

**IRRADIÂNCIA E ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM  
FUNCIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA FLORESTA ATLÂNTICA**

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES/RJ

2018

IRRADIÂNCIA E ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM  
FUNCIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA FLORESTA ATLÂNTICA

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

Tese apresentada ao Centro de  
Biociências e Biotecnologia da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense “Darcy Ribeiro”, como  
parte das exigências para a  
obtenção do título de Doutor em  
Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Angela Pierre Vitória

Campos dos Goytacazes/RJ

Fevereiro/2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do Centro de Biociências e Biotecnologia  
da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

723 / 2018

Vieira, Tatiane de Oliveira

Irradiância e estratégias ecofisiológicas: uma abordagem funcional para a conservação da Floresta Atlântica / Tatiane de Oliveira Vieira. -- Campos dos Goytacazes, 2018.

v, 178 f. : il.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Biociências e Biotecnologia. Laboratório de Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ecologia de organismos

Orientador: Vitória, Angela Pierre

Bibliografia: f. 41-62; 94-106; 167-176

1. Atributo funcional    2. Fotossíntese    3. Plasticidade fenotípica  
4. Crescimento    5. Sobrevivência    I. Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro    II. Título

581.7  
V657i

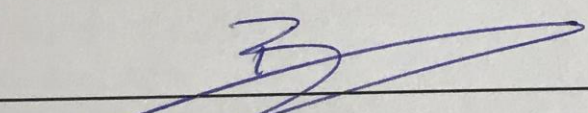
IRRADIÂNCIA E ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM  
FUNCIONAL PARA A CONSERVAÇÃO DA FLORESTA ATLÂNTICA

TATIANE DE OLIVEIRA VIEIRA

Tese apresentada ao Centro de  
Biodiversidade e Biotecnologia da  
Universidade Estadual do Norte  
Fluminense "Darcy Ribeiro", como  
parte das exigências para a  
obtenção do título de Doutor em  
Ecologia e Recursos Naturais.

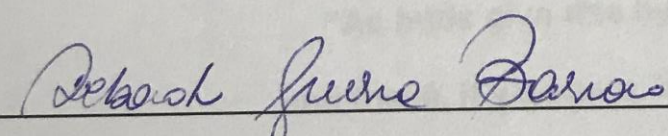
Aprovada em 22 de fevereiro de 2018

Comissão examinadora:



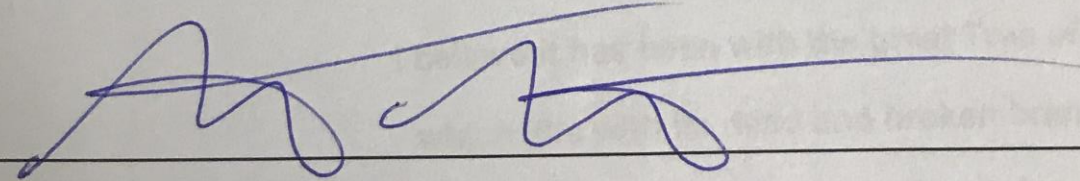
---

Bruno Henrique Pimentel Rosado (Doutor em Biologia Vegetal) - UERJ



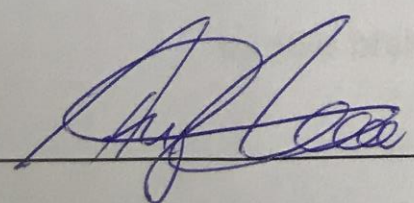
---

Déborah Guerra Barroso (Doutora em Produção Vegetal) - UENF



---

Marcelo Trindade Nascimento (Doutor em Ecologia) - UENF



---

Angela Pierre Vitória (Doutora em Biologia Vegetal) - Orientadora

**“As buds give rise by growth to fresh buds,  
and these, if vigorous, branch out and overtop  
on all sides many a feebler branch, so by generation  
I believe it has been with the great Tree of Life,  
which fills with its dead and broken branches  
the crust of the earth, and covers the surface with  
its ever branching and beautiful ramifications.”**

**Charles Darwin  
(The Origin of Species)**

## **AGRADECIMENTOS**

Em cada etapa um novo desafio e inúmeros aprendizados ao longo da jornada. Hoje, concluo um ciclo e não seria possível se estivesse sozinha. Por isso agradeço a muitos, mas em especial:

...à Deus, pois “até aqui nos conduziu o Senhor” (I Sm 7, 12c). Durante toda essa longa jornada Sua mão se fez presente me conduzindo e fortalecendo o meu querer em prosseguir. **OBRIGADA SENHOR!**

...à minha mãe, Juracema, por seu exemplo de vida e por acreditar em mim incondicionalmente. **OBRIGADA MÃEZINHA!**

...à minha família, em especial à minha avó Janete, meus irmãos, Fabiano e Cristiano, por sonhar junto comigo em cada etapa da minha vida. **OBRIGADA MEUS AMORES!**

...à Lafayet, pela amizade, amor, companheirismo e incentivo ao longo dessa jornada. **OBRIGADA MEU ANJO!**

...aos meus amigos, pelas conversas, pela paciência, amizade, carinho e por dividirem comigo cada conquista. **OBRIGADA A CADA UM DE VOCÊS!**

...ao meu grupo de pesquisa e a todos os colegas do Laboratório de Ecologia Experimental pelas conversas e incentivo. **OBRIGADA A TODOS VOCÊS!**

...à minha orientadora, Angela Pierre, obrigada pelo seu empenho na minha formação, por sua paciência, carinho e amizade, por acreditar e confiar em mim durante todos esses anos. **OBRIGADA POR ME FORMA COMO PROFISSIONAL ANGELA!**

...à Louis Santiago e a seu grupo de pesquisa pelas colaborações na execução deste trabalho. Obrigada pelo empenho, dicas e ensinamento passado. **OBRIGADA!**

...ao Prof.º Eliemar Campostrine e seu grupo de pesquisa, em especial a Jefferson Rangel, pelo suporte na coleta de dados. **OBRIGADA!**

... à ReBio União e seus funcionários por viabilizarem nosso estudo, pelo suporte e toda atenção a nós despendida. **OBRIGADA A TODOS!**

... à Gerson, técnico do LCA, e a Adílson, pelas incansáveis idas ao campo, por suas colaborações, paciência, calma e bom humor a todo tempo.  
**OBRIGADA GERSON E ADILSON!**

... à CAPES pela concessão da bolsa durante o mestrado. **OBRIGADA.**

... ao Laboratório de Ciência Ambientais (LCA) pelo suporte, pelo espaço físico cedido, **OBRIGADA.**

...às instituições Universidade Estadual Norte Fluminense (UENF) e University of California Riverside (UCR), seus funcionários e setores pelo suporte.  
**OBRIGADA.**

... à todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. **OBRIGADA DE VERDADE.**

## Sumário

Listas de Símbolos e Abreviaturas .....	7
Lista de Tabelas .....	10
Lista de Figuras .....	14
RESUMO.....	22
ABSTRACT .....	24
INTRODUÇÃO GERAL .....	25
Referências Bibliográficas .....	30
CAPÍTULO 1 .....	36
Abstract .....	38
Introduction.....	39
1. Materials and methods.....	42
1.1 Study area, plant material and experimental design.....	42
1.2 Survival, morphological and growth analyses .....	44
1.3 Chl a fluorescence and physiological attributes .....	45
1.4 Plasticity index and data analysis.....	45
1.5 Statistical analyses.....	46
2. Results .....	47
3. Discussion .....	56
Appendix 1 .....	62
Appendix 2 .....	63
References .....	64
CAPÍTULO 2 .....	72
Resumo.....	73
Abstract .....	74
1. Introdução .....	75
2. Material e Métodos .....	78
2.1 Condições experimentais e espécies estudadas .....	78
2.2 Número e período amostral.....	80
2.3 Avaliações de crescimento .....	80
2.3.1 Taxa de crescimento relativo.....	80



2.3.2 Atributos morfológicos .....	81
2.4 Avaliações fotossintéticas .....	82
2.4.1 Teor de cor verde.....	82
2.4.2 Composição de pigmentos fotossintéticos.....	82
2.4.3 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	83
2.4.4 Trocas gasosas .....	83
2.4.5. Composição isotópica foliar de carbono ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$ ), e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{foliar}}$ ), carbono (C%) e nitrogênio elementar (N%) e razão C:N .....	84
2.5 Análise estatística .....	85
3. Resultados.....	87
4. Discussão .....	99
5. Conclusão.....	105
6. Referências bibliográficas.....	106
Apêndice 1. ....	116
CAPÍTULO 3 .....	122
RESUMO.....	123
ABSTRACT .....	125
Introdução .....	127
6.1 MATERIAL E MÉTODOS.....	129
6.1.1 Desenho experimental.....	129
6.1.2 Área de estudo .....	130
6.1.3 Caracterização das áreas de estudo .....	130
6.1.4 Amostragem da vegetação, seleção das espécies estudadas e número amostral.....	133
6.1.5 Avaliações e período amostral de cada avaliação.....	135
7. Resultados.....	140
8. Discussão .....	154
9. Conclusão.....	160
10. Referência bibliográficas.....	161
DISCUSSÃO GERAL .....	169
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	174
CONCLUSÃO GERAL .....	177
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	178

## Listas de Símbolos e Abreviaturas

ReBio União	União Biological Reserve e/ou Reserva Biológica União
PPFD	photosynthetic photon flux density
H	Height
D	diameter at ground level
L	total number of leaves
SLA <sub>Y</sub>	specific leaf area – young leaves
SLA <sub>M</sub>	specific leaf area – mature leaves
RCI <sub>Y</sub>	relative chlorophyll index – young leaf
RCY <sub>M</sub>	relative chlorophyll index – mature leaf
RGR <sub>H</sub>	relative growth rate height
RGR <sub>D</sub>	relative growth rate diameter at ground level
RGR <sub>L</sub>	relative growth rate leaves
Fv/Fm	maximal quantum yield of PSII
qP	photochemical quenching
NPQ	non- photochemical quenching
RDPI	relative distance plasticity index
IIF	Índice de Integração Fenotípica
%IF	Percentual de Integração Fenotípica
PCA	principal component analysis
DFFF	densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
DPV	déficit de pressão de vapor
A	Altura
30%	tratamento com 30% da irradiância disponível
50%	tratamento com 50% da irradiância disponível
100%	tratamento com 100% da irradiância disponível
DAS	diâmetro do caule a altura do solo
NF	número de folhas total
TCR <sub>A</sub>	taxa de crescimento relativo altura
TCR <sub>DAS</sub>	taxa de crescimento relativo diâmetro a altura do solo
TCR <sub>NF</sub>	taxa de crescimento relativo número de folhas
MST	massa seca total

A/D	razão altura e diâmetro
RMR	razão de massa radicular
RMF	razão de massa foliar
RMC	razão de massa caulinar
AFE	área foliar específica
TCV	teor de cor verde
Clo a	clorofila a
Clo b	Clorofila b
CloTotal	Clorofila total
Caro	Carotenoides
CloTotal/Caro	Razão clorofila total e carotenoide
IRGA	analisador de gás no infravermelho
A <sub>CO2</sub>	assimilação de CO <sub>2</sub>
E	Transpiração
g <sub>s</sub>	condutância estomática
A <sub>máx</sub>	capacidade fotossintética máxima
V <sub>cMáx</sub>	velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenasse
Rd	taxa de respiração no escuro
$\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$	isótopo estável de carbono foliar
$\delta^{15}\text{N}_{\text{foliar}}$	isótopo estável de nitrogênio foliar
C%	carbono elementar
N%	Nitrogênio elementar
C:N	razão carbono e nitrogênio
RFFSA	rede ferroviária federal
SbS	sub-bosque sombreado
SbI	sub-bosque intermediário
SbEx	sub-bosque exposto
°C	temperatura em graus celsius
UR%	umidade relativa
RB	Herbários do Jardim Botânico do Rio de Janeiro
HUENF	Herbários da Universidade Estadual do Norte Fluminense
H'	diversidade de Shannon

D	dominância Berger-Parker
J	Equitabilidade
$A_{MáxLuz}$	capacidade fotossintética máxima
$P_{COMLUZ}$	ponto de compensação da fotossíntese à luz
$P_{SATLUZ}$	ponto de saturação da fotossíntese à luz
$R_d$	Respiração
$A_{Potencial}$	assimilação do $CO_2$ sob intensidade luminosa saturante
$g_{sPotencial}$	condutância estomática sob intensidade luminosa saturante
$E_{Potencial}$	transpiração sob intensidade luminosa saturante
$A_{Real}$	assimilação do $CO_2$ sob condições naturais de irradiância de cada tratamento
$g_{sReal}$	condutância estomática sob condições naturais de irradiância de cada tratamento
$E_{Real}$	Transpiração sob condições naturais de irradiância de cada tratamento

**Lista de Tabelas**

**Capítulo 1**

Table 1. ANOVA with the effect of species (n = 4), treatment (n = 2; shade = 50% irradiance; sun = 100% irradiance) and interactions (n = 8). F values (F), level of significance (\*P ≤ 0.05; \*\*P ≤ 0.01; \*\*\*P ≤ 0.0001), Sum of square (SS) and R<sup>2</sup> are indicated for species, treatment and interaction; ns =no significance. Relative growth rate height (RGR<sub>H</sub>), diameter at ground level (RGR<sub>D</sub>), number of leaves (RGR<sub>L</sub>), specific leaf area young (SLA<sub>Y</sub>) and mature (SLA<sub>M</sub>) leaves, relative chlorophyll index young (RCI<sub>Y</sub>) and mature (RCI<sub>M</sub>) leaves, maximal quantum yield of PSII young (Fv/Fm<sub>Y</sub>) and mature (Fv/Fm<sub>M</sub>) leaves, photochemical quenching young (qP<sub>Y</sub>) and mature (qP<sub>M</sub>) leaves and nonphotochemical quenching young (NPQ<sub>Y</sub>) and mature (NPQ<sub>M</sub>)..... 26

Table 2. Average estimates in a relative distance plasticity index (RDPI index) according to Valladares *et al.*, 2006 for morphological and physiological attributes in two irradiance treatments (shade and sun) seedling of *Vitex polygama*, *Cytharexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* and *Cupania oblongifolia*. Height (H), diameter at ground level (D), number of leaves (L), Specific leaf area young (SLA<sub>Y</sub>) and mature (SLA<sub>M</sub>) leaves, relative chlorophyll index young (RCI<sub>Y</sub>) and mature (RCI<sub>M</sub>) leaves, maximal quantum yield of PSII young (Fv/Fm<sub>Y</sub>) and mature (Fv/Fm<sub>M</sub>) leaves, photochemical quenching young (qP<sub>Y</sub>) and mature (qP<sub>M</sub>) leaves and nonphotochemical quenching young (NPQ<sub>Y</sub>) and mature (NPQ<sub>M</sub>)..... 31

**Capítulo 2**

Tabela 1. Valores de r da correlação de Pearson entre os valores médios das taxas de crescimento relativo (TCR) para os atributos: altura (TCR<sub>A</sub>), diâmetro a altura do solo (TCR<sub>DAS</sub>) e número de folhas (TCR<sub>NF</sub>) e a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) durante os meses de estudo (Abril/2015 a Junho/2016) para as espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* submetidos a três tratamentos de irradiância: 30%, 50% e 100%. Valores em negrito indicam P ≤ 0,05..... 66

Tabela 2. Valores médios de massa seca total (MST) (g), razão de massa radicular (RMR) (g.g<sup>-1</sup>), razão de massa caulinar (RMC) (g.g<sup>-1</sup>), razão de massa foliar (RMF) (g.g<sup>-1</sup>), razão altura e diâmetro

10

(A/D) (cm/mm), área foliar específica (AFE) ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), Clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), taxa de respiração do escuro (Rd), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), razão C:N para as quatro espécies submetidos a três tratamentos de irradiância. Letras maiúsculas comparam os tratamentos dentro de uma mesma espécie. Letras minúsculas comparam as espécies dentro dos tratamentos de irradiância ( $P \leq 0,05$ ).....

69

**Tabela 3.** Índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) (Valladares et al., 2006) dos atributos morfológicos e fotossintéticos para os grupos de ocorrência em resposta ao gradiente de irradiância. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), ), assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real ( $E$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd) para as quatro espécies submetidos a três tratamentos de irradiância.....

72

**Tabela 4.** Percentual de Integração Fenotípica (%IF) dos atributos morfológicos e fotossintéticos para as espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* em resposta aos tratamentos de irradiância (30%, 50% e 100%). Percentual de significância das Correlações de Pearson ( $p \leq 0,05$ ) par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), ),

96

assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A_{CO_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real ( $E$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{máx}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{cmáx}$ ), taxa de respiração do escuro ( $R_d$ ).....

### Capítulo 3

Tabela 1. Caracterização das condições das áreas estudadas (SbS – Sub-bosque Sombreado; Sbl – Sub-bosque Intermediário; SbEx – Sub-bosque Exposto) na ReBio União – RJ.....	100
Tabela 2. Lista de espécies selecionadas com base nos dados fitossociológicos. Abundância total e relativa das espécies selecionadas em 1000 m <sup>2</sup> nas áreas Sub-bosque Intermediário (Sbl) e Sub-bosque Exposto (SbEx) com base no levantamento florístico e na área Sub-bosque Sombreado (SbS) segundo Prieto <i>et al.</i> (2013). Status sucessional: tolerante a sombra (TS) e exigentes de luz (EL). Espécies escritas em preto: mais abundantes; em cinza: menos abundantes.....	109
Tabela 3. Riqueza, diversidade de Shannon ( $H'$ ), equitabilidade ( $J$ ), dominância Berger-Parker ( $D$ ) de espécies amostradas em um total de 0,1 ha por área: SbS – Sub-bosque Sombreado; Sbl – Sub-bosque Intermediário; SbEx – Sub-bosque Exposto) na ReBio União – RJ.....	110
Tabela 4. Valores médios $\pm$ desvio padrão para os atributos: clorofila $a$ ( $Clo\ a - nmol\ cm^{-2}$ ), clorofila $b$ ( $Clo\ b - nmol\ cm^{-2}$ ), razão clorofila total/carotenóides ( $Clo_{Total}/Caro$ ), percentual de nitrogênio elementar (N%) e carbono (C%) e razão carbono/nitrogênio (C:N) para as espécies estudadas e média $\pm$ desvio padrão para as espécies mais e menos abundantes nas áreas: SbS – Sub-bosque Sombreado, Sbl – Sub-bosque Intermediário e SbEx – Sub-bosque Exposto. Letras maiúsculas comparam as médias do mesmo grupo de ocorrência entre áreas; ( $p \leq 0,05$ ). Letras minúsculas comparam as médias dos grupos de ocorrência dentro da mesma área ( $p \leq 0,05$ ).....	114
Tabela 5. Índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) (Valladares <i>et al.</i> , 2006) dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura ( $A$ ), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{máx}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de CO <sub>2</sub> real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila $a$ ( $Clo\ a$ ), clorofila $b$ ( $Clo\ b$ ), carotenóides ( $Caro$ ), clorofila total ( $Clo_{Total}$ ), composição	116

isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}\text{N}$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.....

**Tabela 6.** Percentual de integração fenotípica (%IF) dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Os parâmetros avaliados para este cálculo foram altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{\text{máx}}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{\text{sat}}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $\text{CO}_2$  real ( $A_{\text{Real}}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{\text{Real}}$ ), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}\text{N}$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.



Lista de Figuras

Capítulo 1

**Figure 1.** Percentage of survival responses of seedlings in União Biological Reserve. Brazil to shade and sun irradiance treatment. Correlation plots between two irradiance treatments (each point represents a species in percentage: *Vitex polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds). Percentage survival among irradiance treatments monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) (n = 10)..... 23

**Figure 2.** Relative growth rate (RGR) average value for morphological attributes between two irradiance treatments: shade and sun monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) (n = 4). A – RGR Height (RGR<sub>H</sub>). B – RGR Diameter at ground level (RGR<sub>D</sub>) and C – RGR Number of leaves (RGR<sub>L</sub>): *Vitex polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds; in shade (closed symbols) and sun (open symbols). The data were treated with analysis of variance (ANOVA – one-way) and the means were compared by Tukey's test ( $P \leq 0.05$ ). (\*) indicates significant difference. .... 27

**Figure 3.** Linear regression between relative growth rate (RGR) and survival for seedling grown under shade (closed symbols) and sun (open symbols) irradiance (closed and opened symbols, respectively) among four species: *Vitex polygama* (A, E and I). *Cytharexylum myrianthum* (B, E and J). *Guarea guidonea* (C, G and K) and *Cupania oblongifolia* (D, H and L). RGR Height (RGR<sub>H</sub> - A, B, C and D). RGR Diameter at ground level (RGR<sub>D</sub> - E, F, G and H) and C – RGR Number of leaves (RGR<sub>L</sub> - I, J, K and L). The individuals were monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) in União Biological Reserve. Brazil. (n = 4)..... 28

**Figure 4.** Average daily course values for maximal quantum yield of PSII (Fv/Fm) were measured before establishing the experiment in situ (T0) (February 2015) and in each irradiance treatment (shade and sun) at the end of the experiment (T210 days) (September 2015) in young (A, B, C and D) and mature (E, F, G and H) leaves. *Vitex*

*polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds; in T0 (grey symbols). shade (closed symbols) and sun (open symbols) treatment. Data were collected at 0700. 0900. 1100. 1300. 1500 and 1700 h in União Biological Reserve. Brazil ( $n = 4$ ). Statistical table on supplementary data..... 29

**Figure 5.** Principal component analysis (PCA) generation plot considering all morphological and physiological attributes in irradiance treatments (shade and sun) (closed and opened symbols, respectively). *Vitex polygama* – circle. *Cytharexylum myrianthum* – triangle. *Guarea guidonea* – square. *Cupania oblongifolia* – diamonds) ( $n = 4$ )..... 32

**Appendix 1.** Analysis of variance (two-way ANOVA). The means were compared using the *Tukey's* test ( $p \leq 0.05$ ) for average daily course values for maximal quantum yield of PSII (Fv/Fm), photochemical quenching (qP) and nonphotochemical quenching (NPQ) were measured before establishing the experiment in situ (T0) (February 2015) and in each irradiance condition (I50% and I100%) at the end of the experiment (T210 days) (September 2015) in young (YL) and mature (ML) leaves for *Vitex polygama*, *Cytharexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* and *Cupania oblongifolia*. Data were collected at 0700. 0900. 1100. 1300. 15:00 and 1700 h in União Biological Reserve. Brazil ( $n = 4$ ). Upper case letters (A. B. C. D) compare the foliar ages (YL and ML) in the daily course (0700. 0900. 1100. 1300. 15:00 and 1700 h) in Same condition (T0, shade or sun) and species; Lower case letters (a. b. c. d. e. f) compare the foliar ages (YL and ML) within the same time (0700. 0900. 1100. 1300. 15:00 and 1700 h) and species among the conditions (T0, shade or sun Letters X, Y and Z compare leaves of the same leaf age (YL and ML) within the same time (0700. 0900. 1100. 1300. 15:00 and 1700 h) and species among the different Conditions (T0, shade and sun)... 38

**Appendix 2.** Maximum (square) and minimum (triangle) temperature values (°C) (shade treatment - closed symbols and sun treatment - open symbols) and rainfall (mm) (bars). Data were collected monthly, for two hundred and ten days (210). (February 2015 to September 2015) in União Biological Reserve. Brazil..... 39

## Capítulo 2

**Figura 1.** Condições de cultivo em casas de vegetação. A e B –

tratamento de 100% irradiância em Abril de 2015; C – 30% (esquerda) e 50% de irradiância em Junho de 2016..... 57

**Figura 2.** Caracterização microclimática. Valores médios de temperatura (°C) (em linha com símbolo em círculo nas cores preta, cinza e branca correspondendo aos tratamentos 30%, 50% e 100% de irradiância, respectivamente) e déficit de pressão de vapor (DPV - kPa) (em barras nas cores preta, cinza e branca correspondendo aos tratamentos 30%, 50% e 100% de irradiância, respectivamente) monitorados bimensalmente entre Abril/2015 e Junho/2016..... 58

**Figura 3.** Valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) para os atributos de crescimento altura (TCR<sub>A</sub>) (A), diâmetro a altura do solo (TCR<sub>DAS</sub>) (B) e número de folhas (TCR<sub>NF</sub>) (C) monitoradas com o intervalo de 60 dias entre os meses Abril/2015 e Junho/2016 para as espécies *V. Polygama* (círculo), *C. Myrianthum* (triângulo), *G. Guidonea* (quadrado) e *C. Oblongifolia* (losango) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos). Letras maiúsculas comparam o desempenho da espécie entre os tratamentos (30%, 50% e 100%)..... 65

**Figura 4.** Valores médios de teor de cor verde (TCV) ao longo dos meses de estudo (Abril/2015 a Junho/2016) para as espécies *V. polygama* (A), *C. myrianthum* (B), *G. guidonea* (C) e *C. oblongifolia* (D) submetidos a três tratamentos de irradiância: I30% (símbolos pretos), I50% (símbolos cinzas) e I100% (símbolos brancos). \*\* indicam  $P \leq 0,001$ ..... 68

**Figura 5.** Valores médios da composição isotópica foliar ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$ ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A -  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e condutância estomática ( $g_s$  -  $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e valores de r da correlação Pearson entre  $\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$  x A (A, C, E e G) e  $\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$  x  $g_s$  (B, D, F e G) para as espécies *V. Polygama* (A e B), *C. Myrianthum* (C e D), *G. Guidonea* (E e F) e *C. Oblongifolia* (G e H) submetidos a três tratamentos de irradiância: I30% (símbolos pretos), I50% (símbolos cinzas) e I100% (símbolos brancos) ( $P \leq 0,05$ )..... 70

**Figura 6.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ , ‰) foliar para as espécies *V. polygama* (círculo), *C. myrianthum* (triângulo), *G. guidonea* (quadrado) e *C. oblongifolia* (losango) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos

brancos).....

73

**Figura 7.** Regressão linear entre plasticidade fenotípica estimada pelo índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) e a integração fenotípica (IF) estimada pelo número de correlações significativas entre características funcionalmente correlacionadas para as espécies *V. polygama* (A - círculo), *C. myrianthum* (B - triângulo), *G. guidonea* (C - quadrado) e *C. oblongifolia* (D - losango). Cada ponto na análise de regressão representa um atributo (Tabelas de correlação no material suplementar). \*indica  $p \geq 0,05$ .

**Figura 8.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram considerados todos os atributos (crescimento, morfológicos e fotossintéticos) monitorados. *V. polygama* – círculo, *C. myrianthum* – triângulo, *G. guidonea* – quadrado e *C. oblongifolia* – losango submetidas a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos).....

73

**Apêndice 1.** Valores médios de Clorofila a (Clo a), Clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), Clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ), taxa de respiração do escuro (Rd), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{cmáx}$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{máx}$ ), carbono elementar (C%), nitrogênio elementar (N%), razão C:N para as quatro espécies submetidos a três tratamentos de irradiância. Letras maiúsculas comparam os tratamentos dentro de uma mesma espécie. Letras minúsculas comparam as espécies dentro dos tratamentos de irradiância ( $P \leq 0,05$ )

**Apêndice 2.** Planilha de correlação Pearson da espécie *V. polygama* para a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}N$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de  $CO_2$  ( $A_{CO_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima ( $A_{máx}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{cmáx}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

17

**Apêndice 3.** Planilha de correlação Pearson da espécie *C. myrianthum* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (*Caro*), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/*Caro*), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A<sub>CO2</sub>), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima (A<sub>máx</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (V<sub>cmáx</sub>), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).....

117

**Apêndice 4.** Planilha de correlação Pearson da espécie *G. guidonea* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (*Caro*), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/*Caro*), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A<sub>CO2</sub>), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima (A<sub>máx</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (V<sub>cmáx</sub>), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).....

118

**Apêndice 5.** Planilha de correlação Pearson da espécie *C. oblongifolia* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (*Caro*), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/*Caro*), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A<sub>CO2</sub>), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima (A<sub>máx</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (V<sub>cmáx</sub>), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).....

119

### Capítulo 3

**Figura 1.** Caracterização microclimática (déficit de pressão de vapor – DPV (KPa), temperatura (°C) e precipitação (mm) nas três áreas de estudo na Rebio União entre Maio/2015 e Dezembro/2016. Linhas tracejadas e símbolos abertos representam o DPV. Linhas pontilhadas e símbolos fechados representam a temperatura. As barras representam a precipitação. SbS – Sub-bosque Sombreado, círculo; Sbl – Sub-bosque Intermediário, quadrado; SbEx – Sub-bosque Exposto, triângulo..... 102

**Figura 2.** Regressão linear entre os valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) em altura ( $TCR_A$ ) ( $m \cdot m^{-1} \cdot mo^{-1}$ ) e diâmetro a altura do solo ( $TCR_{DAS}$ ) ( $cm \cdot cm^{-1} \cdot mo^{-1}$ ) monitoradas com o intervalo de 180 dias entre Maio/2015 e Novembro/2016 para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União.  $**p \leq 0,001$ ..... 110

**Figura 3.** Regressão linear entre área foliar específica (AFE) ( $cm^2 \cdot g^{-1}$ ) e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) ( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ) para as espécies com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos branco) na ReBio União.  $**p \leq 0,001$ ..... 111

**Figura 4.** Regressão linear entre os parâmetros de trocas gasosas nas condições reais e potenciais de disponibilidade de irradiância: A - Assimilação real ( $A_{Real}$ ) e potencial ( $A_{Potencial}$ ) ( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ), B – Condutância estomática real ( $g_{s_{real}}$ ) e potencial ( $g_{s_{Potencial}}$ ) ( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ) e C – Transpiração real ( $E_{Real}$ ) e potencial ( $E_{Potencial}$ ) para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União.  $*p \leq 0,05$ ..... 113

**Figura 5.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ , ‰) foliar para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União. \* Indica  $p \leq 0,05$ ..... 115

**Figura 6.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e assimilação real ( $A_{\text{Real}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União. \*\* Indica  $p \leq 0,001$ ..... 115

**Figura 7.** Regressão linear entre plasticidade fenotípica estimada pelo índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) e a integração fenotípica (IF) estimada pelo número de correlações significativas entre características funcionalmente correlacionadas com base no padrão de ocorrência (A; quadrado – espécies de maior abundância e B; círculo – espécies menos abundantes) em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Cada ponto na análise de regressão representa um atributo (Tabelas de correlação no material suplementar). \*indica  $p \geq 0,05$ ..... 151

**Figura 8.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram considerados os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{\text{máx}}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{\text{sat}}$ ), respiração no escuro ( $R_{\text{d}}$ ), assimilação de  $\text{CO}_2$  real ( $A_{\text{Real}}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{\text{Real}}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}\text{N}$ ), carbono elementar (C%), nitrogênio elementar (N%) e razão C:N para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União..... 152

**Figura 9.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram consideradas as variáveis ambientais (temperatura déficit de pressão de vapor e irradiância) e estruturais (Riqueza, diversidade de Shannon (H'), equitabilidade (J), dominância Berger-Parker (D)) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União..... 118

**Apêndice 1.** Planilha de correlação de Pearson dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de maior abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{máx}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N. Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ )..... 169

**Apêndice 2.** Planilha de correlação de Pearson dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de menor abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{máx}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N. Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ )..... 170



## RESUMO

A irradiância é um recurso crítico no ecossistema florestal por ser oscilante em intensidade, qualidade e periodicidade ao longo de gradientes verticais e horizontais. A ocorrência e o crescimento das espécies resultam de um conjunto de estratégias que relacionam os níveis de tolerância e demanda luminosa, entre outros fatores. O objetivo geral desta tese foi testar a hipótese de que o maior custo aclimatativo associado ao investimento em ajustes de plasticidade fenotípica reduz a amplitude de resposta das espécies. A fotoplasticidade foi caracterizada a partir de atributos funcionais relacionando três aspectos ecológicos: sobrevivência, crescimento e ocorrência das espécies nativas da Floresta Atlântica em resposta ao gradiente de irradiância (Capítulos 1, 2 e 3, respectivamente). A tese compreendeu atividades *in situ* na Reserva Biológica União, RJ (capítulos 1 e 3), e em casa de vegetação na Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF, capítulo 2). A metodologia compreendeu ferramentas para: 1) caracterização do fluxo de entrada de CO<sub>2</sub>, 2) avaliação da maturação do aparato fotossintético, 3) avaliação da eficiência fotoquímica, 4) análise de crescimento a partir de avaliações do incremento de biomassa aérea, 5) determinação da composição florística e caracterização da abundância de espécies e 6) determinação dos ajustes fotoaclimatativos a partir do índice de plasticidade e integração fenotípica. Os resultados sugerem que a capacidade de resposta vegetal seja resultado dos ajustes de fotoplasticidade, ambos diretamente relacionados ao custo associado ao investimento em atributos de resposta. *Trade-off* entre sobrevivência e crescimento foi observado e corroborou a hipótese de custo associado à ocorrência e crescimento ao longo do gradiente de irradiância. A amplitude de resposta foi avaliada pelo índice de plasticidade fenotípica (RDPI) e mostrou que os atributos área foliar específica, clorofilas *a* e *b* e assimilação de carbono foram os mais responsivos ao gradiente de irradiância, variando entre 0,45 e 0,73. Maior fotoplasticidade acarretou em menores taxa de sobrevivência, sendo os ajustes de plasticidade não diretamente associados ao maior ganho de carbono (crescimento). Tais resultados foram corroborados pela análise multivariada por componentes principais (PCA) que indicam padrão de resposta associado à variação na irradiância disponível, independente do agrupamento testado (ocorrência e *status* sucessional). Isto sugere que as variações intra e interespecíficas observadas em relação à fotoplasticidade sejam diretamente moduladas pela ação da irradiância como filtro ambiental. A fotoplasticidade das espécies foi associada ao investimento em atributos que conferiram capacidade fotoaclimatativa ao longo do gradiente de irradiância. O custo associado à plasticidade foi evidenciado pela integração fenotípica, revelando uma relação negativa entre os ajustes de plasticidade e o grau de integração do fenótipo expresso sob condições limitantes de irradiância e disponibilidade hídrica (Capítulo 3, *in situ* na Reserva Biológica União). Porém, análises em casa de vegetação e sem restrição hídrica (Capítulo 2) mostram uma relação positiva entre os ajustes de plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (Capítulo 2) sugerindo que ambos tenham atuado como processos complementares. Os resultados sugerem ainda que a irradiância e o grau de perturbação atuaram como filtros ambientais em relação à distribuição das espécies. A capacidade fotoaclimatativa e de crescimento tanto em ambientes mais expostos quanto ambientes com menor irradiância permitiram caracterizar

as espécies como generalistas em relação à utilização do recurso luminoso. O desempenho generalista observado corrobora os resultados obtidos no capítulo 3. As espécies apresentaram elevada amplitude de resposta ao longo do gradiente de irradiância, independente do grupo de ocorrência (maior e menor abundância), sugerindo que a maior abundância das espécies esteja relacionada aos outros aspectos da ecologia das espécies. Nesse sentido, foi possível aceitar a hipótese testada no presente estudo, onde o custo associado ao investimento em ajustes reduziu a amplitude de resposta a partir do estabelecimento de *trade-offs*. Como conclusão, são sugeridos a integração fenotípica e a amplitude de resposta ao gradiente de irradiância como ferramentas para seleção de espécies e para prever o desempenho das mesmas em programas de reflorestamento, assim como para a conservação da diversidade funcional.

**Palavras-chave:** atributo funcional, fotossíntese, plasticidade fenotípica, crescimento, sobrevivência, aclimatação, filtro ambiental, ecologia funcional.

## ABSTRACT

Irradiance is a critical resource in the forest ecosystem because it oscillates in intensity, quality and periodicity along vertical and horizontal gradients. The occurrence and growth of the species result from a set of strategies that relate the levels of tolerance and luminous demand, among other factors. The general objective of this thesis was to test the hypothesis that the higher acclimative cost associated with the investment in adjustments of phenotypic plasticity reduces the response amplitude of the species. The photoplasticity was characterized from functional attributes relating three ecological aspects: survival, growth and occurrence of the native species of the Atlantic Forest in response to the irradiance gradient (Chapters 1, 2 and 3, respectively). The thesis included in situ activities in the Biological Reserve União, RJ (chapters 1 and 3), and in a greenhouse at the State University of Norte Fluminense (UENF, chapter 2). The methodology included tools for: 1) characterization of the CO<sub>2</sub> input stream, 2) evaluation of the photosynthetic apparatus maturation, 3) photochemical efficiency evaluation, 4) growth analysis from aerial biomass increment evaluations, 5) determination of the floristic composition and characterization of the abundance of species and 6) determination of the photoacclimatic adjustments from the index of plasticity and phenotypic integration. The results suggest that the plant response capacity is the result of photoplasticity adjustments, both directly related to the cost associated with the investment in response attributes. Trade-off between survival and growth was observed and corroborated the cost hypothesis associated with the occurrence and growth along the irradiance gradient. The response amplitude was evaluated by the phenotypic plasticity index (RIPI) and showed that the attributes specific leaf area, chlorophyll a and b and carbon assimilation were the most responsive to the irradiance gradient, ranging from 0.45 to 0.73. Greater photoplasticity resulted in lower survival rates, and plasticity adjustments were not directly associated with higher carbon gain (growth). These results were corroborated by the multivariate principal components analysis (PCA), which indicates the response pattern associated to the variation

in the available irradiance, independent of the grouping tested (occurrence and successional status). This suggests that the intra and interspecific variations observed in relation to the photoplasticity are directly modulated by the action of the irradiance as an environmental filter. The photoplasticity of the species was associated to the investment in attributes that confer photoacclimative capacity along the irradiance gradient. The cost associated with plasticity was evidenced by the phenotypic integration, revealing a negative relationship between the plasticity adjustments and the degree of integration of the phenotype expressed under conditions of irradiance and water availability (Chapter 3, in situ in the Biological Reserve União). However, greenhouse and non-water restrictive analyzes (Chapter 2) show a positive relationship between plasticity adjustments (RDPI) and phenotypic integration (Chapter 2) suggesting that both have acted as complementary processes. The results also suggest that the irradiance and degree of perturbation acted as environmental filters in relation to the species distribution. The photoacclimative and growth capacity in both exposed environments and environments with lower irradiance allowed to characterize the species as generalists in relation to the use of the light source. The observed generalist performance corroborates the results obtained in chapter 3. The species presented a high amplitude of response along the irradiance gradient, independent of the occurrence group (higher and lower abundance), suggesting that the greater abundance of the species is related to the other aspects of species ecology. In this sense, it was possible to accept the hypothesis tested in the present study, where the cost associated with investment in adjustments reduced the response amplitude from the establishment of trade-offs. In conclusion, phenotypic integration and amplitude of response to the irradiance gradient are suggested as tools for species selection and to predict their performance in reforestation programs, as well as for the conservation of functional diversity.

**Key words:** functional attribute, photosynthesis, phenotypic plasticity, growth, survival, acclimatization, environmental filter, functional ecology.

## INTRODUÇÃO GERAL

A irradiância é um recurso abiótico dinâmico que oscila em intensidade e qualidade em escalas temporais e espaciais (Kitajima, 1996; Way e Pearcy, 2012), coordenando processos fundamentais que regem a formação e desenvolvimento da comunidade vegetal. Dentre eles é possível citar a germinação (Vazquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1993; Nicotra *et al.*, 1999; Smith, 2000) ocorrência e estabelecimento (Sultan, 2003; Duz *et al.*, 2004; Markestijn *et al.*, 2009), crescimento (Relyea, 2002; West-ebhard, 2003; Almeida *et al.*, 2005) e desenvolvimento vegetativo (Kitajima, 1996; Vieira *et al.*, 2015).

As florestas tropicais apresentam naturalmente uma distribuição heterogênea do recurso luminoso, resultado do desenvolvimento e estratificação do sub-bosque (Chazdon *et al.*, 1996; Montgomery e Chazdon *et al.*, 2002; Montgomery, 2004). A irradiância disponível diferenciada é um dos principais fatores responsáveis pela seleção e distribuição das espécies. Estudos mostram que embora algumas espécies sejam capazes de se estabelecer, crescer e desenvolver em ambientes de irradiância contrastantes (Lage-Pinto *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2015), grande parte das espécies demonstram exigências intrínsecas ou habitats preferenciais. Dentre as características intrínsecas, é possível citar a qualidade da luz (razão V:VE - razão entre o comprimento de onda vermelho e vermelho-extremo) para a germinação (Smith, 2000; Vazquez-Yanes e Orozco-Segovia, 1993), a demanda por sombreamento nos estádios iniciais de desenvolvimento ou exposição a irradiância direta (Silva *et al.*, 2010; Perez-Ramos., *et al* 2013; Manso *et al.*, 2014).

A compreensão e a capacidade de prever os fatores chave que determinam a assembleia de espécies nas comunidades vegetais configuram um dos maiores desafios em estudos ecológicos e tem sido intensificado diante da necessidade de ações para a conservação e restauração de biomas tropicais (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). As comunidades vegetais compreendem o conjunto de espécies que mantém uma coexistência espaço-temporal a partir

de interações bióticas (intra e interespecíficas) e abióticas (meio físico) contínuas (McPeed e Miller, 1996).

Um aspecto chave na biologia da conservação é relacionar a estrutura e a dinâmica da comunidade vegetal às características funcionais envolvidas na interação espécie-ambiente (Kraft et al., 2010; Dalerum et al., 2012; Rosado et al., 2013). As características funcionais, denominadas atributos funcionais, interferem na abundância e dinâmica populacional (Naeem e Wiright, 2003; Wright et al., 2004) e são capazes de descrever as comunidades pelo conjunto de atributos funcionais das espécies da comunidade (Solbrig 1994). O termo atributo funcional corresponde ao estado ou condição de um caráter ou característica fenotípica de um indivíduo ou parte de um indivíduo (órgão e/ou estrutura) em diferentes níveis: demográfico (nível populacional), morfológico, fenológico, bioquímico ou fisiológico, que promove diferença na probabilidade de sobrevivência e reprodução (Violle et al., 2007; Lavorel e Garnier, 2002; De Bello et al., 2010; Shipley, 2010; Podgaiski et al., 2011).

