estágios sucessionais, levantam questões acerca das características funcionais que permitem as espécies se estabelecerem e persistirem nas florestas secundárias, em fragmentos de diferentes idades e estados de conservação (Pineda-Garcia et al., 2013). Portanto, o mapeamento de características morfológicas e fisiológicas através da análise de desempenho das comunidades permite uma conexão com uma visão mais fundamentada no ecossistema e uma maior extensão em relação à estruturação da comunidade, estrutura filogenética e evolução da característica (McGill et al., 2006).

b. O espectro da economia foliar

Entender como os atributos funcionais das espécies variam entre si ao longo do espaço e tempo é essencial para uma melhor compreensão sobre as diferentes estratégias no uso dos recursos (Wright et al. 2004). Portanto, Wright et al. (2004) delimitaram e descreveram um espectro de economia foliar (EEF) em escala global, utilizando-se de atributos foliares que abrangem 2.548 espécies e 175 locais, e que integram propriedades químicas, estruturais e fisiológicas. O EEF propõe um contínuo de variação econômica foliar no uso de recursos que inclui desde estratégias com um rápido retorno do investimento até aquelas com lento retorno.

A área foliar específica (AFE; área foliar por unidade de massa seca) ou seu inverso, a massa foliar específica (MFE; massa seca por unidade de área foliar) é uma das características foliares centrais nessa abordagem. Devido a sua integração com aspectos da construção da folha e alocação de recursos, assim como a sua correlação com outras variáveis, esse atributo passa a ter um importante papel na determinação da posição das espécies ao longo do espectro da economia foliar (EEF) (Lambers & Poorter 1992; Wright et al., 2004).

O EEF pode ser entendido como um espectro multivariado de estratégias de utilização dos recursos, onde um dos extremos é representado pela estratégia de crescimento rápido, onde há baixo investimento na estrutura da folha (alta AFE), alto investimento em minerais associados um retorno rápido deste investimento (alta taxa de assimilação de CO_2) e um alto custo de manutenção (alta respiração e transpiração) e baixa longevidade foliar (Poorter & Bongers, 2006) (Figura 2). Esta estratégia favorece o crescimento rápido que resulta em maior ocupação espaços disponíveis (e.g., espécies pioneiras). Porém devido à alta demanda de minerais estas espécies geralmente estão associadas a locais com solos mais ricos em nutrientes. O outro extremo é representado pela estratégia de conservação de recursos, que apresenta alto investimento estrutural foliar, incluindo o conteúdo de lignina, baixo investimento mineral e baixo retorno associado a um menor custo de manutenção que é compensado por uma maior longevidade foliar (e.g., espécies tardias). Esta estratégia de conservação dos recursos é bem sucedida em locais mais pobres em minerais (Wright et al., 2004, Zhu et al., 2013, Lohbeck et al., 2015).

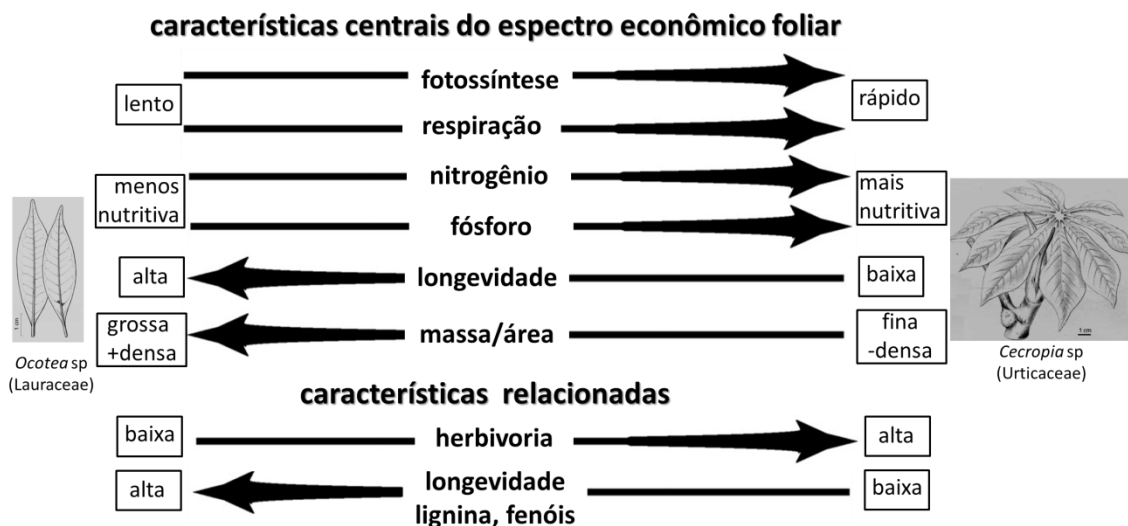


Figura 2. Características funcionais (functional traits) relacionadas com o espectro econômico da folha. A folha do lado de “retorno lento” do espectro (esquerdo) é de *Ocotea* sp (Lauraceae), espécie secundária tardia na sucessão florestal; A folha do lado de “retorno rápido” do espectro (direita) é de *Cecropia* sp (Urticaceae), espécie pioneira na sucessão florestal. (Adaptado de Royer 2008).

Com o uso adequado de quantificação do espectro econômico foliar e sua interação com o clima, é possível criar modelos de fluxos nutricionais e os limites da vegetação frente ao atual cenário de mudanças climáticas e as fortes inferências geradas pelo uso da terra (Reich, 2014).

1.4. Parâmetros estruturais: Área foliar específica e Conteúdo de Matéria Seca Foliar

Parâmetros como 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) são importantes parâmetros ecológicos para entendimento do funcionamento das plantas. Esses atributos apresentam estratégias de investimento em massa seca (MS), área de interceptação de luz e armazenamento de água e íons (massa túrgida, MT) e possuem associação com diversas variáveis que influenciam seu desempenho (Garnier et al., 2001b; Shipley & Vu, 2002).

Poorter & Jong (1999) demonstram que a AFE e o CMSF fazem parte de um *trade-off* entre a rápida produção de biomassa (espécies com alta AFE

e baixos valores de CMSF) ou a eficiente conservação dos nutrientes (espécies com baixa AFE e altos valores de CMSF), não sendo possível otimizar os dois parâmetros ao mesmo tempo. 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 uma correlação negativa com a longevidade foliar (Reich et al., 1992). Em muitos estudos realizados para estabelecer a relação entre AFE e CMSF, foi notado que há uma correlação negativa entre essas variáveis, mostrando que esses dois parâmetros indicam estratégias opostas quanto ao uso de recursos (Westoby, 1998; Weiher et al., 1999).

1.5. Lignina e sua relação com a folha

a. Características gerais

A lignina é um biopolímero aromático complexo depositado na parede secundária de células especializadas, formada pelo acoplamento oxidativo de álcoois hidroxicinâmicos, conhecidos como monolignóis. Uma das características que dá essa complexidade à lignina é o fato de ser formada por subunidades diferentes conectadas por ligações químicas pouco reativas, incluindo C-C.

Além das funções inerentes à fisiologia das plantas, a lignina apresenta três funções biológicas tais como: suporte mecânico para a planta, impermeabilização do sistema vascular (permitindo o transporte de água) e proteção contra herbívoros e patógenos. A deposição de lignina segue um programa genético, mas também pode ser induzida por estresses bióticos e abióticos (Raes et al., 2003; Cabané et al., 2004).

Essas funções justificam-se por ser encontrada principalmente na parede celular e na lamela média de células xilemáticas e de outras partes de diferentes origens citológicas, tais como: folha, caule, casca e raízes (Firmino et al., 2006).

O aparecimento da lignina durante a evolução das plantas coincidiu com a emergência das plantas terrestres vasculares no Devoniano (Weng & Chapple, 2010) e apesar do fato de que a lignina ser o segundo biopolímero

terrestre mais abundante depois da celulose (Boerjan et al., 2003), a nossa compreensão sobre a sua formação ainda é muito fragmentada.

b. Processo de lignificação

A lignificação é um processo bioquímico que abrange a biossíntese dos monolignóis, seu transporte e a polimerização na parede celular (Figura 3).

1) Biossíntese dos Precursores da Lignina:

A biossíntese dos monolignóis inicia-se com a desaminação da fenilalanina pela enzima PAL, seguida de uma série de hidroxilações e metilações do anel aromático e da transformação do centro carboxílico da cauda propano em álcool por meio de esterificações e reduções. Estes processos enzimáticos resultam na produção dos precursores da lignina: álcoois *p*-coumarílico, coniferílico e sinapílico. Estes são transportados do citoplasma para a parede celular, onde ocorre o segundo estágio de formação da lignina.

2) Polimerização:

A polimerização caracteriza-se pela oxidação dos monolignóis disponíveis na parede celular, citados no item acima. As enzimas oxidativas que participam deste processo são as peroxidases e as lacases, que utilizam o peróxido de hidrogênio e o oxigênio como co-substratos, respectivamente (Lewis & Sarkanen, 1998; Whetten et al., 1998; Ranocha et al., 2002). Uma vez incorporados ao polímero, os monolignóis dão origem às unidades de lignina do tipo *p*-hidroxifenil (H), que tem como base o álcool *p*-coumarílico; do tipo guaiacil (G), que tem como base o álcool coniferílico; e a lignina do tipo siringil (S), que tem como base o álcool sinapílico. A extensão da hidroxilação e metilação dos ácidos cinâmicos tem um impacto significativo na estrutura da lignina porque ela determina qual tipo de lignina irá se formar (Higuchi, 1990). A lignificação promove o endurecimento e a perda da elasticidade da parede celular (Sanchez et al., 1989), dando-lhes resistência a compressão e impermeabilidade, assim como exercendo papel importante no transporte de nutrientes e retenção de fluídos

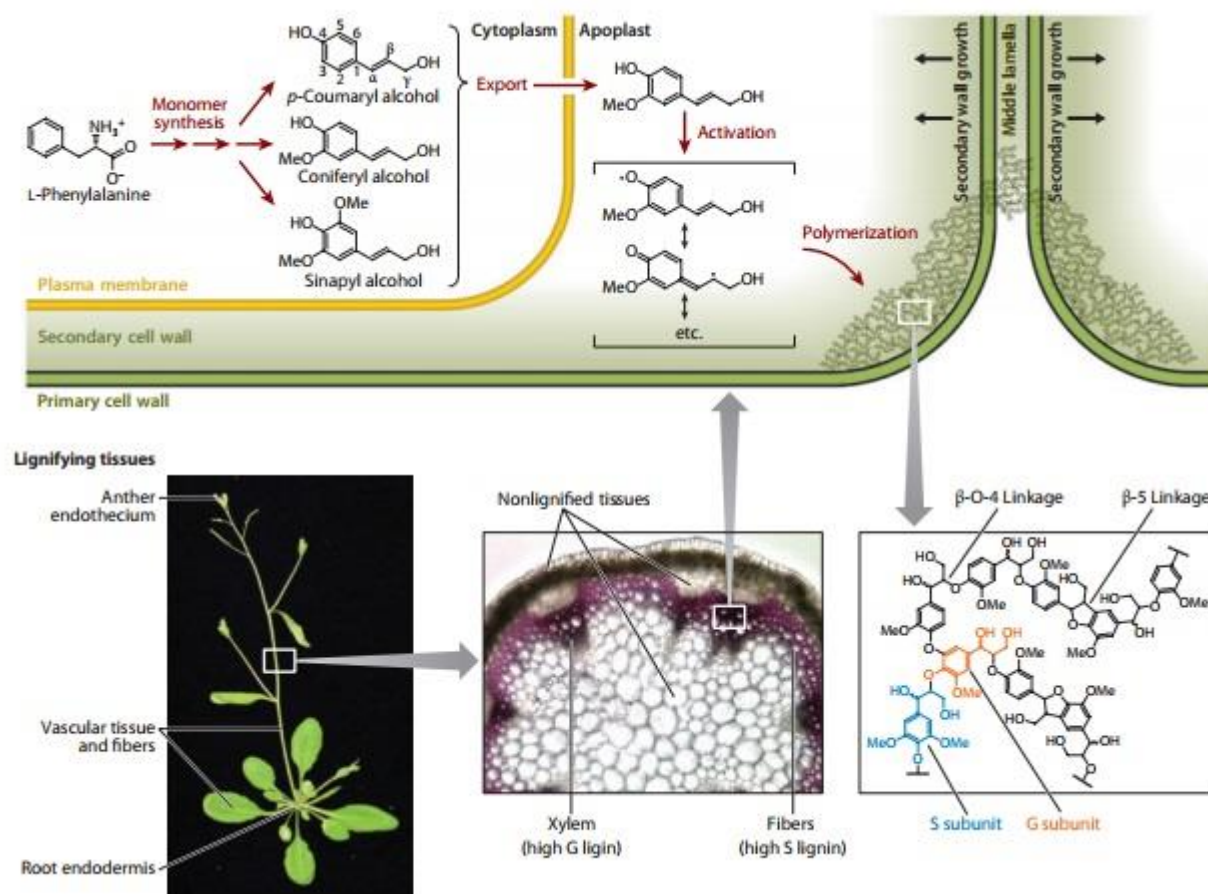


Figura 3. Uma visão geral da distribuição de lignina, biossíntese e estrutura. (Bonawitz, & Chapple, 2010).

c. Lignina e características estruturais da folha

A lignina é um componente bem definido e mensurável dos organismos vegetais superiores, normalmente medida a nível individual e utilizada comparativamente entre as espécies. O acúmulo da lignina, portanto, advém dos mecanismos bioquímicos essenciais para a sobrevivência de um vegetal. As variações quantitativas de lignina nas plantas são influenciadas por uma série de fatores.

Várias características foliares estão associadas ao conteúdo de lignina, como por exemplo, a dureza que depende também de características anatômicas, tais como a venação e longevidade- havendo correlação positiva entre elas- e o conteúdo de compostos de defesa (fibras e lignina) contra herbivoria. (Poorter et al., 2009; Kikuzawa, 1991).

Os ecologistas de plantas enfatizam amplas relações entre características de folhas e clima. Em particular, uma tendência geral para as espécies que habitam regiões áridas e semiáridas é terem folhas coriáceas e de baixo AFE. Construir lâminas de baixo AFE não necessita de grandes investimentos por unidade de área foliar. Folhas com alto teor de proteínas (tipicamente folhas de AFE alta) tendem a ter baixas concentrações de outros compostos caros, como lipídios ou lignina, e altas concentrações de constituintes mais baratos como minerais. As características de folhas associados à AFE baixo (por exemplo, lâmina de folha grossa, células pequenas e de paredes grossas) foram interpretados como adaptações que permitem a função contínua da folha (ou, pelo menos, adiar a senescência foliar) em condições muito secas, pelo menos em espécies de folhas perenes (Wright et al., 2004).

Por outro lado, no trabalho publicado pelo Fortunel et al., 2009 foi observado que os índices dependentes de lignina da folha são correlacionados positivamente com conteúdo de massa seca foliar (CMSF) ponderada pela comunidade.

1.6. Assimilação fotossintética

Sabe-se que ao longo da vida das plantas ocorre um acúmulo de biomassa e energia, sendo que o CO₂ é fixado por meio da fotossíntese e os nutrientes minerais são absorvidos do solo. Os nutrientes acumulados nos diferentes compartimentos celulares atuam como reguladores de processos metabólicos, podendo ser armazenados para posteriormente serem incorporados ao metabolismo celular da planta, compondo assim uma série de moléculas orgânicas.

A taxa de fotossíntese saturada de luz (Asat) representa a capacidade de assimilação máxima da folha em concentrações ambientais de CO₂. De acordo com Hikosaka (2004), essa capacidade pode retratar o máximo de aquisição de carbono possível sob um dado investimento no aparato fotossintético. Hancock et al. 2006, puderam observar que plantas com baixo teor de lignina apresentaram maiores concentrações de nitrogênio, e esse maior nível de nitrogênio foi associado a maiores valores de Asat. O nitrogênio contém uma forte correlação com a capacidade fotossintética e será mais bem discutido no próximo item.

1.7. Minerais – Carbono e Nitrogênio

De acordo com Malavolta (2008), atualmente 19 elementos estão classificados como essenciais para as plantas. De acordo com os critérios de Arnon e Stout (1939), um elemento é considerado essencial quando na ausência dele a planta não completa o seu ciclo de vida, não podendo ser substituído por outro e quando são 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).

Um amplo sistema de interações junto com diversos mecanismos interligados do meio mantem a produtividade nos ecossistemas florestais e conserva os nutrientes dentro desse complexo (Jordan, 1985; Brinkmann et al., 1989). A reciclagem da matéria orgânica e a ação dos microrganismos do solo são importantes fatores para a disponibilidade de nutrientes (Schroth et al., 2001), assim como a presença de cobertura vegetal que é acompanhada de camada de serapilheira, raízes finas e a matéria orgânica do solo (Matson et al., 1999).

O carbono (C) encontrado na atmosfera na forma de CO₂ representa apenas uma pequena fração (9,7%) do total em circulação na biosfera. A quantidade de deste elemento contida na biomassa (6,3 %) é menor que aquele contido na atmosfera. Entretanto, os teores de carbono na biomassa variam de 40 a 55%, diferindo substancialmente dos CO₂ encontrados na atmosfera (0,03% por volume) (Peixoto, 2008). Isto evidencia a operação de mecanismos altamente concentradores de carbono em determinadas frações de biomassa. Estes mecanismos concentradores de carbono são representados pelos processos autotróficos da fotossíntese e quimiossíntese, realizados tanto por plantas quanto microrganismos. Deste modo, estes processos representam, numa primeira etapa, uma imobilização do carbono através do CO₂. Por outro lado, o carbono está sendo continuamente devolvido à atmosfera através da oxidação da matéria orgânica, representados pelos processos de respiração e combustão, processos estes denominados de mineralização da matéria orgânica. Assim, os teores de carbono total na atmosfera e da superfície terrestre, dependem de um delicado equilíbrio entre processos de imobilização (redução) e mineralização (oxidação) do carbono (Pacheco et al., 1990).

O Carbono orgânico representa a maior parte do elemento no ambiente, podendo ser dividido basicamente em três componentes: carbono disponível, recalcitrante e fração húmica. O carbono disponível é aquele que representa a principal fonte para a microbiota ambiental, como o amido, celulose, hemiceluloses, aminoácidos etc. Se considerarmos somente a fração orgânica de um resíduo, o carbono disponível deve representar em torno de 40% da sua massa seca, ou seja: (58% conteúdo médio de C da fração orgânica x 70% fração disponível do carbono orgânico total). O recalcitrante representa aquela fração que não pode ser imediatamente utilizada como fonte de carbono pela microbiota e que tende a permanecer mais tempo no ambiente, representado principalmente pela lignina, pigmentos, resinas e ceras (carbono insolúvel em água). A fração húmica é resultante de transformações complexas desse carbono recalcitrante formando o que se denomina genericamente de húmus. Esta fração húmica mantém-se por mais tempo no ambiente e, no caso específico do solo, é a principal componente da matéria orgânica do solo (Peixoto, 2008).

Hermes & Mattson, 1992 notaram que plantas com baixo teor de lignina apresentam custo reduzido de carbono da produção de lignina, assim resultando em uma quantidade de carbono disponível para o crescimento da planta.

O nitrogênio (N) constitui a maior fração da atmosfera, com cerca de 78% do seu volume, seguido pelo oxigênio com 21% e demais gases com 1% no total. A atmosfera é a fonte e o reservatório de nitrogênio para qualquer forma de produção orgânica. Assim, pode-se considerar que o ar é a fonte primária do elemento (Odum, 2006).

O nitrogênio é o elemento essencial na nutrição mineral e crescimento das plantas através do metabolismo do carbono, formação de proteínas do aparato fotossintético, clorofilas, tilacóides e enzimas (Rubisco) (Larcher, 2000). Esse elemento pode limitar o crescimento das plantas, podendo determinar diferentes estratégias quanto ao uso desse recurso de acordo com os custos e benefícios envolvidos em sua aquisição (Chapin et al., 1987).

Há uma forte correlação entre a capacidade fotossintética e o conteúdo de nitrogênio foliar, pois geralmente, altas taxas de fotossíntese máxima estão ligadas ao elevado conteúdo de nitrogênio devido a mais da metade desse elemento estar associado ao aparato fotossintético (Hikosaka et al., 1998). O

grande motivo dessa relação é a ampla quantidade de nitrogênio orgânico (75%) presente nos cloroplastos e mais concentradamente no aparelho fotossintético (Evans e Seemann, 1989).

Acrescenta-se ainda que o metabolismo fenólico como um todo seja mantido em equilíbrio com o metabolismo do nitrogênio, através da PAL (fenilalanina-amônia-liase) e da TAL (tirosina-amônia-liase), que catalisam, respectivamente, as interconversões fenilalanina → ácido cinâmico e tirosina → ácido p-cumárico (Hanson & Havir, 1981) (mais detalhado no item 1.5.b.). Por essa razão, muitos fatores de estresse que afetam o metabolismo proteico têm um impacto considerável sobre o metabolismo fenólico (Margna, 1977; Gershenzon, 1984).

Um fato reconhecido já há algum tempo é a relação negativa entre o teor de nitrogênio (proteínas) e o teor de substâncias fenólicas foliares. Plantas que absorvem rapidamente os nutrientes disponíveis tendem a apresentar maiores teores de proteínas e menor quantidade de substâncias fenólicas nas folhas (Chapin, 1980). Ao contrário, plantas adaptadas a ambientes pobres em nutrientes têm crescimento lento, baixos teores de proteínas e altos conteúdos de substâncias fenólicas.

a. Razão C:N

Sabe-se que existe uma forte relação de interdependência entre os ciclos do C e N em ecossistemas terrestres, uma vez que o nitrogênio 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 e Knops et al 2002).