Estudos de comunidades com base na análise de atributos funcionais revelam a estreita relação entre a ocorrência das espécies e o desempenho ecológico (Gunatilleke et al., 2006; Engelbrecht et al., 2007; Kraft et al., 2008). A manutenção da comunidade vegetal depende, entre outros processos, do estabelecimento, crescimento e desenvolvimento vegetal que resultam da capacidade de utilização eficiente da irradiância disponível no metabolismo fotossintético (Marengo e Vieira, 2005; Way e Pearcy, 2012). Tal capacidade compreende a eficiência de conversão da energia luminosa disponível em energia química através da fotossíntese e a manutenção de um balanço de carbono positivo que garanta o desenvolvimento vegetal (estrutural e vegetativo) (Krömer, 1995).

O conjunto de atributos funcionais caracteriza a interação espécie-ambiente, a capacidade de resposta dos indivíduos ao ambiente e a relação de ambos nos processos ecológicos (Barbault, 1995; De Bello et al., 2010; Díaz e Cabido, 2001). Segundo Kraft et al., (2010), é possível relacionar a ocorrência dos atributos funcionais ao desempenho ecológico vegetal. O desempenho ecológico de uma espécie compreende a interação desta com o meio e suas características intrínsecas, e está condicionado à habilidade de manter a

homeostase sob um gradiente ambiental (Violle *et al.*, 2007). Tal habilidade reflete a capacidade de ajuste das espécies em resposta às alterações ambientais, capacidade esta denominada plasticidade fenotípica (Grime *et al.*, 1986; Valladares *et al.*, 2000; Walters *et al.*, 2005).

A plasticidade fenotípica do aparato fotossintético, aqui denominada plasticidade fotossintética, compreende uma rede sistêmica interdependente formada pelo aparato fotossintético e estruturas associadas que conferem ao sistema a capacidade de ajuste e reorganização, expandindo a capacidade de aclimação da fisiologia fotossintética (De Witt e Schneider, 2004; Souza e Lüttge, 2015) que se reflete no desenvolvimento e crescimento do indivíduo como um todo.

A plasticidade dos atributos está relacionada ao potencial de aclimação dos indivíduos (plasticidade intraespecífica) ou espécies (plasticidade interespecífica) (Valladares *et al.*, 2000; Souza e Lüttge, 2015). Os atributos funcionais foliares morfológicos, anatômicos e fisiológicos apresentam papéis diferentes na aclimação e capacidade de resposta à variabilidade temporal e espacial (Bradshaw, 1965; Kuiper e Kuiper, 1988; Gratani *et al.*, 2006). A plasticidade fotossintética modula a capacidade de resposta a partir da seleção dos atributos funcionais como resultado da interação indivíduo-ambiente (Gratani e Cescente, 1997; Dorn e Schmit, 2000; Arntz e Delph, 2001; Sultan, 2000, Wright *et al.*, 2004). Segundo Souza e Lüttge (2015), a plasticidade promove uma via de escape que possibilita o reajuste do aparato fotossintético.

O grau de plasticidade fenotípica está diretamente relacionado à amplitude de resposta das espécies, promovendo a manutenção da utilização dos recursos em função da variação dos mesmos em escalas temporais e espaciais (Schlichting, 1986; Lins e Nascimento, 2010; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.* 2012, Rabelo *et al.* 2012; Vieira *et al.*, 2015). A relação entre a amplitude de resposta à irradiância e a plasticidade fenotípica está associada à ocorrência dos atributos funcionais (Naeem e Wright, 2003; Violle *et al.*, 2007; Brooks *et al.*, 2012), denominados no presente estudo como atributos de plasticidade.

A eficiência de resposta poder abordada também pela ação integrada do conjunto de atributos funcionais. A integração fenotípica é definida como o padrão de correlação funcional entre diferentes atributos (Pigliucci, 2003; Pigliucci e Preston, 2004). Diferente da plasticidade fenotípica, que revela as respostas em função de investimento em ajustes independentes dos atributos, a integração caracteriza atuação correlacionada do conjunto de atributos. De acordo com essa abordagem, assume-se que um fenótipo integrado pode responder de forma mais eficiente à variação ambiental reduzindo os custos de investimentos em atributos de plasticidade (Van Kleunen e Fischer, 2005; Poot e Lambers, 2008). O custo adaptativo pode estabelecer um *trade-off* com a capacidade de sobrevivência e/ou crescimento e caracterizar-se com um fator limitante do *fitness*. Desse modo, a integração fenotípica caracterizaria uma vantagem competitiva produzindo respostas aclimatativas mais eficientes (Schlichting, 1989; Waitt e Levin, 1993; Gianoli, 2004).

A combinação de atributos funcionais é o que confere o sucesso no desempenho das espécies, uma vez que as pressões externas (ambientais) e internas (genéticas) ocorrem conjuntamente (Pillar et al., 2009). Um gradiente de irradiância, por exemplo, apresenta condições distintas à ocorrência e estabelecimento de diferentes espécies. Nesse sentido, o tema central desta tese é a caracterização do conjunto de estratégias ecofisiológicas relacionadas à manutenção do desempenho ecológico em resposta ao gradiente de irradiância e fatores associados a partir de atributos funcionais relacionando diferentes aspectos da ecologia de espécies nativas da Floresta Atlântica (estabelecimento, crescimento, ocorrência e abundância) em resposta à irradiância disponível.

A tese foi elaborada em uma introdução geral, para exposição do tema central, três capítulos escritos na forma de artigos (contendo resumo, introdução, objetivos, hipóteses, materiais e métodos, resultados e discussão) e ao final uma discussão e conclusão geral da tese.



## Referências Bibliográficas

- ACKERLY, D.D.; CORNWELL, W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- ALMEIDA, S.M.Z.; SOARES, A.M.; CASTRO, E.M.; VIEIRA, C.V.; GAJEGO, E.B. 2005. Alterações morfológicas e alocação de fitomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35(1): 62-68.
- BARBAULT, R. 1995. Biodiversity dynamics: from population and community ecology approaches to a landscape ecology point of view. *Landscape and Urban Planning*, 31: 89-98, doi: 10.1016/0169-2046(94)01038-A
- BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, v.13, p.115-155.
- BROOKS, D.R.; STORKEY, J.; CLARK, S.J.; FIRBANK, L.G.; PETIT, S. & WOIWOD, I.P. 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology*, 81: 4-13, doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01897.x
- CHASE, J.M, LEIBOLD, M. A. 2003. Ecological niches –Linking classical and contemporary approaches. Chicago: The University of Chicago Press.
- CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York: Chapman & Hall. p: 5-55.
- DALERUM, F.; CAMERON, E.Z.; KUNKEL, K. & SOMERS, M.J. 2012. Interactive effects of species richness and species traits on functional diversity and redundancy. *Theoretical Ecology* 5 (1): 129-139, doi: 10.1007/s12080-010-0104-y
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R.; CORNELISSEN, J.H.C.; BARDGETT, R.D.; BERG, M.P.; CIPRIOTTI, P.; FELD, C.K.; HERING, D.; SILVA, P.M.; POTTS, S.G.; SANDIN, L.; SOUSA, J.P.; STORKEY, J.; WARDLE, D.A. & HARRISON, P.A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893, doi: 10.1007/s10531-010-9850-9.
- DÍAZ, S. & CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646-655, doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2 DOI 10.1007/s00468-015-1165-8 drier world: a multi-stage demographic approach. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 15:106–117
- Duarte, L.D.S., Hofmann, G.S., Dos Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 21, 462–471.

- DUZ, S.R.; SIMINSKI, A; SANTOS, M; PAULILO, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 27(3): 587-596. *Ecology Letters*, 13:267-283. PMID:20455917. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01444.x>
- GARBIN, M.L., CARRIJO, T.T., SANSEVERO, J.B.B., SÁNCHEZ-TAPIA, A. & SCARANO, F.R. 2012. Subordinate, not dominant, woody species promote the diversity of climbing plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 257–265.
- GIANOLI E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* 165: 825–832.
- GRIME, J. P., CRICK, J. C. AND RINCON, J. E. 1986. The ecological significance of plasticity. In: *Plasticity in Plants*. Jennings, D.H. and Trewavas, A.J. (eds.). The Company of Biologists, Cambridge. pp 5-30.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 375p.
- HUBBELL, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. The multivariate niche. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-421.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon e A. P. Smith (Eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, p. 559-597.
- KRAFT, N.J.B., METZ, M.R., CONDIT, R.S. & CHAVE, J. 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist*, 188, 1124–36.
- KRAFT, N.J.B., VALENCIA, R. & ACKERLY, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580-582.
- KRÖMER, S., 1995. Respiration during photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.* 46, 45-70.
- LAGE-PINTO, F., BERNINI, E, OLIVEIRA, J.G., VITÓRIA, A.P. 2012. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Braz. J. Plant Physiol.*, 24(2): 95-106.
- LAVOREL, S., GARNIER, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- LEBRIJA-TREJO, E., PEREZ-GARCIA, E.A., MEAVE, J.A., BONGERS, F., POORTER, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2) pp. 386-398.

- LINS, B. L. A.; NASCIMENTO, M.T. 2010. Phenology of *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) in a seasonal semideciduous forest of Northeastern Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia* 61(3): 559-568.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *PNAS*. v. 51, p. 1207-1210, 1967.
- MANSO R, PARDOS M, CALAMA R (2014) Climatic factors control rodent seed predation in *Pinus pinea* L. stands in Central Spain. *Annals of Forest Science*, 71, Issue 8, pp 873–883
- MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. 2005. Specific leaf área e photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in Central Amazonia. *Journal of Tropical Forest Science*, 17, 265-278.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- e shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97(2): 311-325.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–85.
- MCPEED, M. A.; MILLER, T. E. 1996. Evolutionary biology and community ecology. *Ecology*, v. 77, n. 5, p. 1319-1320.
- MONTGOMERY, R. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology* 24, 155–167.
- MONTGOMERY, R.A.; R.L. CHAZDON. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165–174.
- NAEEM, S. & WRIGHT, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6: 567-579, doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x
- NICOTRA AB, CHAZDON RL, IRIARTE SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908–1926.
- PAUSAS. G.; VERDÚ, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, Volume 60, Issue 8, 1 Pages 614–625, <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.7>
- PEREZ-RAMOS IM, RODRIGUEZ-CALCERRADA J, OURCIVAL JM, RAMBAL S. 2013. *Quercus ilex* recruitment in a drier world: A multi-stage demographic approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15, 106–117.

- PIGLIUCCI M, PRESTON K. 2004. Phenotypic integration. Studying the ecology and evolution of complex phenotypes. New York, NY, USA: Oxford University Press.
- PIGLIUCCI, M. 2001. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- PILLAR, V.D. & DUARTE, L. da S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13: 587-596, doi: 10.1111/j.1461-248.2010.01456.x
- PILLAR, V.D.; DUARTE, L. da S.; SOSINSKI, E.E & JONER, F. 2009. Discriminating trait- convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348, doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x
- PODGAISKI, L.R.; MENDONÇA, M.S., JR. & PILLAR, V.D. 2011. O uso de Atributos Funcionais de Invertebrados terrestres na Ecologia: o que, como e por quê? *Oecologia Australis*, 15(4): 835-853.
- POOT P, LAMBERS H. 2008. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist* 178: 371–381.
- RABELO, G.R., KLEIN, D.E., DA CUNHA, M. 2012. Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? *Rodriguesia* 63: 419-427.
- RELYEA, P.B. 2002. Costs of plasticity. *American Naturalist* 159: 272-282.
- ROSADO, B.H.P., ANDRÉ T. C. Dias, A.T.C., Mattos A.E., 2013. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems. *Natureza & Conservação* 11(1):15-22.
- SCHLICHTING CD. 1989. Phenotypic integration and environmental change. What are the consequences of differential phenotypic plasticity of traits. *BioScience* 39: 460–464.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.17, p.667-693.
- SCHLICHTING, C.D.; PIGLIUCCI, M. Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- SHIPLEY, B. 2010. From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SILVA A.S; OLIVEIRA JG, DACUNHA M, VITÓRIA AP. 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Braz. J. Plant. Physiol.* 22:245-254.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19.

- SMITH, 2000. Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. *Natura* 407: 585-591.
- SULTAN S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: A case study in ecological development. *Evolution and Development* 5: 25–33.
- SULTAN, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in plant science, reviews. Vol. 5, No. 12.
- SULTAN, S.E. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution e Systematics* 6(4): 277-283. 2004.
- TERBORGH, J; FOSTER, R.B. & NUNEZ, P.V. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology*, 77, 561-567.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K. and PEARCY, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, vol. 81, no. 7, p. 1925-1936.
- VAN KLEUNEN M, FISCHER M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49–60.
- VAZQUEZ-YANES, C. E OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review Ecology e Systematics* 24: 69-87.
- VIEIRA, T.O., DEGLI-ESPOSTI, M.S.O., SOUZA, G.M., RABELO, G.R., DA CUNHA, M., VITÓRIA, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53(1):11-22.
- 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, doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- WAITT DE, LEVIN DA. 1993. Phenotypic integration and plastic correlations in *phlox- drummondii* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany* 80: 1224–1233.
- WALTERS R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, v.56, p.435-447.
- WAY, D.A., PEARCY, R.W. 2012. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology review* 00, 1-16.
- WEIHER, E. ET AL. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609\_620.
- WEST-EBERHARD, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. *Oxford University Press*, New York, 794p.
- WIENS, J.J., GRAHAM, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. 36:519–39.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, W., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M.,

Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W, Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M-L., Niinemets, Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.L., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. 2004.

## CAPÍTULO 1

### IRRADIANCE NICHE PARTITIONING AS A TOOL FOR EVALUATING RESTORATION POTENTIAL OF TROPICAL TREE SPECIES\*

\* o presente capítulo foi submetido à *Journal of Plant Ecology* e ainda está sob avaliação.

**Title:** Irradiance niche partitioning as a tool for evaluating restoration potential of tropical tree species

**Running title:** Irradiance niche as a tool in tropical forest

**Author list:**

**Tatiane O. Vieira, Angela P. Vitória, Eleinis Ávila-Lovera & Louis S. Santiago**

**T.O. Vieira** (Corresponding author, [tvieira.uenf@gmail.com](mailto:tvieira.uenf@gmail.com))<sup>1,4</sup>

**A.P. Vitória** ([apvitoria@gmail.com](mailto:apvitoria@gmail.com))<sup>1</sup>

**E. Ávila-Lovera** ([eleinisavila@gmail.com](mailto:eleinisavila@gmail.com))<sup>2</sup>

**L.S. Santiago** ([santiago@ucr.edu](mailto:santiago@ucr.edu))<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Laboratório de Ciências Ambientais, Av. Alberto Lamego, 2000, UENF, CBB, Parque Califórnia, 28013-602 Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil

<sup>2</sup> Department of Botany and Plant Sciences, University of California, 2150 Bachelor Hall, Riverside, CA 92521, USA

<sup>3</sup>Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 0843-03092, Balboa, Panama

<sup>4</sup>Authors to whom any correspondence should be addressed

Author contributions:

**T.O. Vieira** – designed the research, wrote the manuscript and RJ Forest (Rio de Janeiro) dataset collection

**A.P. Vitória** – help in designed the research and help in the discussion data

**E. Ávila-Lovera** – help to data analyses

**L.S. Santiago** – help in designed the research, data analyses and help in the discussion data



## **Abstract**

Vast tracts of Brazilian Atlantic Forest have been converted to agriculture or plantations and much of the region is now in early stages of secondary forest regeneration. Forest restoration efforts are underway, yet information on performance of candidate species across light availability gradients is needed to predict the survival and growth capacity of species used in reforestation programs. In this study, we investigated Atlantic Forest tree seedling survival and growth to two irradiance treatments: full sun and 60% shade. We also related growth and survival responses to the irradiance niche amplitude and to investments in plasticity across light treatments. Survival and growth were positively influenced by shading and survival tended to be positively related to height and diameter relative growth rate and negatively related to relative growth rate of new leaf production. The relative distance plasticity index varied among the four study species and the most plastic species had the lowest survival rate. Our results indicate that the cost associated with plasticity negatively influences the performance of pioneer species in the regeneration process. A principal components analysis suggests variation in niche differentiation and niche amplitude, suggesting that species-specific differences in light requirements are related to performance of contrasting species. We suggest species selection based on niche specialization and the niche range of a species as a tool to predict species performance along resource gradients as it covers the interaction of multiple resource axes.

**Key words:** early-successional; performance; growth; survival; trade-off; phenotypic plasticity; attributes; niche amplitude

## **Introduction**

Irradiance availability is a critical resource for plant survival, establishment and growth in tropical forest (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996; Montgomery & Chazdon 2002; Way & Pearcy 2012). Variation in irradiance availability in the forest understory can act as an environmental filter and has led to a wide variety of photo-adaptations by plants, allowing contrasting plant species to establish, grow and reproduce in different irradiance environments (Bazzaz & Pickett 1980; Denslow 1980; Ackerly & Bazzaz 1995; Lusk et al. 2011; Mediavilla et al. 2013; Rabelo et al. 2013; Vieira et al. 2015; Teixeira et al. 2015; Vitória et al. 2016). The irradiance requirements of a species can be explained through the concept of a niche (Grubb 1977; Prinzing et al. 2002; Pearson et al. 2003; Townsend et al. 2003), the ecological amplitude of biotic and abiotic conditions that allow the persistence of a species in a given environment (Hutchinson 1957). Understanding the irradiance niche can be a critical factor in choosing species for forest restoration programs. Indeed, species selection seems to be one of the main barriers to the success of reforestation programs, because degraded forest environments are often hot, dry and receive excess irradiance in the absence of understory and canopy cover. However, information on the establishment capacity of native species as seedlings is still limited for many tropical species (Sawyer 1993, Kitajima 1994, 1996, Montgomery & Chazdon 2002, Montgomery 2004, Davidson et al. 2010). Therefore, we investigated the growth and survival of four Brazilian Atlantic Forest tree species commonly used for reforestation under two different irradiance environments to determine their irradiance niche and aid in restoration efforts.

The niche amplitude comprises two components. The first is the fundamental niche, which encompasses the general requirements of the species for maintaining the individual and population growth rate. The second is the effective niche, which comprises the fraction of the fundamental niche in which species exhibit positive population growth rates as a result of biological and ecological interactions with other organisms, including resource competition, herbivory, pollination and seed dispersal (Wiens & Graham 2005). The irradiance niche describes the fundamental and effective niches in terms of the range of irradiance requirements for species along irradiance resource availability gradients. Swaine & Whitmore (1988) proposed the classification of species into two large groups based on the irradiance niche and dividing species into early-successional light-demanding species and late-successional shade-tolerant species. Whereas this scheme is widely corroborated by other studies (Bazzaz & Pickett 1980; Chazdon et al. 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996), more recent evaluations of performance of tropical trees under varying light conditions insist that there is a continuum of irradiance niches (Goldstein et al. 2016), rather than two distinct groups. The irradiance niche represents one hypothesis to explain mechanisms of species coexistence (Denslow 1980; Kitajima & Poorter 2008). In the dark forest understory, irradiance -niche specialization is driven by a trade-off between growth and survival, in which light-demanding seedlings of early successional species grow faster than shade-tolerant species in both high and low light conditions, but suffer greater mortality than shade-tolerant species that regenerate in the shaded understory (Kitajima & Poorter 2008).

Another crucial component for understanding the comparative regeneration of tropical tree species is phenotypic plasticity, which describes the ability to develop different attributes in response to environmental conditions (Winn 1996). The degree of phenotypic plasticity is directly related to the niche amplitude of the species, promoting the maintenance of resource utilization as a function of their variation in temporal and spatial scales (Schlichting 1986; Lins & Nascimento 2010; Silva et al. 2010; Lage-Pinto et al. 2012; Rabelo et al. 2012; Vieira et al. 2015). The relationship between irradiance niche amplitude and phenotypic plasticity is associated with the occurrence of particular functional attributes that promote function under specific irradiance regimes. (Naeem & Wright 2003; Brooks et al. 2012). Yet, the responsiveness that promotes plasticity can comprise a cost to individuals, because they must allocate resources to growth or function in order to acclimate to environmental conditions (Rosado et al. 2013, Violle et al. 2007; Wright et al. 2004).

The implementation of reforestation programs for the conservation and expansion of secondary forests has been presented as an option for restoring degraded tropical biomes (Brown & Lugo 1990, Chazdon & Coe 1999, Feldpausch et al. 2004; Silver et al. 2004). The Atlantic Forest of Brazil is one of the richest tropical biomes in biodiversity and endemism, and is considered one of the five most important hotspots in the world (Myers et al. 2000). However, much of the Brazilian Atlantic Forest was cleared or converted to plantations, and some abandoned plantations are now naturally reverting to secondary forest. We studied interspecific variability in the use of irradiance resources and performance resulting from individual-environment interactions in relation to survival, establishment and growth capacity of four tree species commonly used

for restoring degraded Atlantic Forest. Four main questions guided this study: 1) How does a group of Brazilian Atlantic Forest tree species commonly used for restoration vary in their irradiance niche? 2) Is there a tradeoff between survival and irradiance environment? 3) How does the plasticity of species in contrasting irradiance environments relate to the cost of regeneration? 4) Is there evidence of photo-inhibition associated with variation in irradiance niche?

## **1. Materials and methods**

### **1.1 Study area, plant material and experimental design**

The study was conducted in União Biological Reserve (ReBio União), in Rio de Janeiro state, Brazil (22°42'S, 42°03'W). ReBio Uniao is 7767 ha with approximately 7500 ha of Atlantic Forest and 220 ha of regenerating natural forest in areas previously occupied by eucalyptus (*Corymbia citriodora*) plantations. The vegetation has lowland and sub-montane formations and is classified as dense tropical rainforest (IBGE 2012). The climate is tropical humid (Aw) (Kottek et al. 2006), with a mean annual temperature of 25 °C and a mean annual precipitation of approximately 1900 mm with 85% occurring between October and April.

Four pioneer tropical tree species from the Brazilian Atlantic Forest were selected based on success in previous reforestation programs: 1) *Vitex polygama* Cham., Lamiaceae; 2) *Cytherexylum myrianthum* Cham., Verbenaceae; 3) *Guarea guidonea* (L.) Sleumer, Meliaceae; 4) *Cupania oblongifolia* Mart., Sapindaceae. The species successional classification was based on Swaine & Whitmore (1988) using a division of tree species into two groups, pioneer and non-pioneer, based on seedling establishment. The

classification adopted in the study corroborates the classification of tropical tree species proposed by Lorenzi (2000).

Seedlings between two and three months of age were purchased from a commercial nursery. The individuals came from seeds of the São João River hydrographic basin of Rio de Janeiro, Brazil, and grew in full sun, under ambient temperature and humidity with frequent watering. The seedlings were transplanted into the ground in December 2014 at the forest restoration area with 2.5 m x 2 m spacing.

In February 2015, 20 seedlings per species were identified as potential study individuals, and these were separated into two groups while taking into account height and number of leaves in order to homogenize the distribution of individuals between the two irradiance treatments based on total photosynthetic photon flux density (PPFD): 1) full irradiance (sun treatment) corresponding an open clearing with a mean maximum irradiance of approximately  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD; 2) partial shading (shade treatment) corresponding to an intermediate canopy coverage of approximately 60% and a mean irradiance of  $968 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD. Partial shading was achieved using shade structures over individual plants that consisted of polyethylene mesh to reduce incident irradiance to levels similar to intermediate canopy understory areas where seedlings are currently being planted within the reserve as part of a larger restoration project.

Study plant performance and environmental conditions were monitored monthly for 210 days (February 2015 to September 2015). Maximum and minimum temperatures were measured using a thermo-hygrometer (910.15, CHH, Alla, Brazil) and rainfall was measured using a manual pluviometer (Appendix A). PPFD was measured at midday at the beginning and at the end

of the experiment at the height of leaves using a quantum sensor (Li-190, Li-Cor Biosciences, Lincoln, Nebraska, USA) coupled with a light meter (Li-250A, Li-Cor, Biosciences).

## **1.2 Survival, morphological and growth analyses**

In each irradiance treatment, 10 individuals of each species were monitored monthly, for 210 days from February 2015 to September 2015. Survival and morphological attributes for each species were monitored monthly and include eight sampling times: time zero (T0) (reference), 30 days (T30), 60 days (T60), 90 days (T90), 120 days (T120), 150 days (T150), 180 days (T180) and 210 days (T210). Percentage survival was calculated by counting the number of individuals in each time. Morphological attributes evaluated were: height (H) from the ground to the apical bud (using a measuring tape), diameter at ground level (D, using a digital caliper), total number of leaves (L), specific leaf area – young leaves (SLA<sub>Y</sub>), specific leaf area – mature leaves (SLA<sub>M</sub>), relative chlorophyll index – young leaf (RCI<sub>Y</sub>), relative chlorophyll index – mature leaf (RCI<sub>M</sub>).

Values for leaf area for young and mature leaves were calculated based on digital photographs analyzed using the software *Image J 1.46r*. To obtain the leaf dry weight (DW) and calculate SLA, at the end of the experiment (T210), two leaves per individual of each species were collected and dried at 60°C in a forced air circulation oven (MA 35, Marconi, Brazil) for approximately 72h and then weighed on an analytical balance (AY 220, Shimadzu, Japan). The specific leaf area (SLA) was then calculated from the ratio between leaf area (LA) and DW. Relative growth rate (RGR) was calculated for each census interval as

$(\ln H_1 - \ln H_0) / (t_1 - t_0)$  where  $H_0$  and  $H_1$  were initial and final value and  $t_0$  and  $t_1$  were initial and final time of measurements. The equation was used to estimate relative growth rate for H, D, L.

### **1.3 Chl a fluorescence and physiological attributes**

Chlorophyll fluorescence was measured at the beginning of experiment (T0) (February 2015) and in each irradiance treatment at the end of the experiment (T210) (September 2015) in young (Y) (first pair) and mature (M) (third pair) leaves in four individuals per species. Measurements were made at 0700, 0900, 1100, 1300, 1500 and 1700 h with a portable modulated light fluorometer (FMS2, Hansatech, UK). Leaves were dark adapted for 30 min before measurement using leaf clips, and then exposed to the weak, modulated beam of approximately  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  at 660 nm, followed by exposure for 0.8 s to high-intensity ( $10,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) actinic white light, according to Genty et al. (1989). The physiological attributes determined were: maximal quantum yield of PSII ( $F_v/F_m$ ), photochemical quenching (qP) and non-photochemical quenching (NPQ) coefficients. The average daily course value was calculated for each attribute.

### **1.4 Plasticity index and data analysis**

Phenotypic plasticity was assessed based on the difference in values for morphological and physiological traits between irradiance treatments for each species, summarized as a relative distance plasticity index (RDPI) according to Valladares et al. (2006). The RDPI index varies from zero to one and allows comparisons among attributes with different units (Valladares et al. 2000) and it



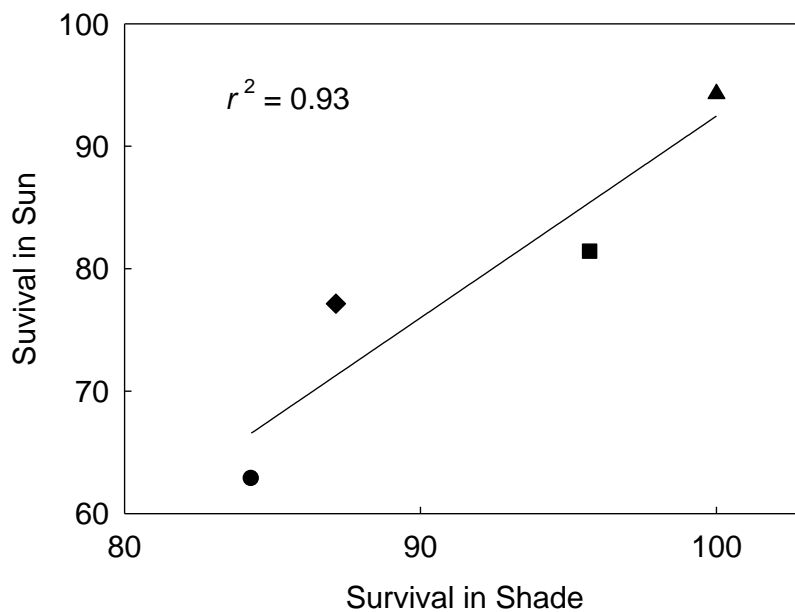
is obtained from the equation  $RDPI = \sum (d_{ij} \rightarrow i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$ , where  $i$  is the number of irradiance treatments,  $j$  is the number of repetitions and  $n$  is the number of individuals. The relative distance between treatments is represented for  $d_{ij} \rightarrow i'j'$  with repetition values taken in pairs with  $i \neq i'$ , and absolute value obtained as the difference  $(x_{i'j'} - x_{ij})$ . Hence, the relative distance,  $d_{ij} \rightarrow i'j'$ , is defined as  $d_{ij} \rightarrow i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})$  for all pairs of treatment replications associated with different irradiance levels.

### **1.5 Statistical analyses**

Differences between means were assessed by ANOVA (one-way and two-way) followed by Tukey's post-hoc test ( $P \leq 0.05$ ). The factors considered were leaf age, species, daily course, and irradiance treatment. We performed factorial ANOVAS to evaluate significant responses of species vs. irradiance treatment level and interactions using R software (version 3.4.1). Regression coefficients and correlations were calculated with Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA). A principal component analysis (PCA) was carried out to confirm the clustering of samples based on the parameters evaluated using the software Past, Version 2.16 - Paleontological STatistics (Hammer et al. 2001).

## 2. Results

Mean species survival in the sun treatment was positively related with survival in the shade treatment (Figure 1). Survival was 6-23% greater in shade than in sun treatments (Figure 1). Survival varied among species (Table 1), and rank was preserved in both irradiance treatments (*Cytharexylum* > *Guarea* > *Cupania* > *Vitex*) (Figure 1).



**Figure 1.** Percentage of survival responses of seedlings in União Biological Reserve, Brazil to shade and sun irradiance treatment. Correlation plots between two irradiance treatments (each point represents a species in percentage: *Vitex polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds). Percentage survival among irradiance treatments monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) (n = 10).

Relative growth rates responded positively to shading for all species. The ANOVA results showed a strong interaction between irradiance treatments and species ( $P \leq 0.001$  for  $RGR_H$  and  $P \leq 0.0001$  for  $RGR_D$  and  $RGR_L$ ) (Table 1). Differences among species performance within and across irradiance treatments were observed (Figure 2 and Table 1). A reversal in rank of performance between irradiance treatments was observed in *Vitex* and *Guarea* (Figure 2).

Growth ( $RGR_H$  and  $RGR_D$ ) and survival were positively correlated for seedlings grown in shade and sun irradiance treatments (Figure 3 and Table 1). The performance trade-offs were found for  $RGR_L$  and survival (negative correlation). The species showed a different performance in response to irradiance treatment, with higher RGR values associated with the survival capacity in shade (Table 1).

The leaf attributes SLA and RCI revealed differing responses to the irradiance treatment between leaf ages and presented higher values for mature leaves in the shade treatment (data not presented). In the ANOVA, both attributes showed high  $R^2$  values (mostly above 0.90) and these values increased significantly in response to shading (Table 1).

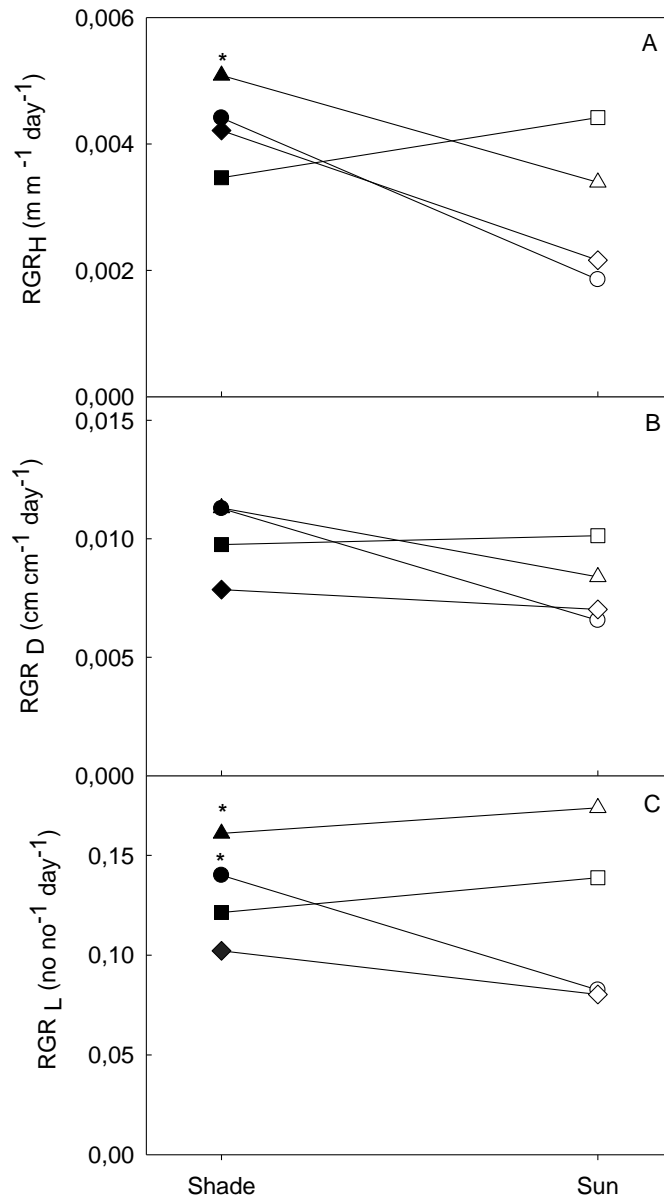
The responses of physiological attributes suggest that the photochemical efficiency was higher for mature leaves in the shading environment irradiance during the daily course, with significant differences between the foliar ages and irradiance conditions (Figure 4, Table 1 and Table 3).

There was a significant interaction between treatment and species on the response of  $F_v/F_m$  in young and mature leaves ( $P \leq 0.001$  and  $P \leq 0.05$ , respectively) (Table 1). The variation in the daily course for  $F_v/F_m$  ratio indicated dynamic photoinhibition in the three treatments (initial condition (T0), shade and sun) for young and mature leaves. The lowest values for this ratio were found for young leaves and in both sun treatments T0 and sun after 210 days (Figure 4). Significant differences were observed during the daily course between leaf ages under all three treatments, mainly between 11:00 and 15:00 hours, and lower values were observed in young leaves compared to mature leaves (Figure 4 and Appendix 1). The species *Vitex* and *Cytherexillum* showed the

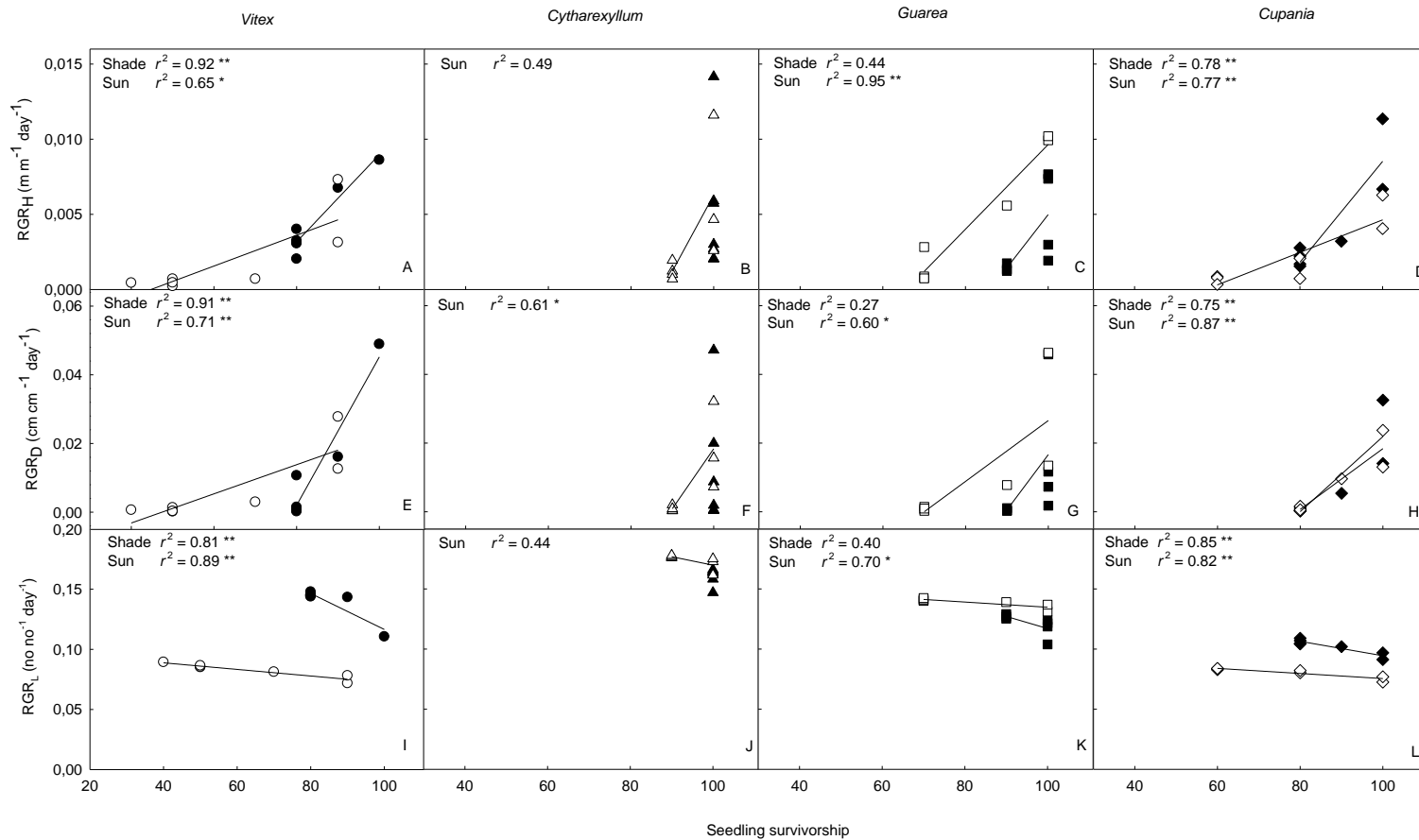
lowest and highest values, in the sun treatments (T0 and sun after 210 days, respectively).

**Table 1.** ANOVA with the effect of species (n = 4), treatment (n = 2; shade = 50% irradiance; sun = 100% irradiance) and interactions (n = 8). *F* values (*F*), level of significance (\**P* ≤ 0.05; \*\**P* ≤ 0.01; \*\*\**P* ≤ 0.0001), Sum of square (SS) and *R*<sup>2</sup> are indicated for species, treatment and interaction; ns =no significance. Relative growth rate height (RGR<sub>H</sub>), diameter at ground level (RGR<sub>D</sub>), number of leaves (RGR<sub>L</sub>), specific leaf area young (SLA<sub>Y</sub>) and mature (SLA<sub>M</sub>) leaves, relative chlorophyll index young (RCI<sub>Y</sub>) and mature (RCI<sub>M</sub>) leaves, maximal quantum yield of PSII young (Fv/Fm<sub>Y</sub>) and mature (Fv/Fm<sub>M</sub>) leaves, photochemical quenching young (qP<sub>Y</sub>) and mature (qP<sub>M</sub>) leaves and nonphotochemical quenching young (NPQ<sub>Y</sub>) and mature (NPQ<sub>M</sub>)

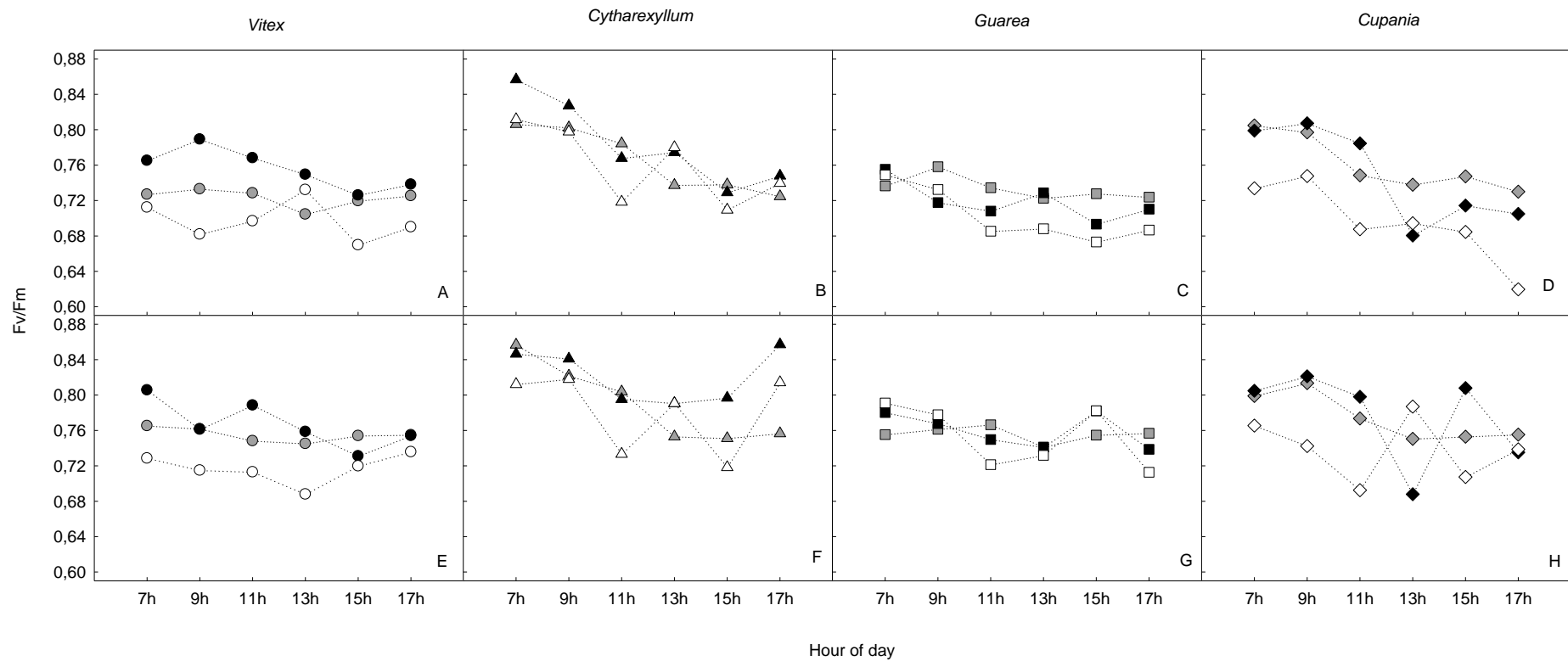
Attributes	Treatment				Species				Interaction			
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	SS	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	SS	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	SS
Survival	6.517	*	0.1785	13.781	3.682	*	0.2829	21.844	1.054	ns	0.5241	4.844
RGR <sub>H</sub>	8.876	**	0.2283	0.00001	1.730	ns	0.1564	0.00001	6.035	**	0.6493	0.00001
RGR <sub>D</sub>	9.763	**	0.2455	0.0003	2.730	ns	0.2263	0.00003	8.540	***	0.7446	0.00004
RGR <sub>L</sub>	0.9294	Ns	0.0300	0.0011	21.642	***	0.6987	0.0260	23.187	***	0.9304	0.0075
SLA <sub>Y</sub>	0.6487	Ns	0.0211	5.921	13.596	***	0.593	165.87	3.563	*	0.733	33.262
SLA <sub>M</sub>	3.314	Ns	0.0994	285.23	11.028	***	0.5416	1552.9	26.971	***	0.9179	793.61
RCI <sub>Y</sub>	36.547	***	0.5492	355.78	4.141	*	0.3073	199.10	8.523	***	0.9305	47.94
RCI <sub>M</sub>	34.383	***	0.534	551.12	5.834	**	0.3846	396.95	26.356	***	0.9811	64.37
Fv/Fm <sub>Ym</sub>	15.341	***	0.3384	0.01508	6.252	**	0.4012	0.0178	6.173	**	0.853	0.0050
Fv/Fm <sub>Mm</sub>	16.045	***	0.3485	0.0145	5.677	**	0.3782	0.0158	4.075	*	0.8189	0.00385
qP <sub>Ym</sub>	4.337	*	0.1263	0.0013	0.3047	ns	0.03162	0.00033	0.5009	ns	0.2075	0.00052
qP <sub>Mm</sub>	2.719	Ns	0.0831	0.0013	1.422	ns	0.1322	0.00211	0.3735	ns	0.2507	0.00056
NPQ <sub>Ym</sub>	0.0053	Ns	0.00017	0.000006	1.900	ns	0.1692	0.00563	4.573	*	0.4715	0.01006
NPQ <sub>Mm</sub>	0.3723	Ns	0.01226	0.00029	1.231	ns	0.1166	0.00282	8.442	***	0.5761	0.01082



**Figure 2.** Relative growth rate (RGR) average value for morphological attributes between two irradiance treatments: shade and sun monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) ( $n = 4$ ). A – RGR Height ( $RGR_H$ ). B – RGR Diameter at ground level ( $RGR_D$ ) and C – RGR Number of leaves ( $RGR_L$ ): *Vitex polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds; in shade (closed symbols) and sun (open symbols). The data were treated with analysis of variance (ANOVA – one-way) and the means were compared by Tukey's test ( $P \leq 0.05$ ). (\*) indicates significant difference.