O metabolismo de N está intimamente interligado ao metabolismo de carboidratos em diversas etapas do metabolismo vegetal: síntese de malato para prevenir a alcalinização provocada pela assimilação de nitrato, 2-oxoglutarato como principal composto aceptor de amônio na via GS-GOGAT e numerosos outros ácidos orgânicos e intermediários fosforilados que são necessários como percussores de carbono nas diferentes vias biossintéticas de aminoácidos. Desse modo, o metabolismo de N interage em vários pontos com os fluxos de C, íons e fotoassimilados e a regulação de pH ao nível celular e da

planta como um todo, influenciando o desenvolvimento e arquitetura da planta, tempo de senescência e floração (Stitt et al., 2002).

Paul & Pellny (2003) indicam que a fotossíntese é regulada em um processo de mão dupla. A luz regula a expressão de genes da fotossíntese e a atividade dos produtos dos genes (controle por “feedforward”). A taxa de uso dos produtos do ciclo de Calvin é determinada pelo estado nutricional e temperatura, também afetando a fotossíntese (controle por “feedback”). Enquanto o primeiro tipo de controle garante o uso eficiente da luz, o segundo garante que o fluxo de C seja balanceado através das vias metabólicas que produzem e consomem C, de modo que o fosfato inorgânico seja reciclado e o N distribuído adequadamente nos diferentes processos que garantem o crescimento e sobrevivência da planta. Os mecanismos responsáveis são ainda muito pouco conhecidos, mas o balanço carbono-nitrogênio, mais do que a condição de carbono per se, é central no entendimento do controle de “feedback” da fotossíntese através de metabólitos de carbono.

As plantas reduzem a disparidade nos suplementos de C e N aumentando sua capacidade de adquirir recursos mais limitantes. Processos que determinam a capacidade da planta para aquisição de carbono e nutrientes sempre competem com algum outro pelas reservas internas (Bloom et al., 1985). Avaliar a relação C:N como um indicador das interrelações entre os dois metabolismos é uma abordagem favorável devido a sua simplicidade, propiciando um excelente sistema para explorar e entender o metabolismo fundamental que suporta os processos de crescimento e desenvolvimento vegetal.

1.8. Justificativa do trabalho

O entendimento sobre as relações entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema permanece um importante assunto na agenda científica atual, mesmo após mais de 20 anos de pesquisa intensiva. Um dos principais desafios científicos atuais é relacionar diretamente observações em diferentes níveis organizacionais, desde o organismo até o ecossistema, buscando uma melhor compreensão entre as interações bióticas e o ambiente. Uma questão fundamental neste contexto é em qual grau a composição local de características morfológicas, anatômicas, bioquímicas e fisiológicas mensuráveis ao nível planta

(o chamado caracteres funcionais) influencia as propriedades e fluxos do ecossistema (de Bello et al., 2010; Diaz et al., 2007).

As recentes evidências sobre os padrões globais da variação funcional em plantas, tais como o EEF e o EEM (espectro de economia de madeira) (Chave et al., 2009), têm convencido muitos ecologistas e fisiologistas que características funcionais oferecem a melhor abordagem disponível na busca de um melhor entendimento preditivo sobre as comunidades e ecossistemas globais (McGill et al., 2006).

Abordagens baseadas em características funcionais (CF) são usadas para prever a estruturação da comunidade, a dinâmica da vegetação e dos fluxos e processos dos ecossistemas (Lavorel & Garnier, 2002). Sendo assim, o estudo do teor de lignina de espécies arbóreas da Mata Atlântica (MA) pode demonstrar que as características quantitativas da lignina são boas indicadoras da perturbação da floresta já que a sucessão florestal pode ser considerada como dirigida pelas características funcionais das espécies que compõem as suas diferentes fases (Schleicher et al., 2011). Ainda assim, a associação da lignina com dados fisiológicos da taxa de assimilação de CO₂ em saturação luminosa (Asat), a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de massa seca foliar (CMSF) pode vir a esclarecer como a perturbação afeta os fluxos ecossistêmicos na MA, bem como contribuir para a discussão sobre o papel da lignina no “espectro de economia foliar” (EEF). A abordagem ainda pode inferir possíveis consequências da ação humana sobre o funcionamento do ecossistema.

2. Objetivos

2.1. Objetivos Gerais

O presente trabalho teve como objetivo avaliar o conteúdo de lignina nas folhas das espécies arbóreas dominantes em duas áreas florestais da Mata Atlântica sob diferentes impactos antrópicos, buscando integrar aspectos da estrutura e funcionamento da folha no espectro da economia foliar.

2.2. Objetivos Específicos

O trabalho relacionou-se com as seguintes metas:

- a) Caracterizar o conteúdo de lignina foliar e suas relações com a assimilação fotossintética, teor de nutrientes foliares associados e componentes da estrutura foliar em espécies arbóreas dominantes dos ambientes florestais das duas áreas florestais estudadas;
- b) Contribuir para a caracterização das estratégias funcionais definidas no âmbito do espectro de economia foliar nas diferentes formações florestais sob impacto antrópico;
- c) Entender como essas estratégias estão coordenadas entre as espécies arbóreas das áreas estudadas, com base na variação e na correlação entre essas variáveis.

Cabe ressaltar que este projeto é parte integrante 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. Aïdar) 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.

3. Material e Métodos

3.1. Áreas de estudo

O local de estudo está circunscrito em duas áreas, parcelas em fisionomias florestais no Parque Estadual da Serra do Mar (municípios de Ubatuba e São Luiz do Paraitinga) e outra no vale do Paraíba (nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté). Estes locais representam um gradiente de ação humana sobre a Mata Atlântica, uma vez que engloba áreas com pouca interferência antrópica (Parque Estadual Serra do Mar, PESM) e áreas com diferentes graus de impacto antrópico (áreas de florestas fragmentadas no Vale do Paraíba). As unidades amostrais utilizadas foram: parcelas permanentes do Projeto ECOFOR, que representaram parcelas de florestas contínuas (4 parcelas- K, M, N, T; 1 ha cada) e parcelas de florestas fragmentadas (14 parcelas- F 1-14; 0,5 ha cada, sendo borda (b) e interior (i) para cada) (Figura 4).

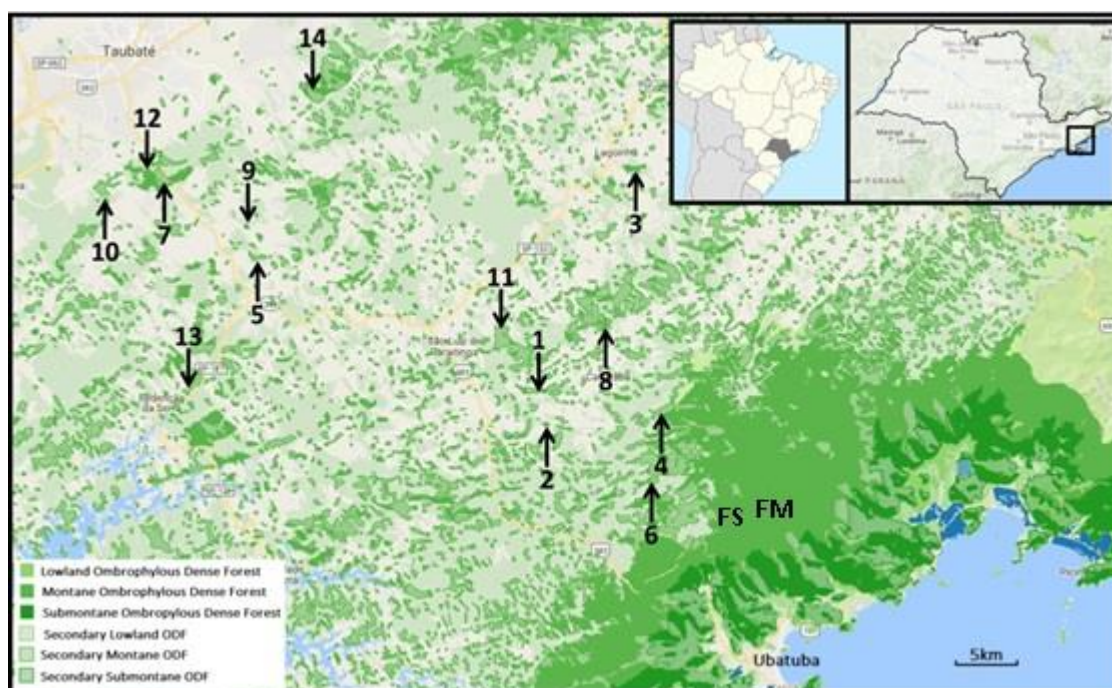


Figura 4. Localização da área de trabalho no nordeste do Estado de São Paulo e o transecto ECOFOR (Joly, 2013). Áreas de floresta contínua estão localizadas no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), na extrema direita do transecto (Floresta) e áreas de fragmentos florestais se distribuem ao longo do Vale do Paraíba (especificamente, da região de São Luís do Paraitinga até a região Taubaté).

Os fragmentos florestais estudados estão em uma região climática que apresenta maior sazonalidade, associada a período de inverno relativamente seco quando comparadas às áreas de floresta contínua do PESM. Isso pode ser visto pelos condicionantes hídricos (Figura 5) e pela distribuição da chuva e temperatura ao longo do ano (Figura 6 e 7). De uma maneira geral, as duas áreas apresentam um componente de fragmentação (perturbação) antrópico e também climático, ambos relacionados ao aumento da temperatura e diminuição da disponibilidade de água.

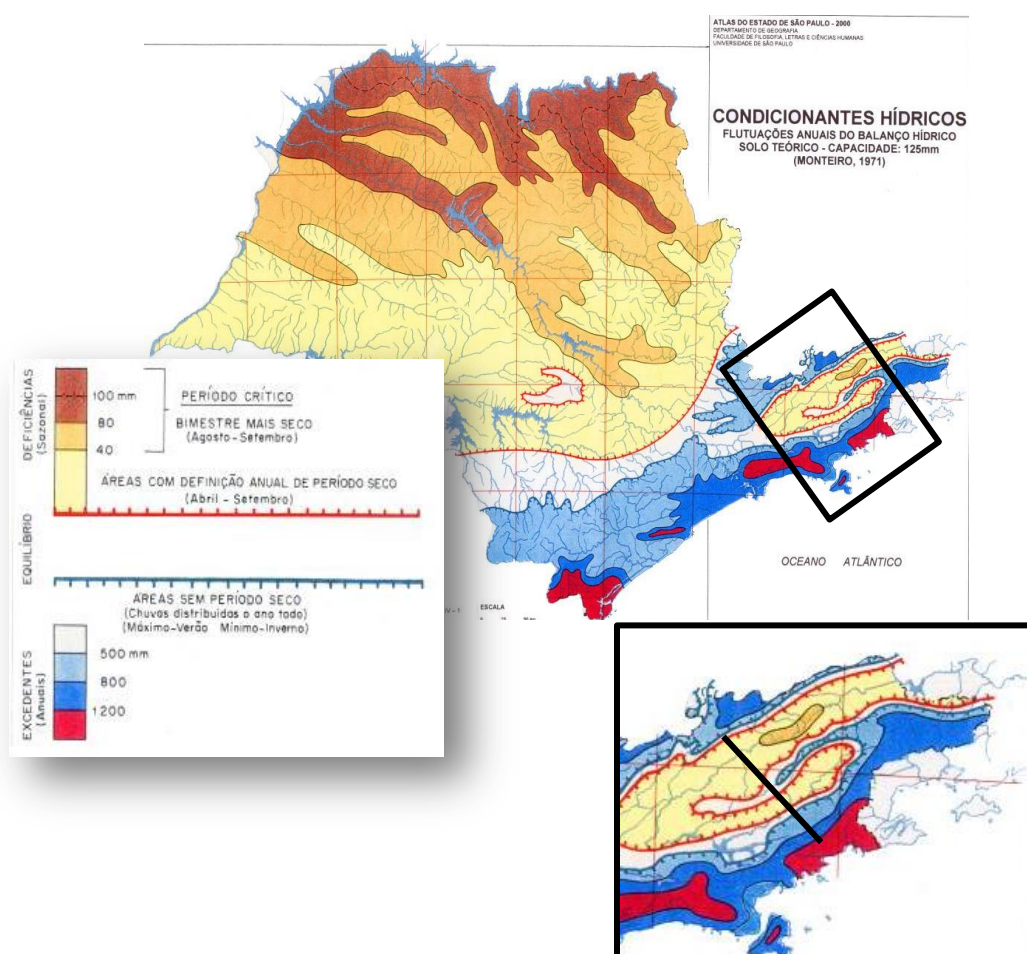


Figura 5. Condicionantes hídricos no estado de São Paulo. Caixa preta representa o contínuo climático que vai do PESM (azul escuro, área sem período seco com excedentes de chuvas ao longo do ano) até as proximidades de Taubaté (amarelo, área com período crítico de seca associada a maior sazonalidade). Adaptado de Monteiro (1971).

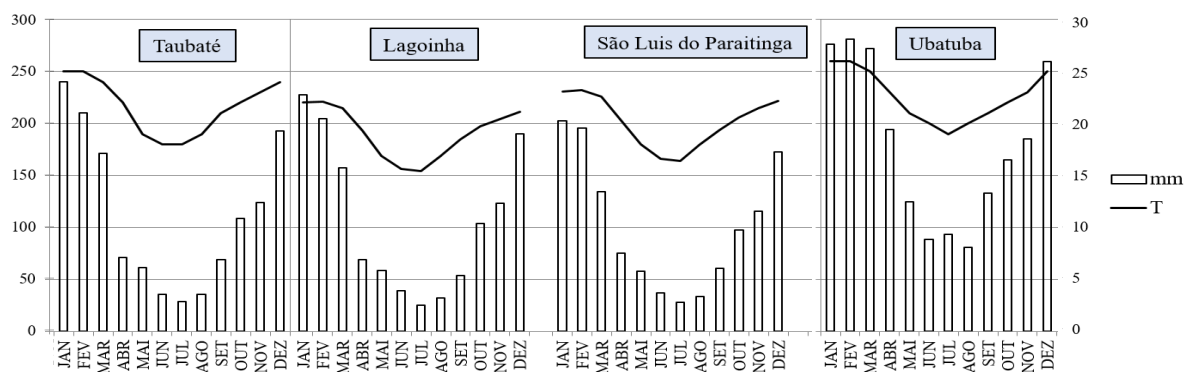


Figura 6. Média da precipitação (mm) e temperatura (°C) mensal para os municípios da região de estudo: PESM (Ubatuba/São Luis do Paraitinga) e fragmentos (distribuídos nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté). Dados em relação à média para 15 anos. Fonte: Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura (CEPAGRI).

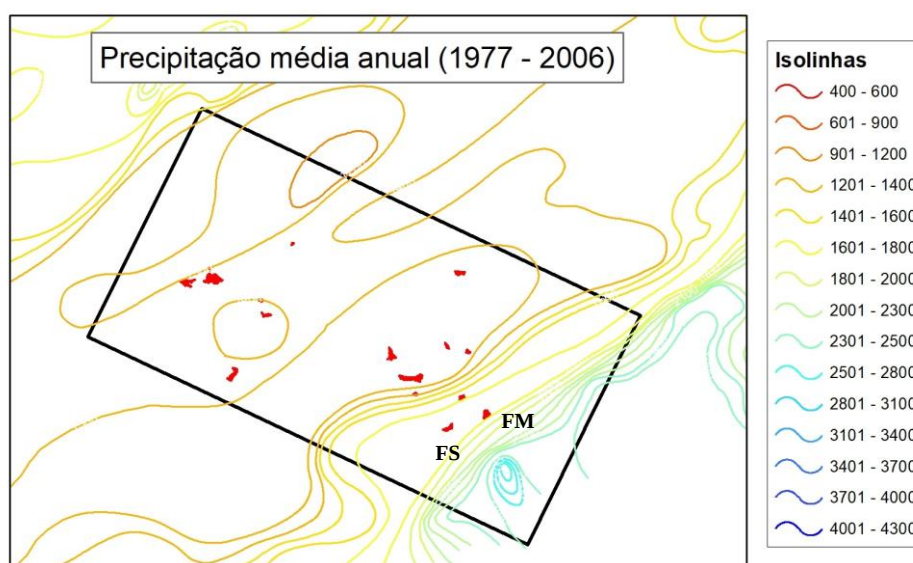


Figura 7. Precipitação média anual para os municípios da região de estudo: PESM (Ubatuba/São Luis do Paraitinga)- manchas vermelhas e fragmentos (distribuídos nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté)- manchas vermelhas. Dados em relação à média de 1977-2002.

a. Floresta Ombrófila Densa Montana – PESM

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 que contém as parcelas de florestas contínuas. O NSV ($23^{\circ} 17'$ a $23^{\circ} 24'$ S; $45^{\circ} 03'$ a $45^{\circ} 11'$ O) tem sua maior área (7.557 ha/44,5%) localizada no município de São Luiz do Paraitinga, Vale do Paraíba e São Paulo (Figura 4). 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 Köppen (Alvares et al., 2014), 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 (Figura 8). O NSV forma um mosaico composto por florestas secundárias, pastagens, plantio de Eucalyptus e florestas maduras (Tabarelli et al., 1993).

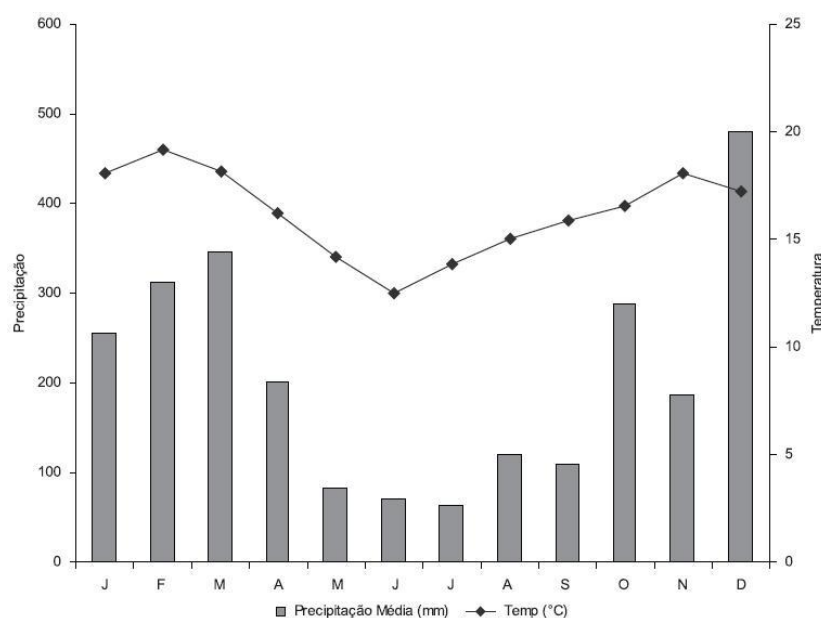


Figura 8. Temperatura média e precipitação média mensal no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, município de São Luis do Paraitinga. Dados em relação à média para 3 anos (Joly et al., 2012).

As parcelas K e M estão localizadas sobre área de floresta primária ou em estágio avançado de sucessão. Já as parcelas N e T estão localizadas sobre área de floresta secundária, a qual sofreu distúrbio por corte seletivo há mais ou menos 50 anos. O relevo da região é montanhoso, com declividade acentuada:

Parcela K – Floresta Madura - 1 ha (23° 19' 31" S e 45° 04' 07" O), localizada ao longo na Trilha do rio Itamambuca (NSV - PESM) e é recoberta por Floresta Ombrófila Densa Montana em estágio de sucessão avançada, não apresentando assim, histórico de uso recente. A topografia é fortemente inclinada (40°), com altitudes variando de 1050 a 1100 (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 M – Floresta Madura – 1 ha (23° 19' 38" S e 45° 4' 22.08" O), localizada ao longo da Trilha do rio Itamambuca (NSV - PESM), e é recoberta por Floresta Ombrófila Densa Montana em estágio de sucessão avançada, não apresentando assim, histórico de uso recente. A topografia é fortemente inclinada, com altitudes variando de 1000 a 1030 m. Como nas demais parcelas da encosta o solo é classificado como Cambissolo háplico distrófico típico, argiloso, ácido (pH ~4), com alta diluição de nutrientes e alta saturação de alumínio (Martins, 2010).

Parcela N – Floresta Secundária – 1 ha (23° 20' 36" S e 45° 04' 22" O), localizada ao longo da Trilha do rio Itamambuca (NSV - PESM), e é recoberta por Floresta Ombrófila Densa Montana em estágio secundário de sucessão. A topografia é fortemente inclinada, com altitudes variando de 1010 a 1040 m. Como nas demais parcelas da encosta o solo é classificado como Cambissolo háplico distrófico típico, argiloso, ácido (pH ~4), com alta diluição de nutrientes e alta saturação de alumínio (Martins, 2010).

Parcela T – Floresta Secundária - 1 ha (23° 19.506' S e 45° 05.678' O), situada na micro bacia do Ribeirão Casa de Pedra (NSV - PESM), na encosta onde está instalada uma torre micro meteorológica desde 2007, de outro projeto temático. A altitude é de 1.020 m (Marchiori et al., 2016) e o relevo apresenta-se fortemente escarpado (Tabarelli & Mantovani 1993). O solo predominante na

região é classificado como Cambissolo háplico tb distrófico típico (Martins, 2010). A parcela é constituída principalmente de Floresta Ombrófila Densa Montana e a sua composição, biomassa e histórico de exploração (corte raso a cerca de 40 anos (Marchiori et al., 2016)), demonstraram que a fisionomia estudada apresenta-se em estágio secundário médio de regeneração avançando para uma condição mais tardia.

b. Fragmentos florestais de FOD em transição para FES

As parcelas de florestas fragmentadas estão localizadas ao longo do Vale do Paraíba, na transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual, começando na região próxima ao PESH/São Luís do Paraitinga até o município de Taubaté. Nas regiões de Taubaté, o clima apresenta uma sazonalidade mais pronunciada em relação às regiões mais próximas do PESH (Figuras 6 e 7), sendo o período chuvoso concentrado nos meses de Dezembro a Fevereiro (Figura 6) que acumulam uma precipitação de 1068 mm, em média (Fisch, 1995).