**Figure 3.** Linear regression between relative growth rate (RGR) and survival for seedling grown under shade (closed symbols) and sun (open symbols) irradiance (closed and opened symbols, respectively) among four species: *Vitex polygama* (A, E and I), *Cytharexylum myrianthum* (B, E and J), *Guarea guidonea* (C, G and K) and *Cupania oblongifolia* (D, H and L). RGR Height (RGR<sub>H</sub> - A, B, C and D), RGR Diameter at ground level (RGR<sub>D</sub> - E, F, G and H) and C – RGR Number of leaves (RGR<sub>L</sub> - I, J, K and L). The individuals were monitored with interval of thirty days (30) for two hundred and ten days (210 days) (February 2015 to September 2015) in União Biological Reserve, Brazil. (n = 4).



**Figure 4.** Average daily course values for maximal quantum yield of PSII ( $F_v/F_m$ ) were measured before establishing the experiment in situ (T0) (February 2015) and in each irradiance treatment (shade and sun) at the end of the experiment (T210 days) (September 2015) in young (A. B. C and D) and mature (E. F. G and H) leaves. *Vitex polygama* – circle; *Cytharexylum myrianthum* – triangle; *Guarea guidonea* – square; *Cupania oblongifolia* – diamonds; in T0 (grey symbols). shade (closed symbols) and sun (open symbols) treatment. Data were collected at 0700. 0900. 1100. 1300. 1500 and 1700 h in União Biological Reserve, Brazil ( $n = 4$ ). Statistical table on supplementary data.



qP values in the daily course showed a different performance for young and mature leaves and the lowest values were found between the hours of 11:00 and 15:00 hours for both foliar ages (0.64 – 0.96). The highest values of qP were found for the mature leaves in T0 and sun after 210 days (0.93 – 0.96). NPQ showed a significant interaction between treatment and species for young and mature leaves ( $P \leq 0.05$  and  $P \leq 0.001$ , respectively). *Vitex* and *Cytherexylum* presented similar performance with higher values in T0 and sun (not showed data).

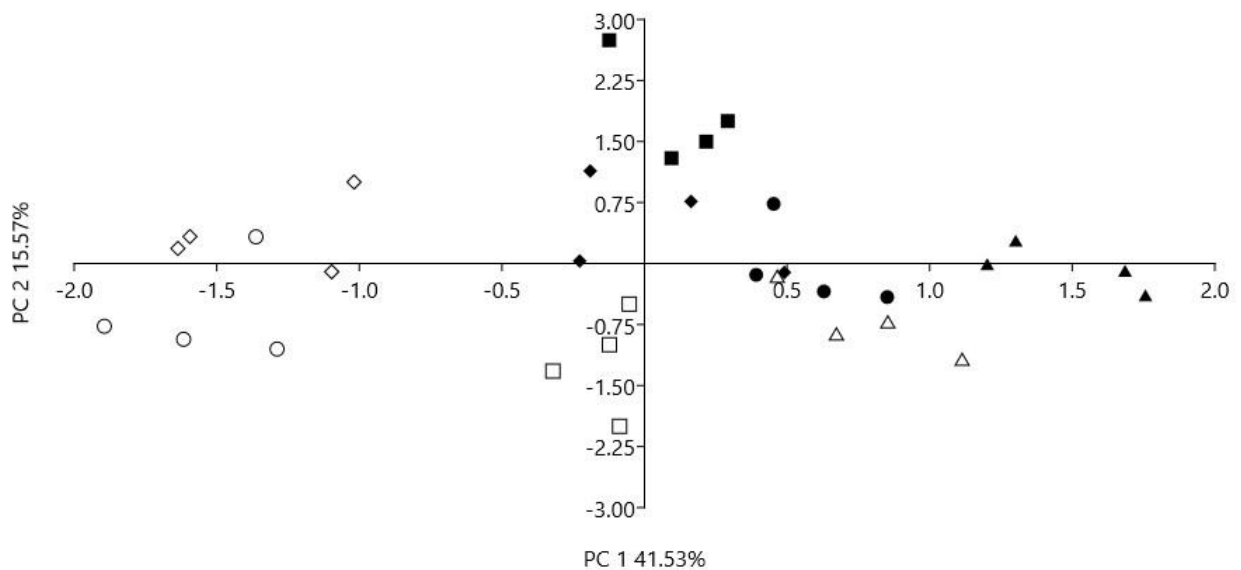
The performance for each species in contrasting irradiance treatments (shade and sun) was assessed based on the phenotypic distances summarized in a relative distance plasticity index (RDPI) (Table 2). The highest values were associated with morphological attributes for all species, mainly the foliar attributes NL and SLA for young and mature leaves. The physiological attributes presented adjustments below 20%, with NPQ showing the highest values. *Vitex* had the highest values of RDPI index for the morphological attributes. The plasticity adjustments verified for the species revealed inverse orders in the performance for the RDPI and survival capacity. In descending order, the performance for the adjustments revealed by the RDPI correspond to inverse orders observed in the survival performance: *Vitex* > *Cupania* > *Guarea* > *Cytherexylum* (Table 2).

In the principal component analysis (PCA), data grouped samples according to the irradiance treatment and species, with the tendency of the sun samples to occupy the left and shade the right position in the PC 2, and *Vitex* and *Cupania* forming a separate group of *Guarea* and *Cytherexylum* (Figure 5). The first two axes of the principal component analysis (PCA) explained 57.1% of the total variance in the dataset, with 41.53% in the first principal

component (PC1), and 15.57% in the second (PC2) (Figure 5). In PC1, the groups of species were influenced mainly by variables linked with growth (RGR<sub>H</sub>, RGR<sub>D</sub>, RGR<sub>L</sub>, SLA<sub>M</sub>) and irradiance tolerance (F<sub>v</sub>/F<sub>mY</sub> and F<sub>v</sub>/F<sub>mM</sub> and Survival). In PC2, species were mostly influenced by attributes related a photochemical efficiency (RCI and NPQ<sub>Y</sub> and ML and qP<sub>ML</sub>) (Figure 5).

**Table 2.** Average estimates in a relative distance plasticity index (RDPI index) according to Valladares *et al.*, 2006 for morphological and physiological attributes in two irradiance treatments (shade and sun) seedling of *Vitex polygama*, *Cytharexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* and *Cupania oblongifolia*. Height (H), diameter at ground level (D), number of leaves (L), Specific leaf area young (SLA<sub>Y</sub>) and mature (SLA<sub>M</sub>) leaves, relative chlorophyll index young (RCI<sub>Y</sub>) and mature (RCI<sub>M</sub>) leaves, maximal quantum yield of PSII young (F<sub>v</sub>/F<sub>mY</sub>) and mature (F<sub>v</sub>/F<sub>mM</sub>) leaves, photochemical quenching young (qP<sub>Y</sub>) and mature (qP<sub>M</sub>) leaves and nonphotochemical quenching young (NPQ<sub>Y</sub>) and mature (NPQ<sub>M</sub>)

Attributes		<i>Vitex</i>	<i>Cytharexylum</i>	<i>Guarea</i>	<i>Cupania</i>
Morphological Attributes	H (m)	0.27	0.17	0.11	0.19
	D (cm)	0.47	0.13	0.06	0.05
	L	0.67	0.18	0.20	0.35
	SLA <sub>Y</sub> (m <sup>2</sup> /g)	0.41	0.24	0.39	0.34
	SLA <sub>M</sub> (m <sup>2</sup> /g)	0.73	0.13	0.38	0.64
	RCI <sub>Y</sub>	0.09	0.09	0.19	0.12
	RCI <sub>M</sub>	0.12	0.07	0.16	0.08
Physiological Attributes	F <sub>v</sub> /F <sub>mY</sub>	0.02	0.01	0.01	0.05
	F <sub>v</sub> /F <sub>mM</sub>	0.03	0.03	0.01	0.05
	qP <sub>Y</sub>	0.02	0.01	0.01	0.01
	qP <sub>M</sub>	0.01	0.02	0.00	0.01
	NPQ <sub>Y</sub>	0.11	0.08	0.20	0.15
	NPQ <sub>M</sub>	0.15	0.12	0.27	0.19



**Figure 5.** Principal component analysis (PCA) generation plot considering all morphological and physiological attributes in irradiance treatments (shade and sun) (closed and opened symbols, respectively). *Vitex polygama* – circle. *Cytharexylum myrianthum* – triangle. *Guarea guidonea* – square. *Cupania oblongifolia* – diamonds) (n = 4).

### 3. Discussion

Our results demonstrated substantial variation in survival, growth and plasticity in response to irradiance for a group of tree species commonly used in restoration of Brazilian Atlantic Forest. The results suggest differentiation in the irradiance niche based on variation in responses to available irradiance within the group of the early-successional species (Ellis et al. 2000; Gilbert et al. 2006). Ordination revealed clusters formed by species and irradiance treatments and supports the concept of differentiation in the irradiance niche (Wright et al. 2005; Ackerly & Cornwell 2007). Survival data emphasized

differences between species in response to irradiance treatments, and demonstrated that this group of species responds positively to a reduction in irradiance from full sun to 60% cover. We also measured a cost of plasticity between contrasting irradiance treatments and *Vitex* showed the greatest plasticity between irradiance treatments and the lowest rates of survival. There was relatively little evidence of photo-inhibition among species in either irradiance treatment, indicating that although there was variation in growth in response to irradiance treatments, all species were within a suitable range for potentially successful regeneration.

We observed a negative relationship between survival and  $RGR_L$  indicating a trade-off, but relationships between survival and  $RGR_D$  and  $RGR_H$  tended to be positive. The survival- $RGR_L$  trade-off found can be explained by leaf economic theory based on allocation patterns in which investment to enhance growth rates may come at the cost of restricting allocation to attributes related to survival, such as structural and chemical defenses and storage (Kitajima, 1994,1996; Westoby et al. 2002; Wright et al. 2010). Several studies have shown correlation between leaf economic theory and attributes of plasticity (Westoby et al. 2002; Wright et al. 2004; Reich et al. 2006; Sánchez-Gomez et al. 2006; Wright et al. 2010). In agreement with previous studies, the  $RGR_L$  – survival trade-off characterizes the cost associated with foliar plasticity based on changes in the set of attributes in response to environmental variability (Rosado & De Mattos 2010; Rosado et al. 2013; Wright & Sutton-Grier 2012; Dos Anjos et al. 2015). In contrast to regeneration under an intact forest canopy where growth and survival are often negatively correlated at low (27% of irradiance environment) irradiance levels (Kitajima & Poorter 2008), all of our

data was collected above 40% of ambient irradiance, simulating regeneration in degraded forest. Greater growth in shaded conditions is likely related to the elongation effect. Elongation in response to low irradiance is considered a strategy to increase irradiance capture for individuals undergoing low irradiance (Weinig & Delph 2001).

The results obtained in the present study corroborate the hypothesis of species-specific performance associated to the niche differentiation and revealed limitation of the niche amplitude of irradiance by the cost associated to the investment in attributes of plasticity. Plasticity adjustments confer responsiveness through changes in phenotype expression (Violle et al. 2007), being responsible for establishing the limits between preferences and tolerances (Valladares & Niinemets 2008). Niche amplitude was estimated based on the ability to adjust the attributes in response to the shade and sun conditions from the plasticity index (RDPI) (Table 2) and showed niche differentiation from the investment in morphological and physiological attributes. However, the greatest investments in plasticity adjustments (higher RDPI values) were negatively related to success in establishment, mainly in full irradiance treatment.

The greatest investments in plasticity were found for the morphological attributes in the construction of leaf tissue (L and SLA), in contrast to the low plasticity values associated with adjustments in physiological attributes. The performance of physiological attributes ( $F_v/F_m$ , qP and NPQ) between T0 and T210 in the shade treatment corroborate the strategy of investing part of the resources in the construction of new structures in order to maintain or maximize the use of the available resources (Violle et al. 2007; Rosado et al. 2013) and

revealed influence of the maturation of the photosynthetic apparatus in relation to the environmental filter (Sultan 2004). Low values of qP and NPQ were observed for the RDPI index (Table 2). The values of qP suggest that the species were able to acclimatize to both irradiance treatments, although they presented distinct establishment and growth capacities at full irradiance. However, NPQ values corroborate the cost associated with foliar plasticity ( $RGR_L$  – survival trade-off) and suggest that the low efficiency in using this pathway to protect the photosynthetic apparatus (Demming-Adams et al. 1992) would be related to observed values for the  $F_v/F_m$  attribute. The ratio  $F_v/F_m$ , used as an indicator of physiological efficiency of the photosynthetic apparatus (Gonçalves et al. 2001), indicated dynamic photoinhibition condition along the daily course. Values remained below the range of 0.75 to 0.85 suggested by Bolhàr-Nordenkampf *et al.* (1989) as optimal conditions of operation of the photosynthetic apparatus, mainly between the hours of 1:00 and 3:00 pm.

Our results corroborate the functional classification of species in the early-successional category (Björkman 1981; Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1996; Valladares et al. 2000; Cai et al. 2005; Portes et al. 2010) and emphasize the vulnerability of species selection based only on functional classification, since it does not consider the interspecific variability within a functional group of tree species. The tropical tree classification includes, in the same group, a wide range in relation to the use of irradiance, as irradiance requiring and tolerance species. We suggest that the effective niche of the species and the associated niche amplitude define their respective capacity of establishment in new areas, which is fundamental in the selection of species used in reforestation programs. The results based on the relation between niche amplitude and plasticity

demonstrates niche partitioning and suggests that the seedlings of the four tropical species monitored should be planted at different stages during reforestation activities. The regeneration potential comprises the limits of biotic and abiotic conditions tolerated and required during the regeneration process of a species (Grubb 1977). Thus, in order to provide additional and applicable information for species selection in reforestation programs, species were ranked for characterization of regeneration potential based on the results of differentiation and niche amplitude of irradiance. The highest regeneration potential was attributed to *Cytherexylum* species. The species presented the highest values of survival and greater efficiency in the relationship between plasticity adjustments and establishment success in both shade and sun treatments. These results indicate a competitive advantage of the species *Cytherexylum* and the ability to establish at the beginning of the regeneration process, as in areas in secondary forests (Stratton & Goldstein 2001; Ewe & Sternberg 2003; Ewe & Sternberg 2005). The species *Vitex*, however, presented the lowest regeneration potential. Although photoplasticity was found given the high RDPI values, the species had the highest plasticity adjustments associated with survival, as well as the lowest establishment efficiency in sun irradiance treatment. The species *Guarea* and *Cupania* presented intermediate performances and revealed niche amplitude that corroborates their regeneration potentials, as well as their persistence in sub-forest. We suggest the initial planting of both species, although the same can be done in different stages of the regeneration process.

The results provide a basis for justifying the close relationship between niche amplitude and niche differentiation in determining seedlings performance

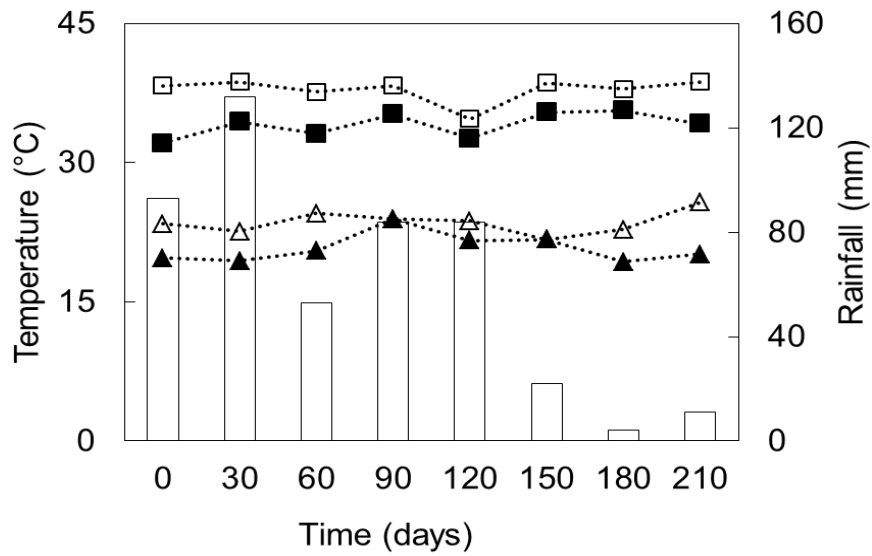
and the influence on success of reforestation programs. The plasticity of the early-successional species described as characteristic of the successional group, is not directly associated with the species-specific ability to establish in cleared open areas. In the present study, niche amplitude associated with phenotype variability was a result of an organism response that did not necessarily imply an increase in fitness for the four species evaluated (Valladares & Niinemets 2008). In this sense, the selection of species based only on the classification of successional groups is an incomplete model, which culminates in the overestimation of the irradiance niche and establishment capacity of species and with greater risk of inefficiency. Our results suggest the classification of the species along the axis of the irradiance niche is able to encompass the interspecific variability and to describe the multidimensional ability to use light resources based on the niche amplitude. We emphasize, however, that these recommendations are related to seedlings under natural conditions of establishment. We suggest that the inclusion of information about the niche of irradiance will result in a better selection of species for enriching plantings in reforestation areas.



**Appendix 1 .** Analysis of variance (two-way ANOVA). The means were compared using the *Tukey's test* ( $p \leq 0.05$ ) for average daily course values for maximal quantum yield of PSII (Fv/Fm), photochemical quenching (qP) and nonphotochemical quenching (NPQ) were measured before establishing the experiment in situ (T0) (February 2015) and in each irradiance condition (I50% and I100%) at the end of the experiment (T210 days) (September 2015) in young (YL) and mature (ML) leaves for *Vitex polygama*, *Cytharexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* and *Cupania oblongifolia*. Data were collected at 0700, 0900, 1100, 1300, 15:00 and 1700 h in União Biological Reserve, Brazil ( $n = 4$ ). Upper case letters (A, B, C, D) compare the foliar ages (YL and ML) in the daily course (0700, 0900, 1100, 1300, 15:00 and 1700 h) in Same condition (T0, shade or sun) and species; Lower case letters (a, b, c, d, e, f) compare the foliar ages (YL and ML) within the same time (0700, 0900, 1100, 1300, 15:00 and 1700 h) and species among the conditions (T0, shade or sun) Letters X, Y and Z compare leaves of the same leaf age (YL and ML) within the same time (0700, 0900, 1100, 1300, 15:00 and 1700 h) and species among the different Conditions (T0, shade and sun)

Irradiance treatment	Hour of day	<i>Vitex</i>						<i>Cytharexylum</i>						<i>Guarea</i>						<i>Cupania</i>					
		Fv/Fm		qP		NPQ		Fv/Fm		qP		NPQ		Fv/Fm		qP		NPQ		Fv/Fm		qP		NPQ	
		YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML	YL	ML
T0	7h	AbX	AaY	BaX	AaX	BaX	CbZ	AbY	AaX	BaX	BaY	AaY	AaY	AbX	AaY	BaX	BaY	AaY	AaY	AaX	AaX	AaX	AaY	AaX	BbZ
	9h	AbY	AaX	AaX	AbY	BaX	CbY	AaY	AaY	BaX	BaY	AaX	CbZ	AaY	AaY	BaX	BaY	AaX	CbZ	AaX	AaX	AaX	AaZ	CaY	BaZ
	11h	AbY	AaY	BaX	AaY	CaY	BaY	AaX	ABaX	ABaX	BaX	AaY	ABaY	AaX	ABaX	ABaX	BaX	AaX	ABaY	BbY	AaX	AaX	AaY	CbY	BaY
	13h	BbY	BaX	BaX	BaY	AaY	AaX	BbY	BaY	CaX	CaY	BbZ	AaX	BbY	BaY	CaX	CaY	BbZ	AaX	BbX	BaY	AaX	BbZ	AaY	AbZ
	15h	ABbX	AaX	BaX	AaY	BbZ	BaX	BbX	BaX	CbZ	AaX	BaX	AaX	BbX	BaX	CbZ	AaX	BaX	AaX	BaX	BaY	BaX	BaY	AaY	AbY
	17h	AaX	AaX	BaX	ABaZ	CbY	BaY	BbX	BaZ	AaX	AaY	AbZ	BaX	BbX	BaZ	AaX	AaY	AbZ	BaX	BaX	BaX	BaX	AaX	AaX	BbY
Shade	7h	AbX	AaX	AaY	BaX	CbY	AaX	AaX	AbX	AaX	BaY	AaZ	AaX	AaX	AbY	AaX	CbY	BaX	AaX	AaX	AaX	BaY	BbY	AaY	
	9h	AaX	AaX	AbY	AaX	CbY	BaX	AaX	AaX	AbX	ABaX	BaX	BaY	BbX	AaX	AbY	AaX	BaX	CbY	AaX	AaX	AbX	AaX	BaY	BaX
	11h	AaX	AaX	BbY	AaX	BaY	CaY	BbX	BaX	AaX	BaX	BaY	BbY	BCbY	BaX	AbY	AaX	BaX	DbX	AaX	AaX	AbX	AaX	BaY	BaX
	13h	BaX	AaX	ABbX	BaX	AaY	AaY	BaX	BaX	BbY	BaY	AaY	BbY	ABbX	BaX	AbY	BaY	AaX	AbX	BaY	BaZ	BbY	AaX	AaY	AbX
	15h	BaX	BaX	AbX	AaX	ABbY	CaY	CbX	BaX	BbY	BaY	BaX	BbX	CbY	AaX	BbX	BaY	AaX	AbX	BbY	AaX	AbX	BaX	AaY	AbX
	17h	BaX	AaX	AaX	ABaY	BaX	ABaX	BCbX	AaX	AbY	AaX	AaY	AbX	BbX	BaY	AaX	BaX	CaX	CbY	BbY	BaZ	AaX	BaX	AaX	AbX
Sun	7h	AaY	AaZ	AbY	BaX	BaX	BaX	AaY	AaY	AaX	AaY	BaX	BaX	AbX	AaX	AbY	AaX	BaZ	BbZ	AbY	AaY	CbY	AaX	CaX	CaX
	9h	AaZ	AaY	AaY	BaY	CaY	CaY	AaY	AaY	AbY	AaY	BbX	AaX	AbY	AaX	AbX	AaX	BaZ	BbZ	AaY	BaY	AbY	AaZ	BaX	BbY
	11h	AbZ	AaZ	AbY	BaX	AaX	BbX	BaY	BaY	BbY	AaY	AaX	AbX	BbZ	BaY	AaX	BaY	AaY	AaX	BaZ	CaY	AbX	AaX	BaX	BaX
	13h	AaY	BbY	AbY	AaX	AaX	CbZ	AaX	AaX	AbX	AaX	AaX	AbX	BbY	BaY	BbY	AaX	BaZ	BaY	BbY	AaX	BbZ	BaY	BaX	BbY
	15h	BbY	AaY	BbY	CaY	AaX	AbX	BaY	BaY	AaX	BaY	BaX	CbY	BbY	BaX	BbY	AaX	AaZ	AaY	BaY	CaZ	BCbY	BaY	AaX	AaX
	17h	AbY	AaY	AbX	AaX	BCaX	CbZ	BbX	AaY	AaY	AaY	AaY	AaZ	BbX	BaY	BaY	BaY	CaZ	AaX	AbY	CbZ	BaZ	AaX	BaX	BaX

**Appendix 2.** Maximum (square) and minimum (triangle ) temperature values (°C) (shade treatment - closed symbols and sun treatment - open symbols) and rainfall (mm) (bars). Data were collected monthly. for two hundred and ten days (210). (February 2015 to September 2015) in União Biological Reserve. Brazil



## References

Ackerly, D.D. & Bazzaz, F. A. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101, 289–298.

Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10:135–145.

Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review Ecology Systematic* 11, 287–310.

BJörkman, O. 1981. Response to different quantum flux densities. *Physiological Plant Ecology* In: Encyclopedia of Plant Physiology. Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B., Ziegler, H. Springer-Verlag, New York, pp. 57–107.

Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R. 1989. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology* 3:497–514.

Brooks, D.R., Storkey, J., Clark, S.J., Firbank, L.G., Petit, S. & Woiwod, I.P. 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology* 81: 4–13.

Brown, S., & Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal Tropical Ecology* 6: 1–32.

Cai, Z.Q., Rijkers, T. & Bongers, F. 2005. Photosynthetic acclimation to light changes in tropical monsoon forest wood species differing in adult stature. *Tree Physiology* vol. 25, p. 1023–1031.

Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee, D.W., Fetcher, N. 1996. Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith, AP (eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology* Chapman and Hall, New York, pp 5–55.

Chazdon, R.L., & Coe, F.G. 1999. Ethnobotany of woody species in second-growth, old-growth, and selectively logged forests of northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 13: 1312–1322.

Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74, 531–536.

Davidson, R., Mauffette, Y., Gagnon., D. 2002. Light requirements of seedlings: a method for selecting tropical trees for plantation forestry. *Basic and Applied Ecology* 3, 209–220.

Demmig-Adams, B. and Adams, W.W., 1992. Photoprotection and other responses of plants to highlight stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Vol. 43:599-626.

Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.

Dias, L.E., Griffith, J.J. 1998. Conceituação e caracterização de áreas degradadas. In: Dias, L.E., Mello, J.W.V. (Eds)., *Recuperação de Áreas Degradadas*. Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Solos, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas. Editora Folha de Viçosa Ltda., Viçosa, MG.

Dos Anjos, L., Olivia, M.,A., Kuki, K.N., Ventrella, M.C., Galvão, M.F., Pinto, L.R.M. 2015. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropicas tree species. *Tress* 29: 247-258.

Ellis, A.R., Hubbell, S.P., Potvin, C. 2000. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Canadian Journal of Botany* 78(10): 1336-1347.

Ewe, S.M.L., Sternberg, L.S.L. 2003. Seasonal gas exchange characteristics of *Schinus terebinthifolius* in a native and disturbed upland community in Everglades National Park, Florida. *Forest Ecology and Management* 179:27–36.

Ewe S.M.L., Sternberg L.S.L. 2005. Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. *Trees* 19:119–128.

Fisher, R.F. 1995. Amelioration of degraded rain forest soils by plantations of native trees. *Soil Science Society of America Journal Abstract* 59:544-549.

Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. – *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 990: 87-92.

Gilbert, B., Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Kitajima, K., Hernández, A. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87:1281–1288.

Goldstein, G., Santiago, L.S., 2016. Tropical Tree Physiology. *Tree Physiology* 6, 319-344.

Gonçalves, J.F.C., Marengo, R.A., Vieira, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 13:149-157.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, v. 52, p. 107-145.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics.

Hutchinson, G.E. 1957. The multivariate niche. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-421.

Kageyama, P.Y., Gandara, F.B. 2005. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: Galvão, A.P.M.; Porfírio-da-Silva, V. (Eds), *Restauração Florestal – Fundamentos e Estudos de Caso*. EMBRAPA. Colombo, PR, pp. 47-58.

Kitajima, K and Poorter, 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. *Tropical Forest Community Ecology*, Blackwell Science, Pp. 161-181.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic Traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419-428.

Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, R.L. and A.P. Smith (eds), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 559–596.

Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B. and Rubel, F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259–263.

Lage-Pinto F., Bernini E, Oliveira J.G., Vitória, A.P. 2012. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understorey of eucalyptus plantation. – *Brazilian Journal Plant Physiology*.24: 95-106.

Lins, B. L. A. & Nascimento, M.T. 2010. Phenology of *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) in a seasonal semideciduous forest of Northeastern Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia* 61(3): 559-568.

Lusk, C.H., Pérez-Millaqueo, M.M., Piper, F.I. & Saldaña, A. 2011. Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. *Annual Botany* 108:419–428.

Mediavilla, S., Herranz, M., Gonzalez-Zurdo, P. & Escudero, A. 2014. Ontogenetic transition in leaf traits: a new cost associated with the increase in leaf longevity. *Journal Plant Ecology* 7:567–575.

Montgomery, R.A., & Chazdon, R.L. 2002 Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165–174.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Naeem, S. & Wright, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.

Parrota, J.A.& Knowles, O.H. 1999. Restoration of tropical moist forest on bauxite mined lands in Brazilian amazon. *Restoration. Ecology.* 7:103-116.

Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P. & Goeriz, R.E. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137:456–465.

Poorter, L., Van de Plassche, M.V., Willems, S., & Boot, R.G.A. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6, 746–754.

Portes, M.T., Damineli, D.S.C., Ribeiro, R.V., Monteiro, J.A.F. & Souza, G.M. 2010. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Brazilian Journal Biology* vol. 70, no. 1, p. 75-83.

Prinzinger, A., Durka, W., Klotz, S., Brandl, R. 2002. Geographic variability of ecological niches of plant species: are competition and stress relevant? *Ecography* 25:721–729.

Rabelo, R.G., Vitória, A.P., Silva, M.V.A., Cruz, R.A., Pinho, E.I.B., Rodrigues, D.R., Freitas, A.V. & Cunha, M. 2013. Structural and ecophysiological adaptations to Forest gaps. *Trees*, v.27: 259-272.

Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Machado, J.L. & Oleksyn, J. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439, 457–461.

Rosado B.,H.P., Oliveira, R.S., Aida, M.P.M. 2010. Is leaf water repellency related to vapor pressure and crown exposure in tropical forests? *Acta Oecologia* 36:645–649.

Rosado, B.H.P., André T. C. Dias, A.T.C. & Mattos A.E.2013. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems. *Natureza & Conservação* 11(1):15-22.

Sánchez-Gómez, D., Valladares, F, & Zavala, M.A., 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170: 795–806.

Santos, U.M., Gonçalves, F.C., Feldpausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 226:299-309.

Sawyer J. 1993. Plantations in the tropics: environmental concerns. *IUCN*, Gland and Cambridge.

Schlichting, C.D. 1986.The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.17, p.667-693.

Silva, A.S., Oliveira, J.G., Da Cunha, M., Vitória, A.P. 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Brazilian Journal Plant. Physiology* 22:245-254.

Stratton, L.C. & Goldstein, G. 2001. Carbon uptake, growth and resource efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiology* 21:1327–1334

Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A., 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. & Smith, A.P. (Eds) 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, P.162-186.

Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.

Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 162-186.

Sultan, S.E. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 6(4): 277-283.

Swaine MD. & Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.

*systematics* **36**, 519-539.

Teixeira, M.C., Vieira, T.O., Almeida, T.C.M. & Vitoria, A.P., 2015. Photoinhibition in Atlantic forest native species: short-term acclimative responses to high irradiance. *Theoretical & Experimental Plant Physiology*. 27, 183–189.

Townsend, C.R., Begon, M. & Harper JL. 2003. *Essentials of ecology*, 2nd edn. Blackwell, Oxford.

Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E. & Manrique, E. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol.* 148:79-91.

Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. & Zavala, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal Ecology* 94: 1103-1116.



Valladares, F. & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**, 237-257.

Vieira, T.O., Degli-Esposti, M.S.O., Souza, G.M., Rabelo, G.R., Da Cunha, M. & Vitória, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53(1):11-22.

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,

Vitoria, A.P., Vieira, T.O., Camargo, P.B. & Santiago, L.S. 2016. Using leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, Volume 379, 1 November 2016, Pages 50-60.

Way, D.A. & Pearcy, R.W., 2012. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology review* 00, 1-16.

Weinig, C. and Delph, L.F. 2001. Phenotypic plasticity early in life constrains developmental responses later. *Evolution*, 55(5):930-936.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk., P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology Systematics* 33: 125-59.

Wiens, J. J., and Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution,

Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Diaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M. & Zanne, A.E. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar, R., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166, 485–496.

Wright, I.J., Reich, P.B., , Westoby, W., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W, Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M-L., Niinemets, Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.L., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.

Winn, A.A. 1996. Adaptation to fine-grained environmental variation: an analysis of within-individual leaf variation in an annual plant. *Evolution* 50: 1111–1118.

## **CAPÍTULO 2**

### **POTENCIAL DE FOTOACLIAMATAÇÃO COMO ELEMENTO PREDITOR NA SELEÇÃO DE ESPÉCIES PARA REFLORESTAMENTO DA FLORESTA ATLÂNTICA**

## Resumo

A irradiância é um recurso crítico e limitante ao estabelecimento vegetal. O conhecimento acerca da capacidade fotoaclimatativa das espécies é primordial para subsidiar os programas de recomposição e manutenção da cobertura vegetal nativa. Os objetivos deste estudo foram determinar se 1) a amplitude de resposta à irradiância está relacionada ao maior potencial de fotoaclimação; 2) o *trade-off* entre fotoplasticidade e crescimento está relacionado às características espécie-específicas; e 3) existe relação entre o desempenho generalista e potencial de aclimação das espécies. Para isto, quatro espécies do estágio inicial de sucessão e nativas da Floresta Atlântica que são comumente utilizadas em programas de reflorestamento (*Vitex polygama*, *Cytherexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* e *Cupania oblongifolia*) foram selecionadas e monitoradas por 14 meses em casa de vegetação sob três condições de irradiância: 30%, 50% e 100%. Atributos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos foram utilizados para caracterizar o potencial de fotoaclimação das espécies. A análise dos componentes principais, o índice de plasticidade fenotípica das distâncias relativas e a integração fenotípica indicaram variabilidade interespecífica na utilização da irradiância pelas espécies. Em geral, os maiores valores foram para os atributos morfológicos (área foliar específica, razão massa raiz, caulinar e foliar) e fisiológicos (condutância estomática, transpiração e respiração). O potencial de fotoaclimação das espécies proporcionou maior amplitude de resposta, garantindo maior aproveitamento do recurso luminoso nos diferentes tratamentos. A relação positiva entre a integração fenotípica e plasticidade dos atributos sugere ação coordenada da capacidade de resposta à curto prazo. O *trade-off* entre plasticidade e crescimento foi direcionado pela ação integrada do fenótipo e foi relacionado às características espécie-específicas. Os resultados evidenciam a variabilidade interespecífica e a existência de um *continuum* de utilização da irradiância associada ao elevado potencial de aclimação no grupo das espécies de estágios iniciais de sucessão estudadas. A capacidade fotoaclimatativa e de crescimento, tanto em ambientes mais expostos quanto em ambientes com menor irradiância, permitiu caracterizar estas quatro espécies como generalistas em relação à utilização do recurso luminoso e se apresentaram como elementos fundamentais na seleção de espécies para reflorestamento.

**Palavras-chave:** crescimento, atributos funcionais, plasticidade fenotípica, desempenho fotossintético, espécies generalistas

## **Abstract**

Irradiance is a critical and limiting resource to vegetable establishment. The knowledge about photoacclimation capacity of the species is fundamental to subsidize the programs of recomposición and mantenimiento of the vegetal cover native. In the sense of Nessel, four species of the initial succession stage and native Floresta Atlántica that are commonly used in reforestación programs (*Vitex polygama*, *Cyathorexylum myrianthum*, *Guarea guidonea* and *Cupania oblongifolia*) were selected and monitored for 14 months in the home of vegetation under three conditions of Irradiance: 30%, 50% and 100%. Morphological, physiological and biochemical attributes were used to characterize the potential of photo-acclimation of the species. The objectives were to determine whether 1) the amplitude of response to irradiation is related to the greater potential of photoacclimation; 2) the trade-off between photoplasticity and growth is related to species-specific characteristics; and 3) there is a relationship between the generalist and the acclimatization potential of the species. The analysis of the main components and the phenotypic plasticity index of relative distances (RDPI) indicated interspecific variability in the use of irradiation of species. In general, the highest values were for the morphological attributes (specific leaf area, root cause, root cause, and leaf) and physiological (stomatal conductivity, breathability and breathing). The potential for photo-acclimation of the species has provided a greater amplitude of response, ensuring greater use of the light source in different treatments. The results demonstrate the interspecific variability and the existence of a continuum of irradiation use in the group of species of initial stages of succession. The photo-acclimation and growth capacity in both the most exposed environments, as far as environments and less irradiance, allowed these four species to be characterized as generalists in relation to the use of the light source and were presented as fundamental elements in the selection of species for reforestación.

**Key words:** growth, functional attributes, phenotypic plasticity, photosynthetic performance

## 1. Introdução

A irradiância é um dos recursos ambientais de maior influência no crescimento e sobrevivência das espécies vegetais em florestas tropicais (Fetcher et al., 1994; Chazdon et al., 1996; Nicotra et al., 1999) e agente modulador o processo de sucessão ecológica na ausência de limitação de recursos no solo (Grime, 1979; Chazdon, 1988; Tilman, 1988). O recurso luminoso apresenta elevada complexidade e heterogeneidade (Tang, 1997), sendo caracterizado por variações em qualidade, intensidade, direção e duração (Chazdon, 1988; Kitajima, 1996; Way e Pearcy, 2012), atuando como filtro ambiental e promovendo variações interespecíficas na capacidade de utilização do recurso (Bazzaz e Pickett, 1980; Valladares et al., 2000).

A utilização diferenciada do recurso disponível pelas espécies permite que as mesmas explorem os recursos de forma diferenciada ao longo do gradiente de variação (Rosenfeld, 2002; Wright, 2002). Swaine e Whitmore (1988) propuseram a classificação das espécies em dois grandes grupos com base na demanda de irradiância, dividindo as espécies em: pioneiras (exigentes de luz) e não-pioneiras (tolerantes a sombra), classificação essa corroborada por outros estudos de ampla relevância (Bazzaz e Pickett, 1980; Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996).

As espécies pioneiras (ou espécies de estágios iniciais de sucessão) demandam irradiância direta para o estabelecimento e crescimento (Rees *et al.*, 2001; Maciel *et al.*, 2003; Gandolfi *et al.*, 2009), apresentam elevadas taxas de crescimento relativo (Kitajima 1996), maiores valores de área foliar específica e ganho de carbono (Reich *et al.* 1992; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto., *et al* 2012; Vieira *et al.*, 2015) e são, em sua maioria, intolerantes a sombra, raramente persistindo no sub-bosque (Strauss-Debenedetti e Bazzaz 1996). Tais espécies, ou grupo funcional de sucessão ecológica, são responsáveis pela modificação da paisagem, o que possibilita o posterior recrutamento de espécies não-pioneiras (ou espécies de sucessão tardia/clímax). As espécies não-pioneiras demandam baixa disponibilidade de luz para o seu estabelecimento e crescimento (Gandolfi et al., 2009), apresentam baixa taxa de crescimento relativo (Kitajima 1996) geralmente associada a alocação de recursos para defesa contra herbívoros e manutenção

de tecidos de longa durabilidade (Coley 1988) e ao ganho de carbono lento devido aos baixos valores de taxa de assimilação fotossintética (Strauss-DeBenedetti e Bazzaz 1996; Portes et al., 2010; Vieira et al., 2012).