A caracterização dos fragmentos foi feita pelo biólogo André Rochelle (PD Dr. ALC Rochelle, Projeto FAPESP 14/07851-9; www.bv.fapesp.br/36947) de maneira a representar a diversidade de tamanho (grandes > 50 ha; pequenos < 50 ha), conectividade e altitude. Foram selecionados 14 fragmentos (F1 a 14), localizados em propriedades particulares, majoritariamente envoltos por matriz de pasto. Para cada fragmento, uma parcela de borda e uma de interior (250 x 10 m cada) foi considerada e encontra-se resumida na Tabela 1.

Tabela 1. Informações sobre as áreas de estudo e abreviaturas adotadas. N70, número de espécies que compõem 70% da área basal total. Levantamento de florística e fitossociologia: FM (Joly et al, 2012); FS (Marchiori et al., 2015) e fragmentos (Gomes & Rochelle, dados não publicados), sendo b, borda; i, interior; GI, grande isolado; GC, grande conectado; PI, pequeno isolado e PC, pequeno conectado.

Floresta	Localização	Abreviação	Área (ha)	Altitude (m)	N70
Floresta Madura (Plot K)	23°19'31" S 45°04' 07" O	K	1	1050-1100	23
Floresta Madura (Plot M)	23° 19' 38" S e 45°04' 22,08" O	M	1	1000-1030	32
Floresta Secundária (Plot N)	23° 20' 36" S e 45°04' 22" O	N	1	1010-1040	27
Floresta Secundária (Plot T)	23° 19,506' S e 45°05, 678' O	T	1	1020	15
Fragmento 1 (Grande, Isolado)	23°15'08,62" S 45°15'03,98" W	F1b F1i	0,25	901-1200	3 4
Fragmento 3 (Grande, Isolado)	23°05'56,84" S 45°10'53,70" W	F3b F3i	0,25	901-1200	7 8
Fragmento 10 (Grande, Isolado)	23°06'51,77" S 45°34'42,37" W	F10b F10i	0,25	600-900	6 11
Fragmento 13 (Grande, Isolado)	23°14'59,93" S 45°30'32,02" W	F13b F13i	0,25	600-900	5 9
Fragmento 6 (Grande, Conectado)	23°19'27,25" S 45°11'25,40" W	F6b F6i	0,25	901-1200	2 17
Fragmento 11 (Grande, Conectado)	23°12'40,56" S 45°16'45,14" W	F11b F11i	0,25	600-900	11 14
Fragmento 12 (Grande, Conectado)	23°06'19,42" S 45°32'37,15" W	F12b F12i	0,25	600-900	10 14
Fragmento 2 (Pequeno, Isolado)	23°16'30,98" S 45°14'28,20" W	F2b F2i	0,25	901-1200	13 15
Fragmento 5 (Pequeno, Isolado)	23°09'39,34" S 45°27'23,85" W	F5b F5i	0,25	600-900	9 2
Fragmento 9 (Pequeno, Isolado)	23°08'26,59" S 45°28'02,13" W	F9b F9i	0,25	901-1200	7 8
Fragmento 4 (Pequeno, Conectado)	23°16'50,12" S 45°10'24,38" W	F4b F4i	0,25	901-1200	2 4
Fragmento 7 (Pequeno, Conectado)	23°05'40,43" S 45°32'27,98" W	F7b F7i	0,25	600-900	7 7
Fragmento 8 (Pequeno, Conectado)	23°12'25,03" S 45°11'47,15" W	F8b F8i	0,25	901-1200	3 12
Fragmento 14 (Pequeno, Conectado)	23°03'29,38" S 45°25'13,83" W	F14b F14i	0,25	600-900	7 7

3.2. Seleção e coleta dos indivíduos

Em cada área de estudo, foram determinados os parâmetros descritos a seguir em três indivíduos das espécies que compõem 70% da área basal (DAP > 10 cm) (Anexo), as quais descrevem com precisão a média ponderada para

comunidade (Garnier et al., 2004). As espécies (ou gêneros, em alguns casos) foram coletadas durante a estação de chuva/crescimento (Setembro-Março), utilizando-se poda alta ou escalador. A coleta seguiu o critério de um ramo por indivíduo localizado no dossel, ou clareira, com folhas totalmente expandidas, não jovens. Após a coleta, os ramos foram levados até a estação de campo, onde foram colocados em baldes e recortados debaixo da água para restabelecer a coluna de água no xilema, permanecendo em reidratação por aproximadamente 24 horas. Juntamente, um saco preto era envolvido em cima dos ramos para fechamento dos estômatos e maior garantia de uma hidratação eficiente.

3.3. Determinação das características funcionais

a. Assimilação fotossintética saturada

Para obter as taxas fotossintéticas por meio de trocas gasosas, foi utilizado um analisador portátil de trocas gasosas por infravermelho (Irga) LiCor 6400, 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 CO₂ passe pela folha, calculando um valor de saída desse gás, estimando assim a taxa fotossintética.

Foram escolhidas três folhas íntegras e totalmente expandidas para cada indivíduo. Os valores de Asat foram obtidos com: Fluxo = 500 mol s⁻¹; CO₂ = 400 µmol mol⁻¹; Luz = 1500 µmol fótons m⁻² s⁻¹. As medidas foram realizadas pelos alunos Fábio Fernandes e Leonardo Hamachi e pelo Mauro Alexandre Marabesi (PD Dr. MA Marabesi, Projeto FAPESP 14/01101-8; www.bv.fapesp.br/pt/bolsas/150461), também integrantes do projeto temático que se insere esse trabalho.

A partir do valor de Asat obtido com base na área, foi calculado o Asat em relação à massa através da Equação 1.

$$\text{Asat(m)} = \text{Asat(a)} / \text{MFE} \quad (1)$$

b. Características 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, foram secas em estufa à 60°C por 72 horas e pesadas novamente em balança analítica para a obtenção da massa seca (MS). Com essas variáveis, foi possível calcular os valores de AFE e CMSF, conforme a Equação 2 e 3 respectivamente:

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

$$CMSF = MS \text{ (g)} / MT \text{ (g)} \quad (3)$$

c. Teor de C e N

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 e depois moídas em moinho de bola Retch MM400 para a obtenção de um pó fino do material vegetal. Posteriormente foram pesadas (cerca de 2g) e acondicionadas em tubos do tipo Eppendorf e enviadas ao 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 e carbono (Delta Plus, Thermo Quest-Finnigan).

Com os valores de C e N foi possível calcular a razão C/N, como mostra a Equação 4:

$$C:N = C \text{ (mg/g)} / N \text{ (mg/g)} \quad (4)$$

d. Quantificação de lignina

O mesmo material vegetal em pó obtido para o envio às análises de carbono e nitrogênio, foi utilizado para as análises de quantificação de lignina

através da metodologia descrita em Van Acker et al. (2013), que utiliza o método do brometo de acetila.

Inicialmente foi pesado em balança analítica aproximadamente 20 mg do material vegetal seco e pulverizado de cada indivíduo, que foi submetido à primeira etapa da metodologia. Essa etapa consiste no preparo do resíduo de parede celular (*cell wall residue*, CWR) realizado por extrações consecutivas com água, álcool, clorofórmio e acetona. Ao final dessa etapa, o material lavado (ML) foi novamente pesado em balança analítica obtendo assim o valor relativo de CWR presente em cada indivíduo.

A segunda parte da metodologia consiste na quantificação da lignina em si, a partir do CWR de cada indivíduo. Neste passo, o CWR de cada amostra foi submetido à digestão por brometo de acetila e a lignina quantificada através de leitura com espectrofotômetro (Nanodrop) a 280nm. O teor relativo de lignina foi determinado por meio da Equação 5:

$$\text{LIGrel} = \bar{x} \text{ leituras} / (18,21 * 0.1) * 5 \quad (5)$$

Onde $\bar{x}$ = média das três leituras; 18,21 = coeficiente utilizado para espécies arbóreas; 0.1 = comprimento do caminho óptico do espectrofotômetro e 5 = fator de diluição.

A partir do dado acima, foi calculado o teor de lignina com base na parede celular purificada através da Equação 6 e esse dado foi utilizado para todas as análises:

$$\text{Lignina(CWR)} = \text{LIGrel (mg)} / \text{CWRrel (mg)} \quad (6)$$

O valor de lignina baseado em CWR foi utilizado para todas as análises estatísticas, em busca de resultados mais fidedignos.

3.4. Análise dos dados

Os dados foram transformados para fins de normalidade e homoscedasticidade, exigidos para análises descritas abaixo. Para regressão linear, uma inspeção de resíduos não revelou nenhum desvio óbvio da

homoscedasticidade ou normalidade. 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.

Característica funcional	Abreviação	Unidade	Transformação
Lignina	LIG	mg/mg	Raiz
Área foliar específica	AFE	m ² /g	Log
Conteúdo de matéria seca foliar	CMSF	g/g	----
Taxa de assimilação fotossintética saturada de luz	Asat	μmol g ⁻¹ s ⁻¹	Log
Carbono foliar	C	mg/g	Log
Nitrogênio foliar	N	mg/g	Log
Razão C:N	C/N	----	Log

A análise dos dados foi dividida na escala de indivíduos, espécies e da comunidade. 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. Para obter a amplitude, subtrai o menor valor do maior para cada característica. Para examinar diferenças significativas entre os parâmetros medidos entre os indivíduos das áreas, foi efetuada uma Análise de Variância (ANOVA) de um fator, assumindo significância com p-valor <0,05. Para verificar como as características funcionais das espécies variam entre si, e se é possível distinguir estratégias em relação à lignina, ao investimento de nutrientes e assimilação fotossintética, as características foram correlacionadas entre si para determinação do coeficiente de correlação Pearson (rp). Para regressões lineares a lignina foi sistematizada como variável explicativa (efeito fixo) entre seus atributos relacionados.

Além disso, uma Análise de Componentes Principais (ACP, comumente descrita como PCA, do inglês Principal Component Analysis)- com os dados logaritmizados- foi aplicada para transformar as características em eixos de estratégias das espécies.

Na escala da comunidade, foi feito a média ponderada das características funcionais escalonadas para a comunidade (CWM, do inglês, community weighted mean, Garnier et al., 2004). Este parâmetro representa um valor funcional médio para a comunidade, incorporando a área basal relativa das espécies em seu cálculo, que indica, por sua vez, o desempenho e adaptação da planta em condições locais (Lohbeck, 2014). O CWM para determinada característica, é calculado segundo a Equação (7).

$$\Sigma_i^S = AB_i \cdot x_i \quad (7)$$

Onde S é o número total de espécies de uma parcela, AB_i é a área basal relativa da enésima espécie e x_i é o valor da característica funcional da enésima espécie.

Todas as análises foram realizadas por meio do software Past 3.

4. Resultados e Discussão do PESM

4.1. Amplitude e distribuição dos dados

Considerando as parcelas dentro do PESM (K e M- florestas maduras e N e T- florestas secundárias), foi amostrado um total de 266 indivíduos de 59 espécies (sem considerar repetições de espécies entre parcelas) para as medidas das características funcionais (Anexo). 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 indicam o quanto os valores de desvios padrão se afastam da média (Figura 9).

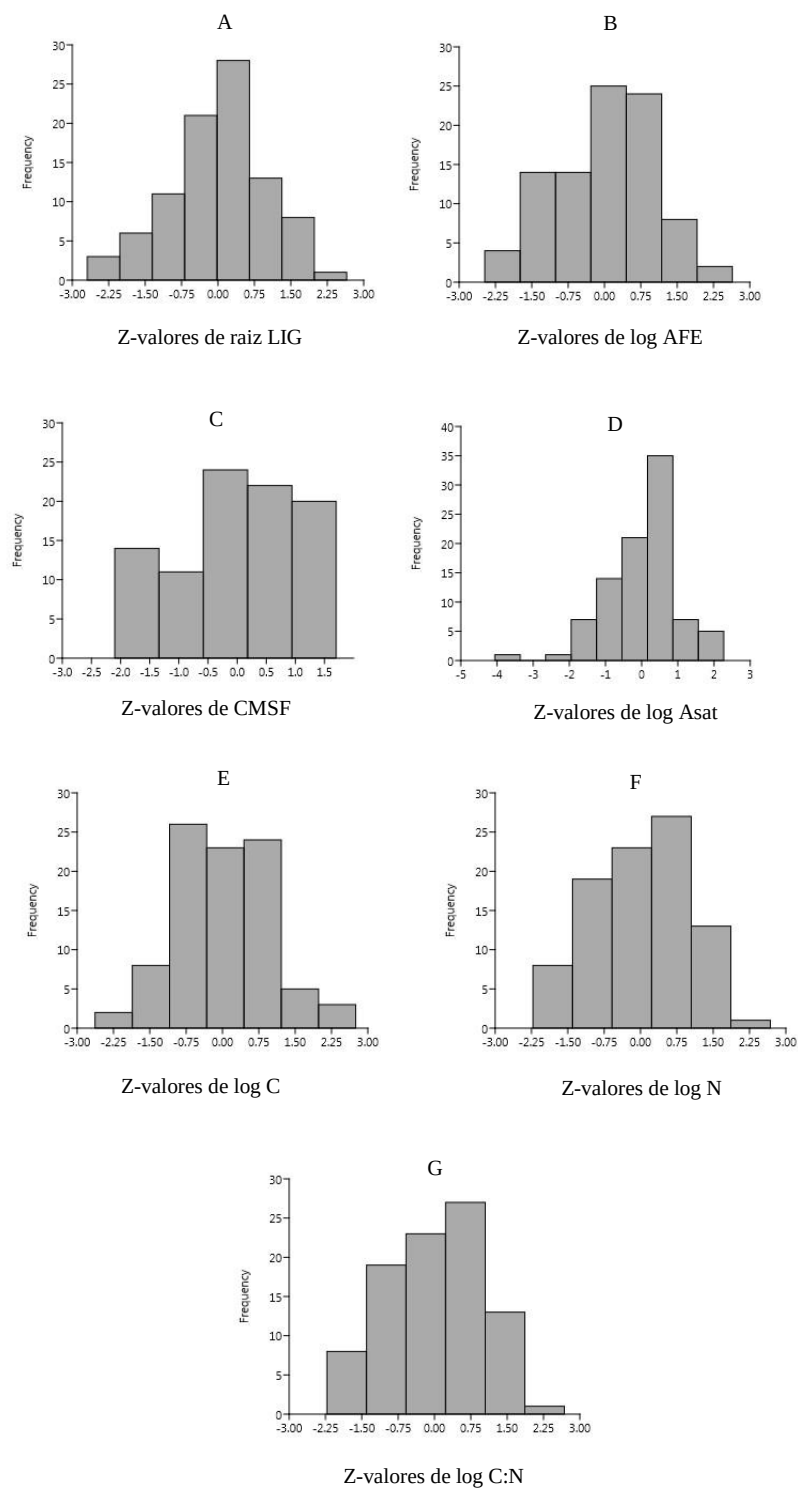


Figura 9. Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados em FM e FS padronizados por Z valor, sendo (A) raiz LIG, (B) log AFE, (C) CMSF, (D) log Asat, (E) log C, (F) log N (G) log C:N.

Com relação aos parâmetros estruturais, a LIG e AFE apresentaram amplitude de variação alta, de aproximadamente 5,33 e 5,11 vezes respectivamente, seguidas por uma amplitude baixa nos valores CMSF (3,75 vezes). Dentre esses parâmetros, a LIG apresentou maior amplitude com maior valor para a espécie *Marlierea silvatica*- K (FM) e menor valor para a espécie *Cabralea canjerana*- N (FS). Contudo, o CMSF apresentou o menor valor de amplitude com maior valor para a espécie *Ocotea aciphylla*- M (FM) e menor valor para a espécie *Mollinedia engleriana*- N (FS). Vemos que apesar das florestas estarem em uma mesma matriz florestal, apresentarem algumas espécies em comum em sua composição e demonstrarem uma menor amplitude nos valores CMSF, há uma variação relativa com relação aos parâmetros estruturais que indicam estratégias opostas na aquisição de recursos entre as FM e FS.

Nos nutrientes, houve uma amplitude de variação alta no valor C (5,38 vezes), seguida de amplitudes médias nos valores N e C:N (4,62 e 4,59 vezes respectivamente) Entre esses parâmetros, o C apresentou maior amplitude com maior valor para a espécie *Miconia cabucu* Hoehne- K (FM) e menor valor para a espécie *Cordia sellowiana*- N (FS), mostrando novamente a variação entre as FM e FS.

A Asat apresentou uma amplitude de variação média no valor de 4,35 com maior valor para a espécie *Croton macrobothrys*- N (FS) e menor valor para a espécie *Amaioua intermedia*- K (FM) indicando assim, que as espécies entre as FM e FS também apresentam uma diversidade considerável neste parâmetro.

4.2. Características funcionais dos indivíduos

a. Análise de variância

Para analisar possíveis diferenças nos parâmetros avaliados entre as florestas dentro do PESM (FM e FS), foi realizada uma Análise de variância (ANOVA de um fator). Essa análise detectou efeitos significativos entre essas condições para LIG ($F=46,56$, $df=249,1$, $p<0,001$), AFE ($F=12,14$, $df=251,8$, $p<0,001$), CMSF ($F=21,05$, $df=244,2$, $p<0,001$), Asat ($F=19,3$, $df=247,6$, $p<0,001$), C ($F=8,727$, $df=249$, $p<0,01$) e N ($F=17,21$, $df=247,2$, $p<0,001$). Um

teste de Tukey a posteriori mostrou que parcelas de florestas maduras e florestas secundárias diferiram em grupos de maneira significativa ($p < 0,05$) também para Lig, AFE, CMSF, Asat, C e N (Tabela 3).

Tabela 3. Média e desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para as florestas do PESM. Abreviatura das características e valores por indivíduo transformados de acordo com a Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste post hoc Tukey ($p < 0,05$).

Características		FM	FS
Lignina(mg/mg)	Média	0,383 ^a	0,328 ^b
	DP	0,062	0,068
AFE(m2/g)	Média	-2,051 ^a	-1,981 ^b
	DP	0,158	0,167
CMSF(g/g)	Média	0,300 ^a	0,254 ^b
	DP	0,075	0,085
Asat($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	Média	-1,287 ^a	-1,161 ^b
	DP	0,221	0,242
C (mg/g)	Média	2,675 ^a	2,667 ^b
	DP	0,022	0,024
N (mg/g)	Média	1,335 ^a	1,401 ^b
	DP	0,122	0,135

A diferença significativa entre as florestas maduras e florestas secundárias nas médias por indivíduo dos parâmetros medidos (Tabela 3) indica que essas áreas apresentam padrão diferenciado em relação ao uso de recursos do ambiente.

No ponto de vista estrutural, os parâmetros AFE e CMSF, que de acordo com Wright et al. (2004) são parâmetros centrais no EEF, e o parâmetro LIG apresentaram diferenças significativas entre as FM e FS, sendo que as FM mostraram maiores valores de LIG e CMSF em relação à AFE. Observando as espécies presentes nessas áreas (Anexo A), as parcelas de FM apresentam maior presença de espécies com características mais conservativas quanto ao uso dos recursos.

As características AFE e CMSF (devido à correlação negativa que apresentam entre si) indicam estratégias opostas quanto à velocidade de retorno

nos investimentos em área de interceptação de luz, massa seca e túrgida foliar (Poorter & Jong, 1999). 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).

Construir lâminas foliares de baixo AFE não implica em grande investimento por unidade de área, portanto folhas com alto AFE tendem a ter baixas concentrações de outros compostos, como a lignina. Contudo, as FM que apresentaram maiores valores de CMFS e menores de AFE, apresentaram também maiores valores de LIG, indicando assim que altos conteúdos de LIG estão associados a folhas mais estruturadas.

Os parâmetros Asat e N apresentaram diferenças significativas entre as FM e FS, com maiores valores nas FS, podendo ser justificado pelo maior número de espécies com características aquisitivas quanto ao uso dos recursos. Espécies com estratégias aquisitivas, de acordo com seu status sucessional, destina mais N para o metabolismo fotossintético, elevando a taxa fotossintética por unidade de N investido, sendo típico de espécies presentes em áreas mais perturbadas e com menor tempo de regeneração. Essas espécies apresentam maior produtividade e crescimento mais rápido (Field & Mooney 1986; Reich et al. 1994). Os valores da razão C:N nessas áreas foram diferentes, onde as FS teve menor valor, reforçando a observação anterior, com maior investimento de N por unidade de carbono nessas florestas.

Mesmo com FS e FM apresentando-se 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 áreas avaliadas.

b. Correlações e Regressões

As correlações (de Pearson) entre as características funcionais dos indivíduos, considerando todo o conjunto de dados do PESM, estão listadas na

Tabela 4. As correlações positivas mais fortes foram entre AFE x Asat ($r_p = 0,55$; $p < 0,001$); LIG x CMSF ($r_p = 0,47$; $p < 0,001$) e AFE x N ($r_p = 0,44$; $p < 0,001$). As correlações negativas mais fortes foram entre AFE x CMSF ($r_p = -0,59$; $p < 0,001$); CMSF x Asat ($r_p = -0,42$; $p < 0,001$) e LIG x AFE ($r_p = -0,36$; $p < 0,001$).

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Pearson (r_p) entre as características funcionais dos indivíduos. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ e $p < 0,001$ ***. Correlações não significativas foram omitidas (-). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO_2 saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar. Dados transformados em log.

	LIG	AFE	CMSF	Asat	C
LIG					
AFE	-0,36***				
CMSF	0,47***	-0,59***			
Asat	-0,23***	0,55***	-0,42***		
C	-	-0,18**	0,17**	-0,16*	
N	-0,31***	0,44***	-0,32***	0,32***	-

A maior correlação obtida foi entre CMSF e AFE ($r_p = -0,59$; $p < 0,001$). A AFE mede o investimento em área de folha de interceptação de luz implantada por massa seca alocada na folha. As espécies com AFE alto possuem uma lâmina foliar menos espessa ou um tecido menos denso, ou ambos. O CMSF indica a capacidade de absorção de água em relação ao conteúdo de massa seca, sendo que a massa seca foliar concentra-se principalmente nas paredes celulares, enquanto a maioria dos nutrientes minerais, enzimas e a maior parte da água dos tecidos estão localizadas no citoplasma. Ryser (1996) e Westoby et al. (1998) referem-se ao CMSF como densidade tecidual, mas devido à estreita correlação entre massa saturada e volume e a densidade do tecido ser massa seca por unidade de volume, o teor de matéria seca e a densidade tecidual estão intimamente correlacionados (Garnier & Laurent, 1994). Portanto, espécies com baixo AFE geralmente apresentam valores elevados para o CMSF, grande investimento em paredes celulares e compostos secundários, como lignina, e maior longevidade da folha (Coley et al., 1985; Choong et al., 1992; Ryser, 1996).

Há poucos trabalhos que abordam o conteúdo foliar de Lignina em um contexto ecofisiológico e sua relação com as características foliares. Entender melhor essa relação poderá trazer uma melhor compreensão sobre o papel da Lignina foliar, relacionando os aspectos estruturais da folha com o espectro econômico foliar e permitindo uma melhor compreensão sobre as estratégias ecológicas que as plantas apresentam nas diversas condições ambientais da floresta tropical.

A correlação observada entre LIG x AFE não é citada comumente na literatura, entretanto a correlação LIG x CMSF já foi documentada anteriormente (Fortunel et al., 2009). A LIG correlacionou-se negativamente com AFE ($r_p = -0,36$; $p < 0,001$), pois folhas de alta AFE tendem a ter baixas concentrações de outros compostos caros, como lipídios e lignina (Wright et al., 2004). Dessa forma, lâminas de folhas grossas, células pequena e de paredes grossas apresentam relação positiva com CMSF, e consequentemente com LIG ($r_p = 0,47$; $p < 0,001$). Esses resultados indicam que a LIG esta diretamente correlacionada com o maior investimento na estrutura foliar.

A correlação negativa entre LIG e N ($r_p = -0,31$, $p < 0,001$) tem sido pouco explorada na literatura, mas é de amplo conhecimento que as plantas que absorvem rapidamente os nutrientes disponíveis, tendem a apresentar menor quantidade de substâncias fenólicas nas folhas devido ao desequilíbrio do metabolismo fenólico com o metabolismo do nitrogênio (ver introdução). Ao contrário, plantas adaptadas a ambientes pobres em nutrientes têm crescimento lento, baixos teores de proteínas e altos conteúdos de substâncias fenólicas (Chapin, 1980).

Observando as correlações mais fortes existentes com a LIG na Tabela 4, um modelo linear foi construído para prever o AFE (variável dependente), baseada no efeito fixo LIG. O modelo AFE - LIG foi significativo ($p < 0,001$), com $R^2 = 0,21$ (Figura 10). Esse modelo reafirma o *trade-off* entre plantas que apresentam rápido retorno do investimento (aquisitivas) e altas taxas de rotatividade de tecido (Grime et al., 1997) apresentarem altas taxas de AFE e menores valores de lignina. Pela Figura 10 também podemos notar essa diferença no uso de recursos de AFE e LIG entre as FM e FS, corroborando com a análise de variância no item 4.2.a.

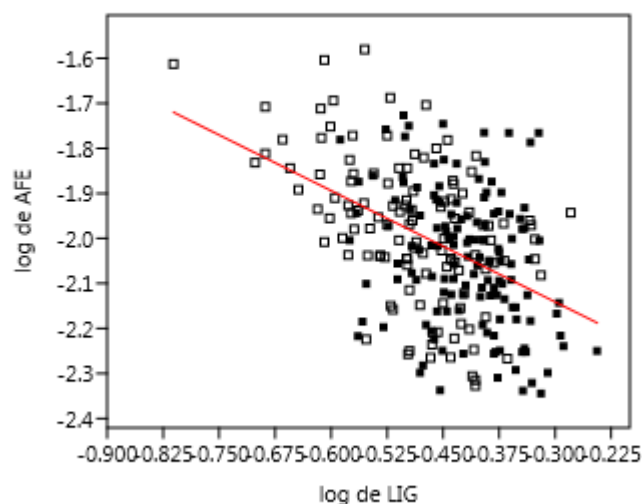


Figura 10. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Área foliar específica (AFE, m^2/g), e o efeito fixo de conteúdo foliar de Lignina (LIG, mg/mg), transformados em $\log_{10}$. Quadrados brancos, indivíduos das FS e quadrados pretos, indivíduos das FM.

Posteriormente, o modelo CMSF - LIG foi igualmente significativo no todo ($p < 0,001$) e apresentou maior poder de explicação ($R^2 = 0,26$) (Figura 11), sugerindo que uma maior quantidade de lignina foliar está associada a uma arquitetura hidráulica mais compartimentalizada, uma vez que tecidos lignificados podem estar isolados de outros tecidos, reduzindo a proporção de tecidos foliares que contribuem ativamente para a corrente de transpiração (Blackman & Brodribb, 2011), apresentando assim maior teor de massa seca foliar. Na Figura 11 novamente podemos observar a correlação positiva entre CMSF e LIG, demonstrando uma tendência de maiores taxas nas FM e corroborando com a análise de variância no item 4.2.a.

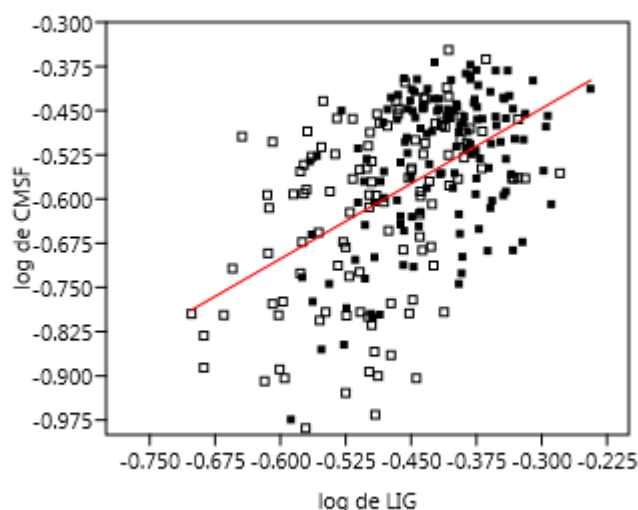


Figura 11. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Conteúdo de massa seca foliar (CMSF, g/g), e o efeito fixo de conteúdo foliar de Lignina (LIG, mg/mg), transformados em $\log_{10}$. Quadrados pretos, indivíduos das FM e quadrados brancos, indivíduos das FS.

Apesar dos valores do R^2 não terem sido elevados nos dois modelos acima citados, foram observadas a normalidade dos resíduos, provando que os resultados do ajuste do modelo de regressão linear são confiáveis.

A correlação existente entre Asat e N ($r_p = 0,32$; $p < 0,001$), apesar de não ter apresentado uma correlação muito alto, é bastante descrita na literatura (Item 1.7.) 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. Assumindo que as plantas 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). Sabe-se que o N é um componente importante de ácidos nucleicos, açúcares fosfatados, ATP e fosfolípidios, todos os quais desempenham papéis importantes na fotossíntese.

A AFE 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 espessa (com maior CMSF) tenham uma taxa de fotossíntese

líquida mais baixa por grama de massa seca da folha (Reich, 1999) e folhas mais finas (com maior AFE) tenham taxa de assimilação fotossintética mais alta. Esses comportamentos foram observados através da correlação negativa de CMSF x Asat ($r_p = -0,42$; $p < 0,001$) e da correlação positiva de AFE x Asat ($r_p = 0,55$; $p < 0,001$), respectivamente.

Logo, vemos que AFE pode ser considerada um indicador quanto aos valores de Asat e consequentemente nos valores de teor de N foliar ($r_p = 0,44$; $p < 0,001$). Em contrapartida, observamos uma correlação negativa entre CMSF e N ($r_p = -0,31$; $p < 0,001$), sendo que um aumento no CMSF causa um aumento na concentração de massa seca de todos os constituintes citoplasmáticos, uma vez que o teor de água diminui, causando menores valores de N na folha.

Sendo assim, um aumento no CMSF causa um aumento na concentração de massa seca de todos os constituintes citoplasmáticos, uma vez que o teor de água diminui, aumentando assim a densidade foliar.

Correlações com C ou não foram significativas ou apresentaram correlação muito baixa com as demais características.

4.3. Características funcionais das espécies

a. Análise de componentes principais (ACP)

A ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais (ou descritores, para efeito da análise de ACP) somou 73,1% de explicação da variabilidade dos dados em seus dois eixos dos componentes principais (CP1: 48,63%; CP 2: 24,494%, Figura 12). O CP1 teve a maior contribuição positiva de AFE (0,44), Asat (0,68) e N (0,30); e negativa de LIG (-0,40) e CMSF (-0,31). Para o CP2, a maior contribuição positiva foi do LIG (0,66), CMSF (0,46) e Asat (0,58); e negativa de AFE (-0,10).

Com base na ACP por espécies, o eixo principal 1 vai de uma região com altos valores de Asat, AFE e N foliar até uma região com características invertidas, e consequentemente com altos valores de LIG e CMSF, sendo este um eixo relacionado à assimilação fotossintético e características a ela correlacionadas, evidenciando um eixo mais associado ao crescimento, enquanto

o eixo 2 é principalmente explicado pelo LIG, mostrando um eixo mais associado a características estruturais.

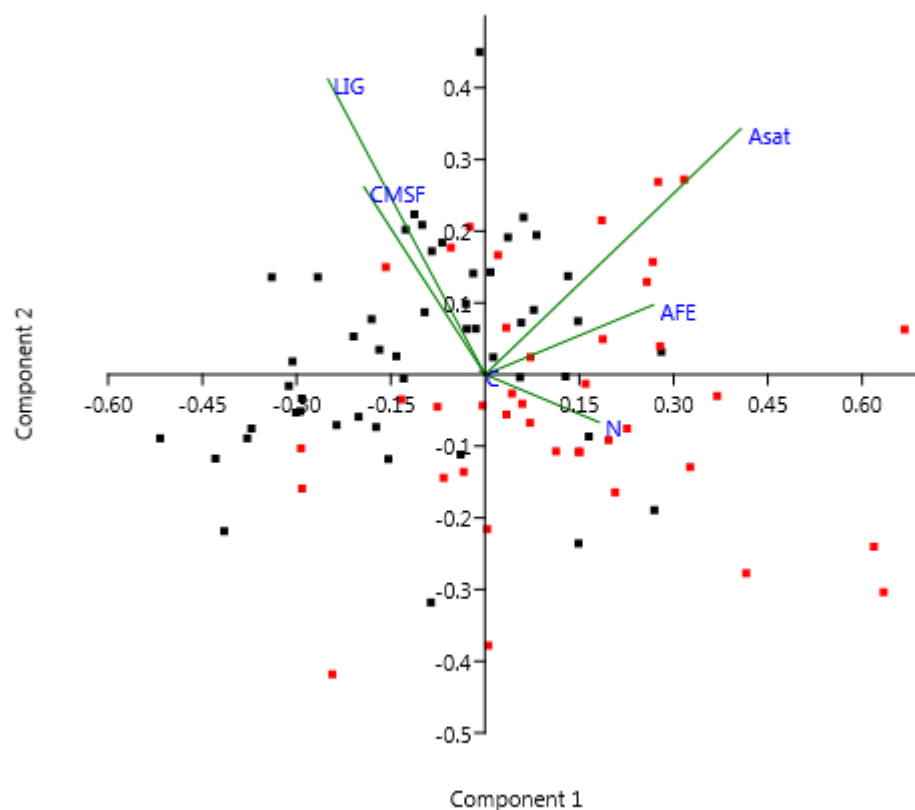


Figura 12. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 73,1 % da variabilidade dos dados. Quadrados pretos, espécies das florestas maduras (FM); quadrados vermelhos, espécies das florestas secundárias (FS). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.

As espécies que compõem o grupo vermelho (e.g. *Alchornea glandulosa*, *Cabralea canjerana* e *Guapira opposita* das FM; *Alchornea triplinervia*, *Cordia sellowiana*, *Inga marginata*, *Piptocarpha macropoda* e *Solanum cinnamomeum* das FS) apresentaram baixos valores de LIG e 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 geralmente

mais finas e que costumam ter maior condutância estomática). Devido ao *trade-off* existente entre maximizar estrutura (com maiores taxas de LIG) ou maximizar o crescimento (com altos valores de Asat), nesse grupo temos folhas menos estruturadas e espécies altamente eficientes no uso dos nutrientes, ou seja, uma estratégia tipicamente aquisitiva quanto ao uso dos recursos. Nessa estratégia elas apresentam investimentos de alto retorno, com alta capacidade fotossintética, alto investimento de mineral e folhas de maior área (maior AFE), porém menos estruturadas (menor CMSF) apresentando desvantagem devido a uma provável menor taxa de longevidade e alta taxa de herbivoria.

Em contraposição ao grupo vermelho, temos o grupo preto, cujas espécies (e.g. *Calyptanthus lucida* e *Myrtaceae sp.*, FM; *Licania hoehnei*, presente em FM e FS) apresentaram altos valores de LIG e 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 – LIG/CMSF e da correlação negativa entre essas variáveis) os baixos valores de Asat vistos nesse grupo. Os baixos valores de N também podem explicar os baixos valores de Asat, uma vez que se sabe que espécies com estratégias conservativas geralmente apresentam menores teores de N foliar ou destinam pouco dos seus nutrientes para o aparato fotossintético. Portanto com essa estratégia, as espécies apresentam alto investimento na estrutura foliar (maior CMSF), incluindo o conteúdo de lignina, baixo investimento mineral e baixo retorno do investimento associado a um menor custo de manutenção que é compensado por uma maior longevidade foliar.

4.4. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM)

A ACP realizada com as médias das características funcionais escalonadas para comunidade explicou 98,9% da variabilidade dos dados em seus dois primeiros eixos (CP 1: 80,645%; CP 2: 18,253 %; Figura 13). O CP 1 tem sua porção positiva explicada pela AFE (0,29) e Asat (0,67); e negativa por LIG (-

0,44) e CMSF (-0,28). O CP 2 é explicado, na porção positiva, por AFE (0,31), C (0,31) e N (0,65); e negativa, por LIG (-0,32) e Asat (-0,53).

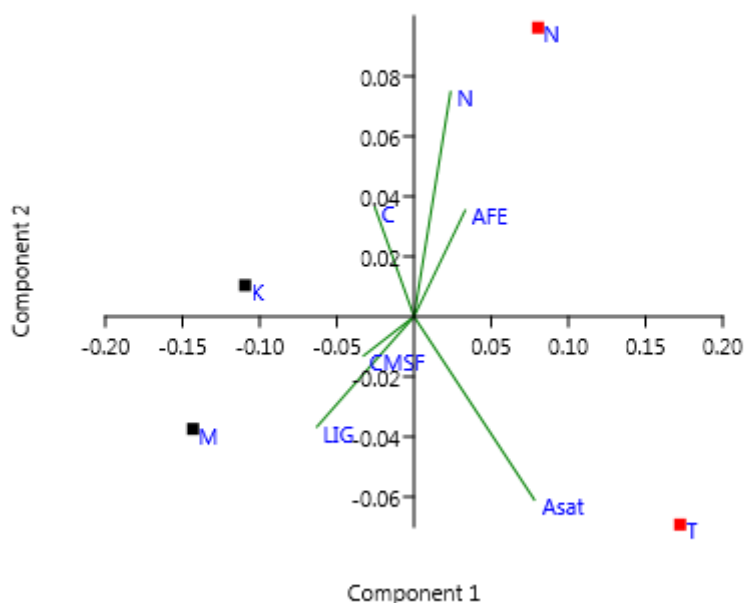


Figura 13. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 98,9% da variabilidade dos dados. Quadrados pretos, florestas maduras (FM) e quadrados vermelhos, florestas secundárias (FS). A abreviação das características corresponde à Tabela 2.

A estrutura dos componentes principais (CPs) se manteve relativamente conservada na escala da comunidade. A porção negativa do CP 1 mostra que, folhas de espécies que apresentam altos valores de Asat, podem ser explicados pela alta quantidade de N foliar (porção positiva do CP 1), uma vez que esse nutriente é presente em maior quantidade nas espécies que compõe as FS (parcelas N e T). Embora haja essa correlação entre Asat e N (Tabela 4), as comunidades que apresentam alto Asat também selecionam por alto AFE, indicando certa coordenação, na escala da comunidade, entre alto custo de manutenção e baixo custo de construção foliar, mesmo que seja por um tempo limitado (Wright et al., 2004; Lohbeck et al, 2015). Esse tipo de estratégia está associado a um incremento na capacidade fotossintética ligado a menor número de camadas de células por unidade de área (Nobel, 1977; Witkowski & Lamont, 1991), associado a maiores valores de área foliar.

No entanto, para o CP 2, tanto a LIG e CMSF estão na porção mais negativa (Figura 13) e somado com a posição positiva de C, indica que nessa comunidade de FM (parcelas K e M), aspectos de investimento estrutural e alocação de carbono na folha são mais determinantes para a adaptação nas condições ambientais. Além disso, menor superfície de área de mesófilo por área foliar para fixação de CO₂ (maiores valores de CMSF) e a dominância de LIG também estão associadas à manutenção de uma maior longevidade, importante para espécies de crescimento lento e a características associadas à conservação de recursos, como carbono e nutrientes (Lohbeck et al., 2015; Wright et al., 2004).

5. Conclusão

Essa parte do trabalho mostrou que os indivíduos das FM e FS apresentam diferenças significativas de acordo com os parâmetros analisados. A LIG mostrou-se diferente entre essas áreas, apoiando a hipótese de que FM, por ser uma floresta com mais tempo de regeneração, apresenta maiores valores de investimento em estrutura como LIG e CMSF. Diante disso, a LIG e CMSF demonstraram forte correlação, reforçando a ideia que folhas mais densas, com maior massa por unidade de área, são acompanhadas por alta manutenção de rigidez das paredes celulares, com maiores índices de LIG. Apesar dessa forte correlação, a análise por CWM demonstrou maior explicação pela LIG, sugerindo que esse parâmetro é mais eficiente para a classificação de espécies tardias.

As FS, áreas de florestas secundárias de um importante remanescente da Mata Atlântica que sofreu distúrbio, apresentaram maiores valores de AFE, Asat e N, como era esperado, pois ainda contem espécies com características mais aquisitivas no uso dos recursos em relação as FM, que utilizam o N de forma mais eficiente na fotossíntese e apresentam maior área por unidade de massa seca.

As correlações seguiram o proposto no espectro de economia foliar, onde folhas com menor CMSF e menor LIG, apresentam maior AFE, Asat e N foliar. Na ACP, foi possível caracterizar os grupos tipicamente aquisitivos (altos valores de Asat, AFE, N, e baixos valores de LIG e CMSF) para as espécies das FS e conservativos (altos valores de LIG e CMSF, com baixos valores para as demais variáveis) para as espécies das FM.

6. Resultados e Discussão dos Fragmentos

6.1. Amplitude e distribuição dos dados

Considerando os 14 fragmentos, foi amostrado um total de 588 indivíduos de 93 espécies (sem considerar repetições de espécies entre fragmentos) para as medidas das características funcionais (Anexo). 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 o quanto os valores de desvios padrão se afastam da média (Figura 14).

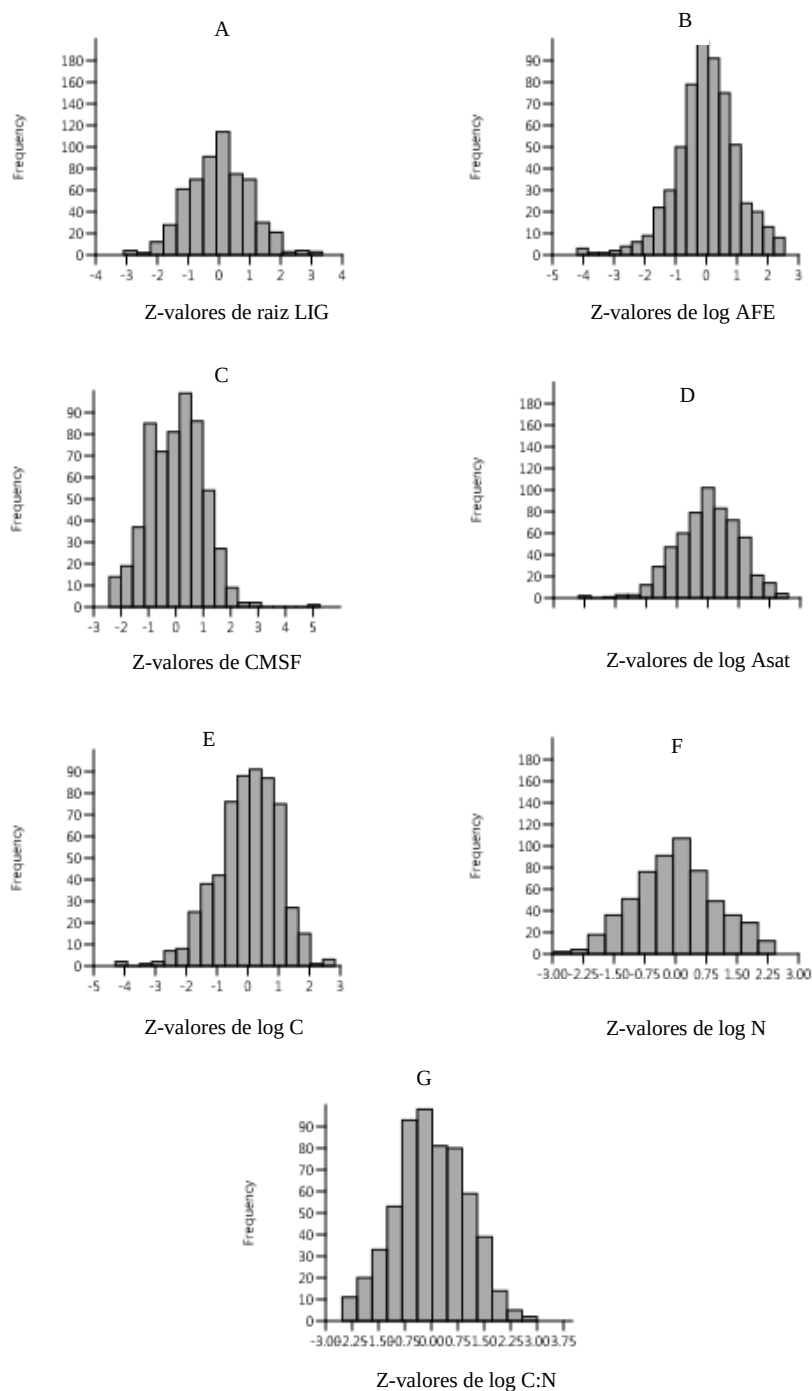


Figura 14. Frequência e distribuição dos parâmetros avaliados nos fragmentos, padronizados por Z valor, sendo (A) raiz LIG, (B) log AFE, (C) CMSF, (D) log Asat, (E) log C, (F) log N e (G) log C:N.