Os modelos de seleção de espécies para programas de reflorestamento estão, em sua maioria, baseados na utilização do recurso luminoso, seja em relação à exigência ou a tolerância (Davidson et al., 2010; Dos Anjos et al., 2015; Bertoncetto et al., 2016) e a irradiância é um dos recursos mais limitantes ao estabelecimento vegetal (Monttgomery e Chazdon, 2002; Goldstein e Santiago, 2015; Dos Anjos et al., 2015). Os programas de reflorestamento têm como objetivo o aumento da biodiversidade de forma eficiente (Moraes *et al.*, 2013). A obtenção desse resultado ocorre mediante a seleção de espécies de crescimento rápido e que sejam capazes de colonizar áreas abertas, no intuito de serem as precursoras da comunidade vegetal e promoverem condições favoráveis ao estabelecimento e desenvolvimento de novas espécies (Martins, 2001).

Os níveis de preferências e tolerâncias das espécies caracterizam a amplitude de resposta (Montgomery, e Chazdon, 2002; Valladares et al., 2000; Valladares e Niinemets, 2008) e revelam flexibilidade de resposta de um determinado genótipo de expressar diferentes fenótipos como resultado da ação do filtro ambiental através do processo chamado plasticidade fenotípica (Chazdon, 1996; Krause *et al.*, 2001; Pigliucci, 2001; Valladares *et al.*, 2006). O grau de plasticidade fenotípica está diretamente relacionado à amplitude de resposta das espécies, promovendo a manutenção da utilização dos recursos em função da variação dos mesmos em escalas temporais e espaciais (Schlichting, 1986; Lins e Nascimento, 2010; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.* 2012, Rabelo *et al.* 2012; Vieira *et al.*, 2015). A aclimação à irradiância, ou fotoaclimação permite ajustes de curto e longo prazo a partir da seleção de atributos funcionais (morfológicos, fisiológicos e bioquímicos) (Murchie e Horton, 1997) e consiste em um processo de resposta pelo qual a plasticidade fenotípica é expressa (Chazdon et al., 1996). O potencial de aclimação, que compreende o conjunto de fenótipos potencialmente expressos por um mesmo genótipo em resposta ao filtro ambiental, promove aumento do aproveitamento da irradiância disponível dentro dos limites de sua constituição genética da

espécie (Chazdon, 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996; Valladares et al., 2006).

A relação entre a amplitude de resposta à irradiância e o potencial de aclimatação está associada à ocorrência dos atributos funcionais (Naeem e Wright, 2003; Violle *et al.*, 2007; Brooks *et al.*, 2012). A capacidade de tolerar e responder às condições ambientais contrastantes ou limitantes estaria relacionada a atributos que estabelecem o *fitness* darwiniano, que consiste na tolerância e resiliência a partir do *trade-off* entre a utilização e a disponibilidade de recursos (Violle *et al.*, 2007; De Paula, 2013). A alocação de recursos em atributos que confirmam capacidade de resposta, porém, compreende um custo para os indivíduos, uma vez que investem parte dos recursos na construção de novas estruturas (moléculas, organelas, tecidos, sementes) com intuito de manter ou maximizar a utilização dos recursos disponíveis (Rosado *et al.*, 2013; Violle *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2004).

A plasticidade fenotípica, embora essencial para o para o sucesso das espécies em ambientes heterogêneos, pode restringir a eficiência de aclimatação (Gianole e Palacio-Lopez, 2009). O custo aclimatativo imposto pelas relações *trade-off* pode estabelecer limitações aos investimentos em atributos e reduzir as respostas funcionais dos ajustes de plasticidade. Desse modo, o potencial de aclimatação estaria relacionado à habilidade intrínseca de integrar a expressão de fenótipos, representada pela integração fenotípica. A integração fenotípica se refere ao padrão e à magnitude das correlações entre os atributos (Pigliucci e Preston, 2004). O potencial de aclimatação estaria relacionado não apenas das alterações fenotípicas resultantes da plasticidade fenotípica, mas da ação conjunta dos atributos funcionais que resultem na manutenção do *fitness*.

As espécies que possuem maior amplitude de resposta tendem a ser capazes de sobreviver em uma ampla faixa de condições ambientais (McKinney e Lockwood 1999, Olden et al 2004). A ecologia teórica possibilita a classificação das espécies como generalistas ou especialistas, com base na amplitude de resposta caracterizando a capacidade de utilização do recurso disponível no habitat. A amplitude de resposta à irradiância corrobora as classificações de grupos ecológicos ou sucessionais das espécies tropicais,



mas revela também um gradiente de utilização do recurso luminoso pelas espécies (Ellis et al 2000; Gilbert et al., 2006). O conhecimento acerca da ecologia das espécies tropicais e as informações sobre a especificidade do habitat têm muitas aplicações práticas que permitem a identificação de espécies de interesse para a conservação, a seleção de espécies para projetos de restauração ou reflorestamento (Mayfield et al., 2009; Chazdon et al., 2011). Nesse sentido, o presente estudo foi norteado por duas questões centrais: 1) a capacidade de resposta à irradiância está relacionada aos ajustes de plasticidade fenotípica ou à ação integrada do fenótipo? 2) O *trade-off* entre fotoplasticidade e crescimento está relacionado às características espécie-específicas? 3) Existe relação entre o desempenho generalista e potencial de aclimação das espécies?

## **2. Material e Métodos**

### **2.1 Condições experimentais e espécies estudadas**

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no *campus* da UENF (Figura 1) e compreendeu o monitoramento (qualitativo e quantitativo) do potencial de aclimação de quatro espécies nativas da Floresta Atlântica sob três condições de irradiância a partir do uso de tela do tipo sombrite: 30% (Densidade de Fluxo de Fótons Fotossintéticos - DFFF – média de  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); 50% (DFFF média de  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); e 100% (DFFF médio de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Os dados microclimáticos de temperatura e umidade relativa do ar foram monitorados ao longo do estudo com Termo-higrômetro 910.15 (CHH/Alla Brasil) (Figura 2). O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a partir da fórmula  $[0,61137 \cdot \text{EXP}((17,502 \cdot \text{T}^\circ\text{C}) / (240,97 + \text{T}^\circ\text{C})) \cdot (1 - (\text{UR}\% / 100))]$ , valores obtidos em KPa, onde:  $\text{T}^\circ\text{C}$  corresponde a temperatura em  $^\circ\text{C}$  e UR%, umidade relativa do ar (Unwin, 1980). Os dados de DFFF foram obtidos ao meio dia (12:00 pm) no início e no final do experimento (Abril/2015 e Junho/2016, respectivamente) à altura das folhas utilizando o sensor quantum (Li-190, Li-Cor Biosciences, Lincoln, Nebraska, USA) acoplado ao radiômetro (Li-250A, Li-Cor, Biosciences). Os indivíduos foram irrigados diariamente ou em dias alternados de acordo com a necessidade.

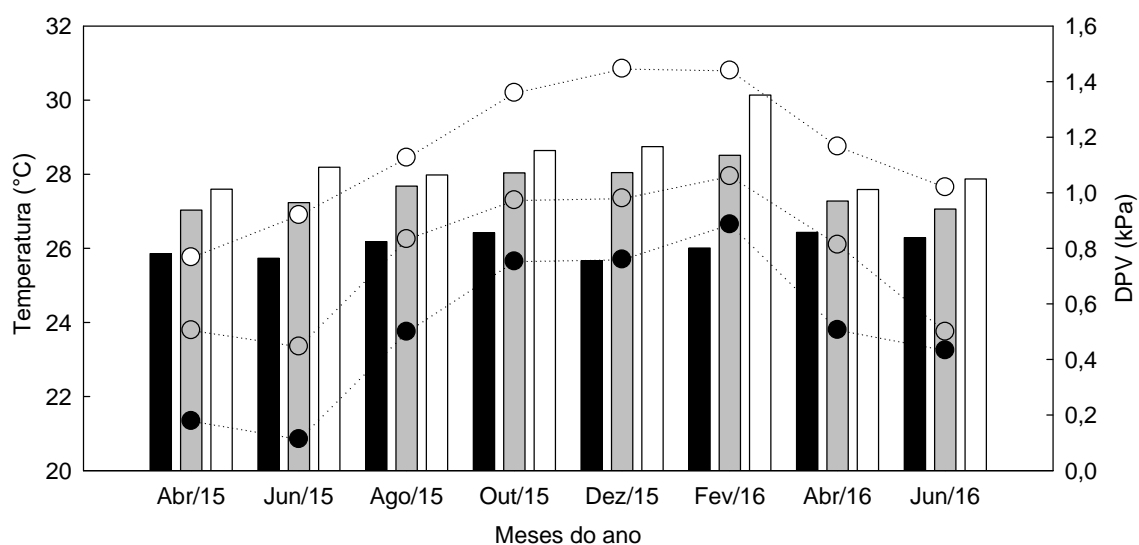
As espécies foram definidas a partir do conjunto de espécies utilizado no programa de recomposição florestal realizado na ReBio União (RJ, Brazil), são elas: *Vitex polygama* Cham. Lamiaceae, *Cytharexylum myrianthum* Cham., Verbenaceae, *Guarea guidonea* (L.) Sleumer, Meliaceae e *Cupania oblongifolia* Mart., Sapindaceae, todas do estágio inicial de sucessão segundo Swaine e Whitmore (1988) e corroborada por Lorenzi (2000).

Os indivíduos das quatro espécies foram adquiridos de viveiro comercial onde as mudas foram produzidas e mantidas sob as mesmas condições (irradiância, temperatura, umidade e disponibilidade hídrica). As mudas foram transplantadas em vasos plásticos de 18L contendo terra enriquecida com fertilizante N:P:K (4:14:8) em proporção de 20g:5Kg de substrato (terra preta).

Para cada tratamento de irradiância foram monitorados 15 indivíduos por espécie (n=15) durante 14 (quatorze) meses (Abril/2015 à Junho/2016).



**Figura 1.** Condições de cultivo em casas de vegetação. A e B – tratamento de 100% irradiância em Abril de 2015; C – 30% (esquerda) e 50% de irradiância em Junho de 2016.



**Figura 2.** Caracterização microclimática. Valores médios de temperatura (°C) (em linha com símbolo em círculo nas cores preta, cinza e branca correspondendo aos tratamentos 30%, 50% e 100% de irradiância, respectivamente) e déficit de pressão de vapor (DPV - kPa) (em barras nas cores preta, cinza e branca correspondendo aos tratamentos 30%, 50% e 100% de irradiância, respectivamente) monitorados bimensalmente entre Abril/2015 e Junho/2016.

## **2.2 Número e período amostral**

Para cada tratamento de irradiância foram monitorados 15 indivíduos por espécie (n=15) durante quatorze meses (Abril/2015 à Junho/2016). As avaliações não destrutivas de crescimento e fotossintéticas (SPAD) foram realizadas bimensalmente em abril/2015 (avaliação inicial anterior ao estabelecimento dos tratamentos), junho, agosto, outubro e dezembro de 2015 e fevereiro, abril e junho de 2016 (8 avaliações). As avaliações destrutivas de crescimento (massa seca) e demais avaliações fotossintéticas (fluorescência da clorofila *a*, metabolismo do carbono, pigmentos, composição isotópica e elementar de carbono e nitrogênio) foram conduzidas ao final do experimento (junho de 2016).

## **2.3 Avaliações de crescimento**

### **2.3.1 Taxa de crescimento relativo**

Os atributos de crescimento avaliados foram:

- I. Altura (A): avaliada desde o solo até a gema apical com o auxílio de fita métrica (m);
- II. Diâmetro do caule a altura do solo (DAS): avaliado com a utilização de paquímetro digital (cm<sup>2</sup>);

- III. Número de folhas total (NF): realizado a partir da contagem do número total de folhas por indivíduo (para as espécies com folhas compostas foi considerado o número de folíolos);

A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculado para cada intervalo 60 dias (sessenta) segundo a fórmula:

$$\text{TCR} = (\ln H_1 - \ln H_0) / (t_1 - t_0)$$

Onde:  $\ln$  é a função logaritmo,  $H_0$  e  $H_1$  correspondem ao valor inicial e final, respectivamente, e  $t_0$  e  $t_1$  correspondem aos tempos inicial e final das avaliações, respectivamente. A equação foi utilizada para estimar a taxa de crescimento relativo para os atributos de crescimento: altura ( $\text{TCR}_A$ ), diâmetro a altura do solo ( $\text{TCR}_{DAS}$ ) e número de folhas total ( $\text{TCR}_{NF}$ ).

### 2.3.2 Atributos morfológicos

Os atributos morfológicos avaliados foram:

- I. Massa seca total (MST): compreende o somatório das massas secas de folha, caule e raízes (g);
- II. Razão altura e diâmetro (A/D): compreende a razão entre altura e diâmetro a altura do solo (cm/mm);
- III. Razão de massa radicular (RMR): compreende a razão entre a massa seca da raiz/massa seca total do indivíduo ( $\text{g.g}^{-1}$ );
- IV. Razão de massa foliar (RMF): compreende a razão entre a massa seca da folha/massa seca total do indivíduo ( $\text{g.g}^{-1}$ );
- V. Razão de massa caulinar (RMC): compreende a razão entre a massa seca do caule/massa seca total do indivíduo ( $\text{g.g}^{-1}$ );
- VI. Área foliar específica (AFE): compreende a razão entre área foliar total/massa seca da folha ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ). A área foliar foi obtida a partir de imagens fotográficas analisadas utilizando o software Image J 1.46r ( $\text{m}^2$ ).

A massa seca (subitens I, III, IV e V do item 2.3.2) foi obtida a partir da coleta total dos três órgãos vegetais ao final do experimento (Junho/2016). O material foi individualizado e identificado para cada tratamento de irradiância, seco à 60° C em estufa (MA 35, Marconi, Brazil) por aproximadamente 72 horas (ou até que o peso estabilizasse) e pesado em balança analítica de precisão (AY 220, Shimadzu, Japan) posteriormente.

## **2.4 Avaliações fotossintéticas**

### **2.4.1 Teor de cor verde**

A intensidade de cor verde está relacionada com teores de clorofila total foliar. Para as avaliações foi utilizado o medidor de clorofila portátil SPAD-502 (Minolta, Japan). As medições foram realizadas na região central da superfície adaxial (evitando-se a nervura central) em folhas maduras (terceiro par em folhas completamente expandidas) e saudáveis (ausência de necrose ou herbivoria) das espécies selecionadas (n= 5).

### **2.4.2 Composição de pigmentos fotossintéticos**

A avaliação da composição de pigmentos fotossintéticos compreendeu uma avaliação destrutiva em Junho/2016 a partir da retirada de um disco foliar de área conhecida do limbo de cinco indivíduos das espécies em cada uma das condições de irradiância (n = 5).

Os discos foliares foram cortados em tiras e mantidos no escuro em tubos plásticos com rosca com capacidade para 15 mL contendo 5 mL do solvente orgânico DMSO (Dimetilsulfóxido). A concentração de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides foi determinada a partir do extrato contido nos frascos após 5 (cinco) dias em contato com os fragmentos foliares. Alíquotas de DMSO foram submetidas a leituras em espectrofotômetro UV/VIS (Shimadzu modelo UV-1800) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm, de acordo com Wellburn (1994). Os teores de clorofila total (*a* + *b*) e a razão clorofila *a/b* foram calculados. As concentrações de pigmentos são expressas em nmol.cm<sup>-2</sup>.

### 2.4.3 Fluorescência da clorofila a

As medidas foram realizadas às 8:00am e às 12:00pm em folhas maduras (terceiro par e completamente expandidas) e saudáveis (ausência de necrose ou herbivoria) de 5 indivíduos de cada espécie e de cada tratamento (n=5) em Junho/2016.

As medidas da emissão de fluorescência da clorofila a foram realizadas com o fluorímetro modulado portátil FMS2 (Hansatech, UK). As folhas foram pré-adaptadas ao escuro por 30 minutos com a utilização de cliques foliares, segundo Genty et al., (1989) e Van Kooten e Snel (1990). As variáveis determinadas foram rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm) e coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NQP).

### 2.4.4 Trocas gasosas

A avaliação da capacidade fotossintética compreendeu análises não destrutivas realizadas em Junho/2016 nas quais foi utilizado o analisador de gás no infravermelho (IRGA) portátil, modelo Li-6400, (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). As avaliações foram realizadas na região central da superfície adaxial (evitando-se a nervura central) de folhas completamente expandidas e saudáveis (livres de necrose ou ferimentos), padronizando-se o uso do terceiro par de folhas do ramo no período da manhã entre 7:30 h e 11:00 h.

A amostragem compreendeu a obtenção de dados a partir da curva A/DFFF relacionando a assimilação (A) à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e os dados de trocas gasosas.

#### I. Curva A/DFFF

A curva realizada a partir da variação da intensidade luminosa fornecida (DFFF) de 0 a 2000  $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{s}^{-2}$  em 25 níveis: 2000,0 1500, 1200, 800, 500, 200, 100, 90, 80, 70 e a cada 5 DFFF entre 70 e 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . A concentração de  $\text{CO}_2$  foi fixada em 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (concentração atmosférica) e a umidade do ar em 80%. As curvas foram ajustadas segundo o modelo proposto por Kok (1948).

A partir da curva A/DFFF foram descritas as variáveis: capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$  em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), velocidade máxima de

carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{cmáx}$  em  $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e respiração ( $R_d$ ) em  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). A taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ) corresponde ao valor da taxa de assimilação fotossintética a 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  DFFF.

## II. Trocas gasosas

Os dados foram coletados sob irradiância artificial simultaneamente às curvas A/DFF, onde foram obtidos os parâmetros de trocas gasosas: assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), transpiração ( $E$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ) ( $n = 5$ ). Os dados foram obtidos com base na DFFF de cada tratamento de irradiância: 30% - 600  $\mu\text{molm}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , 50% - 900  $\mu\text{molm}^{-2}.\text{s}^{-1}$  e 100% - 2000  $\mu\text{molm}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

### 2.4.5. Composição isotópica foliar de carbono ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{foliar}}$ ), e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{foliar}}$ ), carbono (C%) e nitrogênio elementar (N%) e razão C:N

A determinação de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ), carbono elementar (C), nitrogênio elementar (N) e razão C:N foi conduzida com amostras coletadas em Junho/2016. A determinação foi realizada a partir da coleta de cinco folhas por espécie ( $n=5$ ) em cada tratamento (30%, 50% e 100%). O material coletado foi acondicionado em sacos de papel e em laboratório foram secas em estufa a 65°C por 48 horas (ou até estabilizar o peso). Posteriormente as amostras foram maceradas e pesadas (1,5 mg) em balança analítica de precisão.

Os dados foram obtidos em espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta V Advantage acoplado a analisador elementar Flash 2000 (Thermo 26 Fisher Scientific em Bremen, Alemanha) no Laboratório de Ciências Ambientais (LCA) – UENF. Os valores de isótopos estáveis de carbono são expressos utilizando a notação “delta” com os valores de  $\delta$  em partes por mil (‰):

$$\delta^{13}\text{C} = [(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1] \times 1000$$

Onde: R representa a razão molar entre os isótopos de carbono ( $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ) e  $R_{\text{amostra}}$  é comparada com o padrão Pee Dee Belemnite (PDB) ( $R_{\text{padrão}}$ ). A precisão analítica foi de  $\pm 0,1\%$ .

## 2.5. Índice de plasticidade das distâncias relativas

A plasticidade fenotípica associada aos atributos morfológicos e fisiológicos avaliados foi calculada com base na distância relativa (entre os valores dos tratamentos (Relative Distance Plasticity Index - RDPI) de acordo com Valladares *et al.* (2006). O índice RDPI varia de 0 a 1 e permite comparações entre atributos com unidades diferentes (Valladares *et al.*, 2000a), obtidos a partir da equação:

$$\text{RDPI} = \sum (d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$$

Onde:

$i$  – corresponde aos tratamentos (áreas);

$j$  – corresponde às repetições;

$n$  – corresponde ao número de distâncias;

$d_{ij \rightarrow i'j'}$  – corresponde à distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares, com  $i$  diferentes de  $i'$  e valor absoluto obtido pela diferença  $x_{i'j'} - x_{ij}$ . A distância relativa  $d_{ij \rightarrow i'j'}$  é definida como  $d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})$  para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de irradiância.

Embora a caracterização da plasticidade fenotípica, por definição, esteja diretamente associada à variabilidade de um único genótipo, no presente estudo será avaliada a nível de espécie. A plasticidade fenotípica será avaliada com base no genótipo dos diferentes indivíduos da população. Nesse sentido, os resultados obtidos através da avaliação do índice de plasticidade fenotípica da espécie levando em consideração a variabilidade genética da espécie, conforme utilizado na literatura (Dos Anjos *et al.*, 2015; Vieira *et al.*, 2015; Cerqueira *et al.*, 2017).



## 2.6. Análise de Integração Fenotípica

A integração fenotípica foi estimada no nível de espécies pelo percentual de significância das correlações ( $p \leq 0,05$ ; Correlação de Pearson). As correlações foram realizadas a partir de matrizes de correlação par a par entre os valores médios dos atributos por tratamento em cada espécie e o número total de correlações significativas foi obtido. O percentual de integração fenotípica (%IF) foi calculado a partir da relação entre o número total de correlações entre os atributos ( $N^{\circ}_{\text{Correlações Total}}$ ) e o número de correlações significativas ( $N^{\circ}_{\text{Correlações Significativas}}$ ) entre três tratamentos de irradiância (30%, 50% e 100%) por espécie ( $\%IF = [(N^{\circ}_{\text{Correlações Significativas}} * 100) / N^{\circ}_{\text{Correlações Total}}]$ ) (Schlichting, 1989; Schlichting e Pigliucci, 1998). O %IF foi calculado por espécie com base no número de correlações significativas do conjunto total de atributos avaliados.

O índice de integração fenotípica (IIF) foi calculado por atributo para cada espécie. O IIF varia de 0 a 100% (ou de 0 a 1), onde 0 representa nenhuma integração e 100% (ou 1) representa integração máxima do sistema, permitindo comparações entre espécies e tratamentos (Godoy et al., 2012). Os dados foram obtidos pelo programa Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA).

## 2.7. Análise estatística

Os dados foram tratados com análise de variância (ANOVA – *one way* e *two-way*) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Os fatores considerados foram espécie e tratamento de irradiância. O coeficiente de correlação (Pearson) foi calculado pelo programa Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA).

A análise multivariada por componentes principais (PCA) foi realizada para verificar a separação dos diferentes conjuntos amostrais em grupos a partir dos atributos: TCR (A, DAS, NF), AFE, MST, RMR, RMC, RMF,  $Clo_{\text{total}}/Caro$ ,  $Clo_a/Clo_b$ ,  $Clo_{\text{total}}$ , C:N,  $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ , Fv/Fm, qP, NPQ,  $A_{CO_2}$ , gS, Rd, Vcmax, Amax. O software Past, Versão 2.16 - Paleontological STatistics (Hammer et al., 2001) foi utilizado.

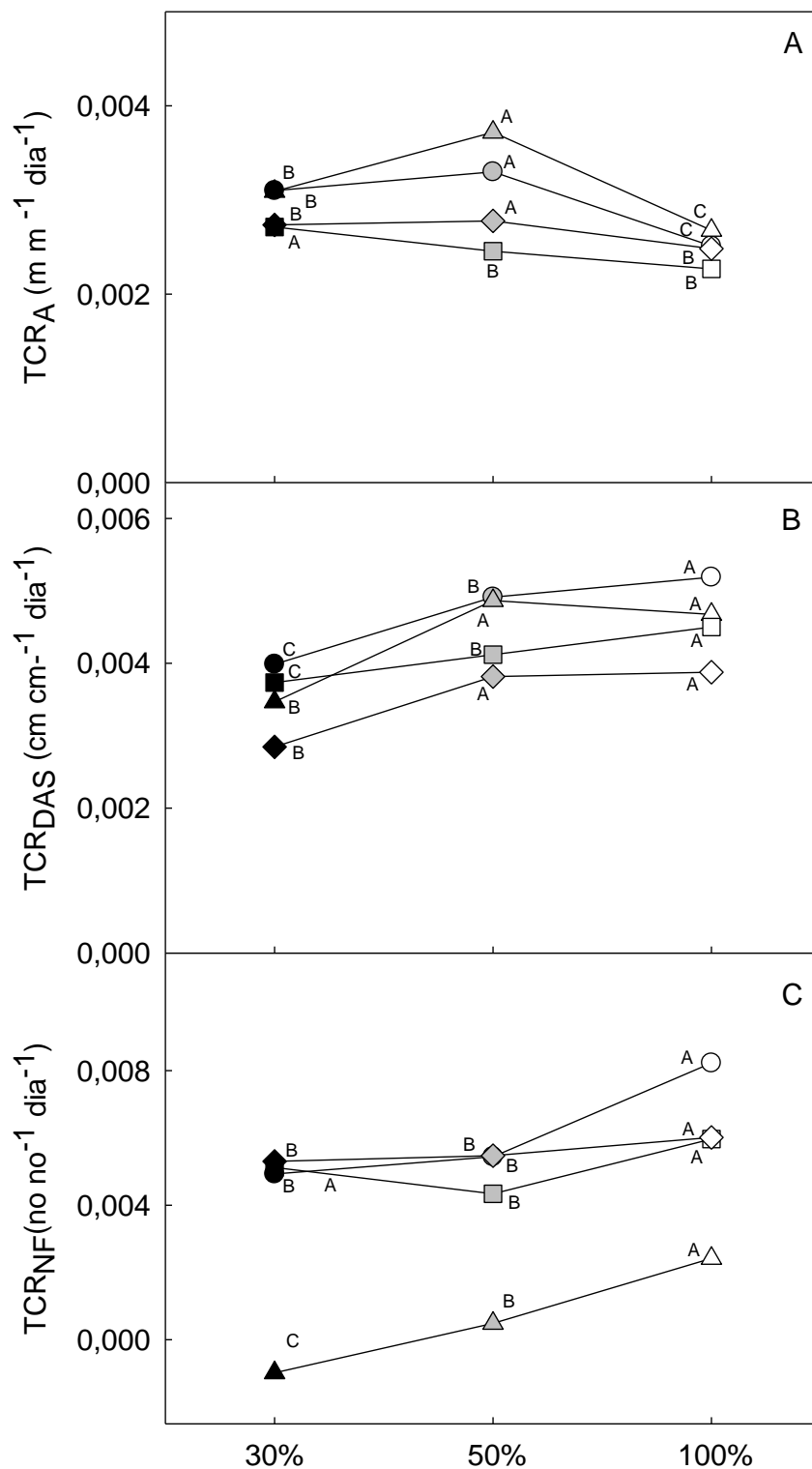
### 3. Resultados

As espécies revelaram investimento responsivo à alteração da irradiância disponível. As taxas de crescimento relativo (TCR) para os atributos diâmetro a altura do solo e número de folhas ( $TCR_{DAS}$  e  $TCR_{NF}$ , respectivamente) foram positivamente correlacionadas com o aumento da irradiância (Figura 3 e Tabela 1). O crescimento em altura ( $TCR_A$ ) foi maior na irradiância de 50%, com exceção de *G. guidonea* (Figura 3). Entretanto, DFFF e  $TCR_A$  foram negativamente correlacionados em todas as espécies (Tabela 1). Os maiores valores das TCR ( $TCR_{DAS}$ ,  $TCR_{NF}$  e  $TCR_A$ ) foram observados para a espécie *V. polygama* (Figura 3).

Os atributos morfológicos caracterizaram padrão de alocação de fitomassa em resposta à irradiância (Tabela 2). Maior acúmulo de massa seca total (MST) foi verificado nos indivíduos do tratamento 100% de irradiância. A alocação de fitomassa na raiz, avaliada pela razão de fitomassa radicular (RMR) foi diretamente proporcional ao aumento da irradiância (100%), com exceção da *V. polygama* que apresentou maiores valores no tratamento 50%. Padrão contrário foi observado para alocação de massa caulinar, avaliada pela razão de fitomassa caulinar (RMC) e área foliar específica (AFE) que foi inversamente proporcional a irradiância disponível, com exceção da espécie *C. oblongifolia* que apresentou o maior valor de AFE no tratamento 100% de irradiância. O acúmulo de fitomassa nas folhas revelou padrão distinto entre as espécies (Tabela 2). As espécies *V. polygama* e *C. myrianthum* apresentaram valores diretamente proporcionais à irradiância, enquanto *C. oblongifolia* apresentou padrão contrário e *G. guidonea* não foi responsiva (Tabela 2). A razão altura/diâmetro mostrou relação direta entre irradiância e valor do atributo para *V. polygama* e *C. myrianthum*, enquanto novamente *G. guidonea* não foi responsiva a irradiância (Tabela 2).

O teor de cor verde foi negativamente correlacionado com o aumento da irradiância ( $P \leq 0,05$ ) para todas as espécies (*V. polygama*: -0,99, *C. myrianthum*: -0,97, *G. guidonea*: - 0,97, *C. oblongifolia*: -0,95). As espécies apresentaram aumento progressivo e significativo ( $P \leq 0,001$ ) do teor de cor verde ao longo do tempo nos tratamentos de menor irradiância (30% e 50%, Figura 4). O mesmo desempenho foi observado para os teores de clorofilas

(Tabela 2). As concentrações de clorofila *a* e *b* (Clo *a* e Clo *b*, respectivamente) (Apendice 1) e clorofila total (Clo<sub>total</sub>) foram maiores nos tratamentos sombreados (30% e 50%), enquanto carotenóides (Caro), razão clorofila total/carotenóide (Clo<sub>total</sub>/Caro) e razão clorofila *a*/clorofila *b* (Clo *a*/*b*) apresentaram maiores valores em indivíduos expostos a alta irradiância (100%) (Tabela 2).



**Figura 3.** Valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) para os atributos de crescimento altura ( $TCR_A$ ) (A), diâmetro a altura do solo ( $TCR_{DAS}$ ) (B) e número de folhas ( $TCR_{NF}$ ) (C) monitoradas com o intervalo de 60 dias entre os meses Abril/2015 e Junho/2016 para as espécies *V. polygama* (círculo), *C. myrianthum* (triângulo), *G. guidonea* (quadrado) e *C. oblongifolia* (losango) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos). Letras maiúsculas comparam o desempenho da espécie entre os tratamentos (30%, 50% e 100%).

**Tabela 1.** Valores de r da correlação de Pearson entre os valores médios das taxas de crescimento relativo (TCR) para os atributos: altura (TCR<sub>A</sub>), diâmetro a altura do solo (TCR<sub>DAS</sub>) e número de folhas (TCR<sub>NF</sub>) e a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) durante os meses de estudo (Abril/2015 a Junho/2016) para as espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* submetidos a três tratamentos de irradiância: 30%, 50% e 100%. Valores em negrito indicam  $P \leq 0,05$ .

	<i>V. polygama</i>	<i>C. myrianthum</i>	<i>G. guidonea</i>	<i>C. oblongifolia</i>
DFFF x TCR <sub>A</sub>	-0,719	-0,395	<b>-0,996</b>	-0,795
DFFF x TCR <sub>DAS</sub>	0,955	0,796	<b>0,992</b>	0,891
DFFF x TCR <sub>NF</sub>	0,929	<b>0,997</b>	0,521	0,957

Os valores de rendimento quântico potencial do FSII (Fv/Fm) mantiveram-se entre 0,79 e 0,86 (Tabela 2). O coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) foi sempre superior a 0,87, enquanto o não-fotoquímico (NPQ) foi sempre inferior a 0,17 (Apêndice 1). A correlação entre NPQ e carotenóides foi negativa para as espécies *V. polygama* ( $r^2 = -0,736$ ;  $P \leq 0,001$ ), *G. guidonea* ( $r^2 = -0,727$ ;  $P \leq 0,001$ ) e *C. oblongifolia* ( $r^2 = -0,006$ ;  $p \geq 0,05$ ) e positiva para *C. myrianthum* ( $r^2 = 0,572$ ;  $P \geq 0,05$ ).

Os valores dos atributos fotossintéticos capacidade fotossintética máxima ( $A_{m\acute{a}x}$ ), velocidade máxima de carboxilação da rubisco ( $V_{cm\acute{a}x}$ ) e respiração no escuro ( $R_d$ ) foram diretamente proporcionais ao aumento da irradiância e o desempenho das espécies (Tabela 2). Padrão semelhante foi observado para o percentual de C elementar e razão C:N das espécies, embora nem sempre tenha sido verificada diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 2). A concentração de N elementar das espécies apresentou padrão contrário, com maiores concentrações sendo verificadas nos tratamentos sombreados (30% e 50%) (Apêndice 1).

As variações nos valores médios de  $A$  e  $g_s$  em função da irradiância não levaram a alterações na  $\delta^{13}C$ , com exceção para *C. oblongifolia* (Figura 5). A  $\delta^{13}C$  das espécies não apresentou padrão distinto em resposta ao gradiente de irradiância, variando entre -27,92‰ e -26,17‰, embora tenha sido verificada

uma tendência de maiores valores (amostras mais enriquecidas em  $^{13}\text{C}$ ) para os indivíduos expostos à maior irradiância (100%) (Figura 5).

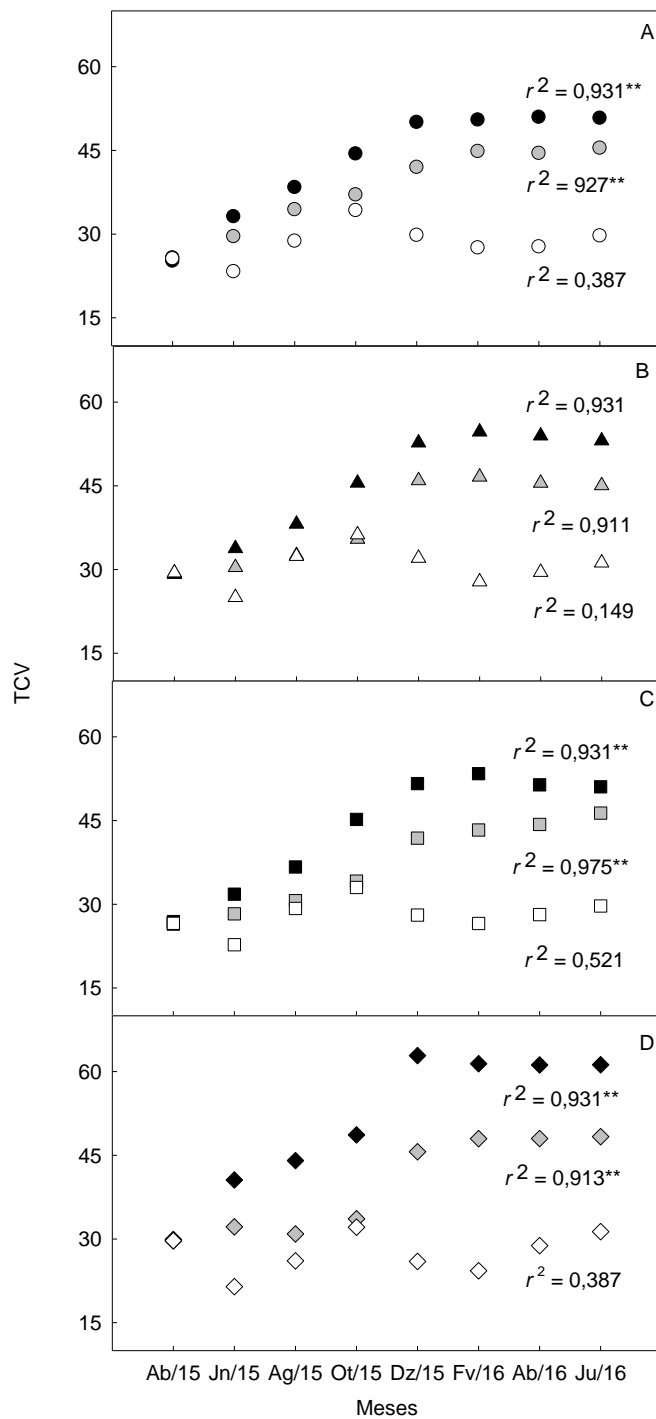
Correlação positiva entre  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foi observada em função da irradiância ( $r^2 = 0,094$ ;  $p \geq 0,05$ ) e os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foram associados aos tratamentos de menor irradiância (30% e 50%) (Figura 6).

O potencial de aclimatação das espécies foi avaliado através dos ajustes dos atributos em relação à variação da irradiância. A estimativa foi realizada pelo índice de plasticidade (RDPI) com base nas distâncias fenotípicas sumarizadas pela distância relativa (Tabela 3) e pela análise de integração fenotípica (Tabela 4). O índice de plasticidade varia de 0 a 1 e os maiores valores foram associados aos atributos fotossintéticos ( $A_{\text{CO}_2}$ ,  $g_s$ ,  $E$ ,  $A_{\text{Máx}}$ ,  $V_{\text{cmáx}}$ ,  $R_d$ ), bioquímicos (Clo  $b$ , razão Clo total/caro e  $\delta^{15}\text{N}$ ) e morfológicos (RMR, RMC, RMF e AFE). Houve variação dos ajustes de plasticidade (índice RDPI) entre as espécies nas diferentes irradiâncias, tendo sido os maiores ajustes verificados para *C. oblongifolia*  $\geq$  *V. polygama*  $\geq$  *C. myrianthum*  $\geq$  *G. guidonea* (Tabela 3).

O percentual de integração fenotípica (% IF) foi estimado por espécie com base no número de correlações significativas ( $p \leq 0,05$ , Correlação de Pearson) entre os atributos ao longo do gradiente de irradiância (Tabela 4). O maior % IF foi observado para a espécie *V. polygama* (61,5%), seguida das espécies *C. myrianthum* (48,5%), *C. oblongifolia* (24,1%) e *G. guidonea* (19,6%). A regressão linear simples entre plasticidade fenotípica (RDPI) e a integração fenotípica (IF) foi positivamente correlacionada para as quatro espécies, sendo verificada associação significativa ( $p \leq 0,05$ ) para a espécie *C. myrianthum* (Figura 7, Tabelas de correlação no material suplementar).

A análise multivariada por componentes principais (PCA) foi realizada no intuito de comparar os ajustes de plasticidade em função do tratamento de irradiância (30%, 50% e 100%) (Figura 8) e relacionou às espécies e os diferentes conjuntos de atributos. A PCA explicou 64,30% da variância total do conjunto de dados, 37,54% no primeiro componente principal (PC1) e 26,76% no segundo (PC2), sendo responsáveis pela formação de dois grandes grupos. A PC 1 foi coordenada pela capacidade de ajustes bioquímicos (C:N, Clo total) e fotossintéticos ( $A_{\text{CO}_2}$ ,  $g_s$ ,  $E$ ,  $qP$ , e NPQ), enquanto a PC 2 foi diretamente

influenciada pelos ajustes em relação ao padrão de alocação de recursos (TCRA, MST, RMR, RMC, RMF e AFE) (Figura 8).