Observando os parâmetros estruturais, o CMSF apresentou amplitude de variação mais alta (7,68 vezes), seguido por amplitudes de variação médias, porém bem próximas nos valores AFE e LIG de aproximadamente 6,75 e

6,44 vezes respectivamente. Dentre esses parâmetros, o CMSF apresentou maior amplitude com maior valor para a espécie *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman- 2b (PI) e menor valor para a espécie *Mabea piriri* Aubl.- 14i (PC). Contudo, a LIG apresentou menor amplitude com maior valor para a espécie *Tapirira guianensis* Aubl.- 6i (GC) e menor valor para a espécie *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macb.- 1b (GI). Vemos que apesar dos fragmentos apresentarem algumas espécies em comum em sua composição, há uma variação relativa com relação aos parâmetros estruturais que indicam estratégias opostas na utilização de recursos entre os grupos de fragmentos classificados nesse projeto.

A Asat apresentou uma amplitude de variação média no valor de 6,80 com maior valor para a espécie *Handroanthus cf. impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos- 12i (GC) e menor valor para a espécie *Qualea cf. cordata* Spreng.- 11i (GC), indicando que dentro do mesmo grupo de fragmentos, pode haver uma diversidade funcional para esse parâmetro.

Nos nutrientes, houve uma amplitude de variação alta no valor C (7,13 vezes), seguida de amplitudes mais baixas nos valores N e C:N (5,40 e 5,53 vezes respectivamente). Entre esses parâmetros, o C apresentou maior amplitude com maior valor para a espécie *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC.- 2i (PI) e menor valor para a espécie *Ficus sp.*- 10i (GI), novamente mostrando a variação entre os grupos de fragmentos.

6.2. Características funcionais dos indivíduos

a. Análise de variância

Analisando e considerando os quatro grupos dos fragmentos (GI- Grandes, isolados; GC- Grandes, conectados; PI- Pequenos, isolados e PC- Pequenos, conectados), a análise de variância (ANOVA de um fator) detectou efeitos significativos para a maioria dos parâmetros analisados (LIG ($F=2,866$, $df=319,2$, $p<0,05$); CMSF ($F=3,494$, $df=314,8$, $p<0,05$); Asat ($F=4,123$, $df=315,7$, $p<0,01$); C ($F=3,912$, $df=315,1$, $p<0,01$) e N ($F=7,716$, $df=318,9$, $p<0,001$)), sendo que apenas o AFE não apresentou diferença significativa ($p>0,07$). O teste de Tukey a posteriori mostrou que os grupos de fragmentos diferem de maneira significativa ($p < 0,05$) apenas para CMSF, Asat, C e N. A LIG e AFE não

apresentaram diferença entre os grupos (Tabela 5), mostrando que quantidade de área investida ou quantidade de compostos secundários investidos é semelhante entre os grupos, o que sugere uma variedade de estratégias quanto ao uso de recursos nessas áreas.

Tabela 5. Média e Desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para os grupos GI, GC, PI e PC dos fragmentos. Abreviatura das características e valores por indivíduo transformados de acordo com a Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste post hoc Tukey ($p < 0,05$).

Características		GI	GC	PI	PC
Lignina(mg/mg)	Média	0,369	0,389	0,375	0,390
	DP	0,079	0,081	0,063	0,066
AFE(m²/g)	Média	-2,040	-2,031	-2,074	-2,087
	DP	0,178	0,235	0,213	0,210
CMSF(g/g)	Média	0,278 ^{ab}	0,272 ^{ab}	0,283 ^{ab}	0,310 ^b
	DP	0,090	0,098	0,105	0,108
Asat(μmol g⁻¹ s⁻¹)	Média	-1,241 ^b	-1,244 ^b	-1,348 ^{abc}	-1,318 ^{abc}
	DP	0,268	0,336	0,336	0,354
C (mg/g)	Média	2,658 ^b	2,668 ^{ab}	2,667 ^{ab}	2,677 ^{ab}
	DP	0,030	0,026	0,028	0,025
N (mg/g)	Média	1,429 ^a	1,363 ^c	1,388 ^{bc}	1,409 ^b
	DP	0,138	0,145	0,123	0,128

Apesar das médias dos indivíduos para a maioria dos parâmetros analisados terem dado significativos na ANOVA e alguns parâmetros terem dado diferenças significativas entre os grupos, observando os valores das médias podemos notar diferenças mínimas entre eles, não havendo um padrão nessas mudanças.

Mais importante que essa classificação de tamanho e conectividade entre os fragmentos, é o conhecimento histórico de uso dessas áreas, buscando integrar o tipo de impacto com o tempo de regeneração de cada área. Essa abordagem já foi discutida entre os membros do projeto, mas ainda não há disponibilidade de resultados conclusivos.

Considerando os 14 fragmentos por grupos de Borda e Interior, novamente foi feita uma análise de variância (ANOVA de um fator) para detectar

possíveis diferenças nos parâmetros avaliados através dessa classificação. Porém essa análise não demonstrou efeitos significativos para nenhuma das características funcionais medidas (LIG ($F=1,233$, $df=554,2$, $p>0,2$); AFE ($F=0,234$, $df=582,6$, $p>0,6$); CMSF ($F=0,01691$, $df=493,5$, $p>0,8$); Asat ($F=2,731$, $df=534,8$, $p>0,09$); C ($F=2,784$, $df=549,3$, $p>0,09$) e N ($F=0,3495$, $df=552,6$, $p>0,5$), assim como também não apresentou diferença entre os grupos através do teste Tukey ($p<0,05$) (Tabela 6).

Tabela 6. Média e Desvio padrão (DP) das características dos indivíduos para os grupos Borda e Interior dos fragmentos.

Características		Borda	Interior
LIG (mg/mg)	Média	0,385	0,378
	DP	0,070	0,076
AFE (m2/g)	Média	-2,051	-2,059
	DP	0,181	0,233
CMSF (g/g)	Média	0,284	0,285
	DP	0,107	0,097
Asat($\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	Média	-1,259	-1,304
	DP	0,323	0,330
C (mg/g)	Média	2,663	2,667
	DP	0,026	0,028
N (mg/g)	Média	1,399	1,392
	DP	0,129	0,141

A fragmentação dos habitats leva à criação de bordas abruptas, expostas a ambientes abertos, podendo modificar severamente as condições microclimáticas até centenas de metros para dentro da floresta, causando maior insolação, exposição ao vento e dessecamento (Lovejoy et al., 1984; Kapos, 1989; Laurance, 1991; Murcia, 1995; Laurance et al., 1998, 2002 apud Vidal et al., 2007). Segundo Metzger (1999), as bordas podem ser entendidas como áreas de transição entre unidades da paisagem de hábitat e não-hábitat, regidas pelas “forças de interação” entre as mesmas. Portanto, estudos mais específicos sobre os fatores estruturais da borda, como seus aspectos micro-climáticos (ventos, temperatura, umidade relativa, evapotranspiração) e, provavelmente, o nível de

perturbação do fragmento, seriam importantes fontes para um melhor entendimento sobre o uso de recurso das espécies dessas áreas.

b. Regressão e Correlações

As correlações (de Pearson) entre as características funcionais dos indivíduos, considerando todo o conjunto de dados dos Fragmentos, estão listadas na Tabela 7. As correlações positivas mais fortes foram entre AFE x Asat ($r_p = 0,72$; $p < 0,001$) e Lig x CMSF ($r_p = 0,33$; $p < 0,001$). As correlações negativas mais fortes foram entre CMSF x Asat ($r_p = -0,44$; $p < 0,001$); CMSF x N ($r_p = -0,40$; $p < 0,001$); AFE x CMSF ($r_p = -0,38$; $p < 0,001$) e Lig x N ($r_p = -0,37$; $p < 0,001$).

Tabela 7. Coeficientes de correlação de Pearson (r_p) entre as características funcionais dos indivíduos. $p < 0,001$ ***. Correlações não significativas foram omitidas (-). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar. Dados transformados em log.

	LIG	AFE	CMSF	Asat	C
LIG					
AFE	-0,25***				
CMSF	0,33***	-0,38***			
Asat	-0,21***	0,72***	-0,44***		
C	0,24***	-0,20***	0,20***	-0,28***	
N	-0,37***	0,19***	-0,40***	0,20***	-

Como já visto em parágrafos anteriores, a AFE mede o investimento em área de folha de interceptação de luz por massa seca alocada na folha e o CMSF infere o investimento em matéria seca pelo peso saturado, portanto, espécies com baixo AFE geralmente apresentam valores elevados para o CMSF ($r_p = -0,38$; $p < 0,001$), com altas concentrações de paredes celulares e compostos secundários, como lignina (Coley et al., 1985; Choong et al., 1992; Ryser, 1996; Reich, 1998). Dessa forma, lâminas de folhas grossas, células pequenas e de paredes grossas apresentam relação positiva com CMSF, e consequentemente com LIG ($r_p = 0,4$; $p < 0,001$).

De acordo com Reich (1999), a AFE 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 (com maior CMSF) tenham uma taxa de fotossíntese líquida mais baixa por grama de massa seca da folha. Isso foi observado pela correlação negativa de CMSF x Asat ($r_p = -0,42$; $p < 0,001$), assim como também visto para o oposto, no qual folhas mais finas (com maior AFE) apresentam taxa de assimilação fotossintética mais alta através da correlação positiva de AFE x Asat ($r_p = 0,72$; $p < 0,001$).

As relações do teor de N da folha com a estrutura foliar ainda são pouco citadas, mas de acordo com Chapin (1980), plantas adaptadas a ambientes pobres em nutrientes têm crescimento lento, baixos teores de proteínas e altos conteúdos de substâncias fenólicas, podendo assim ser explicado pela correlação negativa entre LIG e N ($r_p = -0,37$, $p < 0,001$). Portanto, plantas com maiores valores de CMSF, devido ao aumento na concentração de massa seca de todos os constituintes citoplasmáticos, apresentam menores valores de N na folha ($r_p = -0,40$; $p < 0,001$).

Porém, a deficiência de nitrogênio pode influenciar a alocação do carbono assimilado, alterando a proporção do amido, sacarose e monossacarídeos foliares (Cruz, 2001). Como a deficiência de nitrogênio reduz o crescimento, a utilização de assimilados pela planta é reduzida e maiores quantidades de carbono podem ser desviadas para a formação de amido (Rufty Jr. et al., 1988). Se o acúmulo de amido no cloroplasto for excessivo, a fotossíntese pode ser seriamente afetada por dificultar a chegada do CO₂ aos sítios de carboxilação da Rubisco (Guidi et al., 1998), explicando assim a correlação negativa entre Asat x C ($r_p = -0,28$; $p < 0,001$).

Observando as correlações mais fortes existentes com a LIG na Tabela 7, um modelo linear foi construído para prever o N (variável dependente), baseada no efeito fixo LIG. O modelo N - LIG foi significativo ($p < 0,001$), com $R^2 = 0,20$ (Figura 15). Esse modelo reforça as relações positivas de N com Asat e AFE e como consequência relações negativas com o CMSF e LIG. Portanto, plantas com comportamento aquisitivo mais elevado e com maior conteúdo de nutrientes demonstram menores taxas de compostos secundários. Na Figura 15 também podemos notar a não separação dos grupos de acordo com a utilização dos recursos, corroborando com a análise de variância no item 6.2.a.

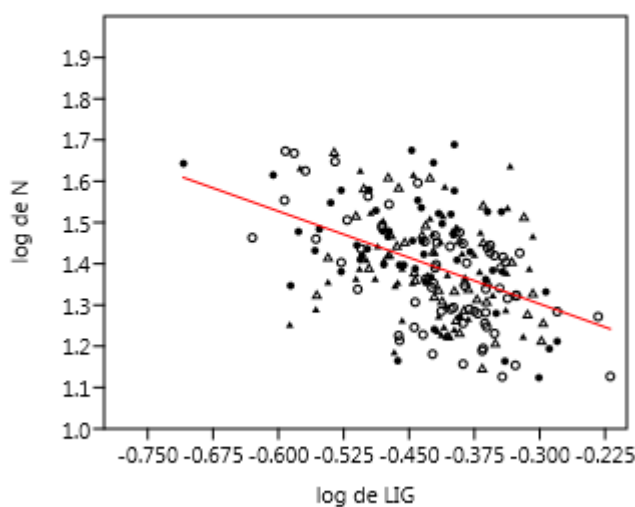


Figura 15. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Teor de N foliar (CMSF, g/g) e o efeito fixo de conteúdo foliar de Lignina (LIG, mg/mg), transformados em log10. Círculos pretos, indivíduos do grupo GI; círculos brancos, indivíduos do grupo GC; triângulos pretos, indivíduos do grupo PI e triângulos brancos, indivíduos do grupo PC.

Posteriormente, o modelo CMSF - LIG foi igualmente significativo no todo ($p < 0,001$) e apresentou poder de explicação ($R^2 = 0,17$) (Figura 16), demonstrando que uma maior quantidade de lignina foliar está associada a uma arquitetura mais compartimentalizada (Blackman & Brodribb, 2011), apresentando assim maior teor de massa seca contido na folha. Na Figura 16, novamente podemos notar a não separação dos grupos de acordo com a utilização dos recursos, corroborando com a análise de variância no item 6.2.a.

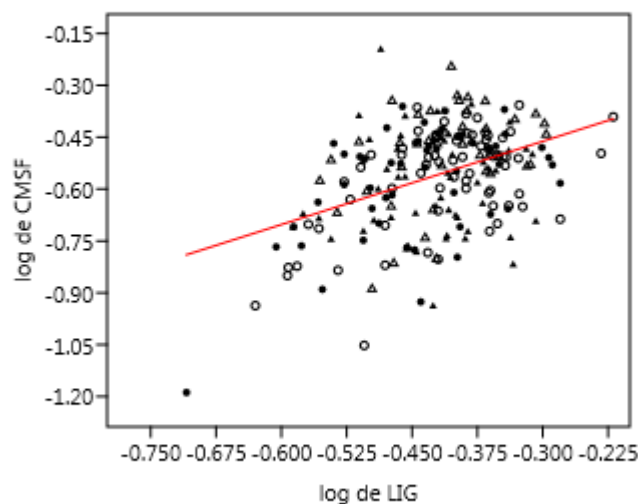


Figura 16. Modelo linear significativo ($p < 0,001$) entre a variável dependente Conteúdo de massa seca foliar (CMSF, g/g), e o efeito fixo do conteúdo foliar de Lignina (LIG, mg/mg), transformados em $\log_{10}$. Círculos pretos, indivíduos do grupo GI; círculos brancos, indivíduos do grupo GC; triângulos pretos, indivíduos do grupo PI e triângulos brancos, indivíduos do grupo PC.

Apesar dos valores do R^2 não serem elevados nos dois modelos, foi visto a normalidade dos resíduos, provando que os resultados do ajuste do modelo de regressão linear são confiáveis.

6.3. Características funcionais das espécies

a. Análise de componentes principais (ACP)

Como visto em análises anteriores, não foi observada separação dos grupos de fragmentos (GI; GC; PI e PC) quanto ao uso das CF avaliadas nesse projeto. A ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais (ou descritores, para efeito da análise de ACP) reforçou esse resultado (Figura 17).

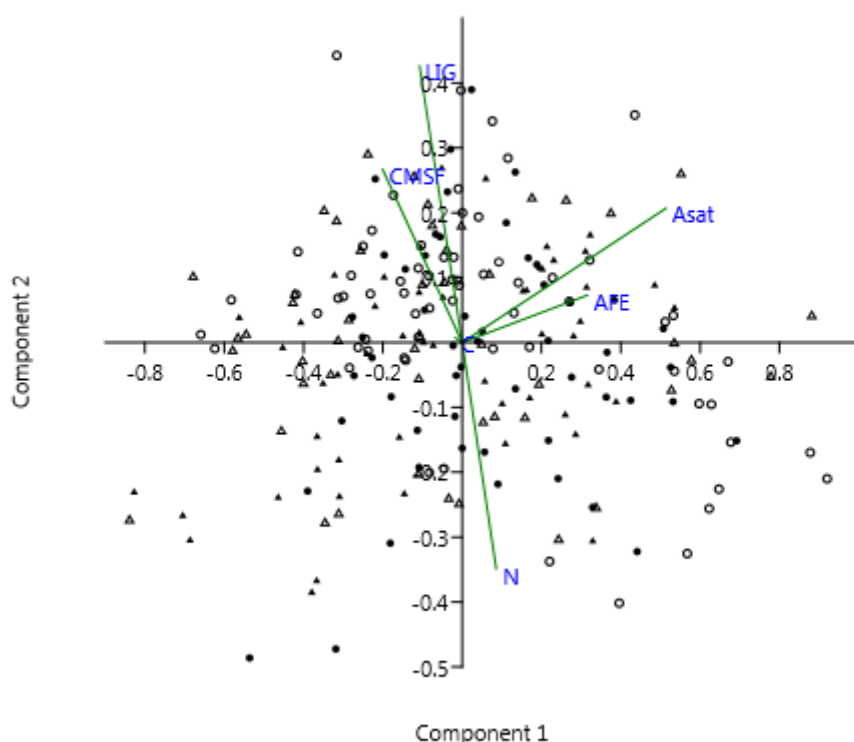


Figura 17. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 75% da variabilidade dos dados. Círculos pretos, espécies do grupo GI; círculos brancos, espécies do grupo GC; triângulos pretos, espécies do grupo PI; triângulos brancos, espécies do grupo PC. LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.

Como podemos ver, não houve a separação dos grupos quanto ao uso de recursos, confirmando que essa classificação entre tamanho e conectividade não é eficiente para essa abordagem, demonstrando que o conhecimento sobre o histórico de uso das áreas seria, pode ser mais relevante. Entretanto, a mesma análise de componentes principais (ACP) foi feita, utilizando-se a classificação sucessional de Gandolfi (1991) para espécies pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias.

A ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais (ou descritores, para efeito da análise de ACP) somou 75% de explicação da variabilidade dos dados em seus dois eixos dos componentes principais (CP1: 61,125%; CP 2: 14,871%, Figura 18). O CP1 teve a maior contribuição positiva de Asat (0,79) e AFE (0,49); e negativa de CMSF (-0,31) e LIG (-0,17). Para o CP2, a maior contribuição positiva foi da LIG (0,66), CMSF (0,41) e Asat (0,32); e negativa do N (-0,54).

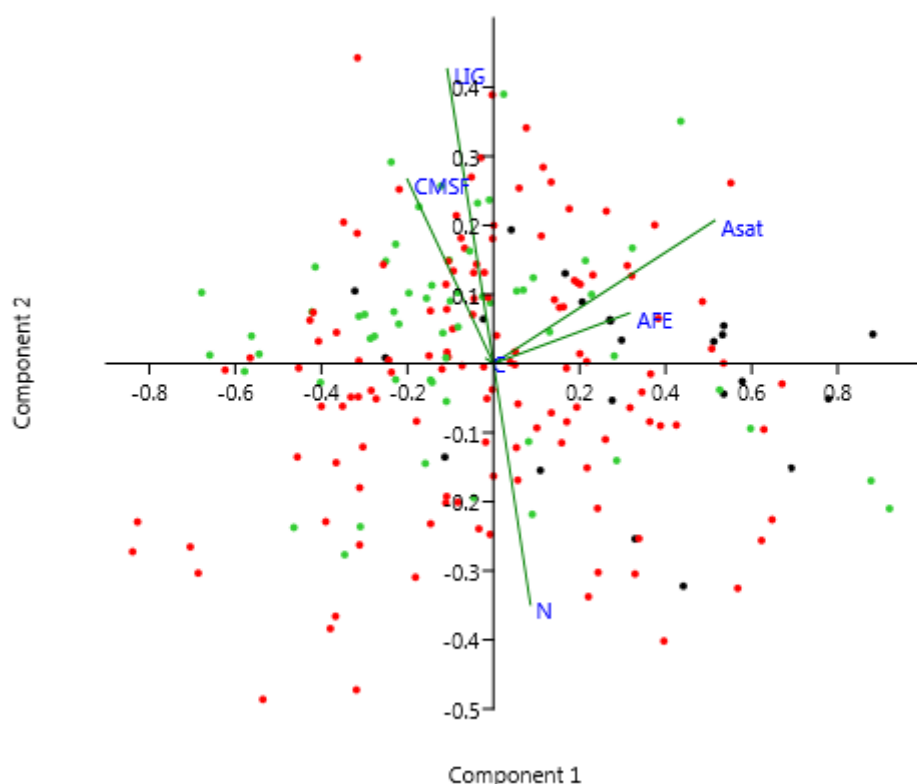


Figura 18. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura, teor de nutrientes e fotossíntese, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 75% da variabilidade dos dados. Pontos pretos, espécies pioneiras; pontos vermelhos, secundárias iniciais e pontos verdes, espécies secundárias tardias. LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.

Nos altos valores de CMSF, Lig e C foliar podemos observar uma maior concentração de pontos verdes. Este cenário indica um grupo com características mais conservativas quanto ao uso de recursos (e.g. *Ixora gardneriana* Benth., *Licania hoehnei*, *Sloanea monosperma* Vell., *Vochysia magnifica* Warm.). Alto CMSF implica num baixo AFE, devido ao *trade-off* existente, e que assim caracterizam essas espécies que priorizam um investimento em massa seca em relação ao armazenamento de água, reduzindo o conteúdo de componentes citoplasmáticos, e como consequência reduzindo as concentrações de N. Como visto anteriormente, a deficiência de N gera maiores quantidade de C que podem ser desviadas para a formação de amido, afetando os valores de fotossíntese. Esse grupo traduz bem a estratégia conservativa descrita no EEF (Wright et al., 2004), composto por espécies que apresentam folhas altamente estruturadas, com altas taxas de Lig e CMSF, e pouco investimento em área de interceptação de luz e assimilação fotossintética.

Os pontos vermelhos espalhados indicam as espécies secundárias iniciais (e.g. *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *Cordia sellowiana* Cham., *Guapira opposita* (Vell.) Reitz.), *Tibouchina pulchra* Cogn.), as quais serão substituídas pelas espécies secundárias tardias (St) ao longo da sucessão. A grande diversidade funcional em áreas secundárias observada na análise acima, explica o porquê essas florestas se mantêm diferentes por um período mais longo, podendo demorar anos para chegar aos padrões das florestas maduras.

Já as espécies dos grupos dos pontos pretos (e.g. *Cecropia hololeuca* Miq., *Croton floribundus* Spreng., *Piptocarpha macropoda* (DC.) Baker, *Schefflera angustissima*, *Solanum cinnamomeum* Sendtn.), apresentam altos valores de Asat, AFE e N, indicando estratégias aquisitivas quanto ao uso dos recursos. Alto AFE e baixo de CMSF indicam espécies com alta capacidade de armazenar água e maior área de interceptação de luz em relação à massa seca, ou seja, entre maximizar estrutura ou fixação de carbono fotossintético, temos folhas pouco estruturadas (baixo valores de Lig) e plantas altamente eficientes no uso dos nutrientes na fotossíntese, que apresentam alto teor de N foliar. Seria então o outro extremo do EEF, representado por espécies com características aquisitivas que concentram alto teor de N foliar, alcançando altos valores de fotossíntese, com folhas de maior área em relação à massa e maior capacidade para armazenamento de água.

6.4. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM)

A ACP realizada com as médias das características funcionais escalonadas para comunidade explicou 85,9% da variabilidade dos dados em seus dois primeiros eixos (CP 1: 56,27 %; CP 2: 29,645 %; Figura 19). O CP 1 é mais explicado pela porção positiva, na qual encontra-se Asat (0,94) e AFE (0,30). CP 2 é explicado, na porção positiva, pelo CMSF (0,69) e LIG (0,67); e negativa, por N (-0,23).

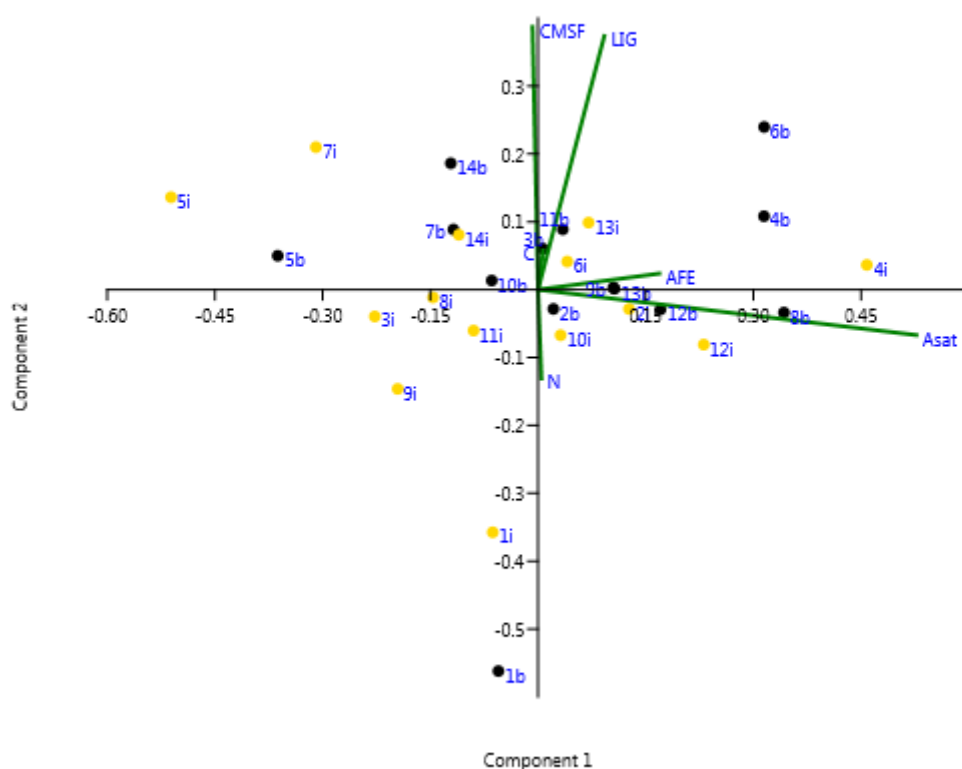


Figura 19. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 85,9% da variabilidade dos dados. Círculos pretos, comunidades de fragmentos da borda (b, borda) e círculos amarelos, comunidades de fragmentos do interior (i, interior). LIG, conteúdo de lignina; AFE, área foliar específica; CMSF, conteúdo de matéria seca foliar; Asat, taxa de assimilação de CO₂ saturada de luz; C, carbono foliar e N, nitrogênio foliar.

A estrutura dos componentes principais (CPs) se manteve relativamente conservada na escala da comunidade. A porção negativa do CP 1 mostra que, folhas de espécies com altos valores de Asat, podem ser explicados pela alta AFE (porção positiva do CP 1), uma vez que folhas com menor espessura e maior área foliar apresentam taxas de fotossíntese líquida mais alta por grama de massa seca da folha (Reich 1999). Nesse lado, podemos observar fragmentos que contém *Tibouchina pulchra Cogn.* (Fragmentos 4 e 6), espécie bem característica quanto ao uso de recursos de forma mais aquisitiva, sendo considerada uma espécie secundária inicial típica da sucessão de mata atlântica (Aidar, M. 2000).

No entanto, o CP 2 está sendo mais explicado na porção positiva pela LIG e CMSF, mostrando que aspectos de investimento estrutural são mais determinantes para a adaptação nas condições ambientais dos fragmentos que ali se encontram, (e.g. fragmentos 7, 10 11 com *Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman*, espécie conservativa quanto ao uso de recursos). A porção negativa do CP 2 mostra-se com o N foliar, no qual podemos notar a presença dos fragmentos 1, 9 e 10 que apresentam *Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan* e *Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.*, leguminosas típicas quanto ao alto uso de N foliar.

7. Conclusão

O trabalho mostrou que os indivíduos dos grupos dos fragmentos apresentam diferenças significativas para a maioria dos parâmetros medidos, mas com diferenças mínimas entre eles, não havendo um padrão nessas mudanças. Já a análise entre borda e interior não apresentou diferenças significativas para nenhum atributo analisado, mostrando que grupos biológicos nem sempre respondem da mesma maneira aos efeitos de borda e esses, por sua vez, não se manifestam de maneira igual em todas as bordas.

As correlações seguiram o proposto no espectro de economia foliar, onde folhas com menor CMSF e menor LIG, apresentam maior AFE, Asat e N foliar. A LIG e CMSF demonstraram forte correlação, reforçando a ideia que folhas mais densa, com maior massa por unidade de área, são acompanhadas por

alta manutenção de rigidez das paredes celulares, com maiores índices de *LIG*, assim como a *LIG* demonstrou forte relação com *N*, corroborando com o trabalho de Chapin (1980), o qual diz que plantas que absorvem rapidamente os nutrientes disponíveis, tendem a apresentar menor quantidade de substâncias fenólicas nas folhas.

Na ACP não foi possível observar a separação dos grupos dos fragmentos por estratégias de acordo com EEF, mas quando analisados por classificação sucessional, foi possível enxergar os grupos tipicamente aquisitivos (altos valores de *Asat*, *AFE*, *N*, e baixos valores de *LIG* e *CMSF*) para espécies pioneiras e secundárias iniciais e grupos tipicamente conservativos (altos valores de *LIG* e *CMSF*, com baixos valores para as demais variáveis) para espécies secundárias tardias. Quando as comunidades foram consideradas, os eixos mais fortes foram da *LIG*, *CMSF* e *Asat*, demonstrando que esses são atributos essenciais para o entendimento do funcionamento de florestas.

8. Considerações finais

Na primeira parte do trabalho foi possível observar diferenças significativas entre as FM e FS para todos os parâmetros analisados. A *LIG* mostrou-se diferente entre essas áreas, apoiando a hipótese de que FM, por serem florestas com mais tempo de regeneração, apresentam maiores valores de investimento em estrutura. Na análise por CWM também pudemos observar maior explicação pela *LIG*, sugerindo que esse parâmetro é o mais eficiente para a classificação de espécies tardias (conservativas). As FS apresentaram menores valores em investimento estrutural foliar, pois ainda contem espécies com características mais aquisitivas no uso dos recursos em relação às FM, que utilizam o *N* de forma mais eficiente na fotossíntese e apresentam maior área por unidade de massa seca.

A segunda parte do trabalho mostrou que os indivíduos dos grupos dos fragmentos apresentam diferenças significativas para a maioria dos parâmetros medidos, mas com diferenças mínimas entre eles, não havendo um padrão nessas mudanças. Podemos concluir que conhecer o histórico de uso das áreas do estudo é de fundamental importância, pois através desse conhecimento há um provável melhor entendimento sobre o funcionamento das florestas. A análise

entre borda e interior não apresentou diferenças significativas para nenhum atributo analisado mostrando que estudos mais específicos sobre os fatores estruturais da borda, como seus aspectos micro-climáticos e, provavelmente, o nível de perturbação do fragmento, seriam importantes fontes para uma melhor compreensão sobre o uso de recurso das espécies dessas áreas. Na ACP não foi possível observar a separação dos grupos dos fragmentos por estratégias de acordo com EEF, mas quando analisados por classificação sucessional, foi possível enxergar os grupos tipicamente aquisitivos (altos valores de Asat, AFE, N, e baixos valores de LIG e CMSF) para espécies pioneiras e secundárias iniciais e grupos tipicamente conservativos (altos valores de LIG e CMSF, com baixos valores para as demais variáveis) para espécies secundárias tardias. Novamente na CWM o eixo da LIG demonstrou ser uma forte variável, assim como CMSF e Asat, demonstrando que esses são atributos essenciais para a percepção do funcionamento de ecossistemas florestais.

Portanto, podemos concluir que o uso da Lignina como característica funcional no eixo da economia foliar mostrou-se de grande importância para a melhor delimitação quanto ao investimento em estrutura em espécies com estratégias conservativas.

O trabalho como um todo, representa um levantamento raro feito em florestas tropicais, ligando aspectos funcionais a aspectos estruturais foliares específicos, como a Lignina, na compreensão do funcionamento ecofisiológico de florestas da Mata Atlântica. Porém, estudos futuros que analisem como os tipos distintos de fragmentos - e.g., em relação ao tamanho, conectividade, histórico de distúrbio - estão ligados à distribuição dessas estratégias são essenciais para o desenvolvimento de ferramentas para conservação das florestas na Mata Atlântica.

9. 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. *Advances in Ecological Research*. 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.
- Aidar, M.P.M.** 2000. *Ecofisiologia das estratégias de utilização de nitrogênio em árvores da floresta neotropical*. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- Alvares C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G.** 2014. Köpen's climate classification map for Brazil. *Metereologische Zeitschrift*. 11 (6): 711-728.
- Arnon, D.I. & Stout, P.R.** 1939. The essentiality of certain elements in minute quantities for plants with special reference to copper. *Plant Physiology*. 14: 371-375.
- Arroyo-Rodríguez, V. et al.** 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*. 100(3): 702-711.
- 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 Ecology and Systematics*. 11: 287-310
- Beier, P. & Noss, R. F.** 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*. 12: 1241-1252.
- 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.
- Blackman, C.J. & Brodribb, T.J.** 2011. Two measures of leaf capacitance: insights into the water transport pathway and hydraulic conductance in leaves. *Functional Plant Biology*. 38: 118-126.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S., Mooney, H.A.** 1985. Resource limitation in plants - An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363-392.

- Boerjan, W., Ralph, J., Baucher, M.** 2003. Lignin biosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*. 54: 519-546.
- Bonawitz, N. & Chapple, C.** 2010. The Genetics of Lignin Biosynthesis: Connecting Genotype to Phenotype. *Annual Review of Genetics*. 44: 337–63.
- 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.
- Cabané, M., Pireaux, J-C., Léger, E., Weber, E., Dizengremel, P., Pollet, B., Lapierre, C.** 2004. Condensed Lignins Are Synthesized in Poplar Leaves Exposed to Ozone. *Plant Physiology*. 134(2): 586–594.
- Camargo, J.L.C. & Kapos, V.** 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*. 11:205-221.
- Cardoso da Silva, J.M. & Tabarelli, M.** 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*. 404(6773): 72-74.
- CEPAGRI – Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura.** Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>
- Chapin, F.S, Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H.** 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*. 37: 49-57.
- Chapin, F.S.** 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 233-260.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E.** 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*. 12(4): 351-366.
- Choong, M. F.; Lucas, P. W.; Ong, J. S. Y.; Pereira, P.; Tan, H. T. W.; Turner, I. M.** 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*. 121(4): 597-610.
- Coley, P. D.; Bryant J. P.; Chapin III, F. S.** 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science*. 230(4728): 895-899.

- Colombo, A.F. & Joly, C.A.** 2010. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*. 70(3): 697-708.
- Cotler, H. & Ortega-Larrocea, M.P.** 2006. Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena*. 65(2): 107-117.
- Cruz, J.L.** Efeitos de níveis de nitrato sobre o metabolismo do nitrogênio, assimilação do CO₂ e fluorescência da clorofila a em mandioca. 2001. 87f. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D., ... & Harrison, P.A.** 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*. 19(10): 2873-2893.
- Dent, D.H. & Wright, S.J.** 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*. 142: 2833-2843.
- Deon, M.D.** 2007. Crescimento e nutrição mineral da soja submetida a excesso de P, S, K, Ca e Mg em solução nutritiva. Tese de Mestrado, USP, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M.** 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104(52): 20684-20689.
- Dunn, R.R.** 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol*. 18(2): 302-9.
- Evans, J.R. & Seemann, J.R.** 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: coots, consequences, and control. In: Briggs, W. R. (Eds) *Photosynthesis*. A. R. Liss, New York. 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.
- Firmino, A. et al. 2006.** Alterações ligno-anatômicas em *Solanum gilo* Raddi por aplicação de cálcio e boro como estratégia de defesa. *Ci. Agrotec.* 30(3): 394-401.
- Fisch, G. 1995.** Caracterização climática e balanço hídrico de Taubaté (SP). *Revista Biociências, Taubaté*. 1(1): 81-90.
- 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.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, E., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V., Quetier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J., Thebault, A., Zarovali, M. 2009.** Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*. 90(3): 598-611.
- Gandolfi, S. 1991.** Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Garibaldi, L.A. et al. 2013.** Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*. 339: 1608-1611.
- Garnier, E. and Laurent, G. 1994.** Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*. 128: 725-736.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J-P. 2004.** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85: 2630-2637.

- 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 Phytologist*. 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. Ecology*. 15: 688-695.
- Gershenzon, J.** 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolite production under water and nutrient stress. *Recent Advances in Phytochemistry*. 18: 273-320.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C. & Rorison, I.H.** 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*. 79: 259–281.
- Guidi, L.; Lorefice, G.; Pardossi, A.; Malorgio, F.; Tognoni, F.; Soldatini, G.F.** 1998. Growth and photosynthesis of *Lycopersicum esculentum* (L.) plants as affected by nitrogen deficiency. *Biologia Plantarum*, Prague. 40: 235-244.
- Hancock, J., Loya, W., Giardina, C., Li, L., Chiang, V., Pregitzer, K.** 2006. Plant growth, biomass partitioning and soil carbon formation in response to altered lignin biosynthesis in *Populus tremuloides*. *New Phytologist*. 173.
- Hanski, I., & Gilpin, M.E.** 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, San Diego, CA.
- Hanson, K.R. & Havir, E.A.** 1981. Phenylalanine ammonia-lyase. In *The biochemistry of plants. Secondary plant products* (E.E. Conn, ed.). Academic Press, New York. 7: 577-626.
- 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 & Environment*. 18: 1146-1156
- Herms, D.A. & Mattson, W.J.Q.** 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*. 67(3).
- Higuchi, T.** 1990. Lignin biochemistry: Biosynthesis and biodegradation. *Wood Science and Technology*. 24(1): 23-63.
- 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.
- Joly C.A., Metzger J.L., Tabarelli M.** 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*. 204(3): 459-473.
- 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. *Ciência e Cultura*. 51 (5-6): 331-348.
- Joly, C.A., Assis, M.A., Bernacci, L.C., Tamashiro, J.Y., Campos, M.C.R., Gomes, J.A.M.A., Lacerda, M.S., Santos, F.A.M., Pedroni, F., Pereira, L.S., Padgurschi, M.C.G., Prata, E.M.B., Ramos, E., Torres, R.B., Rochelle, A., Martins, F.R., Alves, L.F., Vieira, S.A., Martinelli, L.A., Camargo, P.B., Aidar, M.P.M., Eisenlohr, P.V., Simões, E., Villani, J.P., Belinello, R.** 2012. Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *BiotaNeotrop*. 12(1).
- Jordan, C. F.** 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. Chichester: Wiley, Chichester and New York.
- Kikuzawa, K.** 1991. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habit and Leaf Longevity of Trees and Their Geographical Pattern. *The American Naturalist*. 138: 1250-1263.
- Knops, J.M.H.; Bradley, K.L., Wedin, D.A.** 2002. Mechanisms of plant impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*. 5: 454-466.
- Lacher, W.** 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Editora Rima, São Carlos. p532.
- 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.

- 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. *Ecological Modelling*. 148: 213-232.
- Laurance, S.G., Campbell, M., Abernethy, K., Alvarez, P.** 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*. 489: 290-294.
- Lavorel, S. & Garnier, E.** 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16(5): 545-556.
- Leal, R.M. & Prado, R.M.** 2008. Desordens nutricionais no feijoeiro por deficiência de macronutrientes, boro e zinco. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias, Recife*. 3(4): 301-306.
- Legendre, P. & Legendre, L.** 1998. Numerical ecology. Elsevier. 2 ed.
- Lewis, N.G. & Sarkanen, S.** 1998. Lignin and lignan biosynthesis, American Chemical Society. Washington, DC. p436.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., 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.
- Lopes, A.V. et al.** 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*. 142(6): 1154-1165. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.007>.
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrath, A., Martins, S.V., Laurance, W.F.** 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of ecology*. 102(2): 475-485.
- Malavolta, E.** 2008. O Futuro da Nutrição de Plantas Tendo em Vista Aspectos Agronômicos, Econômicos e Ambientais. *Informações Agronômicas*, Piracicaba.
- 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., 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.
- Margna, U.** 1977. Control at the level of substrate supply: an alternative in the regulation of phenylpropanoid accumulation in plant cells. *Phytochemistry* 16: 419-426.
- Martins, S.C.** 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.; Mcdowell, W. H.; Townsend, A. R.; Vitousek, P. M.** 1999. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*. 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.
- 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.
- Melo, F.P.L. et al.** 2013. Priority setting for scaling-up tropical forest restoration projects: Early lessons from the Atlantic forest restoration pact. *Environmental Science and Policy*. 33: 395-404.
- Metzger, J.P.** 1999. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 71: 445-463.
- Mittermeier, R. et al.** 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*. 12(3): 516-520.
- Monteiro, C.A.** 1971. Análise rítmica em climatologia. São Paulo, IGEOG/USP.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-85.