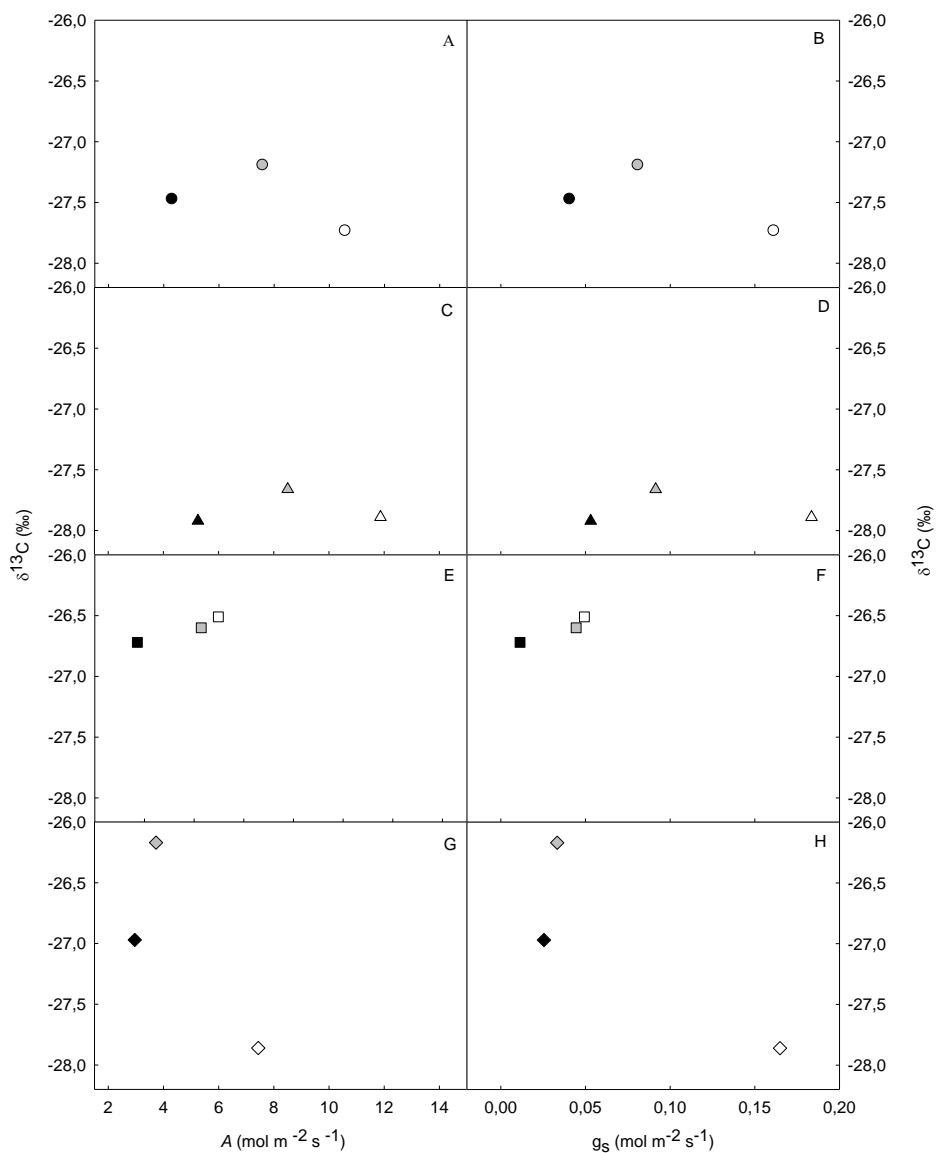


**Figura 4.** Valores médios de teor de cor verde (TCV) ao longo dos meses de estudo (Abril/2015 a Junho/2016) para as espécies *V. polygama* (A), *C. myrianthum* (B), *G. guidonea* (C) e *C. oblongifolia* (D) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos). \*\* indicam  $P \leq 0,001$



**Tabela 2.** Valores médios de massa seca total (MST) (g), razão de massa radicular (RMR) ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), razão de massa caulinar (RMC) ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), razão de massa foliar (RMF) ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ), razão altura e diâmetro (A/D) (cm/mm), área foliar específica (AFE) ( $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), Clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), taxa de respiração do escuro (R<sub>d</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), razão C:N para as quatro espécies submetidos a três tratamentos de irradiância. Letras maiúsculas comparam os tratamentos dentro de uma mesma espécie. Letras minúsculas comparam as espécies dentro dos tratamentos de irradiância ( $P \leq 0,05$ )

Atributos	<i>V. polygama</i>			<i>C. myrianthum</i>			<i>G. guidonea</i>			<i>C. oblongifolia</i>		
	30%	50%	100%	30%	50%	100%	30%	50%	100%	30%	50%	100%
MST	96,5 Cc	119 Ba	245,5 Aa	76,8 Cd	89 Bc	209,9 Ac	107,3 Bb	87 Cc	230 Ab	123 Ba	114,9 Cb	238 Aab
RMR	0,34 Ba	0,42 Aa	0,34 Bc	0,31 Ba	0,31 Bb	0,40 Aab	0,30 Bab	0,30 Bb	0,36 Ab	0,29 Bb	0,32 Bb	0,47 Aab
RMC	0,56 Ab	0,48 Bb	0,50 Ba	0,64 Aa	0,63 Aa	0,49 Ba	0,53 Ab	0,51 Ab	0,46 Ba	0,42 Ac	0,38 Bc	0,35 Bb
RMF	0,10 Bc	0,09 Bc	0,16 Aa	0,05 Bd	0,06 Bc	0,11 Ab	0,17 Ab	0,19 Ab	0,17 Aa	0,29 Aa	0,3 Aa	0,17 Ba
A/D	0,07 Aab	0,07 Aa	0,03 Ba	0,08 Aa	0,06 Aba	0,04 Ba	0,06 Ab	0,06 Aa	0,05 Aa	0,06 Ab	0,06 Aa	0,04 Aa
AFE	0,45 Aa	0,49 Aa	0,15 Ba	0,35 Ab	0,30 Aba	0,11 Cb	0,16 Ac	0,15 Ac	0,11 Bb	0,01 Bd	0,02 Bd	0,11 Ab
C:N	17,32 Bb	17,79 Ba	31,17 Aa	13,18 Cd	14,48 Bc	21,08 Ab	18,26 Aa	11,95 Cc	16,60 Bc	15,74 Cc	17,97 Ba	29,43 Aa
Clo a/b	1,44 Bc	1,73 Bb	2,13 Ab	1,47 Bc	1,62 Bb	2,18 Ab	2,24 Bb	2,05 Ba	2,65 Aa	2,97 Aa	1,47 Bc	2,45 Aa
Clo <sub>total</sub> /Caro	5,65 Aa	3,94 Bd	2,12 Cb	5,48 Ba	7,04 Aa	4,05 Ca	4,80 Ab	4,52 Bc	1,86 Cc	3,83 Bc	5,56 Ab	2,19 Cb
Clo <sub>total</sub>	29,93 Ab	29,16 Ac	21,18 Ba	32,19 Ba	33,95 Ab	17,54 Ca	25,50 Bc	29,76 Ac	17,50 Cb	26,45 Bc	35,51 Aa	15,29 Cc
Fv/Fm	0,83 Aa	0,83 Aa	0,80 Aa	0,85 Aa	0,86 Aa	0,83 Ba	0,84 Aa	0,85 Aa	0,80 Ba	0,83 Aa	0,84 Aa	0,79 Ba
R <sub>d</sub>	-0,37 Ba	-0,46 Ac	-0,36 Bd	-0,34 Ca	-0,77 Ba	-1,35 Aa	-0,17 Cc	-0,26 Bd	-0,68 Ac	-0,24 Cb	-0,67 Bb	-0,82 Ab
$V_{\text{cmáx}}$	27,82 Cb	49,86 Bb	62,10 Aa	41,78 Ca	57,63 Ba	67,40 Aa	24,75 Cc	31,16 Ac	28,62 Bc	19,41 Cd	33,59 Bc	41,40 Ab
$A_{\text{máx}}$	4,91 Cb	8,15 Bb	9,64 Ab	6,45 Ca	9,61 Ba	12,03 Aa	1,84 Cd	4,81 Ad	3,78 Bd	3,34 Cc	5,27 Bc	7,15 Ac
$A_{\text{Real}}$	4,30 Cb	7,58 Bb	10,56 Ab	5,25 Ca	8,50 Ba	11,86 Aa	1,71 Bb	4,29 Ac	4,98 Ad	2,96 Bc	3,73 Bc	7,44 Ac
$g_{\text{SReal}}$	0,04 Cb	0,08 Ba	0,16 Ab	0,05 Ca	0,09 Ba	0,18 Aa	0,01 Bc	0,04 Ab	0,05 Ac	0,03 Bc	0,03 Bb	0,16 Aa
$E_{\text{Real}}$	0,87 Ca	1,47 Ba	2,78 Ab	1,01 Ca	1,64 Ba	3,22 Aa	0,26 Bc	0,87 Ab	1,08 Ac	0,53 Bb	0,72 Bb	2,76 Ab



**Figura 5.** Valores médios da composição isotópica foliar ( $\delta^{13}C_{\text{foliar}}$ ), assimilação de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e condutância estomática ( $g_s - \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e valores de  $r$  da correlação Pearson entre  $\delta^{13}C_{\text{foliar}} \times A$  (A, C, E e G) e  $\delta^{13}C_{\text{foliar}} \times g_s$  (B, D, F e G) para as espécies *V. polygama* (A e B), *C. myrianthum* (C e D), *G. guidonea* (E e F) e *C. oblongifolia* (G e H) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos) ( $P \leq 0,05$ ).

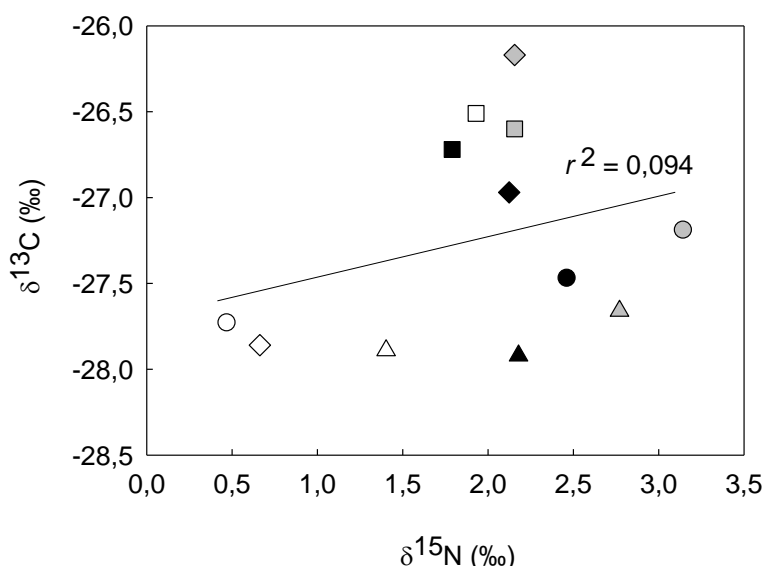
**Tabela 3.** Índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) (Valladares et al., 2006) dos atributos morfológicos e fotossintéticos para as quatro espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* em resposta aos tratamentos de irradiância (30%, 50% e 100%). Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (*Caro*), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/*Caro*), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A<sub>CO2</sub>), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima (A<sub>máx</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (V<sub>cmáx</sub>), taxa de respiração do escuro (R<sub>d</sub>).

Atributos	<i>V. polygama</i>	<i>C. myrianthum</i>	<i>G. guidonea</i>	<i>C. oblongifolia</i>
A	0,15	0,11	0,08	0,09
DAS	0,18	0,18	0,15	0,17
NF	0,46	0,40	0,25	0,10
MST	0,17	0,20	0,18	0,40
RMR	0,38	0,45	0,28	0,58
RMC	0,46	0,69	0,23	0,59
RMF	0,46	0,69	0,23	0,59
A/D	0,27	0,22	0,13	0,17
AFE	0,34	0,41	0,24	0,61
TCV	0,19	0,18	0,18	0,21
Clo <i>a</i>	0,16	0,17	0,16	0,27
Clo <i>b</i>	0,22	0,30	0,24	0,37
Clo <i>a/Clo b</i>	0,11	0,16	0,12	0,27
CloTotal	0,17	0,22	0,18	0,29
<i>Caro</i>	0,20	0,21	0,22	0,13
CloTotal/ <i>Caro</i>	0,35	0,23	0,32	0,30
N%	0,18	0,18	0,19	0,20
C%	0,02	0,04	0,03	0,02
C:N	0,19	0,18	0,16	0,21
$\delta^{13}\text{C}$	0,01	0,02	0,01	0,03
$\delta^{15}\text{N}$	0,50	0,28	0,43	0,42
Fv/Fm	0,01	0,01	0,02	0,02
qP	0,03	0,01	0,02	0,02
NPQ	0,50	0,31	0,16	0,28
A <sub>CO2</sub>	0,29	0,29	0,33	0,47
g <sub>s</sub>	0,40	0,44	0,42	0,60
E	0,36	0,42	0,41	0,57
A <sub>máx</sub>	0,24	0,25	0,42	0,23
V <sub>cmáx</sub>	0,29	0,23	0,31	0,31
R <sub>d</sub>	0,20	0,41	0,44	0,62

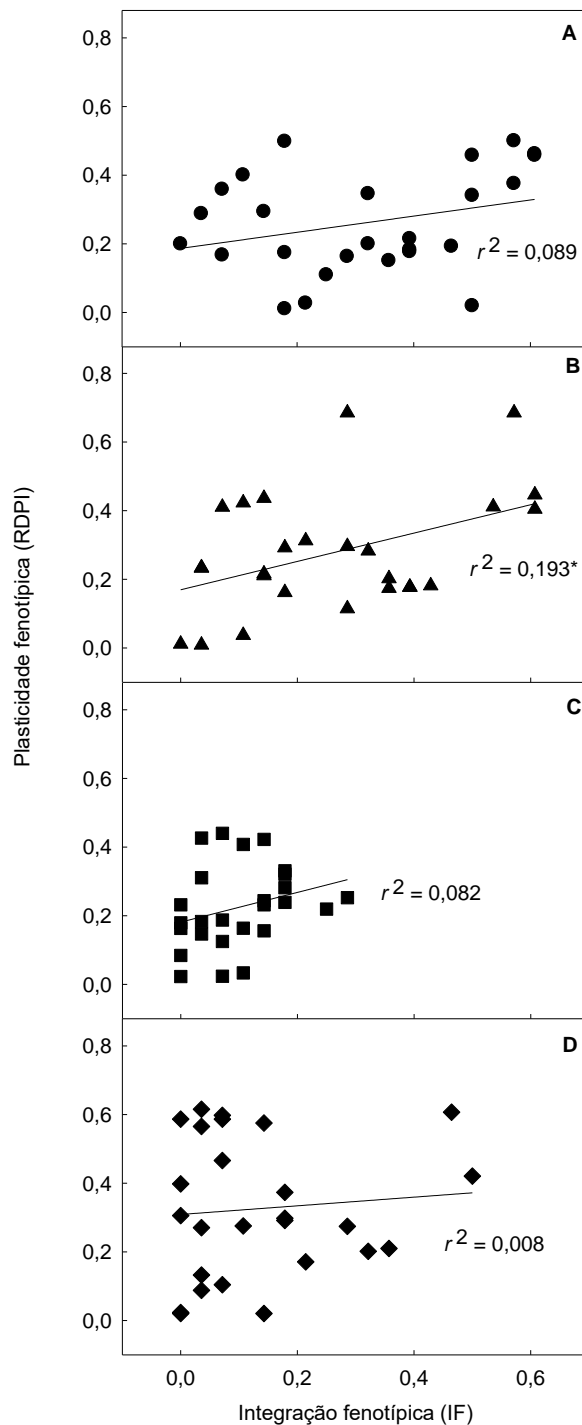
**Tabela 4.** Percentual de Integração Fenotípica (%IF) (Godoy et al., 2012) dos atributos morfológicos e fotossintéticos para as quatro espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* em resposta aos tratamentos de irradiância (30%, 50% e 100%). Percentual de significância das Correlações de Pearson ( $p \leq 0,05$ ) par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real (*E*), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd).

	<i>V. polygama</i>	<i>C. myrianthum</i>	<i>G. guidonea</i>	<i>C. oblongifolia</i>
%IF	61,5%	48,5%	19,6%	24,1%

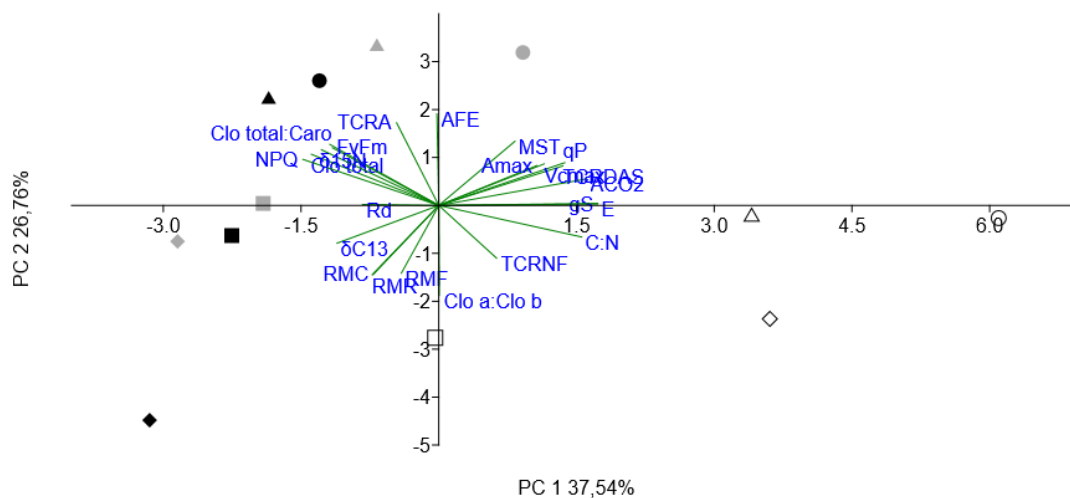
\*Matrizes de correlação por espécie utilizadas em anexo.



**Figura 6.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ , ‰) foliar para as espécies *V. polygama* (círculo), *C. myrianthum* (triângulo), *G. guidonea* (quadrado) e *C. oblongifolia* (losango) submetidos a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos).  $p \geq 0,05$ .



**Figura 7.** Regressão linear entre plasticidade fenotípica estimada pelo índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) e a integração fenotípica (IF) estimada pelo número de correlações significativas entre características funcionalmente correlacionadas para as espécies *V. polygama* (A - círculo), *C. myrianthum* (B - triângulo), *G. guidonea* (C - quadrado) e *C. oblongifolia* (D - losango). Cada ponto na análise de regressão representa um atributo (Tabelas de correlação no material suplementar). \*indica  $p \geq 0,05$ .



**Figura 8.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram considerados os atributos TCR (A, DAS, NF), AFE, MST, RMR, RMC, RMF, Clo<sub>total</sub>/Caro, Clo a/Clo b, Clo<sub>total</sub>, C:N,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , Fv/Fm, qP, NPQ, A<sub>CO2</sub>, gS, Rd, V<sub>cmax</sub>, A<sub>max</sub>. *V. polygama* – círculo, *C. myrianthum* – triangulo, *G. guidonea* – quadrado e *C. oblongifolia* – losango submetidas a três tratamentos de irradiância: 30% (símbolos pretos), 50% (símbolos cinzas) e 100% (símbolos brancos). Lista de abreviações e siglas na página 7.

#### 4. Discussão

- I. O potencial de fotoaclimação das espécies possibilita a definição da amplitude de resposta

As quatro espécies apresentaram elevada amplitude de resposta como resultado da capacidade de ajuste dos atributos fotoaclimatativos. Os resultados sugerem que o potencial de fotoaclimação das espécies proporcionou maior ajuste, garantindo maior aproveitamento do recurso luminoso nos diferentes tratamentos (Chazdon et al., 1996). A amplitude de resposta caracteriza os limites entre as preferências e tolerâncias das espécies com base na capacidade de utilização do recurso disponível e foi estimada através do potencial de fotoaclimação das espécies pelo índice de

plasticidade das distâncias relativas (RDPI) (Valladares et al., 2006; Valladares e Niinemets 2008). O índice de plasticidade (RDPI) expressa o ajuste em resposta ao aumento da irradiância e varia entre 0 e 1, de modo que os maiores valores possam ser diretamente relacionados aos ajustes em resposta ao aumento da irradiância. Os ajustes de plasticidade conferiram capacidade de resposta através de ajustes na expressão do fenótipo (Violle et al., 2007) e influenciaram diretamente a amplitude de resposta.

Os ajustes de plasticidade revelaram elevado potencial de aclimação das espécies e foram evidenciados pela PCA a partir da caracterização de dois grupos que separaram os tratamentos de irradiância em função do conjunto de atributos expressos em cada tratamento (30%, 50% e 100%). Os resultados evidenciam a variabilidade interespecífica e a existência de um gradiente de utilização da irradiância no grupo das espécies de estágios iniciais de sucessão. Os resultados corroboram a hipótese de um *continuum* de utilização do recurso luminoso nas florestas tropicais.

Os resultados de crescimento e assimilação de CO<sub>2</sub> indicam a capacidade de crescimento das espécies nas diferentes condições de irradiância devido à elevada amplitude de resposta das espécies como resultado dos ajustes de plasticidade. Os resultados sugerem ainda, que as espécies possuam capacidade de colonização de áreas abertas, assim como capacidade de permanência durante o desenvolvimento do sub-bosque.

## II. O custo adaptativo da fotoaclimação estabelece os limites da amplitude de resposta

O desempenho observado para as espécies mostram diferentes potenciais de aclimação relacionados à plasticidade intrínseca das espécies e poderia ser atribuída a correlação entre “*leaf economic spectrum*” e atributos de plasticidade fenotípica (Westboy, et al., 2002; Wright et al. 2004; Reich et al. 2006; Kitajima e Poorter, 2008). Os custos relacionados à plasticidade podem ser evidenciados pela redução do desempenho (*fitness*) de um determinado atributo associado à variação de outro atributo (*trade-off*) (Auld et al., 2010). Tais custos podem ser reduzidos a partir da maior integração do fenótipo, apontada como um fator limitante para a expressão da plasticidade (Gianoli,

2004). No entanto, os resultados da integração fenotípica revelaram uma relação positiva entre os ajustes de plasticidade (RDPI) e integração fenotípica (IF) sugerindo que ambos tenham atuado com processos complementares. Os resultados diferem da relação negativa proposta em outros trabalhos (Gianoli, 2004; Gianoli e Palácio-Lopez, 2009). Segundo Godoy et al. (2012) a relação positiva entre ajustes de plasticidade e integração fenotípica pode estar relacionada pela combinação de atributos de níveis distintos de organização (morfológicos, fisiológicos e bioquímicos), uma vez que estes possuem dinâmicas de plasticidade diferenciadas. A associação entre a integração e plasticidade dos atributos sugere ação coordenada entre a capacidade de resposta à curto prazo e alocação de recursos. O crescimento (TCR e ganho de fitomassa) verificado no presente estudo estaria relacionado à utilização diferencial da irradiância (Chazdon et al., 1996; Wright et al., 2003; Vieira et al., 2015) pelas espécies e à redução da aquisição de carbono em indivíduos submetidos ao maior sombreamento (Chazdon et al., 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996). A redução da irradiância (tratamentos de 30% e 50%) promoveu crescimento lento, ainda que contínuo, com redução da TCR ( $TCR_{DAS}$  e  $TCR_{NF}$ ) (Figura 3) e menor acúmulo de fitomassa (MST), o que estaria relacionado aos investimentos nos ajustes de plasticidade morfológicos e fisiológicos observados. A  $TCR_A$ , no entanto, foi negativamente correlacionada à redução da irradiância, sugerindo alongamento como estratégia para aumentar a captura de irradiância pelos indivíduos (Weinig e Delph, 2001). Tal estratégia pode ser evidenciada pelo padrão de alocação de fitomassa direcionando maior incremento na parte aérea (MSC, MSF e A/D) (Sultan, 2000).

Os maiores valores das taxas de crescimento e produção de fitomassa foram verificados para os indivíduos do tratamento a 100% de irradiância e podem ser atribuídos a uma maior capacidade fotossintética e conseqüente capacidade real de ganho de carbono. Entretanto, o ganho de C ocorreu de forma a propiciar a continuidade do crescimento em condições sombreadas, o que indica fotoplasticidade do aparato fotossintético e capacidade de fotoaclimatação. O atributo  $A_{m\acute{a}x}$  indica a capacidade fotossintética máxima do aparato fotossintético e corrobora os dados de dissipação fotoquímica (qP)



associados a utilização da energia no processo fotossintético. Os resultados observados para as espécies mostram aumento da capacidade fotossintética em resposta ao aumento no gradiente de irradiância, como tem sido relatada em condições de gradientes de irradiância (Portes et al., 2010; Dos Anjos et al., 2015; Vieira et al., 2015; Vitória et al., 2016).

A eficiência e a fotoplasticidade do aparato fotossintético estão relacionadas à combinação entre a capacidade de aquisição e utilização de C atmosférico. Os resultados do presente estudo revelam favorecimento em resposta ao gradiente de irradiância, sendo verificado aumento da capacidade de aquisição de CO<sub>2</sub> com maiores valores de  $g_s$  e  $E$ . Os maiores valores de  $g_s$  e a ausência de restrição hídrica entre os tratamentos estariam relacionados à manutenção da relação entre as concentrações interna e externa de CO<sub>2</sub> (relação  $c_i/c_a$ ) em valores próximos a 1, o que proporcionaria maior discriminação do <sup>13</sup>C (Farquhar et al. 1982; Martinelli et al. 2009; Vitória et al. 2016). Assim, a ausência de variação na  $\delta^{13}C_{\text{foliar}}$  em função do tratamento de irradiância teve como causa a disponibilidade hídrica, que maximizou a assimilação de C a partir da abertura estomática. Em condições naturais, maior disponibilidade de irradiância está associada à menor disponibilidade hídrica, tanto no solo como na atmosfera (DPV), o que promove fechamento estomático e menor discriminação do <sup>13</sup>C (Vitória et al. 2016). Os dados do presente trabalho evidenciam o papel secundário da irradiância e preponderante da água na determinação da assinatura isotópica de C.

Por outro lado, a assimilação de C foi proporcional a disponibilidade de irradiância. A baixa irradiância propicia um desempenho metabólico mais lento, corroborada pelos menores valores de velocidade de carboxilação da ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco) ( $V_{\text{cmáx}}$ ) e respiração ( $R_d$ ) (Bazzaz e Pickett, 1980; De Pury e Faquhar, 1997; Walters, 2005). Os resultados de  $V_{\text{cmáx}}$  sugerem que a assimilação de C foi modulada principalmente pelos processos de ativação e limitação na regeneração de rubisco sob condições de baixa irradiância (Woodrow e Mott, 1989; Sassenrath-Cole e Percy, 1992; Martin et al., 2000; Mott e Woodrow, 2000).

O desempenho das espécies pode ser atribuído ao investimento em atributos de plasticidade e revelam estratégias fotoaclimatativas. Estudos

relacionando a concentração de pigmentos fotossintéticos apontam para as alterações na concentração e proporção de clorofilas (*a* e *b*) e carotenoides foliares como ajustes de plasticidade em resposta a irradiância (Portes *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2010; Vieira *et al.*, 2012; Lage-Pinto *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2015; Teixeira *et al.*, 2015; Vitória *et al.*, 2016). No presente estudo foram verificadas alterações na composição de clorofilas e carotenóides e suas razões em resposta aos tratamentos de irradiância. Nos tratamentos sombreados (30% e 50%) foram observados aumentos na proporção de clorofila *b*, o que caracteriza uma estratégia relacionada a um maior e mais eficiente aproveitamento da irradiância disponível (Kitao *et al.*, 2000; Ishii *et al.*, 2006; Lichtenthaler *et al.*, 2007; Dias *et al.*, 2007). Os ajustes na proporção de pigmentos fotossintéticos podem ser observados pelo monitoramento do teor de cor verde realizado durante o período de estudo. A correlação negativa entre teor de cor verde e DFFF observada para todas as espécies pode ser explicada pelo ajuste da necessidade de investir em estratégias para maximizar a captação da irradiância, uma vez que este não é um recurso limitante, o que explicaria a manutenção dos valores constantes de TCV no tratamento 100% ao longo do tempo.

Outro aspecto a ser considerado é a fotoxidação que ocorre nas clorofilas quando os indivíduos são expostos à alta irradiância (Hendry e Price, 1993; Araújo e Deminici, 2009), corroborada pelos valores mais baixos de clorofila total. Entretanto, os ajustes nas concentrações de pigmentos, assim como de outros atributos, foram suficientes para evitar fotodanos ao aparato fotoquímico, como pode ser verificado pelos valores do rendimento quântico máximo do FSII ( $F_v/F_m$ ). Estes valores se mantiveram dentro da faixa de 0,75 a 0,85 sugerida por Bolhàr-Nordenkamp *et al.* (1989) como indicativo de ausência de estresse no funcionamento do aparato fotossintético e alta eficiência na conversão de energia luminosa pelo FSII. A utilização da via de dissipação não-fotoquímica (NPQ) relacionada à dissipação termal da energia pelo complexo antena associado ao FSII (DEMMING-ADAMS *et al.* 1996; POSPSIL, 1997) caracteriza uma estratégia fotoaclimatativa para a preservação do aparato fotossintético. Os maiores valores para esta via, no entanto, foram observados no tratamento 30%, com exceção da espécie *C.*

*oblongifolia*. Os resultados poderiam ser explicados pela correlação entre NPQ e carotenóides, sugerindo que as espécies estejam investindo em carotenóide, pigmentos fotoprotetores que promovem a ativação do ciclo das xantofilas e direcionam a dissipação do excesso de energia na forma de calor (Demming-Adams, et al., 1992).

### III. A maior fotoplasticidade das espécies caracteriza utilização generalista da irradiância pelas espécies

As espécies apresentaram amplitude de resposta ao gradiente de irradiância, reflexo do elevado potencial de fotoaclimatação, verificado através dos ajustes de plasticidade (morfológicos e fisiológicos). Os resultados corroboram o desempenho de espécies de estágios iniciais de sucessão na literatura (Björkman, 1981; Chazdon et al., 1996; Strauss-Debenedetti e Bazzaz, 1996; Valladares et al., 2000; Ribeiro et al., 2005). Entretanto, o desempenho das espécies revelou variação interespecífica com relação ao potencial de fotoaclimatação, onde os maiores valores médios de ajustes (índice RDPI) foram verificados para *C. oblongifolia*  $\geq$  *V. polygama*  $\geq$  *C. myrianthum*  $\geq$  *G. guidonea*. Assim, ainda que todas estas espécies sejam dos estádios iniciais de sucessão, os resultados mostram que o desempenho espécie-específico é determinante para o sucesso na colonização de áreas abertas a serem restauradas (Rozendaal et al., 2006; Souza et al. 2009, Porte et al., 2010, Dos Anjos et al., 2015).

A capacidade de fotoaclimatação das espécies revelou utilização generalista do recurso luminoso, de modo que a caracterização da amplitude de resposta das espécies foi importante na determinação do resultado da interação espécie-ambiente e reflete o papel funcional nos ecossistemas e na diversidade (Weiher et al., 2011). O conhecimento acerca do desempenho e do papel funcional das espécies afeta diretamente os programas de reflorestamento que têm como objetivo o aumento da biodiversidade de forma eficiente (Moraes et al., 2013). Espécies generalistas apresentam ampla capacidade de utilização do recurso disponível, o que seria responsável pela ocorrência e permanência das espécies em ambientes heterogêneos. A

amplitude de resposta de espécies utilizadas em programas de reflorestamento caracteriza um importante critério na seleção de espécies.

## **5. Conclusão**

O potencial de aclimação das espécies foi o principal fator responsável pela determinação e redefinição da amplitude de resposta das mesmas através do investimento em atributos de plasticidade ao longo do gradiente de irradiância. A capacidade fotoaclimatativa e de crescimento tanto em ambientes mais expostos quanto ambientes com menor irradiância permitiram caracterizar as espécies como generalistas em relação à utilização do recurso luminoso e se apresentaram como fundamentais na seleção de espécies para reflorestamento.

## 6. Referências bibliográficas

- ARAÚJO, S.A.C. E DEMINICIS, B.B. 2009. Revisão Fotossíntese e fotoinibição. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre 7(4): 463-472.
- BAZZAZ FA. 1979. Physiological ecology of plant succession. *Annual Review Ecol Syst* 10:351-371.
- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A.1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 287-310.
- BAZZAZ, F.A., PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11, 287-310.
- BERTONCELLO, R., OLIVEIRA, A.A., HOLL, K.D., PANSONATO, M.P., MARTINI, A.M.Z. 2016. Cluster planting facilitates survival but not growth in early development of restored tropical forest. *Basic and Applied Ecology* 17, 489–496.
- BJÖRKMAN O. 1981. Response to different quantum flux densities. In *Physiological Plant Ecology I. Response to the Physical Environment* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler) *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series 12A, pp. 57– 107. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P., BAKER, N.R. 1989. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology*. 3:497-514.
- BROOKS, D.R.; STORKEY, J.; CLARK, S.J.; FIRBANK, L.G.; PETIT, S. & WOIWOD, I.P. 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology*, 81: 4-13, doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01897.x
- CHASE, J.M, LEIBOLD, M. A. 2003. *Ecological niches –Linking classical and contemporary approaches*. Chicago: The University of Chicago Press.
- CHAZDON, R.L, PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.),

- Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- CHAZDON, R.L., PEARCY, R.W., LEE, D.W., FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., Smith, A.P. (Eds.), Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman and Hall, New York, pp. 5-55.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to understorey plants. *Advances in Ecological Research*, v.18, p.1-63.
- CHAZDON, R.L., ROBERT, A.C., COLWELL, L., SY, N., NORDEN, N., LETCHER, S.G., CLARK, D.B., FINEGAN, D., ARROYO, J.P. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*, Vol. 92, No. 6.
- COLEY, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74, 531–536.
- DAVIDSON, R., MAUFFETTE, Y., GAGNON, D. 2002. Light requirements of seedlings: a method for selecting tropical trees for plantation forestry. *Basic and Applied Ecology* 3, 209–220.
- DE PAULA, G.A.R., 2013. Perspectiva histórica e estudo de conceitos em ecologia funcional. *Oecologia Australis*, 17(3):331-346.
- DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v.20, p.537-557.
- DEMMIG-ADAMS, B. E ADAMS, W.W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to highlight stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599-626.
- DEMMIG-ADAMS, B. E ADAMS, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1:21-26.
- DIAS, D.P., MARENCO, R.A. 2007. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa agropecuária Brasileira*. 42: 305-311.

- DOS ANJOS, L., OLIVIA, M.,A., KUKI, K.N., VENTRELLA, M.C., GALVÃO, M.F., PINTO, L.R.M. 2015. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropicas tree species. *Tress* 29: 247-258.
- ELLIS, A.R., HUBBELL, S.P., POTVIN, C. 2000. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Canadian Journal of Botany* 78(10): 1336-1347.
- FARQUHAR GD, EHLERINGER JR, HUBICK KT. 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40:503–537.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; CHAZDON, R.L. Physiological ecology of plants. In: MCDADE, L.A.; BAWA, K.S.; HESPENHEIDE, H.A.; HARTSHORN, G.S. (Ed.) *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Chicago and London: University of Chicago Press. 1994. p.128-141.
- GANDOLFI, S., JOLY, C.A., FILHO, H.F.L. 2009. “Gaps of deciduosness”: cyclical gaps in tropical forests. *Sci. Agri.* 6, 280-284.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J-M., BAKER, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, 990: 87-92.
- GILBERT, B., WRIGHT, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., KITAJIMA, K., HERNÁNDEZ, A. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87:1281–1288.
- GOLDSTEIN, G., SANTIAGO, L.S., 2016. Tropical Tree Physiology. *Tree Physiology* 6, 319-344.
- GRIME, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley, New York.
- GRUBB, J.P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Review* 52, 107-145.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., AND P. D. RYAN, 2001. *PAST: Paleontological Statistics*

- HENDRY, G.A.F.; PRICE, A.H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F.; Grime J.P. (Eds.) *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman & Hall, p.148-152.
- HUTCHINSON, G.E. The multivariate niche. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-421, 1957.
- ISHII, Y., SAKAMOTO, K., YAMANAKA, N., WANG, L., YOSHIKAWA, K. 2006. Light acclimation of needle pigment composition in *Sabina vulgaris* seedlings under nurse plant canopy. *Journal of Arid Environments*, 67: 403-415.
- KITAJIMA, K., POORTER, 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. *Tropical Forest Community Ecology*, Blackwell Science, Pp. 161-181.
- KITAJIMA, K.. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon e A. P. Smith (Eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, p. 559-597. 1996.
- KITAO, M., LEI, T.T., KOIKE, T., TOBITA, H., MARUYAMA, Y., MATSUMOTO, Y., ANG, L.H. 2000. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum*, n.109, p.284-290.
- KOK, B., 1948. A critical consideration of the quantum yield of Chlorella-photosynthesis. *Enzymological* 13, 1–56.
- KRAUSE, G.H., KOROLEVA, O.Y., DALLING, J.W., WINTER, K., 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment* 24,1345-1352.
- LAGE-PINTO, F., BERNINI, E, OLIVEIRA, J.G., VITÓRIA, A.P. 2012. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Braz. J. Plant Physiol.*, 24(2): 95-106.
- LICHTENTHALER, H.K. E BABANI, F. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant physiology and biochemistry*, 45(8): 577-588.



- LINS, B. L. A., NASCIMENTO, M.T. 2010. Phenology of *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) in a seasonal semideciduous forest of Northeastern Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia* 61(3): 559-568.
- MACIEL, M.N.M., WATZLAWICK, L.F., SCHOENINGER, E.R., YAMAJI, F.M. 2003. Classificação ecológica das espécies arbóreas. *Revista Acadêmica: ciências agrárias e ambientais*, Curitiba, 1(2): 69-78.
- MARTIN, W.; SCHEIBE, R.; SCHNARRENBERGER, C. 2000. The Calvin cycle and its regulation. In: LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; von Caemmerer, S. (Ed.) *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Netherlands:Kluwer Academic Publishers, p.9–51.
- MARTINELLI LA, OMETTO JPHB, FERRAZ ES, et al. 2009. Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. pp. 144
- MAYFIELD, M. M., M. F. BONI, AND D. D. ACKERLY. 2009. Traits, habitats, and clades: identifying traits of potential importance to environmental filtering. *American Naturalist* 174:E1–E22.
- MCGILL, B. J., B. J. ENQUIST, E. WEIHER, AND M. WESTOBY. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- MONTGOMERY, R.A.; R.L. CHAZDON. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165–174. 2002.
- MOTT, K.A.; WOODROW, I.E. 2000. Modeling the role of Rubisco activase in limiting non-steady-state photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.399–406.
- MURCHIE, E.H.; HORTON, P. 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to light environment are dependent on the differential expression of responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment* 21:139-148.
- NAEEM, S. & WRIGHT, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6: 567-579, doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x

- NICOTRA AB, CHAZDON RL, IRIARTE SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling
- PEARSON TRH, BURSLEM DFRP, GOERIZ RE. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137:456–465
- PORTES, MT., DAMINELI, DSC., RIBEIRO, RV., MONTEIRO, JAF., SOUZA, GM. 2010. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Braz. J. Biol.*, vol. 70, no. 1, p. 75-83.
- POSPÍSIL, P. 1997. Mechanisms of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in higher plants. *Photosynthetica*. 34(3): 343-355.
- PRINZING A, DURKA W, KLOTZ S, BRANDL R. 2002. Geographic variability of ecological niches of plant species: are competition and stress relevant? *Ecography* 25:721–729
- RABELO, G.R., KLEIN, D.E., DA CUNHA, M. 2012. Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? *Rodriguesia* 63: 419-427.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PALACA, S., TILMAN, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293: 650-655.

#### Referências bibliográficas

- regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908–1926
- REICH, P.B., TJOELKER, M.G., MACHADO, J.L. & OLEKSYN, J. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439, 457–461.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B., TJOELKER, M.G., VANDERKLEIN, D., BUSCHENA, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12, 395–405.
- RIBEIRO, R.F., SOUZA, G.M., OLIVEIRA, R.F., E MACHADO, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different

- successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasil. Bot.*, V.28, n.1, p.149-161.
- ROSADO, B.H.P., ANDRÉ T. C. Dias, A.T.C., Mattos A.E., 2013. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems. *Natureza & Conservação* 11(1):15-22.
- ROSENFELD, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156-162.
- ROZENDAAL, D.M.A., HURTADO, V.H., POORTER, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20: 207-216.
- SASSENATH-COLE, G.F.; PEARCY, R.W. 1992. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange under transient light conditions. *Plant Physiology*, v.99, p.227–234.
- SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.17, p.667-693, 1986.
- SILVA A.S; OLIVEIRA JG, DACUNHA M, VITÓRIA AP. 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Braz. J. Plant. Physiol.* 22:245-254.
- SOUZA, G.M.; BALMANT, B.D.; VÍTOLO, H.F.; GOMES, K.B.P.; FLORENTINO, T.M.; TIAGO ARANDA CATUCHI1, T.A.; VIEIRA, W.L. 2009. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. *Acta bot. bras.* 23(2): 474-485.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. E BAZZAZ, F.A., 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In; Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. e Smith, A.P. (Eds) 1996. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman e Hall, New York, P.162-186.
- SULTAN, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science, reviews*. Vol. 5, No. 12.

- SWAINE, M. E WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86. 1988.
- TANG, Y. Light. In: PRASAD, M.N.V. (Ed.) Plant Ecophysiology. New York: John Wiley, p.3-40. 1997.
- TILMAN, D. 1988. Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- TOWNSEND CR, BEGON M, HARPER JL. 2003. Essentials of ecology, 2nd edn. Blackwell, Oxford
- UNWIN, D.M. Microclimate measurement for ecologists. Academic Press. 1980.
- VALLADARES F, MARTINEZ-FERRI E, BALAGUER L, PEREZ-CORONA E, MANRIQUE E. Low leaf-level response to light and nutrientes in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol.* 2000a; 148:79-91.
- VALLADARES F, SANCHEZ-GOMEZ D, ZAVALA MA. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol.* 2006; 94: 1103-1116.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**, 237-257.
- VAN KOOTEN, O., SNEL, J.F.H. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth. Res.* 25, 147-150.
- VIEIRA, T.O., DEGLI-ESPOSTI, M.S.O., SOUZA, G.M., RABELO, G.R., DA CUNHA, M., VITÓRIA, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedlin and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradiente in tropical forest. *Photosynthetica* 53(1):11-22.
- VIEIRA, T.O., LAGE-PINTO, F., RIBEIRO, D.R., ALENCAR, T.S., VITÓRIA, A.P. 2012. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob dias intensidades luminosas. *Vértices, Campos dos Goytacazes/RJ*, v. 13, n.3, p.129-142.

- VIOLE, 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.
- VITORIA, A.P., VIEIRA, T.O., CAMARGO, P.B. & SANTIAGO, L.S. 2016. Using leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, Volume 379, 1 November 2016, Pages 50-60.
- WALTERS R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, v.56, p.435-447.
- WAY D.A., PEARCY R.W. 2012 Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. – *Tree Physiol.* **32**: 1066-1081, 2012.
- WEIHER, E., FREUND, D., BUNTON, T., STEFANSKI, A., LEE, T., BENTIVENGA, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2403–2413.
- WEINIG, C., DELPH, LF. 2001. Phenotypic plasticity early in life constrains developmental responses later. *Evolution*, 55(5):930-936.
- WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 144 (3), 307-313. 1994.
- WESTBOY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK., P.A., WRIGHT, I.J., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Ver. Ecol. Syst.* 33: 125-59.
- WIENS, J.J., GRAHAM, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. 36:519–39.
- WOODROW, I.E.; MOTT, K.A. 1989. Rate limitation of non-steady state photosynthesis by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in spinach. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.16, p.487–500.

- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, W., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, F.S., CORNELISSEN, J.H.C., DIEMER, M., FLEXAS, J., GARNIER, E., GROOM, P.K., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B.B., LEE, T., LEE, W, LUSK, C., MIDGLEY, J.J., NAVAS, M-L., NIINEMETS, OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., POOT, P., PRIOR, L., PYANKOV, V.L., ROUMET, C., THOMAS, S.C., TJOELKER, M.G., VENEKLAAS, E.J., & VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- WRIGHT, S. J., H. C. MULLER-LANDAU, R. CONDIT, AND S. P. HUBBELL. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174–3185.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

**Apêndice 1.** Valores médios de Clorofila a (Clo a), Clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), Clorofila total (Clo total), rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ), taxa de respiração do escuro (Rd), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{cmáx}$ ), capacidade fotossintética máxima ( $A_{máx}$ ), carbono elementar (C%), nitrogênio elementar (N%), razão C:N para as quatro espécies submetidos a três tratamentos de irradiância. Letras maiúsculas comparam os tratamentos dentro de uma mesma espécie. Letras minúsculas comparam as espécies dentro dos tratamentos de irradiância ( $P \leq 0,05$ )

Atributos	<i>V. polygama</i>			<i>C. myrianthum</i>			<i>G. guidonea</i>			<i>C. oblongifolia</i>		
	I30%	I50%	I100%	I30%	I50%	I100%	I30%	I50%	I100%	I30%	I50%	I100%
Clo a	18,56 Ab	19,55 Ac	14,34 Ba	20,22 Aa	20,90 Ab	12,41 Bb	18,20 Bb	20,67 Ab	13,08 Ca	20,37 Aa	22,19 Aa	11,04 Cc
Clo b	11,38 Aa	9,70 Bb	6,83 Ca	11,99 Ba	13,05 Aa	5,13 Cb	7,32 Bb	9,07 Ab	4,49 Cc	6,15 Bb	13,33 Aa	4,30 Cc
Caro	4,72 Cc	6,69 Ba	9,65 Aa	5,29 Ab	5,02 Ac	4,30 Bd	4,84 Cc	5,82 Bb	8,45 Ab	6,74 Aa	5,74 Cb	6,32 Bc
Clo a/b	1,44 Bc	1,73 Bb	2,13 Ab	1,47 Bc	1,62 Bb	2,18 Ab	2,24 Bb	2,05 Ba	2,65 Aa	2,97 Aa	1,47 Bc	2,45 Aa
Clo <sub>total</sub> /Caro	5,65 Aa	3,94 Bd	2,12 Cb	5,48 Ba	7,04 Aa	4,05 Ca	4,80 Ab	4,52 Bc	1,86 Cc	3,83 Bc	5,56 Ab	2,19 Cb
Clo <sub>total</sub>	29,93 Ab	29,16 Ac	21,18 Ba	32,19 Ba	33,95 Ab	17,54 Ca	25,50 Bc	29,76 Ac	17,50 Cb	26,45 Bc	35,51 Aa	15,29 Cc
Fv/Fm	0,83 Aa	0,83 Aa	0,80 Aa	0,85 Aa	0,86 Aa	0,83 Ba	0,84 Aa	0,85 Aa	0,80 Ba	0,83 Aa	0,84 Aa	0,79 Ba
qP	0,90 Ba	0,93 Ba	0,97 Aa	0,91 Ba	0,93 Ba	0,95 Aa	0,91 Aa	0,93 Aa	0,87 Bb	0,88 Bb	0,91 Aa	0,93 Aa
NPQ	0,17 Aa	0,12 Ba	0,03 Cc	0,15 Ab	0,10 Ab	0,06 Bb	0,14 Ab	0,13 Aa	0,09 Ba	0,09 Bc	0,13 Aa	0,06 Cb
R <sub>d</sub>	-0,37 Ba	-0,46 Ac	-0,36 Bd	-0,34 Ca	-0,77 Ba	-1,35 Aa	-0,17 Cc	-0,26 Bd	-0,68 Ac	-0,24 Cb	-0,67 Bb	-0,82 Ab
$V_{cmáx}$	27,82 Cb	49,86 Bb	62,10 Aa	41,78 Ca	57,63 Ba	67,40 Aa	24,75 Cc	31,16 Ac	28,62 Bc	19,41 Cd	33,59 Bc	41,40 Ab
$A_{máx}$	4,91 Cb	8,15 Bb	9,64 Ab	6,45 Ca	9,61 Ba	12,03 Aa	1,84 Cd	4,81 Ad	3,78 Bd	3,34 Cc	5,27 Bc	7,15 Ac
C (%)	42,93 Bb	43,23 Bb	44,76 Ab	42,71 Ab	40,98 Bc	42,37 Ac	42,13 Bc	44,67 Aa	44,20 Bb	43,63 Ba	45,73 Aa	45,47 Aa
N (%)	2,92 Ac	2,85 Ac	1,69 Bc	3,81 Aa	3,31 Bb	2,38 Cb	3,12 Bb	4,40 Aa	3,17 Ba	3,45 Ab	3,00 Bc	1,84 Cc
C:N	17,32 Bb	17,79 Ba	31,17 Aa	13,18 Cd	14,48 Bc	21,08 Ab	18,26 Aa	11,95 Cc	16,60 Bc	15,74 Cc	17,97 Ba	29,43 Aa

**Apêndice 2.** Planilha de correlação Pearson da espécie *V. polygama* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de CO<sub>2</sub> (A<sub>CO2</sub>), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima (A<sub>máx</sub>), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (V<sub>cmáx</sub>), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributos	TCRA	TCRDAS	TCRNF	FJ/FM	AFE	MST	RMR	RMC	RMF	C (%)	$\delta^{13}\text{C}$	N (%)	C:N	Clo a	Clo b	Caro	Clo a:b	Clo total:Caro	Clo total	Fv/Fm	qP	NPQ	A	gS	E	Rd	Vcmax	Amax	
TCRA	1																												
TCRDAS	-0,102	1																											
TCRNF	<b>-0,582</b>	<b>0,67</b>	1																										
FJ/FM	-0,483	0,375	0,611	1																									
AFE	0,333	-0,388	-0,593	<b>0,767</b>	1																								
MST	-0,326	0,154	0,281	<b>0,767</b>	0,0953	1																							
RMR	-0,436	0,483	<b>0,707</b>	<b>0,785</b>	<b>-0,89</b>	0,256	1																						
RMC	<b>-0,522</b>	0,471	<b>0,779</b>	<b>0,804</b>	<b>-0,858</b>	0,304	<b>0,989</b>	1																					
RMF	-0,443	0,295	<b>0,554</b>	<b>0,95</b>	<b>-0,672</b>	<b>0,623</b>	<b>0,864</b>	<b>0,864</b>	1																				
C (%)	-0,442	0,496	<b>0,674</b>	0,365	-0,433	0,107	<b>0,612</b>	<b>0,651</b>	0,371	1																			
$\delta^{13}\text{C}$	0,299	0,235	-0,0661	-0,478	0,267	-0,367	-0,377	-0,39	<b>-0,548</b>	-0,0722	1																		
N (%)	<b>0,53</b>	<b>-0,582</b>	<b>-0,849</b>	<b>-0,751</b>	<b>0,785</b>	-0,298	<b>-0,885</b>	<b>-0,911</b>	<b>-0,754</b>	<b>-0,583</b>	0,0819	1																	
C:N	<b>-0,548</b>	<b>0,548</b>	<b>0,837</b>	<b>0,781</b>	<b>-0,806</b>	0,317	<b>0,924</b>	<b>0,947</b>	<b>0,793</b>	<b>0,573</b>	-0,183	<b>-0,989</b>	1																
Clo a	0,339	-0,371	<b>-0,67</b>	<b>-0,606</b>	<b>0,782</b>	-0,124	<b>-0,802</b>	<b>-0,815</b>	<b>-0,628</b>	<b>-0,576</b>	0,214	<b>0,84</b>	<b>-0,825</b>	1															
Clo b	<b>0,503</b>	<b>-0,573</b>	<b>-0,796</b>	<b>-0,7</b>	<b>0,709</b>	-0,296	<b>-0,793</b>	<b>-0,828</b>	<b>-0,655</b>	<b>-0,603</b>	0,167	<b>0,877</b>	<b>-0,863</b>	<b>0,819</b>	1														
Caro	-0,445	<b>0,598</b>	<b>0,599</b>	0,349	-0,365	0,14	<b>0,502</b>	<b>0,528</b>	0,328	<b>0,533</b>	-0,0303	-0,491	<b>0,523</b>	-0,141	<b>-0,556</b>	1													
Clo a:b	-0,358	0,335	0,378	0,26	-0,089	0,247	0,109	0,165	0,132	0,156	0,0139	-0,239	0,218	0,019	<b>-0,523</b>	<b>0,664</b>	1												
Clo total:Caro	0,443	<b>-0,659</b>	<b>-0,767</b>	<b>-0,609</b>	<b>0,607</b>	-0,265	<b>-0,758</b>	<b>-0,785</b>	<b>-0,593</b>	<b>-0,598</b>	0,183	<b>0,758</b>	<b>-0,783</b>	<b>0,529</b>	<b>0,863</b>	<b>-0,862</b>	<b>-0,633</b>	1											
Clo total	0,418	<b>-0,466</b>	<b>-0,749</b>	<b>-0,67</b>	<b>0,789</b>	-0,196	<b>-0,834</b>	<b>-0,857</b>	<b>-0,667</b>	<b>-0,613</b>	0,206	<b>0,892</b>	<b>-0,876</b>	<b>0,975</b>	<b>0,926</b>	-0,308	-0,19	<b>0,682</b>	1										
Fv/Fm	0,356	-0,246	<b>-0,551</b>	<b>0,796</b>	<b>0,746</b>	-0,38	<b>-0,882</b>	<b>-0,878</b>	<b>-0,911</b>	-0,336	0,434	<b>0,768</b>	<b>-0,812</b>	<b>0,647</b>	<b>0,67</b>	0,416	-0,124	<b>0,663</b>	<b>0,685</b>	1									
qP	<b>-0,516</b>	<b>0,705</b>	<b>0,787</b>	<b>0,523</b>	<b>-0,665</b>	0,116	<b>0,769</b>	<b>0,783</b>	<b>0,536</b>	<b>0,729</b>	-0,0569	<b>-0,769</b>	<b>0,773</b>	<b>-0,571</b>	<b>-0,809</b>	<b>0,784</b>	<b>0,455</b>	<b>-0,9</b>	<b>-0,689</b>	-0,578	1								
NPQ	<b>0,598</b>	<b>-0,575</b>	<b>-0,768</b>	<b>-0,69</b>	<b>0,714</b>	-0,279	<b>-0,799</b>	<b>-0,82</b>	<b>-0,656</b>	-0,535	0,128	<b>0,811</b>	<b>-0,831</b>	<b>0,575</b>	<b>0,672</b>	<b>-0,736</b>	<b>-0,578</b>	<b>0,893</b>	<b>0,716</b>	<b>0,682</b>	<b>-0,869</b>	1							
A	<b>-0,578</b>	<b>0,553</b>	<b>0,614</b>	<b>0,543</b>	<b>-0,552</b>	0,227	<b>0,72</b>	<b>0,731</b>	<b>0,601</b>	<b>0,56</b>	-0,174	<b>-0,69</b>	<b>0,72</b>	-0,339	<b>-0,662</b>	<b>0,827</b>	<b>0,499</b>	<b>-0,854</b>	<b>-0,479</b>	<b>-0,621</b>	<b>0,845</b>	<b>-0,815</b>	1						
gS	<b>-0,566</b>	0,396	<b>0,589</b>	<b>0,571</b>	-0,612	0,214	<b>0,777</b>	<b>0,799</b>	<b>0,648</b>	<b>0,72</b>	-0,377	<b>-0,675</b>	<b>0,706</b>	<b>-0,515</b>	<b>-0,745</b>	<b>0,73</b>	<b>0,463</b>	<b>-0,835</b>	<b>-0,627</b>	<b>-0,666</b>	<b>0,791</b>	<b>-0,763</b>	<b>0,895</b>	1					
E	<b>-0,634</b>	0,476	<b>0,699</b>	<b>0,627</b>	<b>-0,658</b>	0,247	<b>0,797</b>	<b>0,83</b>	<b>0,666</b>	<b>0,666</b>	-0,336	<b>-0,758</b>	<b>0,787</b>	<b>-0,547</b>	<b>-0,823</b>	<b>0,808</b>	<b>0,57</b>	<b>-0,914</b>	<b>-0,678</b>	<b>-0,694</b>	<b>0,848</b>	<b>-0,852</b>	<b>0,918</b>	<b>0,97</b>	1				
Rd	-0,283	-0,0435	0,103	<b>0,576</b>	-0,0853	<b>0,628</b>	0,142	0,15	<b>0,544</b>	-0,209	-0,275	-0,158	0,145	-0,00478	-0,0458	-0,107	0,091	0,0513	-0,0209	-0,346	-0,0103	-0,116	0,0354	-0,0559	0,00624	1			
Vcmax	-0,41	<b>0,589</b>	<b>0,573</b>	0,438	-0,488	0,151	<b>0,666</b>	<b>0,666</b>	0,492	<b>0,561</b>	-0,053	-0,637	<b>0,665</b>	-0,299	<b>-0,618</b>	<b>0,809</b>	<b>0,453</b>	<b>-0,854</b>	-0,436	<b>-0,544</b>	<b>0,866</b>	<b>-0,768</b>	<b>0,955</b>	<b>0,822</b>	<b>0,838</b>	0,094	1		
Amax	-0,465	0,444	0,425	0,307	-0,364	0,0884	0,551	<b>0,556</b>	0,383	<b>0,569</b>	-0,104	-0,483	<b>0,52</b>	-0,161	-0,485	<b>0,795</b>	0,429	<b>-0,746</b>	-0,293	-0,425	<b>0,749</b>	<b>-0,657</b>	<b>0,943</b>	<b>0,856</b>	<b>0,826</b>	-0,196	<b>0,944</b>	1	



**Apêndice 3.** Planilha de correlação Pearson da espécie *C. myrianthum* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributos	TCRA	TCRDAS	TCRNF	FJ/FM	AFE	MST	RMR	RMC	RMF	C (%)	$\delta^{13}\text{C}$	N (%)	C:N	Clo a	Clo b	Caro	Clo a:b	Clo total:Caro	Clo total	Fv/Fm	qP	NPQ	A	gS	E	Rd	Vcmax	Amax	
TCRA	1																												
TCRDAS	0,125	1																											
TCRNF	-0,454	<b>0,663</b>	1																										
FJ/FM	0,194	0,111	-0,032	1																									
AFE	0,37	-0,319	<b>-0,529</b>	-0,325	1																								
MST	0,494	-0,245	<b>-0,545</b>	0,308	<b>0,8</b>	1																							
RMR	<b>-0,573</b>	0,442	<b>0,719</b>	0,299	<b>-0,817</b>	<b>-0,629</b>	1																						
RMC	<b>-0,611</b>	<b>0,522</b>	<b>0,906</b>	0,0796	<b>-0,617</b>	<b>-0,563</b>	<b>0,905</b>	1																					
RMF	-0,374	0,187	0,387	<b>0,692</b>	<b>-0,679</b>	-0,242	<b>0,841</b>	<b>0,641</b>	1																				
C (%)	-0,106	-0,271	-0,102	0,243	-0,324	-0,174	0,11	-0,0123	0,192	1																			
$\delta^{13}\text{C}$	-0,0313	0,252	0,0674	-0,216	0,0268	-0,11	-0,113	-0,0764	-0,291	<b>-0,569</b>	1																		
N (%)	0,36	<b>-0,517</b>	<b>-0,745</b>	-0,122	<b>0,574</b>	0,496	<b>-0,793</b>	<b>-0,811</b>	<b>-0,59</b>	0,42	-0,241	1																	
C:N	-0,425	0,388	<b>0,742</b>	0,239	<b>-0,73</b>	<b>-0,579</b>	<b>0,902</b>	<b>0,881</b>	<b>0,74</b>	-0,0142	-0,0452	<b>-0,9</b>	1																
Clo a	<b>0,559</b>	-0,412	<b>-0,746</b>	0,0243	<b>0,518</b>	<b>0,532</b>	<b>-0,699</b>	<b>-0,771</b>	-0,399	0,3	-0,3	<b>0,7</b>	<b>-0,7</b>	1															
Clo b	<b>0,639</b>	-0,315	<b>-0,732</b>	-0,0144	<b>0,566</b>	<b>0,555</b>	<b>-0,769</b>	<b>-0,825</b>	<b>-0,519</b>	0,16	-0,11	<b>0,75</b>	<b>-0,77</b>	<b>0,93</b>	1														
Caro	0,103	-0,316	-0,318	0,0168	0,31	0,321	<b>-0,442</b>	-0,377	-0,323	0,05	-0,01	0,44	-0,44	0,125	-0,00346	1													
Clo a:b	<b>-0,557</b>	0,155	0,581	0,196	<b>-0,554</b>	-0,429	<b>0,765</b>	<b>0,767</b>	<b>0,676</b>	0,0265	-0,217	<b>-0,657</b>	<b>0,778</b>	<b>-0,686</b>	<b>-0,896</b>	0,104	1												
Clo total:Caro	0,436	0,0389	-0,339	0,0119	0,237	0,243	-0,264	-0,358	<b>-0,126</b>	-0,00418	-0,103	0,27	-0,3	<b>0,58</b>	<b>0,71</b>	<b>-0,651</b>	<b>-0,686</b>	1											
Clo total	<b>0,606</b>	-0,375	<b>-0,753</b>	0,00679	<b>0,549</b>	<b>0,552</b>	<b>-0,744</b>	<b>-0,81</b>	-0,462	0,228	-0,223	<b>0,765</b>	<b>-0,74</b>	<b>0,985</b>	<b>0,979</b>	0,0679	<b>-0,795</b>	<b>0,65</b>	1										
Fv/Fm	<b>0,578</b>	-0,0247	-0,368	0,0218	0,409	0,424	<b>-0,517</b>	<b>-0,526</b>	-0,299	-0,25	-0,11	0,38	-0,52	0,48	0,48	0,21	-0,38	0,34	0,49	1									
qP	-0,119	<b>0,56</b>	<b>0,555</b>	-0,101	-0,37	-0,433	0,42	<b>0,515</b>	0,0795	0,17	-0,22	-0,31	0,38	-0,29	-0,30	-0,14	0,27	-0,19	-0,30	-0,447	1								
NPQ	0,248	<b>-0,553</b>	<b>-0,651</b>	-0,107	<b>0,694</b>	<b>0,627</b>	<b>-0,768</b>	<b>-0,691</b>	-0,529	0,0439	-0,109	<b>0,769</b>	<b>-0,766</b>	<b>0,497</b>	0,418	<b>0,775</b>	-0,289	-0,14	0,47	0,343	-0,402	1							
A	-0,35	<b>0,68</b>	<b>0,656</b>	0,0965	<b>-0,52</b>	-0,458	<b>0,649</b>	<b>0,649</b>	0,356	-0,158	0,286	<b>-0,588</b>	<b>0,547</b>	<b>-0,724</b>	<b>-0,591</b>	-0,43	0,337	-0,0943	<b>-0,675</b>	-0,352	0,487	<b>-0,623</b>	1						
gS	-0,522	<b>0,637</b>	<b>0,739</b>	0,0106	<b>-0,539</b>	<b>-0,53</b>	<b>0,68</b>	<b>0,73</b>	0,335	-0,088	0,281	<b>-0,589</b>	<b>0,572</b>	<b>-0,772</b>	<b>-0,691</b>	-0,298	0,446	-0,287	<b>-0,748</b>	-0,471	<b>0,561</b>	<b>-0,57</b>	<b>0,961</b>	1					
E	<b>-0,546</b>	<b>0,622</b>	<b>0,766</b>	0,0676	-0,603	<b>-0,558</b>	<b>0,756</b>	<b>0,778</b>	0,436	-0,0864	0,218	<b>-0,651</b>	<b>0,642</b>	<b>-0,824</b>	<b>-0,76</b>	-0,312	<b>0,538</b>	-0,319	<b>-0,809</b>	-0,46	0,533	<b>-0,61</b>	<b>0,955</b>	<b>0,987</b>	1				
Rd	0,292	<b>0,512</b>	<b>-0,713</b>	-0,159	<b>0,645</b>	<b>0,544</b>	<b>-0,799</b>	<b>-0,778</b>	<b>-0,641</b>	<b>-0,0218</b>	0,178	<b>0,733</b>	<b>-0,842</b>	<b>0,51</b>	<b>0,60</b>	<b>0,59</b>	<b>-0,618</b>	-0,013	<b>0,558</b>	0,218	-0,368	<b>0,722</b>	<b>-0,613</b>	<b>-0,583</b>	<b>-0,65</b>	1			
Vcmax	-0,294	<b>0,59</b>	<b>0,627</b>	0,181	-0,489	-0,373	<b>0,55</b>	<b>0,57</b>	<b>0,37</b>	-0,16	0,19	<b>-0,49</b>	<b>0,45</b>	<b>-0,534</b>	-0,407	-0,444	0,22	0,092	-0,484	-0,224	0,405	<b>-0,498</b>	<b>0,84</b>	<b>0,789</b>	<b>0,776</b>	<b>-0,566</b>	1		
Amax	-0,314	<b>0,505</b>	<b>0,608</b>	0,368	<b>-0,635</b>	-0,402	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,0</b>	-0,2	<b>-0,7</b>	<b>0,8</b>	-0,427	<b>-0,506</b>	<b>-0,621</b>	<b>0,573</b>	0,134	-0,471	-0,16	0,243	<b>-0,709</b>	<b>0,59</b>	<b>0,533</b>	<b>0,604</b>	<b>-0,916</b>	<b>0,616</b>	1

**Apêndice 4.** Planilha de correlação Pearson da espécie *G. guidonea* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), Razão clorofila *a/b* (Clo *a/b*), carotenóides (*Caro*), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/*Caro*), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real (*E*), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributos	TCRA	TCRDAS	TCRNF	FJ/FM	AFE	MST	RMR	RMC	RMF	C (%)	$\delta^{13}\text{C}$	N (%)	C:N	Clo a	Clo b	Caro	Clo a:b	Clo total:Clo total	Fv/Fm	qP	NPQ	A	gS	E	Rd	Vcmax	Amax	
TCRA	1																											
TCRDAS	-0,412	1																										
TCRNF	-0,0347	0,013	1																									
FJ/FM	0,405	0,181	-0,138	1																								
AFE	0,135	-0,39	0,321	-0,122	1																							
MST	0,431	-0,0898	0,0968	<b>0,778</b>	<b>0,529</b>	1																						
RMR	-0,234	<b>0,526</b>	-0,227	0,176	<b>-0,909</b>	-0,423	1																					
RMC	-0,132	0,344	0,138	0,11	<b>-0,807</b>	-0,411	<b>0,905</b>	1																				
RMF	0,187	0,345	-0,197	<b>0,793</b>	<b>-0,593</b>	0,304	<b>0,713</b>	0,642	1																			
C (%)	-0,173	0,172	0,0905	-0,066	-0,116	-0,128	-0,0283	-0,0352	-0,172	1,00																		
$\delta^{13}\text{C}$	-0,0235	-0,0107	0,215	-0,03	-0,102	-0,0873	-0,043	0,0657	-0,111	0,222	1,0																	
N (%)	-0,0167	0,106	-0,402	0,375	-0,121	0,241	-0,0126	-0,221	0,159	0,611	0,064	1,00																
C:N	0,0412	-0,0157	0,203	-0,374	0,201	-0,192	-0,0817	0,0113	-0,238	-0,611	-0,147	<b>-0,92</b>	1,00															
Clo a	0,23	-0,163	<b>-0,587</b>	-0,257	0,194	-0,106	-0,3	-0,379	0,163	0,176	0,745	0,194	0,108	1														
Clo b	0,166	0,0257	<b>-0,596</b>	0,0584	0,305	0,234	-0,343	<b>-0,221</b>	0,428	0,112	0,616	<b>0,534</b>	-0,283	<b>0,756</b>	1													
Caro	-0,202	0,422	<b>0,537</b>	-0,132	-0,443	-0,384	<b>0,526</b>	<b>0,224</b>	0,422	0,755	0,16	-0,148	0,0211	-0,371	<b>-0,577</b>	1												
Clo a:b	-0,0418	-0,127	0,288	-0,361	-0,272	-0,476	0,254	-0,0404	0,886	0,364	0,96	-0,566	0,491	-0,0797	<b>-0,69</b>	0,579	1											
Clo total:Caro	0,162	-0,319	<b>-0,603</b>	-0,0575	0,495	0,254	<b>-0,535</b>	<b>-0,363</b>	0,184	0,37	0,34	0,183	0,041	<b>0,683</b>	<b>0,794</b>	<b>-0,89</b>	<b>-0,522</b>	1										
Clo total	0,22	-0,102	-0,626	-0,154	0,247	0,0155	-0,335	-0,343	0,211	0,126	0,681	0,334	-0,0322	<b>0,969</b>	<b>0,894</b>	-0,471	-0,314	<b>0,767</b>	1									
Fv/Fm	0,314	-0,56	-0,292	0,0261	0,46	0,308	<b>-0,534</b>	<b>-0,6</b>	-0,28	0,0454	0,222	0,383	-0,261	0,458	0,395	-0,472	-0,127	<b>0,559</b>	0,462	1								
qP	-0,116	-0,248	<b>-0,585</b>	0,166	0,135	0,22	-0,277	-0,495	-0,0907	-0,179	-0,0162	0,348	-0,19	0,262	0,371	<b>-0,743</b>	-0,433	<b>0,565</b>	0,319	0,354	1							
NPQ	0,372	-0,216	-0,428	<b>0,591</b>	0,187	<b>0,618</b>	-0,321	-0,481	0,218	-0,306	0,0798	0,354	-0,253	0,107	0,354	<b>-0,727</b>	<b>-0,508</b>	<b>0,54</b>	0,206	0,433	<b>0,627</b>	1						
A	-0,262	0,476	0,43	0,021	-0,0382	-0,00044	0,14	0,216	0,00462	0,485	0,262	0,252	-0,252	-0,259	-0,114	<b>0,496</b>	-0,087	-0,437	-0,22	-0,177	-0,255	-0,496	1					
gS	-0,129	0,397	<b>0,459</b>	0,0626	0,0679	0,102	0,0507	0,149	-0,00864	<b>0,514</b>	0,192	0,194	-0,201	-0,16	-0,0773	0,49	-0,00797	-0,413	-0,139	-0,109	-0,307	<b>-0,518</b>	<b>0,943</b>	1				
E	-0,166	0,43	<b>0,498</b>	0,0448	0,0262	0,0613	0,101	0,212	0,0123	<b>0,523</b>	0,181	0,171	-0,192	-0,215	-0,132	<b>0,56</b>	0,0226	-0,482	-0,197	-0,18	-0,358	<b>-0,568</b>	<b>0,956</b>	<b>0,993</b>	1			
Rd	0,425	-0,267	-0,558	0,372	0,289	0,493	-0,292	-0,477	0,125	<b>-0,591</b>	-0,183	-0,0184	0,191	0,355	0,429	<b>-0,78</b>	-0,345	<b>0,699</b>	0,405	0,449	<b>0,557</b>	<b>0,783</b>	<b>-0,642</b>	<b>-0,586</b>	<b>-0,652</b>	1		
Vcmax	-0,0819	0,355	0,286	0,0975	0,0853	0,141	0,0148	0,0523	-0,0161	0,414	0,141	0,245	-0,223	-0,047	0,0811	0,277	-0,16	-0,228	-0,00161	-0,0683	-0,0992	-0,391	<b>0,88</b>	<b>0,946</b>	<b>0,925</b>	<b>-0,452</b>	1	
Amax	-0,02	0,0813	<b>0,604</b>	-0,127	-0,127	-0,181	0,144	0,39	-0,0176	0,321	0,286	-0,188	0,0285	-0,349	<b>-0,528</b>	<b>0,63</b>	0,455	<b>-0,665</b>	-0,437	-0,336	-0,422	<b>-0,583</b>	<b>0,538</b>	<b>0,598</b>	<b>0,647</b>	<b>-0,731</b>	<b>0,58</b>	1

**Apêndice 5.** Planilha de correlação Pearson da espécie *C. oblongifolia* par a par para os atributos: Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), número de folhas (NF), massa seca total (MST), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão de massa foliar (RMF), razão altura e diâmetro (A/D), área foliar específica (AFE), teor de cor verde (TCV), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), Razão clorofila a/b (Clo a/b), carotenóides (Caro), Razão clorofila total/carotenóides (Clo total/Caro), carbono (C%) e nitrogênio (N%) elementar e razão C:N, composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foliar, rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm), coeficiente de dissipação fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), assimilação de  $\text{CO}_2$  ( $A_{\text{CO}_2}$ ), condutância estomática real (gS), transpiração real (E), capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{máx}}$ ), velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa de respiração do escuro (Rd). Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributos	TCRA	TCRDAS	TCRNF	FJ/FM	AFE	MST	RMR	RMC	RMF	C (%)	$\delta^{13}\text{C}$	N (%)	C:N	Clo a	Clo b	Caro	Clo a:b	Clo total:C	Clo total	Fv/Fm	qP	NPQ	A	gS	E	Rd	Vcmax	Amax	
TCRA	1																												
TCRDAS	0,0856	1																											
TCRNF	0,0503	<b>0,697</b>	1																										
FJ/FM	-0,143	-0,298	-0,125	1																									
AFE	-0,266	<b>0,584</b>	0,485	0,00174	1																								
MST	-0,204	-0,141	0,00362	<b>0,968</b>	0,252	1																							
RMR	0,224	-0,271	-0,166	-0,219	-0,443	-0,322	1																						
RMC	0,232	-0,295	-0,159	-0,208	-0,45	-0,314	<b>0,999</b>	1																					
RMF	0,0749	<b>-0,572</b>	-0,281	<b>0,645</b>	<b>-0,518</b>	0,495	<b>0,545</b>	<b>0,56</b>	1																				
C (%)	<b>-0,598</b>	0,358	0,16	-0,333	0,0785	-0,303	0,0746	0,0559	-0,211	1																			
$\delta^{13}\text{C}$	0,128	-0,204	-0,201	0,0861	-0,49	-0,039	0,138	0,137	0,237	0,0179	1																		
N (%)	0,365	-0,152	-0,075	-0,113	<b>-0,769</b>	-0,3	0,36	0,36	0,346	0,0493	0,186	1																	
C:N	-0,393	0,26	0,172	0,0712	<b>0,874</b>	0,286	-0,372	-0,375	-0,406	0,0127	-0,425	<b>-0,957</b>	1																
Clo a	-0,0117	-0,472	-0,422	-0,0146	<b>-0,784</b>	-0,21	0,156	0,151	0,267	0,0684	0,361	<b>0,659</b>	<b>-0,71</b>	1															
Clo b	0,0492	-0,0981	-0,307	-0,24	<b>-0,556</b>	-0,372	-0,0873	-0,106	-0,144	0,18	<b>0,573</b>	0,385	-0,486	<b>0,732</b>	1														
Caro	-0,139	-0,217	-0,0725	-0,256	-0,11	-0,275	0,144	0,145	-0,0903	0,0237	-0,413	0,246	-0,131	0,47	-0,0401	1													
Clo a:b	-0,0146	-0,252	0,133	0,268	0,0395	0,27	0,373	0,392	0,447	-0,217	<b>-0,446</b>	0,119	-0,00618	-0,0634	<b>-0,689</b>	<b>0,559</b>	1												
Clo total:Caro	0,15	-0,182	-0,294	0,209	<b>-0,625</b>	0,0456	-0,0409	-0,0513	0,261	0,0142	<b>0,737</b>	0,432	<b>-0,567</b>	<b>0,531</b>	<b>0,792</b>	-0,474	<b>-0,607</b>	1											
Clo total	0,0138	-0,344	-0,403	-0,113	<b>-0,742</b>	-0,295	0,0616	0,0505	0,108	0,122	<b>0,479</b>	<b>0,587</b>	<b>-0,664</b>	<b>0,955</b>	<b>0,9</b>	0,283	-0,339	<b>0,682</b>	1										
Fv/Fm	0,157	-0,473	-0,448	-0,17	<b>-0,722</b>	-0,346	0,29	0,29	0,275	0,00141	<b>0,501</b>	<b>0,547</b>	<b>-0,646</b>	<b>0,641</b>	<b>0,707</b>	-0,108	-0,433	<b>0,686</b>	<b>0,715</b>	1									
qP	-0,254	0,343	0,215	-0,219	0,435	-0,103	0,0166	-0,00744	-0,356	0,183	-0,324	-0,479	<b>0,569</b>	-0,404	-0,141	-0,0643	-0,121	-0,255	-0,319	-0,402	1								
NPQ	0,203	-0,0494	-0,0633	-0,132	<b>-0,663</b>	-0,292	-0,0732	-0,0828	-0,0263	0,0699	0,482	<b>0,581</b>	<b>-0,64</b>	<b>0,712</b>	<b>0,85</b>	-0,00605	-0,453	<b>0,77</b>	<b>0,823</b>	<b>0,531</b>	-0,0827	1							
A	-0,19	<b>0,521</b>	0,236	0,0138	<b>0,857</b>	0,227	-0,181	-0,203	-0,36	0,066	-0,182	<b>-0,71</b>	<b>0,754</b>	<b>-0,705</b>	-0,429	-0,22	-0,0317	-0,435	<b>-0,636</b>	<b>-0,564</b>	0,397	<b>-0,654</b>	1						
gS	-0,325	<b>0,595</b>	<b>0,566</b>	0,00939	<b>0,877</b>	0,229	-0,281	-0,289	-0,392	0,154	-0,267	<b>-0,669</b>	<b>0,731</b>	<b>-0,684</b>	<b>-0,537</b>	-0,0594	0,176	<b>-0,58</b>	<b>-0,67</b>	<b>-0,745</b>	0,345	<b>-0,585</b>	<b>0,839</b>	1					
E	-0,334	<b>0,609</b>	<b>0,508</b>	0,00414	<b>0,901</b>	0,23	-0,29	-0,301	-0,409	0,179	-0,275	<b>-0,717</b>	<b>0,774</b>	<b>-0,711</b>	-0,527	-0,102	0,11	<b>-0,576</b>	<b>-0,683</b>	<b>-0,738</b>	0,378	<b>-0,614</b>	<b>0,878</b>	<b>0,991</b>	1				
Rd	0,01	-0,224	0,148	0,161	-0,289	0,0847	0,177	0,195	0,329	0,115	0,317	0,306	-0,328	0,278	-0,0703	0,245	0,419	0,0415	0,147	-0,0652	-0,251	0,194	-0,29	-0,0565	-0,123	1			
Vcmax	-0,286	0,273	0,0981	-0,0523	<b>0,699</b>	0,123	<b>-0,604</b>	<b>-0,609</b>	-0,566	0,025	-0,0707	<b>-0,785</b>	<b>0,745</b>	-0,368	0,0132	-0,177	-0,419	-0,203	-0,229	-0,229	0,148	-0,316	0,618	<b>0,576</b>	<b>0,621</b>	-0,382	1		
Amax	-0,0633	0,165	-0,178	-0,115	0,349	-0,0256	-0,178	-0,201	-0,311	-0,18	-0,364	-0,327	0,379	-0,192	0,081	-0,0774	-0,319	-0,0939	-0,0872	0,0755	0,266	-0,225	0,385	0,132	0,189	<b>-0,942</b>	0,458	1	

**Apêndice 6.** Planilha dos resultados da Análise Multivariada de Componentes Principais dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de menor abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{máx}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6	PC 7	PC 8	PC 9	PC 10	PC 11
TCRA	-0,084	0,314	0,007	0,302	-0,059	0,150	-0,155	0,594	-0,185	0,198	-0,191
TCRDAS	0,247	0,150	0,064	-0,117	0,335	0,349	0,232	0,244	-0,150	-0,155	0,268
TCRNF	0,115	-0,200	0,362	-0,212	0,294	-0,015	-0,211	0,208	0,360	-0,061	0,343
AFE	-0,004	0,348	0,147	-0,067	-0,312	0,214	-0,136	-0,022	0,281	0,157	0,154
MST	0,151	0,244	0,324	0,137	-0,258	-0,006	0,072	-0,047	-0,155	-0,253	0,004
RMR	-0,132	-0,263	0,150	0,398	0,071	0,063	-0,077	-0,091	0,017	0,059	0,036
RMC	-0,131	-0,263	0,177	0,388	0,047	0,055	-0,077	-0,047	0,025	0,073	0,078
RMF	-0,074	-0,258	0,203	0,441	-0,024	0,022	0,039	-0,050	0,011	-0,132	0,049
$\delta^{13}C$	-0,202	-0,143	0,121	-0,272	0,503	0,120	0,090	-0,030	-0,094	0,109	-0,259
C:N	0,284	-0,120	0,110	0,018	0,019	-0,285	-0,360	0,340	0,007	0,232	-0,249
Clo a:Clo b	0,001	-0,343	0,013	-0,038	-0,256	0,328	0,325	0,196	0,438	0,082	-0,246
Clo total:Caro	-0,216	0,232	-0,101	0,169	0,225	-0,201	-0,160	0,258	0,351	-0,534	0,075
Clo total	-0,253	0,195	0,141	0,109	0,265	-0,124	-0,073	-0,187	-0,215	0,378	0,218
FvFm	-0,211	0,219	-0,133	0,232	0,183	-0,152	0,382	-0,040	0,262	-0,065	-0,098
qP	0,250	0,163	-0,007	0,118	0,197	-0,363	0,375	0,058	0,268	0,364	-0,165
NPQ	-0,270	0,175	0,038	-0,191	-0,105	-0,099	-0,271	-0,293	0,321	0,074	-0,109
ACO2	0,293	0,101	-0,132	0,202	0,104	0,170	0,096	-0,225	-0,057	-0,135	-0,064
gS	0,315	0,005	-0,163	0,146	0,021	-0,014	-0,058	-0,085	0,173	0,221	0,295
E	0,316	0,008	-0,167	0,137	0,033	0,022	-0,073	-0,148	0,146	0,118	0,282
Rd	-0,151	0,004	0,407	-0,127	-0,265	-0,321	0,428	0,159	-0,094	0,068	0,341
Vcmax	0,209	0,158	0,390	0,044	0,087	0,043	0,014	-0,199	0,024	-0,065	-0,289
Amax	0,195	0,152	0,416	0,014	0,083	0,067	-0,074	-0,190	0,096	-0,102	-0,264
$\delta^{15}N$	-0,233	0,212	0,061	0,059	0,078	0,489	0,019	0,013	0,154	0,274	0,093

### **CAPÍTULO 3**

## **INFLUÊNCIA DA FOTOPLASTICIDADE NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E FUNCIONAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

## RESUMO

A fotoplasticidade caracteriza os níveis de exigência e tolerância à irradiância, recurso crítico e heterogêneo no sub-bosque de florestas tropicais. A amplitude de resposta está relacionada ao conjunto de atributos funcionais expressos como resultado da plasticidade e integração fenotípica, ambos diretamente relacionados à diversidade de espécies vegetais. O presente estudo avaliou a influência da irradiância como filtro ambiental na distribuição das espécies e a relação entre fotoplasticidade e atributos funcionais ao longo do gradiente de irradiância em floresta secundária e em duas áreas manejadas de floresta Atlântica para responder: 1) a variação das condições ambientais (irradiância e fatores associados) direciona a seleção de espécie que compartilham atributos funcionais? 2) o padrão de ocorrência das espécies (abundância) pode ser explicado pelo conjunto de atributos funcionais compartilhados (similaridade competitiva)? 3) a amplitude de resposta à irradiância pode maximizar o desempenho das espécies e promover maior abundância? 4) a capacidade fotossintética e a alocação de carbono caracterizam estratégias competitivas relacionadas ao padrão de abundância das espécies? O estudo foi conduzido em três áreas que formam um gradiente de irradiância na Reserva Biológica União – RJ. Parcelas de 20 x 10 m foram alocadas sistematicamente para levantamento florístico e avaliações fitossociológicas. As espécies foram selecionadas de acordo com a abundância relativa e agrupadas em dois grupos: maior e menor abundância. Atributos morfológicos e fisiológicos foram avaliados semestralmente (Maio/2015, Novembro/2015, Maio/2016 e Novembro/2016). Os resultados indicaram uma relação negativa entre a ocorrência das espécies ao longo do gradiente de irradiância e a amplitude de resposta. As diferenças verificadas em resposta à variação das condições ambientais foram evidenciadas pela análise multivariada por componentes principais (PCA) e índice de plasticidade fenotípica (RDPI) relacionando os componentes da paisagem (composição e distribuição das espécies e microclima) e o conjunto de atributos funcionais. Os ajustes observados para os atributos  $TCR_A$ ,  $AFE$ ,  $A_{Máx}$ ,  $P_{Sat}$ ,  $A_{Real}$ ,  $A_{Pot}$ ,  $g_{SReal}$ ,  $E_{Real}$ ,  $Clo_{Total}$ ,  $Caro$  e  $\delta^{15}N$  foram evidenciados pelas análises de PCA, que explicou 62,7% da variância total do conjunto de dados; e RDPI, que variou entre 0,27-0,67 e 0,33-0,68 para as espécies de menor e maior abundância, respectivamente. Ambos os grupos apresentaram percentual de integração fenotípica (% IF) superior a 60%, o que caracteriza elevada integração e coordenação dos ajustes de plasticidade. As análises corroboram a hipótese de compartilhamento de estratégias aclimatativas em resposta a ação do filtro ambiental. Os grupos de maior e menor abundância apresentaram similaridade fenotípica relacionada ao conjunto de atributos e ao compartilhamento de estratégias fotoaclimatativas. Sugere-se que o sucesso das espécies de maior abundância não esteve diretamente relacionado à maior amplitude de respostas fotoaclimatativas, uma vez que este não é o único fator a modular a

abundância das espécies. A caracterização da amplitude de resposta das espécies e a relação com a ocorrência e crescimento é uma importante ferramenta na predição de fatores ecológicos chave relacionados à capacidade de distribuição das espécies e na determinação da assembleia de espécies nas comunidades vegetais.

**Palavras-chave:** atributos funcionais, plasticidade fenotípica, ganho de carbono, capacidade fotossintética, amplitude de resposta

## ABSTRACT

Irradiance niche characterizes the levels of requirement and tolerance to irradiance, a critical and heterogeneous resource in the sub-forest of tropical forests. The niche amplitude is related to the set of functional attributes and phenotypic plasticity, both, directly related to the diversity of plant species and their photoplasticity. The present study evaluated the influence of irradiance as an environmental filter on the distribution of species and the relationship between the irradiance niche and functional attributes along the irradiance gradient in secondary forest and in two managed areas of Atlantic Forest to respond: 1) Does the variation of environmental conditions (irradiance and associated factors) direct the selection of species that share functional attributes? 2) Can the pattern of species occurrence (abundance) be explained by the set of shared functional attributes (competitive similarity)? 3) Can the irradiance niche amplitude maximize species performance and promote greater abundance? 4) Does photosynthetic capacity and carbon allocation characterize competitive strategies related to the species' pattern of occurrence? The study was conducted in three areas that form an irradiance gradient in the Reserva Biológica União - RJ. Plots of 20 x 10 m were systematically allocated for floristic surveys and phytosociological evaluations. The species were selected according to relative abundance and grouped into two groups: major and minor abundance. Morphological and physiological attributes were evaluated semiannually in May / 2015, November / 2015, May / 2016 and November / 2016. The results indicated a close relationship between the occurrence of the species and the amplitude of response. The differences verified in response to the variation of environmental conditions were evidenced by the multivariate analysis by main components (PCA) and the phenotypic plasticity index (RDPI), which related the components of landscape (composition and distribution of species and microclimate) and the set of functional attributes. The observed adjustments for the  $TCR_A$ ,  $AFE$ ,  $A_{Máx}$ ,  $P_{Sat}$ ,  $A_{Real}$ ,  $A_{Pot}$ ,  $g_{SReal}$ ,  $E_{Real}$ ,  $ClO_{Total}$ ,  $Caro$  and  $\delta^{15}N$  attributes were evidenced by the PCA analysis, explained 62,7% of the total data set variance and RDPI, which ranged from 0,27 to 0,67 and 0,33 and 0,68 for the species of lower and higher abundance, respectively. Both analyzes corroborate the hypothesis of



convergence in response to the action of the environmental filter. The groups of greater and lesser abundance presented phenotypic similarity related to the set of attributes and to the sharing of photo-acclimatization strategies. We suggest that the succession of the species belonging to the most abundant functional group is related to a greater amplitude of response as a result of photoplasticity, although this is not the only factor to modulate the abundance of the species and that they should characterize species as competitors in the use of resources available. The characterization of the response amplitude and the understanding of the relation as the environmental filter are presented as important tools in the prediction of the key factors that determine the assembly of species in the vegetative communities.