- Nobel, P.S.** 1977. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. *Physiologia Plantarum*. 40: 137-144.
- Nunes-Neto, N. F., do Carmo, R. S., El-Hanil, C. N.** 2013. O conceito de função na ecologia contemporânea. *Revista de filosofia*. 25(36): 43-73.
- Odum, E. P.** 1983. *Ecologia*. Editora Guanabara Koogan S. A. p434.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S., Tabarelli, M.** 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx*. 38: 389-393.
- Oliveira, M.A., Santos, A.M.M., Tabarelli, M.,** 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*. 256(11): 1910-1917.
- 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 CO₂ enriched atmosphere. *Nature*. 411: 469-472.
- Pacheco, I.A.; Sartori, M.R.; Bolonhezi, S.** 1990. Resistance to malathion, pirimiphos-methyl and feinitrothion in Coleoptera from stored grains. In: *International Working Conference On Stored-Product Protection*. 1029-1037.
- Paciencia, M. L. B.; Prado, J.** 2004. Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 27(4): 641-653.
- Padgurschi M. De C.G., Pereira L. De S., Tamashiro J. Y., Joly, C.A.** 2011. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*. 11(2): 139-152.
- Paul, M.J. & Pellny, T.K.** 2003 Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. *Journal of Experimental Botany*. 54: 539-547.
- Peixoto, M.F.S.** 2008. *Ciclo do Carbono*. Universidade Federal Do Recôncavo Da Bahia Centro De Ciências Agrárias Ambientais e Biológicas.
- 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.
- Poorter, H. & De Jong, R.O.B.** 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(1): 163-176.
- 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. 309-336.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R.** 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*. 182: 565-588.
- Poorter, L. & Bongers, F.** 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*. 87: 1733-1743.
- Pozza, A.A.A, Martinez, H.E.P, Caixeta, L.S.C, Cardoso, A.A, Zambolim, L., Pozza, E.A.** 2001. Influência da nutrição mineral na intensidade da mancha-de-olho-pardo em mudas de cafeeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília*. 36(1): 53-60.
- Raes, J., Rohde, A., Christensen, J., Peer, Y., Boerjan, W.** 2003. Genome-Wide Characterization of the Lignification. *Plant Physiology*. v133.
- Ranocha, P., Chabanes, M., Chamayou, S., Jauneau, A., Boudet, A. M., Goffner, D.** 2002. Laccase Down-Regulation Causes Alterations in Phenolic Metabolism and cell wall structure in poplar. *Plant Physiology*. 129(1): 145-155.
- Reich, 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.
- 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. *Monographs* 62: 365-392.
- Reich, P.B.** 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*. 102(2): 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., 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.** 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62: 365-392.
- 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.
- Ricketts, T.H. et al.** 2008. Landscape effects on crop pollination services: Are there general patterns? *Ecology Letters*. 11(5): 499-515.
- Roderick, M.L., Berry, S.L., Noble, I.R., Farquhar, G.D.** 1999. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. *Functional Ecology*. 13: 683-695.
- Rosado, B.** 2011. Ecologia funcional de árvores na mata atlântica: o papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies. Dissertação de mestrado, programa de pós de graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).
- Royer, D.** 2008. Nutrient turnover rates in ancient terrestrial ecosystems. *Paleo*. 23: 421-423
- Rufty Jr., T.W.; Huber, S.C.; Volk, R.J.** 1988. Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress. *Plant Physiology*. 88: 725-730.
- Ryser, P.** 1996. The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology*. 10(6): 717-723.
- Sanchez, O.J.; Pan, A.; Nicolas, G.; Labrador, E.** 1989. Relation of cell wall peroxidase activity with growth in epicotyls of *Cicer arietinum*: effects of calmodulin inhibitors. *Physiologia Plantarum*. 75: 275-279.
- Santos, B.A. et al.** 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE*, 5(9), pp.1–7.

- Schleicher A., Peppler-Lisbach, Kleyer M.** 2011. Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? *Preslia*. 83: 347-370
- Schmitt C.B., Burgess N.D., Coad L., Belokurov A., Besanaçon C., Boisrobert L., Campbell, A., Fish, L., Gliddon, D., Humphries, K., Kapos, V., Loucks, C., Lysenko, I., Milles, L., Mills, C., Minnemeyer, S., Pistorius, T., Ravilious, C., Steininger, M., Winkel, G.** 2009. Global analysis of the protection status of the world's forests. *Biological Conservation*. 142: 2122-2130.
- Schroth, G.; Elias, M. E. A.; Uguen, K.; Seixas, R.; Zeck, W.** 2001 Nutrient fluxes in rainfall, throughfall and stemflow in tree-based land use systems and spontaneous tree vegetation of central Amazonia. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 87(1): 37-49.
- 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 Phytologist*. 153: 359-364.
- SOS Mata Atlântica/INPE.** 2016. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica, período de 2015 e 2016.
- Souza, T.V. et al.** 2011. Redistribution of threatened and endemic atlantic forest birds under climate change. *Natureza e Conservação*. 9(2): 214–218.
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J.** 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. 369: 842-867.
- Stitt, M., Muller, C., Matt, P., Gibon, Y., Carillo, P., Marcuende, R., Scheible, W.R., Krapp, A.** 2002. Steps towards an integrated view of nitrogen metabolism. *Journal of Experimental Botany*. 53: 959-970.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Peres, C.A.** 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*. 143(10): 2328-2340.
- 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.** 1994. Estudo comparativo da vegetação de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virgínia/SP. *Revista do Instituto Florestal*. 6(1): 1-11.
- 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. *Revista do Instituto Florestal*. 5(1): 99-112.
- Taylor, P. D., L. Fahring, K. Henein, G. Merrian.** 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*. 68: 571-573.
- Van Acker, R., Vanholme, R., Storme, V., Mortimer, J.C., Dupree, P. & Boerjan, W.** 2013. Lignin biosynthesis perturbations affect secondary cell wall composition and saccharification yield in *Arabidopsis thaliana*. *Biotechnol Biofuels*. 6(1): 46.
- 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. p123.
- Vidal, M. M.; Pivello, V. R.; Meirelles, S. T.; Metzger, J. P.** 2007. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos. *Revista Brasileira de Botânica*. 30(3): 521-532.
- 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.
- Weiher, 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. *Journal of Vegetation Science*. 10: 609-620.
- Weng, J.K. & Chapple, C.** 2010. The origin and evolution of lignin biosynthesis. *New Phytologist*. 187: 273-285.
- Westoby, M. & Wright, I.J.** 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 21(5): 261-268.
- Westoby, M.** 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*. 199: 213-227.
- Whetten, R. W., Mackay, J. J., Sederoff, R.R.** 1998. Recent advances in understanding lignin biosynthesis. *Annual Review of plant physiology and plant molecular biology*. 49: 585-609.

- Whitmore, T.C.** 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *Man and the Biosphere Series*. 17: 3-40.
- Wiens, J.** 1994. Habitat fragmentation: island versus landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*. 137: S97-S104.
- Wilson, P., Thompson, K., Hodgson, J.** 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*. 143: 155-162.
- Witkowski, E.T.F. & B.B. Lamont.** 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*. 88: 486-493.
- Wright, I.J., Peter, B.R., Mark, W., David, D.A., Zdravko, B., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Comelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexaas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R.** 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*. 2403: 1-6.
- Zhu, Y., Du, B., Qian, J., Zou, B., Hua, J.** 2013. Disease resistance gene-induced growth inhibition is enhanced by *rcd1* independent of defense activation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 161: 2005-2013.

10. Anexo

Relação das espécies/gêneros que compuseram 70% da área basal das parcelas de Floresta Madura (K e M), Secundária (N e T) e borda e interior de cada um dos 14 fragmentos. Levantamento de florística e fitossociologia: FM (Joly et al, 2012); FS (Marchiori et al., 2015) e fragmentos (Gomes & Rochelle, dados não publicados).

Classificação sucessional das espécies/gêneros (CS): P- pioneira; Si- secundária inicial; St- secundária tardia e NC- não classificada. Área basal relativa (ABrel). Valores do conteúdo de Lignina foliar (LIG/CWR) e demais parâmetros analisados como Área foliar específica (AFE), Conteúdo de massa seca foliar (CMSF), Assimilação de CO₂ saturada de luz (Asat), Carbono foliar (C), Nitrogênio foliar (N) e Razão Carbono:Nitrogênio (C/N).

Parcela K	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Aiouea acarodomatifera	St	0,017	0,140	0,011	0,321	0,060	457,937	22,646	20,222
Alchornea glandulosa Poit. & Baill.	Si	0,032	0,217	0,010	0,237	0,067	456,388	30,242	15,091
Amaioua intermedia	St	0,009	0,132	0,006	0,337	0,023	469,489	22,890	20,511
Bathysa australis	Si	0,020	0,165	0,010	0,221	0,034	458,705	30,736	14,924
Cabralea canjerana (Vell) Mart.	St	0,013	0,107	0,012	0,198	0,106	474,408	25,524	18,587
Calyptanthus lucida Mart. ex DC.	St	0,012	0,148	0,005	0,340	0,030	475,297	17,231	27,584
Chrysophyllum viride	St	0,169	0,167	0,007	0,323	0,039	486,211	18,373	26,463
Couepia venosa	St	0,027	0,122	0,012	0,289	0,062	482,939	19,605	24,633
Coussapoa microcarpa	Si	0,011	0,217	0,010	0,292	0,065	452,172	16,708	27,063
Cryptocarya mandiocana	St	0,013	0,185	0,006	0,239	0,037	490,511	19,257	25,472
Cryptocarya saligna	St	0,008	0,125	0,011	0,355	0,034	450,204	15,516	29,015
Euterpe edulis	St	0,116	0,211	0,010	0,347	0,064	484,183	23,933	20,231
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,038	0,089	0,009	0,170	0,056	482,444	36,051	13,382
Licania hoehnei	St	0,058	0,145	0,006	0,306	0,040	478,842	15,768	30,369
Marlierea silvatica (Gardner) Kiaersk.	St	0,003	0,275	0,014	0,378	0,099	466,909	16,852	27,707
Miconia cabussu Hoehne	Si	0,014	0,154	0,008	0,261	0,076	520,214	19,008	27,368
Mollinedia schottiana	St	0,013	0,117	0,015	0,160	0,063	462,172	21,941	21,065
Myrcia spectabilis	St	0,024	0,207	0,011	0,236	0,089	458,936	22,996	19,957
Ocotea catharinensis Mez	St	0,054	0,167	0,010	0,328	0,033	483,588	35,919	13,463
Ocotea dispersa	St	0,008	0,146	0,010	0,363	0,045	485,129	23,725	20,448
Pouteria caimito (Ruiz & Pav.) Radlk.	St	0,013	0,162	0,008	0,343	0,048	489,993	19,083	25,677
Rapanea hermogenesii Jung-Mend. & Bernacci	Si	0,008	0,087	0,008	0,165	0,038	464,107	16,875	27,503
Schefflera angustissima	P	0,018	0,151	0,006	0,242	0,081	462,776	24,622	18,796
Parcela M	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Abarema langsdorffii	Si	0,008	0,058	0,004	0,235	0,009	487,671	28,671	17,009
Alchornea glandulosa Poit. & Baill.	Si	0,047	0,181	0,011	0,281	0,087	460,490	29,139	15,803
Amaioua guianensis	St	0,006	0,192	0,009	0,382	0,072	483,199	20,382	23,708
Calyptanthus lucida Mart. ex DC.	St	0,010	0,156	0,009	0,352	0,075	473,491	15,323	30,902
Chrysophyllum viride	St	0,264	0,228	0,007	0,364	0,043	504,914	17,309	29,171
Couepia venosa	St	0,017	0,095	0,008	0,273	0,055	484,841	18,854	25,715
Coussapoa sp1	NC	0,022	0,153	0,007	0,343	0,059	444,831	17,976	24,745
Eugenia sp1	NC	0,008	0,162	0,007	0,357	0,025	454,521	10,836	41,945
Euterpe edulis	St	0,074	0,132	0,009	0,358	0,048	459,564	24,941	18,426
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,027	0,081	0,011	0,176	0,071	440,482	36,873	11,946
Heisteria silvianii	St	0,010	0,163	0,012	0,296	0,071	493,851	20,965	23,557
Inga lanceifolia	Si	0,007	0,104	0,012	0,296	0,071	473,625	28,530	16,601
Licania hoehnei	St	0,042	0,134	0,005	0,365	0,036	468,044	14,876	31,463
Licaria armeniacae	St	0,005	0,151	0,010	0,401	0,083	497,319	28,810	17,262
Miconia cabussu Hoehne	Si	0,010	0,131	0,005	0,341	0,081	478,805	19,506	24,547
Mollinedia sp1	NC	0,009	0,122	0,010	0,239	0,067	473,258	21,736	21,773
Myrcogenia glaucescens	St	0,006	0,139	0,014	0,293	0,082	460,698	24,307	18,953
Ocotea aciphylla	St	0,010	0,181	0,007	0,402	0,053	506,881	16,945	29,913
Ocotea catharinensis	St	0,024	0,126	0,013	0,311	0,075	480,876	34,579	13,907
Ocotea daphnifolia	St	0,007	0,173	0,005	0,301	0,050	459,711	18,101	25,397
Ocotea dispersa	St	0,009	0,144	0,009	0,361	0,049	481,841	19,910	24,201
Ocotea divaricata	St	0,011	0,198	0,010	0,303	0,067	477,564	21,003	22,738
Ocotea elegans	St	0,008	0,137	0,011	0,328	0,067	475,873	33,766	14,093
Ocotea sp.	St	0,016	0,118	0,008	0,366	0,041	473,499	23,191	20,417

Persea venosa	St	0,013	0,167	0,009	0,346	0,026	493,267	20,125	24,511
Schefflera angustissima	P	0,008	0,116	0,007	0,265	0,107	478,039	18,770	25,468
Sloanea sp1	NC	0,006	0,158	0,009	0,354	0,033	463,935	19,442	23,863
Parcela N	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Alchornea glandulosa Poit. & Baill.	Si	0,011	0,132	0,014	0,202	0,066	441,420	30,772	14,345
Alchornea triplinervia	Si	0,056	0,119	0,011	0,267	0,040	456,602	34,159	13,367
Alsophila setosa	St	0,015	0,113	0,012	0,150	0,077	438,430	24,737	17,724
Bathysa australis	Si	0,013	0,051	0,013	0,158	0,084	473,336	28,702	16,491
Cabralea canjerana (Vell) Mart.	St	0,014	0,037	0,013	0,172	0,139	480,328	33,329	14,412
Calyptanthus lucida Mart. ex DC.	St	0,022	0,100	0,012	0,276	0,059	460,957	24,316	18,957
Calyptanthus strigipes	St	0,020	0,069	0,012	0,274	0,073	460,441	16,616	27,711
Campomanesia guaviroba	Si	0,013	0,067	0,014	0,253	0,112	451,124	24,265	18,592
Chrysophyllum viride	St	0,038	0,114	0,014	0,259	0,080	433,601	24,681	17,568
Cordia sellowiana	Si	0,011	0,089	0,012	0,228	0,073	425,577	27,990	15,205
Croton macrobothrys	P	0,010	0,077	0,021	0,174	0,177	472,288	37,222	12,688
Cryptocarya saligna	St	0,011	0,106	0,009	0,331	0,063	493,107	31,343	15,733
Cyathea delgadii	St	0,012	0,104	0,010	0,155	0,073	475,098	19,348	24,556
Euterpe edulis	St	0,094	0,135	0,007	0,288	0,030	464,898	20,902	22,241
Indet. sp. 8	NC	0,074	0,150	0,009	0,315	0,068	452,735	41,282	10,967
Inga lanceifolia	Si	0,024	0,070	0,010	0,287	0,048	467,814	19,631	23,830
Jacaranda montana	St	0,018	0,114	0,008	0,243	0,045	485,746	27,071	17,944
Licania hoehnei	St	0,087	0,127	0,006	0,351	0,053	455,496	31,002	14,692
Licaria armeniaca	St	0,015	0,115	0,013	0,275	0,051	479,418	20,287	23,631
Micropholis gardneriana	St	0,011	0,132	0,006	0,356	0,035	453,941	22,351	20,310
Mollinedia argyrogyna	St	0,034	0,112	0,012	0,139	0,062	511,263	34,684	14,741
Mollinedia engleriana	St	0,010	0,088	0,013	0,132	0,088	471,724	22,421	21,039
Myrcia spectabilis	St	0,010	0,138	0,006	0,224	0,061	442,916	23,145	19,136
Myrtaceae sp. 2	NC	0,015	0,215	0,009	0,283	0,057	482,359	19,093	25,263
Ocotea catharinensis	St	0,036	0,164	0,011	0,338	0,074	479,999	26,253	18,284
Pouteria caimito (Ruiz & Pav.) Radlk.	St	0,010	0,095	0,008	0,342	0,083	490,672	21,971	22,333
Vernonanthura puberula	P	0,017	0,042	0,022	0,139	0,096	452,414	36,855	12,275
Parcela T	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Alchornea triplinervia	Si	0,237	0,156	0,012	0,287	0,108	459,994	28,433	16,178
Calyptanthus strigipes	St	0,016	0,103	0,010	0,249	0,069	465,225	19,496	23,862
Chrysophyllum viride	St	0,021	0,152	0,009	0,405	0,075	475,731	21,746	21,877
Euterpe edulis	St	0,105	0,135	0,016	0,387	0,120	456,674	32,262	14,155
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,014	0,074	0,006	0,187	0,041	484,358	34,802	13,918
Inga marginata Willd.	Si	0,020	0,071	0,007	0,357	0,076	463,641	33,544	13,822
Licania hoehnei	St	0,031	0,152	0,010	0,365	0,082	458,893	15,523	29,562
Miconia cabussa Hoehne	Si	0,021	0,086	0,007	0,334	0,073	454,403	24,406	18,619
Mollinedia argyrogyna	St	0,014	0,094	0,005	0,158	0,027	467,292	19,366	24,130
Piptocarpha macropoda (DC.) Baker	P	0,028	0,143	0,012	0,270	0,158	474,633	28,124	16,876
Schefflera angustissima	P	0,017	0,107	0,012	0,270	0,131	476,904	19,356	24,639
Sloanea monosperma Vell.	St	0,016	0,137	0,014	0,178	0,088	440,005	35,211	12,496
Solanum cinnamomeum Sendtn.	P	0,021	0,104	0,008	0,276	0,138	455,773	25,796	17,669
Tibouchina pulchra Cogn.	Si	0,033	0,223	0,007	0,273	0,086	440,412	18,043	24,409
Fragmento 1- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Croton floribundus Spreng.	P	0,154	0,078	0,015	0,129	0,192	435,243	30,445	14,482
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,158	0,088	0,008	0,259	0,038	482,747	24,067	20,170

Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,375	0,038	0,006	0,065	0,026	443,779	43,983	10,458
Fragmento 1- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Actinostemon concolor (Spreng.) Müll.Arg,	St	0,066	0,097	0,018	0,179	0,129	420,286	25,702	16,418
Cecropia pachystachya Trécul	P	0,067	0,061	0,009	0,171	0,127	431,021	41,242	10,634
Croton floribundus Spreng.	P	0,243	0,070	0,012	0,172	0,083	432,884	30,070	14,444
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,292	0,132	0,003	0,118	0,015	445,559	35,783	12,486
Fragmento 2- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	St	0,045	0,132	0,005	0,279	0,030	494,978	39,426	12,673
Casearia gossypiosperma Briq.	Si	0,021	0,164	0,012	0,311	0,076	472,365	29,898	15,971
Cordia sellowiana Cham.	Si	0,030	0,109	0,009	0,197	0,094	439,327	31,133	14,217
Croton floribundus Spreng.	P	0,078	0,077	0,011	0,208	0,056	450,730	19,493	23,141
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,038	0,156	0,007	0,317	0,020	490,144	16,738	29,289
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,105	0,183	0,012	0,229	0,080	485,573	24,062	20,236
Gymnanthes klotzschiana Müll.Arg.	Si	0,068	0,119	0,011	0,360	0,043	430,215	22,630	19,062
Luehea grandiflora Mart. & Zucc.	Si	0,105	0,151	0,009	0,185	0,078	486,061	17,678	27,498
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,072	0,150	0,011	0,181	0,067	486,169	32,804	14,876
Maytenus gonoclada Mart.	St	0,025	0,097	0,013	0,303	0,096	484,290	24,412	19,954
Myrceugenia rufescens (DC.) D.Legrand & Kausel	St	0,023	0,149	0,007	0,348	0,043	466,865	16,921	27,759
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,081	0,215	0,006	0,153	0,072	458,531	43,342	10,591
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,026	0,107	0,005	0,639	0,009	466,155	27,735	16,835
Fragmento 2- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m ² /g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	St	0,077	0,152	0,004	0,280	0,023	490,338	38,627	12,736
Cassia ferruginea (Schräd.) Schrad. ex DC.	Si	0,038	0,143	0,015	0,226	0,147	530,930	29,695	17,872
Cordia sellowiana Cham.	Si	0,030	0,110	0,007	0,288	0,107	448,274	25,610	17,536
Croton floribundus Spreng.	P	0,088	0,113	0,012	0,208	0,180	443,750	26,318	17,053
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,033	0,210	0,009	0,326	0,081	477,318	19,412	24,586
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,026	0,178	0,013	0,263	0,088	515,678	26,411	19,537
Fabaceae sp1	NC	0,029	0,160	0,006	0,209	0,033	515,232	17,431	29,610
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,039	0,067	0,015	0,196	0,097	474,580	17,895	28,193
Gymnanthes klotzschiana Müll.Arg.	Si	0,031	0,116	0,013	0,329	0,042	429,450	15,358	29,095
Humiriastrium dentatum (Casar.) Cuatrec.	St	0,038	0,211	0,006	0,394	0,035	442,512	23,860	19,428
Maprounea guianensis Aubl.	Si	0,050	0,230	0,011	0,329	0,054	462,263	16,758	27,674
Piptadenia sp. 1	NC	0,032	0,122	0,007	0,274	0,050	423,331	18,331	23,116
Pseudopiptadenia leptostachya (Benth.) Rauschert	St	0,034	0,147	0,011	0,238	0,089	439,038	17,245	25,485

Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose	Si	0,040	0,167	0,003	0,181	0,012	414,005	26,621	15,565
Vochysia magnifica Warm.	St	0,122	0,128	0,017	0,215	0,079	455,551	22,609	20,223
Fragmento 3- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Amaioua intermedia Mart. ex Schult. & Schult.f.	St	0,036	0,141	0,011	0,347	0,086	445,439	23,355	19,113
Andira anthelmia (Vell.) Benth.	St	0,059	0,112	0,008	0,299	0,040	455,359	29,265	15,593
Guatteria australis A.St.- Hil.	Si	0,039	0,209	0,009	0,220	0,089	478,198	14,589	32,844
Miconia urophylla DC.	Si	0,075	0,191	0,008	0,212	0,054	445,334	33,553	13,406
Miconia budlejoides	Si	0,120	0,206	0,005	0,362	0,055	473,984	24,061	19,760
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,352	0,130	0,008	0,346	0,066	466,835	24,446	19,122
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,036	0,160	0,012	0,357	0,087	416,897	48,886	8,542
Fragmento 3- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Amaioua intermedia Mart. ex Schult. & Schult.f.	St	0,073	0,136	0,011	0,325	0,094	447,925	26,458	16,924
Andira anthelmia (Vell.) Benth.	St	0,050	0,119	0,007	0,297	0,033	461,714	14,616	31,725
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,062	0,128	0,008	0,342	0,035	461,365	28,576	16,684
Matayba sp. 2	Si	0,051	0,096	0,010	0,312	0,073	427,761	27,844	15,599
Miconia budlejoides	Si	0,086	0,189	0,005	0,328	0,066	478,162	23,024	20,781
Ocotea aciphylla (Nees & Mart.) Mez	St	0,051	0,150	0,007	0,423	0,038	464,750	31,395	14,980
Ocotea bicolor Vattimo- Gil	St	0,068	0,205	0,007	0,427	0,034	485,393	33,543	14,523
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,106	0,174	0,011	0,341	0,041	467,108	26,840	17,694
Fragmento 4- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Myrsine coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Si	0,076	0,242	0,015	0,204	0,191	472,180	29,342	16,161
Tibouchina pulchra Cogn.	Si	0,685	0,196	0,009	0,285	0,102	406,271	21,078	19,451
Fragmento 4- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Croton floribundus Spreng.	P	0,119	0,129	0,025	0,166	0,284	454,251	41,306	11,014
Croton pictocalyx Müll.Arg.	P	0,067	0,097	0,019	0,191	0,244	460,872	42,277	10,951
Piptocapha sp.	NC	0,063	0,102	0,012	0,130	0,145	439,185	24,538	17,940
Tibouchina pulchra Cogn.	Si	0,469	0,190	0,010	0,413	0,116	424,880	22,704	18,726
Fragmento 5- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,066	0,103	0,005	0,205	0,022	468,382	33,399	14,020
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Si	0,038	0,212	0,010	0,183	0,018	455,500	34,374	13,394
Clethra scabra Pers.	Si	0,107	0,153	0,008	0,363	0,022	464,485	16,825	27,728
Mabea piriri Aubl.	Si	0,066	0,148	0,010	0,425	0,024	468,884	28,432	16,539
Miconia sp. 6	NC	0,213	0,101	0,007	0,350	0,023	437,936	25,726	17,050
Nectandra oppositifolia Nees	St	0,080	0,172	0,006	0,444	0,019	476,754	18,503	25,771
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,038	0,095	0,006	0,411	0,027	476,843	23,115	20,897
Savia dictyocarpa Müll.Arg.	St	0,057	0,183	0,015	0,301	0,108	455,029	29,920	15,210
Fragmento 5- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N

Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,618	0,169	0,004	0,190	0,011	486,568	23,320	21,063
Mabea piriiri Aubl.	Si	0,194	0,144	0,014	0,423	0,031	471,296	26,751	17,724
Fragmento 6- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Clethra scabra Pers.	Si	0,070	0,221	0,009	0,308	0,087	457,542	14,265	32,187
Tibouchina pulchra Cogn.	Si	0,793	0,198	0,008	0,315	0,098	416,735	17,032	24,819
Fragmento 6- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Cordia sellowiana Cham.	Si	0,024	0,096	0,009	0,290	0,086	430,195	21,788	19,748
Croton floribundus Spreng.	P	0,074	0,137	0,012	0,164	0,162	458,515	28,454	16,117
Croton piptocalyx Müll.Arg.	P	0,027	0,091	0,015	0,235	0,155	471,991	32,050	14,737
Cupania oblongifolia Mart.	Si	0,021	0,142	0,007	0,314	0,031	481,505	22,019	22,034
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,067	0,073	0,011	0,199	0,063	442,324	42,140	10,548
Guatteria australis A.St.-Hil.	Si	0,028	0,159	0,009	0,346	0,054	442,005	19,674	22,487
Hirtella hebeclada Moric. ex DC.	St	0,022	0,206	0,008	0,294	0,043	431,973	13,367	32,370
Magnolia ovata (A.St.-Hil.) Spreng.	St	0,050	0,189	0,006	0,190	0,062	478,503	17,655	27,334
Matayba sp. 1	NC	0,024	0,185	0,004	0,366	0,020	484,376	15,462	31,334
Nectandra oppositifolia Nees	St	0,038	0,188	0,006	0,359	0,042	467,316	18,027	25,972
Ocotea nectandrifolia Mez	St	0,018	0,150	0,005	0,394	0,042	469,878	19,260	24,408
Ocotea nunesiana (Vattimo-Gil) J.B. Baitello	St	0,022	0,169	0,008	0,364	0,045	504,946	22,221	22,583
Piptocarpha macropoda (DC.) Baker	P	0,020	0,167	0,008	0,252	0,070	456,705	14,340	31,847
Posoqueria latifolia (Rudge) Schult.	St	0,040	0,119	0,007	0,316	0,053	456,705	16,845	27,168
Tapirira guianensis Aubl.	Si	0,055	0,365	0,005	0,407	0,050	472,419	13,391	35,951
Tibouchina pulchra Cogn.	Si	0,114	0,181	0,007	0,334	0,073	423,912	18,993	22,572
Tovomitopsis paniculata (Spreng.) Planch. & Triana	St	0,039	0,189	0,008	0,245	0,049	482,440	19,158	25,240
Fragmento 7- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,164	0,099	0,009	0,249	0,044	469,427	38,307	12,362
Handroanthus cf. impetiginosus (Mart. ex DC.) Mattos	St	0,136	0,082	0,006	0,307	0,078	428,327	26,040	16,470
Ixora gardneriana Benth.	St	0,071	0,186	0,004	0,454	0,017	498,657	14,035	35,695
Lamanonia ternata Vell.	St	0,080	0,254	0,006	0,391	0,049	478,580	16,350	30,430
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,190	0,161	0,009	0,359	0,044	509,729	30,465	16,804
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	St	0,047	0,172	0,008	0,346	0,029	475,503	21,851	22,084
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,057	0,113	0,006	0,455	0,021	469,690	26,405	17,812
Fragmento 7- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Amaioua intermedia Mart. ex Schult. & Schult.f.	St	0,219	0,162	0,007	0,455	0,024	478,389	18,329	26,530
Andira anthelmia (Vell.) Benth.	St	0,042	0,137	0,009	0,349	0,042	466,634	31,175	14,971
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,044	0,119	0,011	0,292	0,032	472,686	38,463	12,538
Ixora gardneriana Benth.	St	0,076	0,169	0,005	0,465	0,018	502,248	22,821	22,039

Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,238	0,186	0,009	0,378	0,027	489,378	28,337	17,577
Savia dictyocarpa Müll.Arg.	St	0,054	0,232	0,017	0,295	0,049	485,193	32,663	14,965
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,054	0,130	0,007	0,415	0,023	469,676	22,963	20,651
Fragmento 8- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Croton floribundus Spreng.	P	0,231	0,114	0,013	0,154	0,171	435,628	29,508	14,819
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,203	0,144	0,006	0,342	0,066	445,788	20,953	21,299
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,459	0,143	0,008	0,159	0,080	445,147	26,890	16,639
Fragmento 8- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,048	0,141	0,009	0,220	0,072	507,673	40,662	12,678
Aspidosperma camporum Müll.Arg.	St	0,067	0,077	0,006	0,267	0,024	480,978	21,149	22,806
Bauhinia longifolia (Bong.) Steud	Si	0,030	0,130	0,007	0,341	0,046	448,066	23,930	18,892
Guatteria australis A.St.- Hil.	Si	0,034	0,242	0,007	0,417	0,035	476,472	21,331	22,441
Leucochloron incuriale (Vell.) Barneby & J.W. Grimes	Si	0,081	0,164	0,005	0,341	0,033	481,761	28,602	17,069
Luehea grandiflora Mart. & Zucc.	Si	0,074	0,123	0,019	0,171	0,128	448,072	28,363	15,801
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,141	0,135	0,006	0,183	0,023	455,595	29,490	15,637
Machaerium villosum Vogel	Si	0,101	0,113	0,006	0,225	0,053	470,715	40,753	11,554
Maytenus gonoclada Mart.	St	0,040	0,138	0,005	0,425	0,030	453,758	23,309	19,510
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC	St	0,029	0,155	0,007	0,471	0,063	422,388	16,800	25,274
Ocotea sp. 8	NC	0,033	0,160	0,004	0,471	0,025	494,032	21,647	22,839
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,038	0,186	0,002	0,285	0,013	447,322	34,801	12,939
Fragmento 9- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Si	0,090	0,154	0,010	0,272	0,093	427,627	23,595	18,283
Leucochloron incuriale (Vell.) Barneby & J.W. Grimes	Si	0,118	0,162	0,004	0,356	0,035	495,635	30,709	16,266
Mabea piriri Aubl.	Si	0,048	0,153	0,013	0,219	0,105	430,928	19,846	22,174
Miconia sp. 6	NC	0,251	0,117	0,011	0,273	0,119	428,460	22,253	19,906
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,063	0,223	0,005	0,101	0,035	477,598	37,516	12,730
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,102	0,122	0,007	0,410	0,053	472,576	24,470	19,454
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,044	0,188	0,011	0,289	0,039	491,585	22,488	21,916
Fragmento 9- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,332	0,141	0,003	0,116	0,023	458,047	32,326	14,171
Aspidosperma subincanum Mart.	St	0,056	0,082	0,012	0,181	0,080	455,894	22,676	20,292
Brosimum glaziovii Taub, Copaifera trapezifolia Hayne	Si	0,064	0,110	0,014	0,239	0,089	444,040	32,003	13,873
Guapira opposita (Vell.)	St	0,080	0,105	0,006	0,252	0,039	490,181	23,105	21,333
	Si	0,038	0,071	0,017	0,214	0,070	445,195	42,828	10,386

Reitz

Piptadenia paniculata Benth.	Si	0,040	0,158	0,011	0,212	0,051	476,802	30,188	15,837
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	St	0,060	0,147	0,009	0,354	0,034	460,194	18,734	24,638
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,034	0,237	0,012	0,318	0,039	494,486	24,410	20,257

Fragmento 10- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
----------------------------	-----------	----------------	-----------------------------	-----------------------------	-------------------	---	---------------------	---------------------	------------

Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,059	0,134	0,006	0,391	0,032	496,296	34,341	14,725
Cassia ferruginea (Schrاد.) Schrاد. ex DC.	Si	0,087	0,135	0,011	0,290	0,044	435,095	28,493	15,305
Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.	Si	0,087	0,159	0,010	0,283	0,061	387,453	29,508	13,136
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,361	0,101	0,013	0,253	0,039	418,178	27,275	15,335
Maclura tinctoria (L.) D.Don ex Steud.	Si	0,054	0,157	0,017	0,246	0,106	388,789	33,124	11,801
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,118	0,120	0,008	0,435	0,031	463,983	24,953	18,793

Fragmento 10- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
-------------------------------	-----------	----------------	-----------------------------	-----------------------------	-------------------	---	---------------------	---------------------	------------

Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,061	0,143	0,004	0,328	0,028	499,773	44,194	11,309
Annona cacans Warm.	Si	0,029	0,110	0,016	0,237	0,147	451,085	30,141	14,966
Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.	Si	0,027	0,113	0,013	0,242	0,110	396,013	30,122	13,148
Ficus sp. 2	NC	0,028	0,067	0,016	0,196	0,138	362,802	22,214	16,407
Luehea candicans Mart. & Zucc.	Si	0,141	0,138	0,014	0,334	0,077	430,249	22,632	19,054
Mabea piriri Aubl.	Si	0,104	0,083	0,022	0,341	0,055	452,647	35,343	12,807
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,031	0,098	0,010	0,307	0,046	431,442	26,313	16,401
Nectandra oppositifolia Nees	St	0,051	0,144	0,007	0,364	0,048	463,424	17,414	26,611
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.	Si	0,088	0,147	0,011	0,375	0,050	458,924	33,240	13,960
Piptadenia paniculata Benth.	Si	0,041	0,088	0,011	0,317	0,122	461,292	37,834	12,202
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,049	0,110	0,011	0,378	0,056	441,505	24,980	17,749

Fragmento 11- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
----------------------------	-----------	----------------	-----------------------------	-----------------------------	-------------------	---	---------------------	---------------------	------------

Andira anthelmia (Vell.) Benth.	St	0,057	0,156	0,009	0,304	0,038	492,829	27,668	17,845
Cordia sellowiana Cham.	Si	0,037	0,113	0,010	0,253	0,122	447,378	34,962	12,909
Croton floribundus Spreng.	P	0,040	0,145	0,010	0,217	0,105	458,043	24,560	18,735
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,248	0,178	0,006	0,404	0,014	515,818	19,283	26,859
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,028	0,222	0,009	0,243	0,043	500,787	21,003	23,887
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,041	0,085	0,022	0,146	0,131	454,727	44,497	10,255
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	Si	0,086	0,109	0,018	0,151	0,180	444,791	30,676	14,686
Ocotea sp. 8	NC	0,041	0,173	0,004	0,360	0,045	492,712	19,485	25,329
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	St	0,051	0,186	0,008	0,349	0,038	444,483	15,662	28,405
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	Si	0,023	0,129	0,004	0,432	0,036	456,906	17,605	26,000
Tapirira guianensis Aubl.	Si	0,055	0,342	0,008	0,318	0,079	477,497	18,687	25,662

Fragmento 11- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Andira anthelmia (Vell.) Benth.	St	0,022	0,145	0,008	0,301	0,041	496,741	24,985	19,914
Aspidosperma subincanum Mart.	St	0,023	0,055	0,030	0,116	0,217	453,433	29,024	15,682
Casearia gossypiosperma Briq.	Si	0,061	0,167	0,014	0,265	0,104	465,145	28,141	16,677
Copaifera langsdorffii Desf.	St	0,027	0,189	0,008	0,327	0,034	487,822	21,812	22,392
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,039	0,168	0,007	0,414	0,025	516,912	18,012	28,812
Cupania vernalis Cambess.	Si	0,041	0,209	0,007	0,225	0,032	484,717	25,346	19,358
Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F.Macbr.	St	0,047	0,138	0,006	0,311	0,051	490,998	23,058	21,397
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,098	0,065	0,014	0,149	0,081	458,699	47,144	9,790
Ixora gardneriana Benth.	St	0,049	0,142	0,008	0,360	0,028	488,013	15,178	32,419
Machaerium cf. brasiliensis	St	0,024	0,101	0,011	0,315	0,040	483,080	36,668	13,735
Myrcia racemosa (O.Berg) Kiaersk.	St	0,134	0,120	0,011	0,329	0,038	462,750	16,386	28,285
Peritassa flaviflora A.C.Sm.	NC	0,027	0,143	0,007	0,358	0,032	482,040	22,564	21,363
Qualea cf. cordata Spreng.	St	0,028	0,128	0,010	0,278	0,043	480,022	10,405	46,318
Roupala montana var. brasiliensis (Klotzsch) K.S.Edwards	St	0,020	0,203	0,001	0,353	0,003	443,894	21,927	20,438
Fragmento 12- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,163	0,186	0,020	0,069	0,120	478,380	34,522	13,879
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Si	0,073	0,207	0,009	0,310	0,040	453,727	26,037	17,594
Cecropia hololeuca Miq.	P	0,075	0,171	0,006	0,279	0,068	463,025	25,252	18,443
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,050	0,130	0,007	0,369	0,035	476,285	20,281	23,667
Piptocarpha sp. 2	NC	0,055	0,098	0,018	0,089	0,150	449,456	27,290	16,637
Pseudopiptadenia leptostachya (Benth.) Rauschert	St	0,151	0,197	0,011	0,200	0,087	424,167	26,293	16,178
Savia dictyocarpa Müll.Arg.	St	0,061	0,193	0,020	0,224	0,047	464,367	27,866	16,680
Virola cf. gardneri (A.DC.) Warb.	St	0,053	0,222	0,006	0,439	0,028	507,197	21,092	24,108
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,021	0,205	0,012	0,312	0,049	481,167	24,571	19,583
Fragmento 12- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,145	0,135	0,017	0,056	0,115	471,815	36,924	12,852
Brosimum guianense (Aubl.) Huber	Si	0,070	0,191	0,012	0,249	0,070	416,292	27,457	15,162
Cecropia hololeuca Miq.	P	0,024	0,145	0,011	0,157	0,177	440,035	29,406	15,062
Copaifera langsdorffii Desf.	St	0,023	0,226	0,008	0,223	0,078	460,532	26,653	17,337
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,073	0,088	0,011	0,264	0,035	496,450	25,281	19,800
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,058	0,069	0,019	0,150	0,110	413,787	46,547	8,892
Handroanthus cf. impetiginosus (Mart. ex DC.) Mattos	St	0,026	0,065	0,023	0,141	0,246	487,872	35,810	13,826
Ixora gardneriana Benth.	St	0,024	0,135	0,013	0,295	0,047	494,378	16,923	29,624

Lamanonia ternata Vell.	St	0,042	0,157	0,012	0,272	0,057	439,811	19,487	22,624
Maytenus evonymoides Reissek	St	0,031	0,077	0,018	0,193	0,153	453,680	28,827	15,758
Savia dictyocarpa Müll.Arg.	St	0,021	0,275	0,022	0,206	0,119	470,680	19,225	24,476
Tachigali sp	NC	0,052	0,146	0,009	0,253	0,065	463,689	28,234	18,009
Virola cf. gardneri (A.DC.) Warb.	St	0,114	0,212	0,010	0,368	0,064	511,699	20,679	24,775
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,021	0,193	0,012	0,312	0,049	484,092	26,744	18,212
Fragmento 13- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Asteraceae sp. 2	P	0,138	0,123	0,011	0,170	0,086	437,854	24,961	17,639
Cecropia hololeuca Miq.	P	0,263	0,162	0,010	0,195	0,100	460,552	25,648	18,016
Jacaranda puberula Cham.	Si	0,053	0,160	0,008	0,160	0,052	485,023	37,723	12,858
Pseudopiptadenia leptostachya (Benth.) Rauschert	St	0,056	0,077	0,009	0,230	0,057	451,223	27,066	16,731
Tapirira obtusa	Si	0,216	0,264	0,007	0,295	0,042	468,847	15,635	30,093
Fragmento 13- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Anadenanthera colubrina(Vell.) Brenan	Si	0,084	0,102	0,005	0,221	0,039	495,121	37,917	13,061
Jacaranda puberula Cham.	Si	0,028	0,128	0,008	0,167	0,084	490,028	47,334	10,407
Lamanonia ternata Vell.	St	0,076	0,250	0,009	0,331	0,076	465,918	13,308	35,030
Malouetia cestroides (Nees ex Mart.) Müll.Arg.	Si	0,102	0,106	0,015	0,200	0,109	491,077	33,794	14,801
Ocotea bicolor Vattimo-Gil	St	0,052	0,164	0,009	0,362	0,055	492,893	18,622	26,516
Savia dictyocarpa Müll.Arg.	St	0,163	0,260	0,012	0,310	0,050	480,012	21,475	22,372
Tapirira obtusa	Si	0,107	0,275	0,008	0,261	0,065	474,754	16,299	29,129
Terminalia sp. 2	Si	0,030	0,199	0,009	0,296	0,052	456,919	19,038	24,019
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,070	0,196	0,014	0,334	0,067	486,837	24,219	20,263
Fragmento 14- Borda	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Casearia sylvestris Sw.	Si	0,057	0,095	0,009	0,346	0,060	462,916	32,894	14,074
Clethra scabra Pers.	Si	0,038	0,198	0,009	0,313	0,053	463,014	16,132	28,947
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,145	0,164	0,006	0,382	0,024	515,383	17,108	30,170
Guatteria australis A.St.-Hil.	Si	0,061	0,180	0,008	0,316	0,058	457,646	20,642	22,208
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,063	0,256	0,007	0,364	0,031	497,910	18,056	27,888
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	St	0,286	0,150	0,011	0,369	0,043	434,058	20,397	21,374
Xylopia brasiliensis Spreng.	Si	0,084	0,217	0,011	0,402	0,050	477,406	25,433	18,856
Fragmento 14- Interior	CS	AB(rel)	LIG(mg)/ CWR(mg)	AFE(m²/g)	CMSF (g/g)	Asat(m) (μmol g⁻¹ s⁻¹)	C (mg/g)	N (mg/g)	C/N
Clethra scabra Pers.	Si	0,059	0,190	0,008	0,318	0,067	464,595	20,390	22,865
Cupania tenuivalvis Radlk.	Si	0,282	0,169	0,006	0,425	0,017	509,752	19,422	26,289
Guapira opposita (Vell.) Reitz	Si	0,061	0,085	0,012	0,216	0,090	471,363	46,912	10,089
Mabea piriri Aubl.	Si	0,123	0,177	0,011	0,039	0,048	437,074	26,077	16,927
Miconia cabucu Hoehne	Si	0,053	0,118	0,007	0,344	0,078	438,827	27,820	15,890
Miconia cf. willdenowii Klotzsch ex Naudin	Si	0,050	0,147	0,014	0,295	0,134	463,495	21,729	21,350
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	Si	0,075	0,236	0,010	0,297	0,030	479,818	18,964	25,320