**Key words:** functional attributes, phenotypic plasticity, carbon gain, photosynthetic capacity, response amplitude

## 1. Introdução

As florestas tropicais apresentam um ambiente bastante heterogêneo na distribuição do recurso luminoso, com gradientes verticais no sub-bosque que oscilam no tempo e espaço em função da cobertura de dossel (Chazdon et al. 1996; Montgomery e Chazdon 2002, Montgomery, 2004; Lusk et al., 2008; Way e Pearcy, 2012). O sub-bosque é considerado o estrato mais vulnerável às perturbações ambientais (Field, 1988; Mulkey e Pearcy, 1992). O aumento na irradiância no sub-bosque decorrente de perturbações que ocorrem em função de processos naturais, como a abertura de clareiras ou o sombreamento em resposta ao desenvolvimento do estrato arbóreo (Kollmann, 2000), ou a processos antrópicos, como o manejo florestal (Vitória et al, 2016) exerce pressão seletiva e atua como filtro ambiental para a distribuição das espécies (Schieving e Poorter, 1999; Cornelissen et al 2003). As espécies vegetais apresentam, em sua maioria, requerimentos similares quanto aos recursos abióticos, exibindo, porém, exigências intrínsecas ou habitats preferenciais de utilização da irradiância e fatores associados (temperatura e umidade) (Bazzaz e Pickett 1980; Denslow, 1980; Ackerly e Bazzaz 1995).

Os atributos funcionais podem ser caracterizados em diferentes níveis, como comunidade (riqueza, diversidade), população (abundância), indivíduo (*fitness*), morfológico (ganho de massa, área foliar específica, massa seca), biológico (síndrome de dispersão), bioquímico e fisiológico (assimilação de carbono, condutância estomática, transpiração, respiração), e/ou químico (concentração de nitrogênio foliar, composição isotópica de carbono e nitrogênio), e promovem diferenças na probabilidade de sobrevivência e reprodução em diferentes níveis (Violle *et al.*, 2007; Lavorel e Garnier, Cornelissen *et al.* 2003; 2002; De Bello *et al.*, 2010; Shipley, 2010; Podgaiski *et al.*, 2011).

O conjunto de atributos é um fator determinante no estabelecimento, sobrevivência e persistência das espécies (Reich et al., 2003), uma vez que promove habilidade competitiva (Rosenfeld, 2002; Wright, 2002) e pode variar em função das condições ambientais, do tempo e do espaço (Violle et al. 2007; Messier et al. 2010). Os atributos resultam das interações abiótica (filtro ambiental) (Keddy, 1992; Díaz e Cabido 1997; Grime 2006) e biótica

(interespecífica) (Grime 2006; Weiher et al., 2011; Carlucci et al. 2012) e expressam a capacidade de resposta associada a plasticidade fenotípica (De Bello et al., 2010; Violle et al., 2007; 2009; Wiens et al., 2010). A plasticidade fenotípica, definida como a capacidade de um único genótipo expressar diferentes fenótipos em resposta à heterogeneidade ambiental (Bradshaw, 1965; Pigliucci, 2001), está diretamente relacionada à amplitude de resposta das espécies. A plasticidade promove a manutenção da utilização dos recursos em função da variação dos mesmos em escalas temporais e espaciais (Schlichting, 1986; Lins e Nascimento, 2010; Silva *et al.*, 2010; Lage-Pinto *et al.* 2012, Rabelo *et al.* 2012; Vieira *et al.*, 2015).

A alocação de recursos em ajustes de plasticidade podem estabelecer relações de *trade-off* e varia de acordo com a intensidade do filtro ambiental (Steinger et al 2003). Os custos associados à plasticidade fenotípica podem afetar aspectos importantes da ecologia das espécies, como estabelecimento, crescimento e desenvolvimento, reduzindo o *fitness* da espécie (DeWitt et al., 1988; Sánchez-Gómez et al., 2006; Valladares et al., 2007). A redução dos custos associados à capacidade de resposta e a manutenção do *fitness* vem sendo relacionado ao processo de integração fenotípica. A integração fenotípica pode ser descrita como um padrão de correlação funcional entre diferentes atributos (Pigliucci, 2003, Pigliucci e Preston, 2004) que caracteriza a capacidade de ajuste integrando os diferentes níveis de organização do indivíduo/ espécie.

As comunidades podem ser descritas a partir da estrutura funcional (Naeen e Bunker 2009) e a diversidade funcional possui grande relevância para a compreensão de padrões de funcionamento e manutenção da comunidade, podendo ser estimada a partir do conjunto dos atributos funcionais (Tilman, 2001; Petchey e Gaston 2002, 2006). A capacidade de prever os fatores chave que determinam a assembleia de espécies nas comunidades vegetais configura um dos maiores desafios em estudos ecológicos devido a necessidade de ações para a conservação de biomas tropicais (Lebrija-Trejos et al., 2010).

A floresta Atlântica possui enorme complexidade caracterizada pela elevada biodiversidade e alto grau de endemismo (Stehmann *et al.* 2009). A

diversidade deste bioma, no entanto, tem sido fortemente ameaçada em função da perda de áreas de floresta, reduzida entre 11% e 16% de sua área original (Ribeiro *et al.* 2009). A Reserva Biológica União (ReBio União) representa um dos maiores e últimos remanescentes de Floresta Atlântica do estado do Rio de Janeiro, tendo atualmente algumas áreas compostas por mosaicos com manchas em diferentes estágios de regeneração em função do manejo florestal de retirada de eucaliptus, espécie exótica. Como resposta às alterações nas condições ambientais e à intensidade das perturbações, espera-se encontrar diferenças na estrutura e composição florística, assim como na ocorrência dos grupos funcionais (Pausas 1999; Muller *et al.* 2006; Chazdon *et al.* 2010). Assim, o presente estudo avaliou a influência da irradiância como filtro ambiental na distribuição das espécies e a relação entre amplitude de resposta e atributos funcionais ao longo do gradiente de irradiância em floresta secundária e duas áreas manejadas desta Reserva para responder: 1) A variação das condições ambientais (irradiância e fatores associados) direciona a seleção de espécie que compartilham atributos funcionais? 2) O padrão de ocorrência das espécies (abundância) pode ser explicado pelo conjunto de atributos funcionais compartilhados (similaridade competitiva)? 3) A amplitude de resposta à irradiância pode maximizar o desempenho das espécies e promover maior abundância? 4) A capacidade fotossintética e a alocação de carbono caracterizam estratégias competitivas relacionadas ao padrão de abundância das espécies?

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Desenho experimental**

O presente estudo compreendeu a realização de levantamento florístico em três áreas na Reserva Biológica União (ReBio União-RJ) onde foram realizadas amostragens da vegetação pelo método de parcelas para seleção das espécies a serem estudadas. As avaliações do desempenho ecológico foram realizadas através de análises de crescimento, morfologia e ecofisiologia vegetal.

## 2.2. Área de estudo

### Reserva Biológica União

O presente estudo foi conduzido na Reserva Biológica União (ReBio União - RJ), localizada na região de baixadas litorâneas do estado do Rio de Janeiro, região Centro-Norte Fluminense, Brasil (22° 27' S e 42° 02' W). A Reserva apresenta uma área total de 7.767 ha que abrange três municípios: Rio das Ostras (24,7%), Casimiro de Abreu (63,7%) e Macaé (11,6%).

A ReBio União representa um dos mais importantes remanescentes de floresta Atlântica de Baixada Costeira do Estado do Rio de Janeiro, onde ainda podem ser encontrados trechos de mata preservada. Criada em 1998, é administrada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade ICMBio. Antes de sua criação, as terras da ReBio União pertenciam a Fazenda União, de propriedade da Rede Ferroviária Federal (RFFSA), cuja principal atividade era a produção de dormentes de eucalipto para manutenção das ferrovias. Os plantios de eucalipto (*Corimbya citriodora*) de diferentes idades, que correspondiam a cerca de 220 ha, atualmente compreendem área de recomposição florestal com base no plano de manejo (Ibama, 2007, Plano de manejo ReBio União, 2007).

A vegetação é classificada como Floresta Tropical Ombrófila Densa, com predomínio local de terras de baixada (Rodrigues, 2004). O clima na região é tropical úmido (Aw na classificação climática de Köppen, 1948). A pluviosidade na região varia, em média, de 1700 a 2200 mm.ano<sup>-1</sup>, com 85% das chuvas concentradas entre os meses de outubro a março, com uma curta estação seca, principalmente nos meses de julho e agosto (ICMBio, 2007; Ribeiro, 2008, Evaristo et al., 2011, Lage-Pinto et al. 2012).

#### 2.2.1. Caracterização das áreas de estudo

Três diferentes áreas na ReBio União que formam um gradiente de irradiância e que contrastam quanto ao estágio de regeneração do sub-bosque

e às condições microclimáticas (Plano de Manejo do Eucaliptais, 2007; Evaristo *et al.*, 2011; Prieto *et al.*, 2013) foram selecionadas (Tabela 1):

- Sub-bosque Sombreado (SbS) – corresponde a área de floresta secundária em estágio sucessional avançado e com sub-bosque sombreado bem desenvolvido estabelecido (ecossistema de referência);
- Sub-bosque Intermediário (SbI) – corresponde a sub-bosque denso de espécies nativas em regeneração após manejo florestal por anelamento dos indivíduos adultos (*Corymbia citriodora*) (Talhão 19) e exposto à irradiância intermediária em comparação às outras duas áreas;
- Sub-bosque Exposto (SbEx) – corresponde a sub-bosque regenerante ralo exposto a irradiância total após manejo florestal por corte raso dos indivíduos adultos de eucalipto (*Corymbia citriodora*) (Talhão 17).

A caracterização microclimática das áreas de estudo foi realizada entre os meses de Maio/2015 e Dezembro/2016 (Tabela 1 e Figura 1). Temperatura e umidade relativa foram monitoradas nas três áreas com a utilização de sensores de temperatura e umidade instalados permanentemente (Watchdog 1000 – Spectrum; Coleta de dados a cada 60 minutos diariamente). O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a partir da fórmula:  $[0,61137 * \text{EXP}((17,502 * T^{\circ}\text{C})) * (1 - (\text{UR}\% / 100))]$  com valores obtidos em KPa, no qual T°C corresponde a temperatura em °C e UR%, umidade relativa (Unwin, 1980). Os dados de precipitação foram obtidos a partir de pluviômetro manual instalado na ReBio União com aferição diária.

**Tabela 1.** Caracterização das condições das áreas estudadas (SbS – Sub-bosque Sombreado; Sbl – Sub-bosque Intermediário; SbEx – Sub-bosque Exposto) na ReBio União – RJ

Caracterização	Área		
	SbS	Sbl	SbEx
% Cobertura de dossel	98,7	77,4	39,4
Irradiância média ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) <sup>1</sup>	12 ± 1,26	819 ± 326	1900 ± 129
Temperatura média (°C) <sup>1</sup>	28	29	30
Umidade relativa média (%) <sup>1</sup>	85	72	65
Vegetação predominante	Floresta secundária	Floresta nativa em regeneração	Floresta nativa em regeneração
Desenvolvimento do sub-bosque	Vegetação densa	Vegetação desenvolvida	Vegetação espaçada
Presença de gramínea	Não	Sim	Sim
Manejo florestal	-	Anelamento	Corte raso de eucalipto
Tempo pós-manejo	-	3 anos	3 anos

<sup>1</sup> Dados coletados durante o período de estudo (Maio 2016 - Dezembro 2016)

A irradiância (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos – DFFF) foi aferida pelo sensor de luz (Radiômetro Li-250). A avaliação da cobertura do dossel (%) foi realizada com densiômetro esférico (Modelo-A, *Forestry Suppliers Inc.*, USA) com escala que varia entre 0 e 100%. A coleta de dados de irradiância e cobertura de dossel foram realizadas à altura dos indivíduos jovens monitorados em cada área (30 pontos) entre 11:30 h e 13:30 h em condições de sol pleno e ausência de nuvens.

### **2.3. Amostragem da vegetação, seleção das espécies estudadas e número amostral**

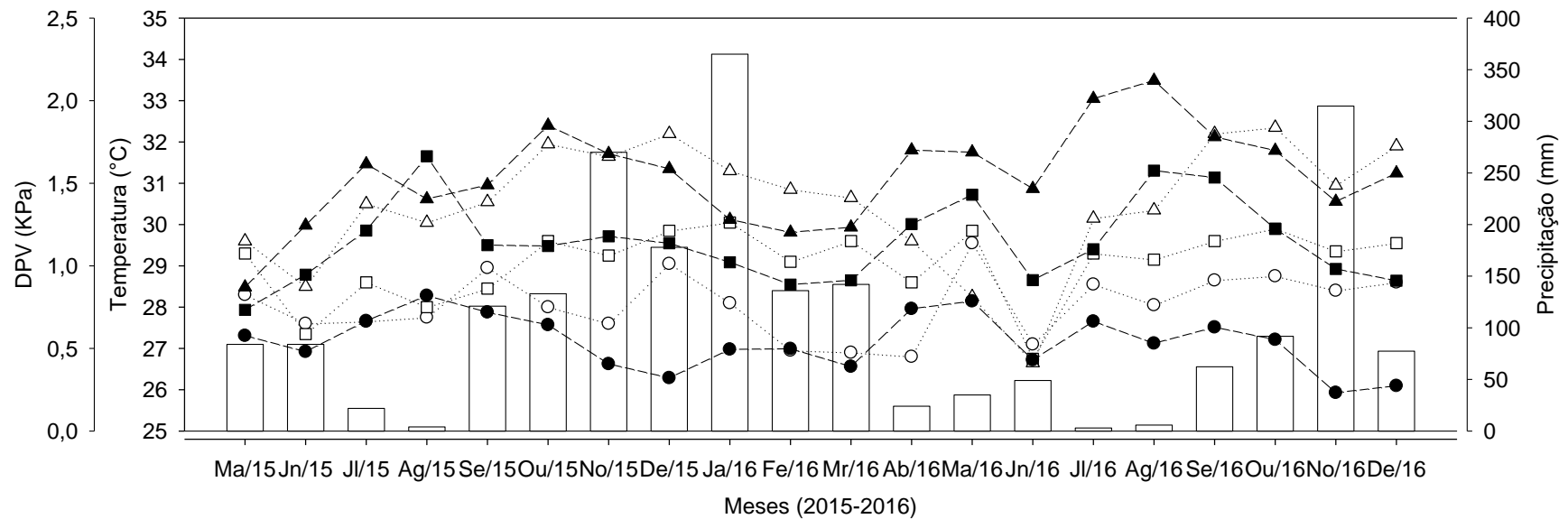
O método de parcelas foi utilizado para o levantamento da composição florística relacionando a abundância total de indivíduos observados nas parcelas. Cindo parcelas de 20 x 10 m foram alocadas sistematicamente em maio de 2014 com espaçamento mínimo de 50 m nas áreas regenerantes SbI e SbEx, somando um total de 0,1 ha por área em maio de 2014. A amostragem da área SbS foi realizada por Prieto *et al.* (2013) e incorporada ao presente em estudo em colaboração.

O material botânico foi coletado e identificado com a colaboração de especialistas, por comparação com exsicatas dos Herbários do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB) e da UENF (HUENF) ou por consultas a literatura especializada. Para a identificação e classificação do material botânico foi adotada o Sistema de Classificação da APG III (2009).

A seleção das espécies foi realizada mediante os resultados obtidos a partir do levantamento florístico (avaliação dos parâmetros quantitativos). As espécies foram ordenadas em função das abundâncias total e relativa em espécies de maior ou menor abundância (Tabela 2).

A classificação sucessional das espécies foi baseada em Swaine e Whitmore (1988) utilizando a divisão das espécies em dois grupos, exigentes e tolerantes à irradiância. A classificação adotada no presente estudo corrobora a classificação de espécies arbóreas tropicais utilizada por Gandolfi *et al.*, 2009 e Bazzaz e Pickett, 1980.





**Figura 1.** Caracterização microclimática (déficit de pressão de vapor – DPV (KPa), temperatura (°C) e precipitação (mm) nas três áreas de estudo na Rebio União entre Maio/2015 e Dezembro/2016. Linhas tracejadas e símbolos abertos representam o DPV. Linhas pontilhadas e símbolos fechados representam a temperatura. As barras representam a precipitação. SbS – Sub-bosque Sombreado, círculo; Sbl – Sub-bosque Intermediário, quadrado; SbEx – Sub-bosque Exposto, triângulo.

## 2.4. Avaliações e período amostral de cada avaliação

### 2.4.1. Parâmetros fitossociológicos

A descrição da estrutura da comunidade foi calculada com base nos parâmetros fitossociológicos quantitativos: riqueza, diversidade de Shannon ( $H'$ ), uniformidade ( $J$ ), dominância Berger-Parker ( $D$ ) nas três áreas de estudo. Os cálculos foram realizados no software Past, Versão 2.16 - Paleontological STatistics (Hammer *et al.*, 2001).

### 2.4.2. Atributos morfológicos e taxa de crescimento relativo

As avaliações morfológicas foram realizadas semestralmente em Maio/2015, Novembro/2015, Maio/2016 e Novembro/2016 em 10 indivíduos jovens (aproximadamente 2,0 m de altura e em fase vegetativa) ( $n = 10$ ) previamente marcados para as espécies selecionadas em cada uma das áreas (Tabela 2). Os atributos morfológicos avaliados foram:

- Altura (cm) - desde a altura do solo até o ápice
- Diâmetro à altura do solo (DAS) (cm) – com a utilização de paquímetro digital
- Área foliar ( $m^2$ ) – a partir de imagens fotográficas analisadas pelo Image J
- Área Foliar Específica\* (AFE = área foliar / massa foliar seca) - avaliação destrutiva (AFE) realizada apenas ao final de dois anos de coleta de dados.

(\*) O cálculo da área foliar específica foi realizado a partir da razão área foliar e massa seca foliar. A área foliar foi obtida a partir de imagens fotográficas e analisadas utilizando o software Image J 1.46r. A massa seca foliar foi obtida a partir da coleta de folhas em Dezembro/2016. Duas folhas por indivíduo de cada espécie (em cada área) foram coletadas e secas à 60 °C em estufa (MA 35, Marconi, Brazil) por aproximadamente 70 h e pesadas em balança analítica de precisão (AY 220, Shimadzu, Japan).

A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada para cada intervalo semestral a partir da fórmula:  $(\ln H_1 - \ln H_0) / (t_1 - t_0)$ , onde  $H_0$  e  $H_1$  correspondem ao

valor inicial e final de cada parâmetro, respectivamente, e  $t_0$  e  $t_1$  representam o tempo inicial e final, das avaliações, respectivamente. A equação foi utilizada para estimar a TCR para os atributos morfológicos altura ( $TCR_A$ ) e diâmetro a altura do solo ( $TCR_{DAL}$ ).

### **2.4.3. Metabolismo do carbono**

Compreendeu avaliações não destrutivas realizadas em Dezembro/2016 em 5 indivíduos ( $n = 5$ ) de cada espécie nos quais foi utilizado o analisador de gás no infravermelho (IRGA) portátil, modelo LC pro - ADC. As avaliações foram realizadas no terceiro par de folhas saudáveis (ausência de necrose ou herbivoria) e completamente expandidas no período da manhã, entre 7:30 h e 11:00 h. Dois conjuntos de amostragens distintos foram obtidos: 1) curva de assimilação de carbono em resposta a luz (A/DFFF) e 2) trocas gasosas: assimilação do  $CO_2$  ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e transpiração ( $E$ ) ( $n = 5$ ).

#### **a) Curva A/DFFF**

As curvas A/DFFF foram realizadas a partir da variação da intensidade luminosa fornecida (DFFF) de 2000 a 0  $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-2}$ . A concentração de  $CO_2$  foi fixada em 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  e a umidade relativa em 80 %. As curvas foram ajustadas segundo o modelo proposto por Prado e Moraes (1997) no software Photosyn Assistant 1.1 (Registrado por University of Florida).

A partir da curva A/DFFF foram descritas as variáveis: capacidade fotossintética máxima ( $A_{\text{maxLuz}}$  em  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ponto de compensação da fotossíntese à luz ( $P_{\text{comluz}}$  em  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), ponto de saturação da fotossíntese à luz ( $P_{\text{satluz}}$  em  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e respiração ( $R_{\text{esp}}$  em  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

#### **b) Trocas gasosas**

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas nas mesmas folhas utilizadas para obtenção das curvas A/DFFF. Os parâmetros avaliados foram sob duas condições de irradiância:

- I. Desempenho real: obtenção dos parâmetros de assimilação do CO<sub>2</sub> ( $A_{\text{Real}}$ ), condutância estomática ( $g_{\text{sReal}}$ ) e transpiração ( $E_{\text{Real}}$ ) sob condições naturais de luminosidade de cada ambiente (irradiância incidente local – SbS:  $\pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Sbl:  $\pm 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e SbEx:  $\pm 1900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ( $n = 5$ );
- II. Desempenho potencial: obtenção dos parâmetros de assimilação do CO<sub>2</sub> ( $A_{\text{Potencial}}$ ), condutância estomática ( $g_{\text{sPotencial}}$ ) e transpiração ( $E_{\text{Potencial}}$ ) sob intensidade luminosa saturante com base nos valores médios do ponto de saturação de cada ambiente (obtido a partir da curva A/DFFF) (irradiância saturante – SbS:  $\pm 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Sbl:  $\pm 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e SbEx:  $\pm 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ( $n = 5$ );

As amostragens de desempenho real e potencial das espécies foram realizadas de forma sequencial, sendo obtidos, inicialmente, os dados do desempenho real (subitem I) e, imediatamente após, foram obtidos os dados de desempenho potencial (subitem II).

#### **2.4.4. Composição de pigmentos fotossintéticos**

A avaliação da composição de pigmentos fotossintéticos compreendeu uma avaliação destrutiva a partir da retirada de um disco foliar de área conhecida do limbo de 5 indivíduos de cada espécie em cada uma das áreas (Tabela 2) ( $n = 5$ ). A amostragem foi realizada em Novembro/16.

Os discos foliares foram cortados em tiras e mantidos em tubos plásticos com rosca com capacidade para 15 mL, contendo 5 mL do solvente orgânico DMSO (Dimetilsulfóxido), protegidos da luz. A composição de pigmentos, clorofila *a*, clorofila *b* e carotenóides foi determinada a partir do extrato contido nos frascos após 5 dias em contato com os fragmentos foliares. Uma alíquota de 1,0 mL de DMSO de cada amostra foi submetida a leituras em espectrofotômetro UV/VIS (modelo UV-1800, Shimadzu, Japão) nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm, de acordo com Wellburn (1994). Os teores de clorofila total ( $a + b$ ) e a razão clorofila  $a/b$  foram calculados. Os

valores das concentrações de pigmentos foram obtidos em  $\mu\text{g/mL}$  e, posteriormente, convertidos à  $\text{nmol cm}^{-2}$ .

#### **2.4.5. Composição isotópica foliar de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ), carbono elementar (C), nitrogênio elementar (N) e razão C:N**

A determinação de isótopos estáveis de carbono foliar, carbono elementar (C), nitrogênio elementar (N) e razão C:N foi conduzida com amostras coletadas em Novembro/2016. A determinação foi realizada em cinco indivíduos por espécie ( $n = 5$ ) de cada área (Tabela 2) a partir da coleta de cinco folhas por indivíduo, maceradas conjuntamente. O material coletado foi acondicionado em sacos de papel e em laboratório foram secas em estufa a  $65^\circ\text{C}$  por 48 h (ou até estabilizar o peso). Posteriormente as amostras foram maceradas e pesadas (1,5 mg) em balança analítica de precisão.

Os dados foram obtidos em espectrômetro de massa ThermoFinnigan Delta V Advantage acoplado a analisador elementar Flash 2000 (Thermo 26 Fisher Scientific em Bremen, Alemanha) no Laboratório de Ciências Ambientais (LCA) – UENF. Os valores de isótopos estáveis de carbono são expressos utilizando a notação "delta" com os valores de  $\delta$  em partes por mil (‰):

$$\delta^{13}\text{C} = [(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1] \times 1000$$

onde R representa a razão molar entre os isótopos de carbono ( $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ) e  $R_{\text{amostra}}$  é comparada com o padrão Pee Dee Belemnite (PDB) ( $R_{\text{padrão}}$ ). A precisão analítica foi de  $\pm 0,1\text{‰}$ .

#### **2.4.6. Índice de plasticidade das distâncias relativas**

A plasticidade fenotípica associada aos atributos morfológicos e fisiológicos avaliados foi calculada com base na distância relativa (entre os valores dos tratamentos (Relative Distance Plasticity Index - RDPI) de acordo com Valladares *et al.* (2006). O índice RDPI varia de 0 a 1 e permite comparações entre atributos com unidades diferentes (Valladares *et al.*, 2000a), obtidos a partir da equação:

$$RDPI = \sum (d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$$

Onde:

$i$  – corresponde aos tratamentos (áreas);

$j$  – corresponde às repetições;

$n$  – corresponde ao número de distâncias;

$d_{ij \rightarrow i'j'}$  – corresponde à distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares, com  $i$  diferentes de  $i'$  e valor absoluto obtido pela diferença  $x_{i'j'} - x_{ij}$ . A distância relativa  $d_{ij \rightarrow i'j'}$  é definida como  $d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})$  para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de irradiância.

O índice de plasticidade fenotípica foi obtido em relação aos grupos de padrão de abundância. A partir dos valores médios de cada espécie, para cada atributo, foram obtidos os valores médios por grupo para comparação.

Embora a caracterização da plasticidade fenotípica, por definição, esteja diretamente associada à variabilidade de um único genótipo, no presente estudo será avaliada a nível de espécie. A plasticidade fenotípica será avaliada com base no genótipo dos diferentes indivíduos da população. Nesse sentido, os resultados obtidos através da avaliação do índice de plasticidade fenotípica da espécie levando em consideração a variabilidade genética da espécie, conforme utilizado na literatura (Dos Anjos et al., 2015; Vieira et al., 2015; Cerqueira et al., 2017).

#### 2.4.7. Análise de Integração Fenotípica

A integração fenotípica foi estimada no nível de grupo de abundância pelo percentual de significância das correlações ( $p \leq 0,05$ ; Correlação de Pearson). As correlações foram realizadas a partir de matrizes de correlação par a par entre os valores médios dos atributos por tratamento em cada espécie e o número total de correlações significativas foi obtido. O percentual de integração fenotípica (%IF) foi calculado a partir da relação entre o número total de correlações entre os atributos ( $N^{\circ}_{\text{Correlações Total}}$ ) e o número de

correlações significativas ( $N^{\circ}_{\text{Correlações Significativas}}$ ) entre três tratamentos de irradiância (30%, 50% e 100%) por espécie ( $\%IF = [(N^{\circ}_{\text{Correlações Significativas}} * 100) / N^{\circ}_{\text{Correlações Total}}]$ ) (Schlichting, 1989; Schlichting e Pigliucci, 1998). O %IF foi calculado por espécie com base no número de correlações significativas do conjunto total de atributos avaliados.

O índice de integração fenotípica (IIF) foi calculado por atributo para cada grupo de abundância de espécies. O IIF varia de 0 a 100% (ou de 0 a 1), onde 0 representa nenhuma integração e 100% (ou 1) representa integração máxima do sistema, permitindo comparações entre espécies e tratamentos (Godoy et al., 2012). Os dados foram obtidos pelo programa Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA).

#### **6.1.5.8 Análise estatística**

Os dados foram tratados com análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). O fator considerado foi o padrão de ocorrência das espécies. Os coeficientes de regressão e correlação foram calculados pelo programa Sigma Plot 11.0 software package (SPSS; Chicago, IL, USA).

A análise multivariada por componentes principais (PCA) foi realizada com o software Past, Versão 2.16 - Paleontological STatistics (Hammer *et al.*, 2001) para verificar a separação dos diferentes conjuntos amostrais em grupos a partir dos atributos avaliados, das variáveis ambientais e estruturais.

### **3. Resultados**

O levantamento florístico realizado nas áreas de estudo possibilitaram a escolha de vinte espécies, 7 nas áreas SbS e Sbl, e 6 na área SbEx. A subdivisão das espécies foi feita em dois grandes grupos em função da maior e menor abundância. As espécies de maior abundância representaram 19,27%, 67,19% e 74,87% do total de indivíduos nas áreas SbS, Sbl e SbEx, respectivamente; enquanto as espécies de menor abundância corresponderam a

2,18%, 11,42% e 25,37% do total de indivíduos nas áreas SbS, Sbl e SbEx, respectivamente (Tabela 2).

A avaliação da estrutura da comunidade revelou padrão em resposta ao gradiente de irradiância (Tabela 3). A riqueza e os índices de diversidade ( $H'$ ) e uniformidade ( $J$ ) indicam uma relação negativa em resposta ao aumento da irradiância (SbS > Sbl > SbEx). O índice de dominância ( $D$ ), no entanto, revela um padrão contrário, com os maiores valores sendo verificados na área de maior irradiância (SbS < Sbl < SbEx).

O aumento da irradiância favoreceu o ganho em crescimento ( $TCR_A$  e  $TCR_{DAS}$ ), sendo verificada uma correlação positiva ( $r^2 = 0,73$ ;  $p \leq 0,001$ ) com os maiores valores sendo observados para as espécies das áreas Sbl e SbEx, independente do grupo de ocorrência (maior e menor abundância) (Figura 2). O investimento em área foliar específica revelou correlação negativa em resposta ao gradiente de irradiância ( $r^2 = - 0,55$ ;  $p \leq 0,001$ ) (Figura 3). Os menores valores médios foram observados para as espécies na área SbEx, independente do grupo de ocorrência ( $p > 0,05$ ).

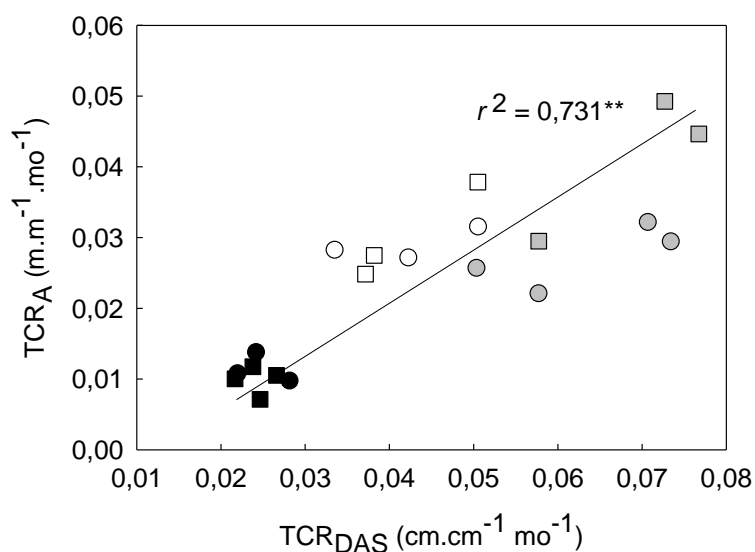


**Tabela 2.** Lista de espécies selecionadas com base nos dados fitossociológicos de abundância total e relativa das espécies selecionadas em 1000 m<sup>2</sup> nas áreas Sub-bosque Intermediário (Sbl) e Sub-bosque Exposto (SbEx) com base no levantamento florístico e na área Sub-bosque Sombreado (SbS) segundo Prieto *et al.* (2013). *Status* sucessional: tolerante a sombra (TS) e exigentes de luz (EL). Espécies destacadas em negrito: grupo de maior abundância e as demais: grupo de menor abundância.

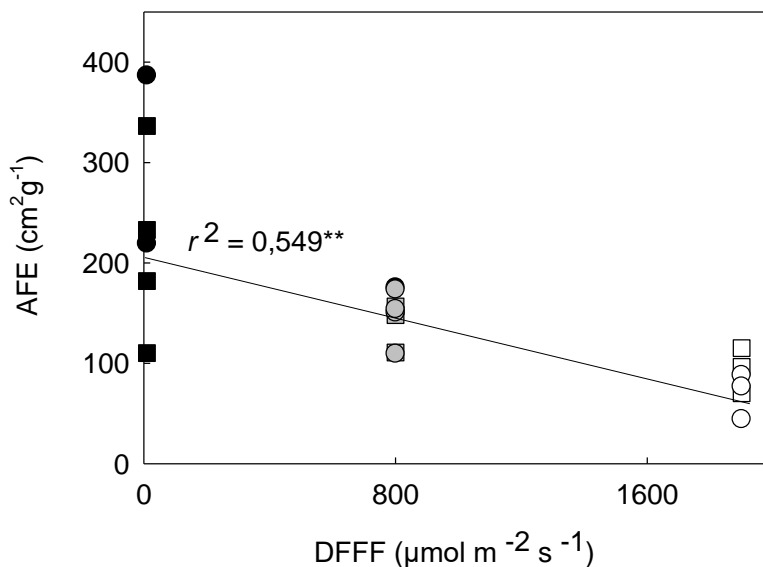
Área	Família	Espécie	<i>Status</i> sucessional	Abundância Total	Abundância Relativa
SbS	<b>Moraceae</b>	<b><i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. &amp; Endl.) Rusby</b>	<b>TS</b>	<b>17</b>	<b>6,18</b>
	<b>Euphorbiaceae</b>	<b><i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat</b>	<b>TS</b>	<b>13</b>	<b>4,73</b>
	<b>Rubiaceae</b>	<b><i>Bathysa mendoncae</i> K.Schum.</b>	<b>TS</b>	<b>12</b>	<b>4,36</b>
	<b>Rubiaceae</b>	<b><i>Psychotria schottiana</i> Müll. Arg.</b>	<b>-</b>	<b>11</b>	<b>4</b>
	Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	TS	2	0,73
	Euphorbiaceae	<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	EL	2	0,73
	Moraceae	<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	TS	2	0,73
Total de espécies da área				275	21,45
Sbl	<b>Siparunaceae</b>	<b><i>Siparuna guianensis</i> Aubl.</b>	<b>EL</b>	<b>210</b>	<b>27,89</b>
	<b>Annonaceae</b>	<b><i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.</b>	<b>EL</b>	<b>156</b>	<b>20,72</b>
	<b>Melastomataceae</b>	<b><i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.</b>	<b>EL</b>	<b>140</b>	<b>18,59</b>
	Meliaceae	<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	EL	45	5,98
	Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	EL	14	1,86
	Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	EL	15	1,99
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	EL	12	1,59
Total de espécies da área				753	78,62
SbEx	<b>Annonaceae</b>	<b><i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.</b>	<b>EL</b>	<b>428</b>	<b>43,02</b>
	<b>Siparunaceae</b>	<b><i>Siparuna guianensis</i> Aubl.</b>	<b>EL</b>	<b>165</b>	<b>16,58</b>
	<b>Malpighiaceae</b>	<b><i>Byrsonima sericea</i> DC.</b>	<b>EL</b>	<b>152</b>	<b>15,75</b>
	Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	EL	67	6,94
	Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	EL	92	9,25
	Melastomataceae	<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	EL	30	3,11
Total de espécies da área				995	95,69

**Tabela 3.** Riqueza, diversidade de Shannon (H'), uniformidade (J), dominância Berger-Parker (D) de espécies amostradas em um total de 0,1 ha por área: SbS – Sub-bosque Sombreado; Sbl – Sub-bosque Intermediário; SbEx – Sub-bosque Exposto) na ReBio União - RJ

Índices	SbS	Sbl	SbEx
Riqueza	124	47	18
H'	4,44	2,33	1,74
J	0,92	0,60	0,60
D	0,06	0,27	0,43



**Figura 2.** Regressão linear entre os valores médios da taxa de crescimento relativo (TCR) em altura ( $TCR_A$ ) ( $m.m^{-1}mo^{-1}$ ) e diâmetro a altura do solo ( $TCR_{DAS}$ ) ( $cm.cm^{-1}mo^{-1}$ ) monitoradas com o intervalo de 180 dias entre Maio/2015 e Novembro/2016 para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies de menor abundância) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União.  $**p \leq 0,001$ .



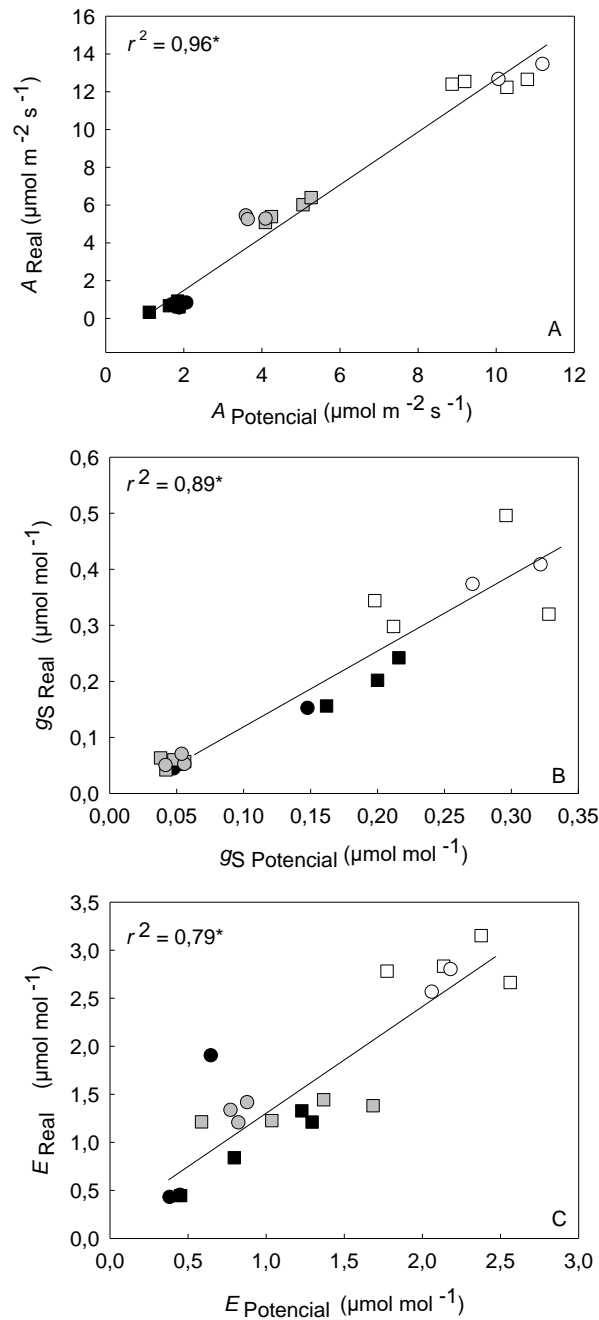
**Figura 3.** Regressão linear entre área foliar específica (AFE) ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para as espécies com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies de menor abundância) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos preto), SbI – Sub-bosque Intermediário (símbolos cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos branco) na ReBio União. **\*\*** $p \leq 0,001$ .

A correlação positiva entre os atributos de trocas gasosas real e potencial ( $A$ ,  $g_S$  e  $E$ ) indica favorecimento do desempenho fotossintético em resposta ao gradiente de irradiância ( $p \leq 0,05$ ) (Figura 4). Os valores médios de assimilação de  $\text{CO}_2$  (real e potencial) indicam maior captura de carbono nas áreas de maior irradiância (Figura 4A). Os valores médios de  $g_S$  e  $E$  também foram maiores para as espécies da área de maior irradiância (SbEx) (Figura 4B e C). Desempenho semelhante foi observado para a correlação entre os atributos  $A_{\text{máx}}$  e  $R_d$  (dados não apresentados), onde foi verificada correlação negativa significativa apenas para as espécies pertencentes à área SbEx ( $r^2 = -0,56$ ;  $p \leq 0,05$ ). No entanto, não foi verificada diferença significativa ( $p > 0,05$ ) na comparação do desempenho dos atributos fotossintéticos entre as espécies pertencentes aos diferentes grupos de abundância no SbEx.

As concentrações de pigmentos fotossintéticos, carbono e nitrogênio elementar apresentaram alterações em resposta às condições de irradiância (Tabela 4). A razão clorofilas totais:carotenóides e a concentração de N sofreram redução em resposta ao aumento da irradiância, enquanto foi observado aumento dos valores médios para carbono e para a razão C:N em resposta a maior irradiância (Tabela 4). No entanto, não foram verificadas diferenças destes parâmetros em relação aos grupos de ocorrência das espécies.

Correlação negativa entre  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foi observada em função da irradiância ( $r^2 = -0,39$ ;  $p \leq 0,05$ ) (Figura 5). De modo geral, os maiores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  foram observados para os indivíduos crescendo no local de maior irradiância (SbEx), independente do grupo de ocorrência. Maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foram encontrados em áreas com menor irradiância, também independente do grupo de ocorrência. A correlação positiva entre  $\delta^{13}\text{C}$  e  $A_{\text{Real}}$  ( $r^2 = 0,69$ ;  $p \leq 0,001$ ) evidencia a ação do filtro ambiental na menor discriminação do  $^{13}\text{C}$ , não sendo verificadas, porém, diferenças entre os grupos de ocorrência (Figura 6).

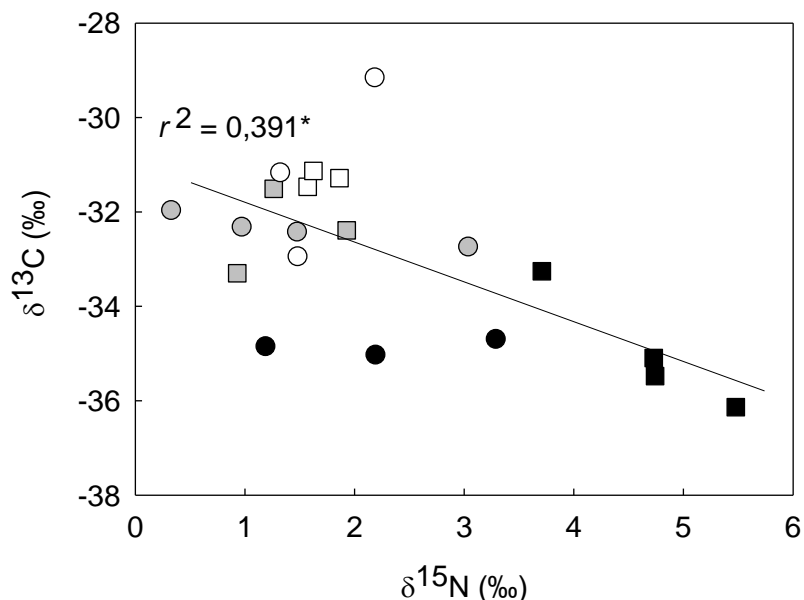
O desempenho dos atributos em relação à variação da irradiância foi avaliado pelo índice de plasticidade agrupado em função dos grupos de ocorrência com base nas distâncias fenotípicas sumarizadas pela distância relativa (Tabela 5). O índice varia de 0 a 1 e os maiores valores foram associados aos atributos fotossintéticos ( $A_{\text{máx}}$ ,  $P_{\text{Sat}}$ ,  $A_{\text{Real}}$ ,  $gS_{\text{Real}}$ ,  $E_{\text{Real}}$ ), bioquímicos (Clorofila *a* e *b*, Clorofilas totais, Carotenóides e  $\delta^{15}\text{N}$ ) e morfológicos (AFE). A avaliação dos índices de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) entre as espécies nas diferentes áreas revelou similaridade entre os grupos de ocorrência (Tabela 5).



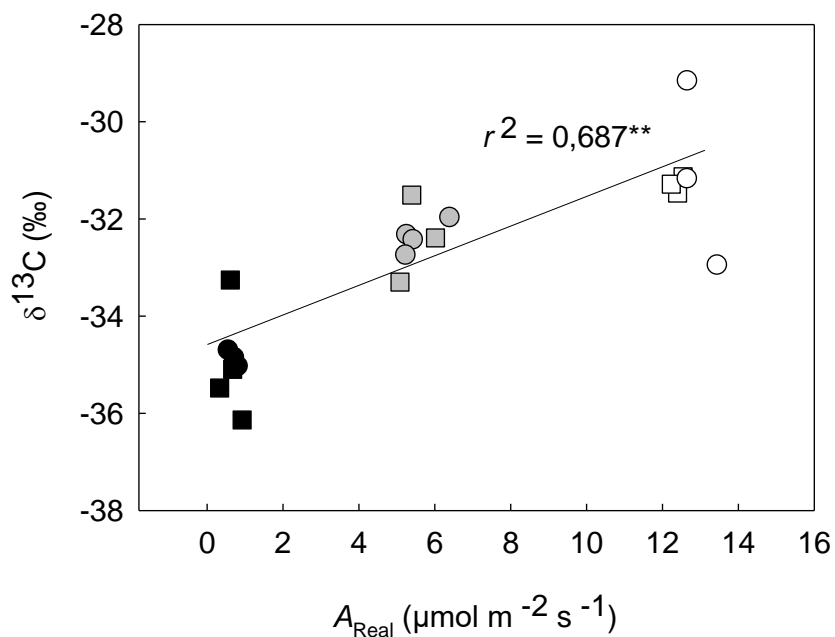
**Figura 4.** Regressão linear entre os parâmetros de trocas gasosas nas condições reais e potenciais de disponibilidade de irradiância: A - Assimilação real ( $A_{\text{Real}}$ ) e potencial ( $A_{\text{Potencial}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), B - Condutância estomática real ( $gs_{\text{real}}$ ) e potencial ( $gs_{\text{Potencial}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e C - Transpiração real ( $E_{\text{Real}}$ ) e potencial ( $E_{\text{Potencial}}$ ) para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado - espécies de maior abundância e círculo - espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS - Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl - Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx - Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União. \* $p \leq 0,05$ .

**Tabela 4.** Valores médios  $\pm$  desvio padrão para os atributos: clorofila *a* (Clo *a* – nmol cm<sup>-2</sup>), clorofila *b* (Clo *b* - nmol cm<sup>-2</sup>), razão clorofila total/carotenóides (Clo<sub>Total</sub>/Caro), percentual de nitrogênio elementar (N%) e carbono (C%) e razão carbono/nitrogênio (C:N) para as espécies estudadas e média  $\pm$  desvio padrão para as espécies mais e menos abundantes nas áreas: SbS – Sub-bosque Sombreado, Sbl – Sub-bosque Intermediário e SbEx – Sub-bosque Exposto. Letras maiúsculas comparam as médias do mesmo grupo de abundância entre áreas; ( $p \leq 0,05$ ). Letras minúsculas comparam as médias dos grupos de ocorrência dentro da mesma área ( $p \leq 0,05$ ).

Área	Abundância	Espécie	Clo <i>a</i>	Clo <i>b</i>	Clo <sub>Total</sub> /Caro	N (%)	C (%)	C:N						
SbS	Maior	<i>Helicostylis tomentosa</i>	34,81 $\pm$ 1,35	12,96 $\pm$ 1,31	5,30 $\pm$ 0,04	3,70 $\pm$ 1,35	41,51 $\pm$ 15,83	13,18 $\pm$ 4,58						
		<i>Senefeldera verticillata</i>	57,24 $\pm$ 2,17	27,43 $\pm$ 0,94	4,30 $\pm$ 0,03	2,94 $\pm$ 0,67	42,95 $\pm$ 2,57	17,72 $\pm$ 3,20						
		<i>Bathysa mendoncae</i>	26,23 $\pm$ 1,34	13,95 $\pm$ 1,11	4,60 $\pm$ 0,07	3,02 $\pm$ 0,11	42,39 $\pm$ 0,12	16,40 $\pm$ 0,58						
		<i>Psychotria schottiana</i>	23,80 $\pm$ 2,89	12,66 $\pm$ 1,27	13,95 $\pm$ 0,07	2,89 $\pm$ 0,24	38,43 $\pm$ 0,51	15,62 $\pm$ 1,28						
		<b>Média</b>	<b>35,52 <math>\pm</math> 15,23</b>	<b>ABa</b>	<b>16,75 <math>\pm</math> 7,14</b>	<b>ABa</b>	<b>7,04 <math>\pm</math> 4,63</b>	<b>Aa</b>	<b>3,14 <math>\pm</math> 0,38</b>	<b>Aa</b>	<b>41,32 <math>\pm</math> 2,02</b>	<b>Aa</b>	<b>15,73 <math>\pm</math> 1,91</b>	<b>Ca</b>
	Menor	<i>Virola bicuhyba</i>	25,16 $\pm$ 15,22	11,58 $\pm$ 0,99	18,20 $\pm$ 0,06	2,13 $\pm$ 0,17	43,42 $\pm$ 0,49	23,93 $\pm$ 1,93						
		<i>Mabea fistulifera</i>	23,57 $\pm$ 5,32	11,09 $\pm$ 1,91	8,17 $\pm$ 0,06	2,31 $\pm$ 0,09	44,08 $\pm$ 0,16	22,30 $\pm$ 0,90						
		<i>Brosimum glaziovii</i>	28,36 $\pm$ 5,71	12,32 $\pm$ 1,53	19,20 $\pm$ 0,05	3,11 $\pm$ 0,46	40,43 $\pm$ 2,76	15,45 $\pm$ 2,18						
		<b>Média</b>	<b>28,15 <math>\pm</math> 5,30</b>	<b>Aa</b>	<b>12,94 <math>\pm</math> 0,62</b>	<b>Ab</b>	<b>13,15 <math>\pm</math> 6,10</b>	<b>Aa</b>	<b>2,67 <math>\pm</math> 0,52</b>	<b>Aa</b>	<b>42,31 <math>\pm</math> 1,95</b>	<b>Aa</b>	<b>19,35 <math>\pm</math> 4,50</b>	<b>Aa</b>
		Sbl	Maior	<i>Siparuna guianensis</i>	38,20 $\pm$ 2,34	16,18 $\pm$ 0,70	4,28 $\pm$ 0,03	2,46 $\pm$ 0,10	41,36 $\pm$ 0,92	19,68 $\pm$ 0,72				
<i>Xylopia sericeae</i>	32,54 $\pm$ 6,16			14,52 $\pm$ 0,84	3,93 $\pm$ 0,05	1,74 $\pm$ 0,11	43,71 $\pm$ 0,62	29,34 $\pm$ 1,60						
<i>Miconia prasina</i>	37,49 $\pm$ 4,71			19,23 $\pm$ 1,08	4,08 $\pm$ 0,04	1,90 $\pm$ 0,47	39,42 $\pm$ 7,18	24,55 $\pm$ 1,59						
<b>Média</b>	<b>34,10 <math>\pm</math> 4,69</b>			<b>Aa</b>	<b>15,72 <math>\pm</math> 2,39</b>	<b>Aa</b>	<b>6,36 <math>\pm</math> 0,18</b>	<b>Aa</b>	<b>2,19 <math>\pm</math> 0,37</b>	<b>Ba</b>	<b>41,70 <math>\pm</math> 2,15</b>	<b>Aa</b>	<b>23,23 <math>\pm</math> 4,83</b>	<b>Ba</b>
<i>Guarea guidonea</i>	29,95 $\pm$ 2,70			10,10 $\pm$ 0,85	4,39 $\pm$ 0,03	2,59 $\pm$ 0,13	43,80 $\pm$ 0,37	19,77 $\pm$ 1,09						
Menor	<i>Myrsine coreacea</i>		43,61 $\pm$ 3,15	19,39 $\pm$ 0,62	4,13 $\pm$ 0,04	2,30 $\pm$ 0,16	45,21 $\pm$ 1,27	23,06 $\pm$ 1,54						
	<i>Pera glabrata</i>		27,99 $\pm$ 5,77	11,49 $\pm$ 1,27	3,84 $\pm$ 0,03	2,18 $\pm$ 0,10	43,40 $\pm$ 0,61	23,25 $\pm$ 1,10						
	<i>Byrsonima sericeae</i>		32,83 $\pm$ 6,95	15,12 $\pm$ 1,45	2,73 $\pm$ 0,07	1,73 $\pm$ 0,29	46,31 $\pm$ 3,92	31,87 $\pm$ 3,69						
	<b>Média</b>		<b>33,59 <math>\pm</math> 6,97</b>	<b>Aa</b>	<b>14,03 <math>\pm</math> 4,15</b>	<b>Aa</b>	<b>3,77 <math>\pm</math> 0,73</b>	<b>Bb</b>	<b>2,20 <math>\pm</math> 0,36</b>	<b>Aa</b>	<b>44,68 <math>\pm</math> 1,33</b>	<b>Aa</b>	<b>24,49 <math>\pm</math> 5,18</b>	<b>Aa</b>
	SbEX		Maior	<i>Xylopia sericea</i>	14,41 $\pm$ 6,56	5,18 $\pm$ 0,83	3,17 $\pm$ 0,03	1,70 $\pm$ 0,10	44,01 $\pm$ 0,86	30,25 $\pm$ 1,97				
<i>Siparuna guianensis</i>		15,74 $\pm$ 8,88		7,04 $\pm$ 0,72	3,67 $\pm$ 0,02	2,13 $\pm$ 0,11	42,36 $\pm$ 1,11	23,25 $\pm$ 1,33						
<i>Byrsonima sericea</i>		20,84 $\pm$ 10,49		7,73 $\pm$ 0,92	3,30 $\pm$ 0,04	1,36 $\pm$ 0,12	46,66 $\pm$ 1,48	40,24 $\pm$ 2,49						
<b>Média</b>		<b>21,15 <math>\pm</math> 8,75</b>		<b>Ba</b>	<b>8,49 <math>\pm</math> 1,32</b>	<b>Ba</b>	<b>3,48 <math>\pm</math> 0,26</b>	<b>Ba</b>	<b>1,85 <math>\pm</math> 0,39</b>	<b>Ca</b>	<b>44,43 <math>\pm</math> 2,17</b>	<b>Aa</b>	<b>29,56 <math>\pm</math> 8,54</b>	<b>Aa</b>
<i>Miconia prasina</i>		34,88 $\pm$ 3,46		17,66 $\pm$ 1,14	4,18 $\pm$ 0,30	1,31 $\pm$ 0,09	43,85 $\pm$ 1,13	39,23 $\pm$ 2,30						
Menor		<i>Myrsine coreacea</i>	13,83 $\pm$ 8,20	5,97 $\pm$ 0,93	3,67 $\pm$ 0,35	1,73 $\pm$ 0,14	45,42 $\pm$ 0,98	30,80 $\pm$ 2,11						
		<i>Miconia cinnamifolia</i>	14,68 $\pm$ 8,81	7,45 $\pm$ 1,64	4,23 $\pm$ 0,53	1,46 $\pm$ 0,11	40,58 $\pm$ 1,24	32,68 $\pm$ 2,59						
		<b>Média</b>	<b>21,13 <math>\pm</math> 11,91</b>	<b>Aa</b>	<b>9,89 <math>\pm</math> 6,36</b>	<b>Aa</b>	<b>3,89 <math>\pm</math> 0,31</b>	<b>Ba</b>	<b>1,59 <math>\pm</math> 0,21</b>	<b>Ba</b>	<b>43,57 <math>\pm</math> 2,47</b>	<b>Aa</b>	<b>33,07 <math>\pm</math> 4,43</b>	<b>Aa</b>



**Figura 5.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ , ‰) foliar para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União. \* Indica  $p \leq 0,05$ .



**Figura 6.** Regressão linear entre a composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) e assimilação real ( $A_{\text{Real}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies menos abundantes) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União. \*\* Indica  $p \leq 0,001$ .

**Tabela 5.** Índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) (Valladares et al., 2006) dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real ( $gS_{Real}$ ), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.

Atributos	Padrão de ocorrência	
	Maior Abundância	Menor Abundância
A	0,16	0,12
DAS	0,23	0,28
AFE	0,27	0,37
$A_{m\acute{a}x}$	0,34	0,33
$P_{Sat}$	0,46	0,46
$R_d$	0,12	0,27
$A_{Real}$	0,67	0,68
$gS_{Real}$	0,49	0,53
$E_{Real}$	0,34	0,52
Clo <i>a</i>	0,29	0,23
Clo <i>b</i>	0,33	0,24
Caro	0,24	0,31
Clo <sub>Total</sub>	0,30	0,23
$\delta^{13}C$	0,04	0,05
$\delta^{15}N$	0,38	0,33
C	0,03	0,01
N	0,20	0,18
C:N	0,21	0,17



O percentual de integração fenotípica (% IF) foi estimado por espécie com base no número de correlações significativas (Correlação de Pearson;  $p \leq 0,05$ ) e agrupado com base no padrão de ocorrência das espécies (Tabela 7). Os valores observados para o %IF em ambos os grupos foram entorno de 65% e não diferem estatisticamente ( $p \geq 0,005$ ) (Tabela 7). A regressão linear entre plasticidade fenotípica (RDPI) e a integração fenotípica (IF) foi negativamente correlacionada para ambos os grupos de ocorrência (Figura 7).

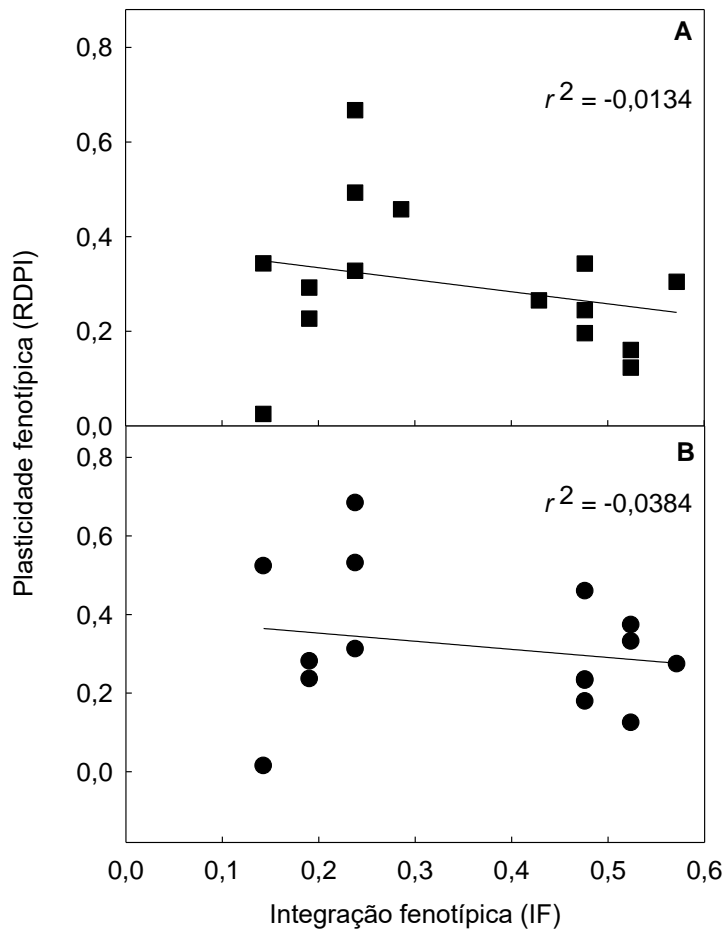
**Tabela 6.** Percentual de integração fenotípica (%IF) dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Os parâmetros avaliados para este cálculo foram altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real ( $gS_{Real}$ ), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), carotenóides (*Caro*), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.

	Grupos de ocorrência	
	Maior abundância	Menor Abundância
%IF	64,80%	67,50%

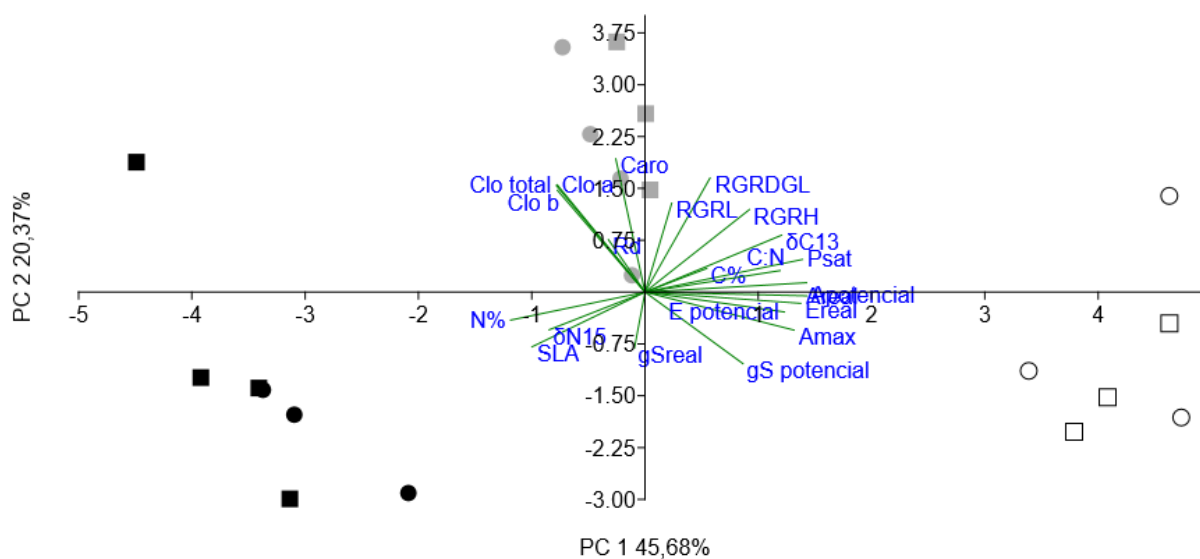
A análise multivariada por componentes principais (PCA) foi realizada no intuito de comparar as estratégias vegetais em relação aos grupos de ocorrência em função do gradiente de irradiância e relacionou às espécies e os diferentes conjuntos de atributos (Figura 7). A PCA explicou 65,99% da variância total do conjunto de dados, 47,72% no primeiro componente principal (PC1) e 18,27% no segundo (PC2). A PC1 foi coordenada pela capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ,  $P_{Sat}$ ,  $A_{Real}$  e  $A_{Potencial}$ ). Na PC2 a distribuição das espécies foi diretamente influenciada pela capacidade de crescimento ( $TCR_{NF}$  e  $TCR_{DAS}$ ) e ajustes bioquímicos (Clo *a*, Clo *b*, *Caro*, C:N) (Figura 8).

Uma segunda PCA foi realizada relacionando as áreas às variáveis estruturais e microclimáticas no intuito de comparar a relação do filtro ambiental

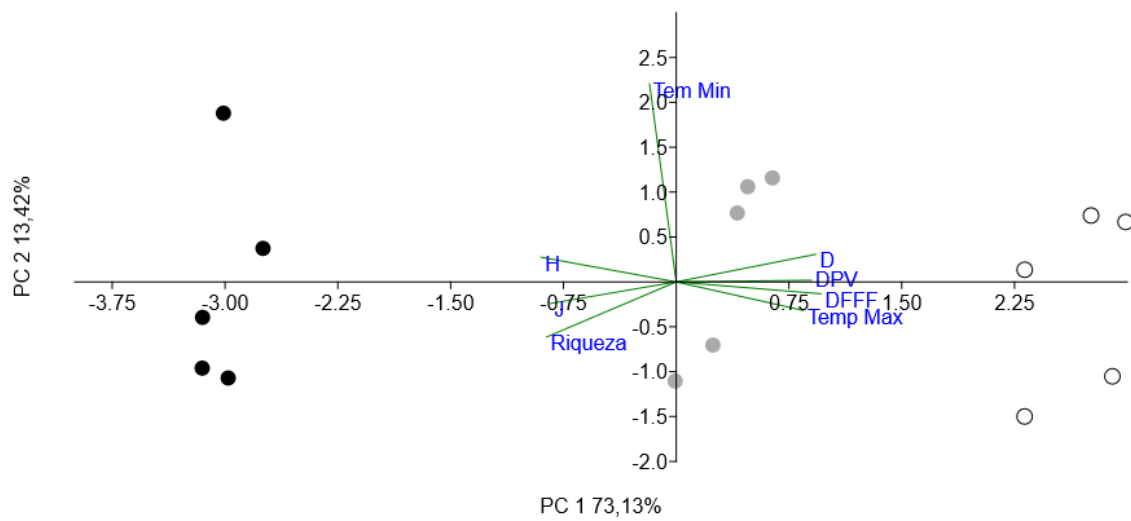
(Figura 8). Na Figura 9, a PCA explicou 86,55% da variância total, 73,13% no PC1 e 13,42% no PC2. A PC1 foi direcionada pelas variáveis diretamente relacionadas às condições extremas entre os ambientes (DFFF, riqueza, H' e D) e a PC 2 pela variável ambiental de temperatura (°C) diretamente associada à ação do filtro ambiental.



**Figura 7.** Regressão linear entre plasticidade fenotípica estimada pelo índice de plasticidade de distâncias relativas (RDPI) e a integração fenotípica (IF) estimada pelo número de correlações significativas entre características funcionalmente correlacionadas com base no padrão de ocorrência (A; quadrado – espécies de maior abundância e B; círculo – espécies menos abundantes) em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Cada ponto na análise de regressão representa um atributo (Tabelas de correlação no material suplementar). \*indica  $p \geq 0,05$ .



**Figura 8.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram considerados os atributos: taxa de crescimento relativo em altura (TCRA), diâmetro a altura do solo (TCRDAS) e número de folhas (TRCNF), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{máx}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real ( $gS_{Real}$ ), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila *a* (Clo *a*), clorofila *b* (Clo *b*), carotenóides (*Caro*), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), carbono elementar ( $C\%$ ), nitrogênio elementar ( $N\%$ ) e razão C:N para as espécies estudadas com base no padrão de ocorrência (quadrado – espécies de maior abundância e círculo – espécies de menor abundância) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União.



**Figura 9.** Espaço de ordenação gerado pela análise dos componentes principais (PCA). Foram consideradas as variáveis ambientais (temperatura déficit de pressão de vapor e irradiância) e estruturais (Riqueza, diversidade de Shannon (H'), uniformidade (J), dominância Berger-Parker (D)) nas áreas de estudo: SbS – Sub-bosque Sombreado (símbolos em preto), Sbl – Sub-bosque Intermediário (símbolos em cinza) e SbEx – Sub-bosque Exposto (símbolos em branco) na ReBio União.

## 4. Discussão

### 1. O filtro ambiental promove similaridade estrutural e funcional local

Os resultados demonstram redução da diversidade em resposta ao aumento de irradiância e grau de perturbação e apontam o filtro ambiental como agente modulador da composição estrutural e funcional do sub-bosque. As diferenças verificadas em resposta à variação das condições ambientais foram evidenciadas pela análise multivariada por componentes principais (PCA) relacionando os componentes da paisagem (composição e distribuição das espécies e microclima) e o conjunto de atributos funcionais. A PCA revela que a irradiância esteve associada à distribuição quantitativa (riqueza e diversidade) e qualitativa (*status* sucessional) das espécies e sugere uma relação inversa entre o aumento no gradiente de irradiância e o avanço do processo de regeneração. A regeneração e, o conseqüente desenvolvimento do sub-bosque, compreende o aumento progressivo da complexidade da comunidade e é proporcional ao número de espécies e relações estabelecidas entre as mesmas (Kageyama *et al.* 1989; Rondon-Neto *et al.* 2000).

A redução da diversidade e o aumento da dominância de espécies ao longo do gradiente de irradiância, assim como o predomínio de espécies de estágios iniciais de sucessão nos Sbl e SbEx mostram que, apesar do processo de regeneração desta floresta estar ainda em fase inicial, é possível verificar diferenças entre as áreas regenerantes. A regeneração do sub-bosque é diretamente influenciada pela magnitude da perturbação, de modo que as diferenças estruturais observadas entre nas áreas Sbl e SbEx poderiam ser atribuídas à intensidade da perturbação causada pelo tipo de manejo implementado (anelamento e corte raso, respectivamente) e ao histórico das áreas. A área Sbl é vizinha a floresta secundária, facilitando a chegada de propágulos por dispersores e pelo vento. Além disto, a perturbação causada nesta área pelo manejo por anelamento dos eucaliptos foi menos impactante do que o manejo por corte raso ocorrido no SbEx. Enquanto em Sbl a perturbação oriunda do manejo ocorreu de forma lenta e gradual com a caída dos galhos secos após o anelamento dos eucaliptos, no SbEx o corte raso do eucaliptal promoveu redução drástica e instantânea da cobertura do dossel,

formado principalmente por eucaliptus. Avaliações anteriores do desempenho de espécies nativas em sub-bosque regenerante na ReBio União revelam a susceptibilidade do sub-bosque exposto à alterações abruptas no dossel e ressaltam o risco de redução da diversidade alfa, uma vez que as condições ambientais após a perturbação foram consideradas desfavoráveis para o estabelecimento de novas espécies (Teixeira et al., 2015).

A irradiância atuou como filtro ambiental e promoveu similaridade funcional local em função da ação direta na seleção de atributos. O conjunto de atributos convergentes e divergentes exhibe padrões distintos ao longo de gradientes ambientais e em função do histórico de perturbação (intensidade e frequência) (Valladares et al. 2008; Ding et al. 2011) que tendem a promover alterações na ocorrência dos atributos (abundância e frequência) (Pausas, 1999; Muller et al. 2006; Chazdon et al. 2010). Tais alterações direcionam a formação de grupos funcionais distintos que são caracterizados pelas semelhanças nas respostas às condições ambientais com base no compartilhamento de um dado atributo, ou um valor específico do mesmo (Noble e Gitay 1996; Diaz e Cabido 1997).

No presente estudo foi verificada a formação de grupos funcionais relacionando o *status* sucessional e o padrão de abundância das espécies em função da seleção de atributos funcionais em resposta ao filtro ambiental e às características intrínsecas das espécies. Os resultados sugerem que as comunidades sejam estruturadas a partir da ação de filtros ambientais e interações bióticas (intra e interespecíficas) (McGill et al. 2006; Ackerly e Cornwell 2007; Duarte et al. 2010; Garbin et al. 2012).

## *2. O padrão de abundância está associado à maior amplitude de resposta como resultado da fotoplasticidade*

Os grupos funcionais de abundância, maior e menor, apresentaram similaridade fenotípica relacionada ao compartilhamento de estratégias aclimatativas como resultado direto do filtro ambiental local (Keddy, 1992). A fotoplasticidade revela respostas diferenciadas ao longo do gradiente de irradiância e sugerem similaridade de atributos nas comunidades (Dos Anjos et al., 2015; Vieira et al., 2015; Cerqueira et al., 2017) . O desempenho das

espécies do grupo funcional de maior abundância, no entanto, sugere maior amplitude de resposta associada às características intrínsecas das espécies que poderiam estar relacionadas às outras características ecológicas não analisadas no presente estudo, como a capacidade reprodutiva, permitindo que essas espécies garantam a manutenção positiva da taxa de crescimento populacional.

A amplitude de resposta foi estimada com base nos ajustes fotoaclimatativos dos atributos funcionais relacionando o índice de plasticidade, o padrão de abundância e o desempenho ecológico, definido neste trabalho como resultado da interação do indivíduo e/ou espécie com o hábitat. Os atributos estão relacionados aos ajustes de plasticidade na expressão do fenótipo (Violle *et al.*, 2007, 2009) e influenciam diretamente a amplitude de resposta das espécies. Os ajustes de plasticidade são responsáveis por estabelecer os limites entre as preferências e tolerâncias (Valladares e Niinemets, 2008) e estão associados a custos que podem afetar o desempenho das espécies (*fitness*) (Auld *et al.*, 2010).

O desempenho dos grupos de ocorrência (maior e menor abundância) ao longo do gradiente de irradiância estaria relacionado à atuação integrada do fenótipo expresso. Ambos os grupos apresentaram percentual de integração fenotípica (% IF) superior a 60%, o que caracteriza elevada integração e coordenação dos ajustes de plasticidade. Maiores valores de integração estão associados ao aumento na probabilidade de sobrevivência em função da redução dos custos associados a investimento em atributos não-adaptativos ou de alto custo metabólico (van Kleunen e Fischer, 2005; Poot e Lambers, 2008). A regressão entre o investimento em ajustes de plasticidade e integração fenotípica revelaram uma relação negativa, sugerindo que os processos atuam como vias alternativas de resposta (Gianoli e Palácio-López, 2009).

O sucesso das espécies pertencentes ao grupo de maior abundância de cada área seria resultado da eficiência de ajustes de plasticidade integrados relacionados ao padrão de alocação em atributos que caracterizariam essas espécies como melhores competidores na utilização dos recursos disponíveis nas áreas de ocorrência (Wright *et al.*, 2004).

### 3. A capacidade fotossintética foi direcionada pela alocação de recursos em resposta ao filtro ambiental

Os resultados sugerem a alocação preferencial de recursos em estruturas que maximizam a eficiência do aparato fotossintético e/ou proteção contra danos (Westboy et al., 2002; Wright et al., 2004; Portes et al., 2010; Lage-Pinto et al., 2012; Teixeira et al., 2015; Vieira et al., 2015). A distribuição das espécies ao longo do gradiente de irradiância, assim como o agrupamento funcional em relação ao *status* sucessional das espécies (Whitmore, 1988), corroboraram a capacidade de utilização da irradiância, indicada pelos valores médios de  $P_{\text{Sat}}$  (Bazzaz e Pickett, 1980; Portes et al., 2010). A eficiência na utilização da irradiância foi verificada com base na capacidade de assimilação de  $\text{CO}_2$  atmosférico e estratégias na alocação de recursos. O atributo  $A_{\text{Real}}$  caracterizou o ganho real de carbono sob condições naturais de irradiância incidente. O desempenho observado sugere favorecimento da aquisição de  $\text{CO}_2$  em função do aumento no gradiente de irradiância e corrobora o maior ganho em crescimento ( $\text{TCR}_A$  e  $\text{TCR}_{\text{DAS}}$ ) observado para as espécies expostas à maior irradiância (SbR e SbEx). Os atributos  $A_{\text{Máx}}$  e  $A_{\text{Pot}}$  que indicam a capacidade máxima do aparato fotossintético sob irradiância saturante apresentaram desempenho semelhante e evidenciaram a influência do filtro ambiental no desempenho das espécies, sugerindo que a irradiância seja o fator limitante na aquisição de carbono nestas áreas. Resultados similares foram observados também na ReBio União para a espécie *Siparuna guianensis* (Vieira et al., 2015) e para outras espécies crescendo em sub-bosques regenerantes (Vitória et al., 2016, Lage-Pinto et al. 2012, Silva et al., 2010). A irradiância é o principal recurso limitante para o desenvolvimento vegetal na ausência de limitação de recursos no solo, como disponibilidade nutricional e e/ou hídrica (Grime, 1979; Chazdon, 1988; Tilman, 1988). Entretanto, as condições climáticas desta floresta favorecem a oferta destes recursos, mesmo que com variações sazonais. Assim, em situações de regeneração pós-manejo florestal, a irradiância parece ser o principal fator modulador da recomposição vegetal.

Os valores médios de  $R_d$  das espécies variaram entre -0,8 e -0,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , independente da área (dados não apresentados) e sugerem que as



espécies expostas à baixa irradiância estariam investindo menos em crescimento em detrimento do uso de recursos na manutenção das estruturas com intuito de manter ou maximizar a utilização dos recursos disponíveis (Violle et al., 2007; Wright et al., 2004).

As alterações na proporção de clorofilas, evidenciadas pelo índice de plasticidade, sugerem ajuste em resposta ao gradiente de irradiância (Murchie e Horton, 1998; Walters, 2005; Lichtenthaler, 2007). Os menores valores associados ao aumento da irradiância podem estar associados ao processo de fotoxidação (Hendry e Price, 1993; Araújo e Deminicis, 2009; Vieira et al. 2015) ou a redução da síntese de clorofilas (Larcher, 2000; Alvarenga et al., 2003; Lichtenthaler et al., 2007). O aumento na concentração de carotenóides em relação ao aumento da irradiância sugere que a manutenção da assimilação de carbono nas áreas de maior irradiância estaria relacionada à utilização dessa via fotoprotetora. Os carotenóides atuam como pigmentos acessórios na absorção de energia luminosa, agem como fotoprotetores, agentes antioxidantes e dissipadores do excesso de energia (Demmig-Adams et al., 1990; Demmig-Adams et al., 1996; Merzlyak e Solovchenko, 2002).

O atributo AFE demonstrou correlação negativa com o aumento da irradiância. A maior AFE observada na área de floresta secundária (área mais sombreada) compreende uma fotoaclimatação para aumento da área de captura da irradiância disponível em locais de baixa irradiância (Markesteyn et al. 2007; Valladares e Niinemets, 2008; Carlucci et al. 2012; Rossatto et al., 2013; Vitória et al., 2016) no intuito de compensar os baixos valores de assimilação fotossintética (Mulkey e Wright 1996; Valladares et al. 1997). Por outro lado, a redução de AFE em áreas de maior irradiância caracteriza um mecanismo para evitar a captação de irradiância em excesso, relacionado ao controle de temperatura foliar e redução da transpiração (Givnish, 1987; Dalling et al. 1999; Valladares e Niinemets 2008).

Os atributos de trocas gasosas real e potencial apresentaram aumento progressivo em resposta ao gradiente crescente de irradiância, o que também estaria relacionado à interação com os outros fatores ambientais, como o DPV (Costa e Marenco, 2007; Lage-Pinto et al., 2012). O aumento na irradiância, no entanto, estimula a abertura estomática e promove aumento da taxa de

transpiração sob condições de DPV elevado (Hsiao, 1973; Marengo et al., 2006). A redução nos valores de  $g_s$  para as espécies da comunidade Sbl levou a redução da perda de água foliar por transpiração, mas não interferiu no crescimento, uma vez que esta redução não afetou o ganho de carbono. A redução de  $g_s$  e  $E$  resulta em maior eficiência no uso da água ( $EIUA$ ) e sugerem capacidade de resposta à variações ambientais (Silva et al., 2010; Lage-Pinto et al., 2012; Vieira et al., 2012). A capacidade de ajuste e o controle da abertura estomática estariam relacionados à manutenção do metabolismo fotossintético (Ribeiro et al., 2005, Vieira et al., 2015; Vitória et al., 2016).

A correlação positiva entre  $A_{Real}$  e  $\delta^{13}C$  ao longo do gradiente de irradiância sugere influência do filtro ambiental na capacidade de assimilação e na discriminação do carbono assimilado (Martinelli et al. 2009; Vitória et al., 2016). Os resultados estariam relacionados a processos enzimáticos (Farquhar et al. 1982) como a afinidade da Ribulose 1,5 – bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) que incorpora mais  $^{12}C$  do que  $^{13}C$ . O aumento da irradiância ao longo do gradiente associado às variáveis ambientais de temperatura e DPV foi associado ao fechamento estomático (menores valores de  $g_s$ ) como estratégia de restrição a perda de água por trocas gasosas. Tais condições promovem menor discriminação ao  $^{13}C$  em relação ao  $^{12}C$  sendo verificada alteração da razão isotópica foliar (Farquhar et al. 1982; Martinelli et al. 2009; Vitoria et al. 2016).

A menor  $\delta^{15}N$  em áreas de maior irradiância pode ser devida a menor ciclagem de nutrientes nestas áreas (Teixeira, M.C., 2017). Menores valores de  $\delta^{15}N$  tem sido relacionados à baixa disponibilidade de N no ambiente (Bai et al. 2009, Högberg 1997, Martinelli et al. 1999), corroborando os valores de N elementar e razão C:N observados no presente estudo. Apesar do maior aporte de serapilheira proveniente dos eucaliptos manejados nestas áreas, as condições microclimáticas no Sbl e SbEx são menos favoráveis a ação de microorganismos decompositores para a incorporação do N contido nesta serapilheira no solo para posterior absorção pelas plantas quando em comparação com a área de floresta secundária, onde maior  $\delta^{15}N$  foi verificado.

## **5. Conclusão**

O irradiância e o grau de perturbação atuaram como filtros ambientais em relação à distribuição das espécies e promoveram similaridade fenotípica local como resultado do compartilhamento de estratégias fotoaclimatativas. A coexistência das espécies foi relacionada à amplitude de resposta e se apresentou como elemento fundamental na manutenção da diversidade. Assim, concluímos que as espécies de maior abundância apresentam maior amplitude de resposta como resultado da fotoplasticidade, apesar deste não ser o único fator a modular a abundância das espécies.

## 6. Referência bibliográficas

- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, v.13, p.115-155, 1965.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, v.12, p. 693–715, 2009.
- CHASE, J.M, LEIBOLD, M. A. 2003. Ecological niches –Linking classical and contemporary approaches. Chicago: The University of Chicago Press.
- CHAZDON R.L., PEARCY R.W., LEE D.W. *et al.*: Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments. – In: Mulkey S.S., Chazdon R.L., Smith A.P. (ed.): *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Pp. 5-55. Chapman and Hall, New York 1996.
- CHAZDON, R., FINEGAN, B., CAPERS, R.S., SALGADO-NEGRET, B., CASANOVES, F., BOUKILI, V., ET AL. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42, 31–40.
- CORNELISSEN, J.H.C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DIAZ, S., BUCHMANN, N., GRUVICH, D.E., REICH, P.B., STREEGE, H., MORGAN, H.D., VAN DER HEIJDEN, M.G.A., PAUSAS, J.G., POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- CORNELISSEN, J.H.C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D.E., REICH, P.B., STEEGE, H.T., MORGAN, H.D., HEIJDEN, M.G. A. V.D., PAUSAS, J.G. & POORTER, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R.; CORNELISSEN, J.H.C.; BARDGETT, R.D.; BERG, M.P.; CIPRIOTTI, P.; FELD, C.K.; HERING, D.; SILVA, P.M.; POTTS, S.G.; SANDIN, L.; SOUSA, J.P.; STORKEY, J.; WARDLE, D.A. & HARRISON, P.A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893.

- DIAZ, S. & CABIDO, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463–474.
- DING, Y., ZANG, R., LETCHER, S.G., LIU, S. & HE, F. 2011. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, no
- FIELD, C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 343-358.
- GRIME, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. The multivariate niche. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415-421.
- JOHN J. WIENS, DAVID D. ACKERLY, ANDREW P. ALLEN, BRIAN L. ANACKER, LAUREN B. BUCKLEY, HOWARD V. CORNELL, ELLEN I. DAMSCHEN, T. JONATHAN DAVIES, JOHN-ARVID GRYTNES, SUSAN P. HARRISON, BRADFORD A. HAWKINS, ROBERT D. HOLT, CHRISTY M. MCCAIN AND PATRICK R. STEPHENS. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, (2010) 13: 1310–1324.
- KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v. 3, n.2, p.157-164, 1992.
- LAGE-PINTO F., BERNINI E, OLIVEIRA J.G. *et al.*: Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understorey of eucalyptus plantation. – *Braz. J. Plant Physiol.*24: 95-106, 2012.
- LAVOREL, S., GARNIER, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- LEBRIJA-TREJO, E., PEREZ-GARCIA, E.A., MEAVE, J.A., BONGERS, F., POORTER, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2) pp. 386-398.

- LINS, B. L. A.; NASCIMENTO, M.T. Phenology of *Paratecoma peroba* (Bignoniaceae) in a seasonal semideciduous forest of Northeastern Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia* 61(3): 559-568. 2010.
- LUSK, C. H., D. S. FALSTER, C. K. JARA-VERGARA, M. JIMÉNEZ-CASTILLO, AND A. SALDAÑA-MENDOZA. 2008. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology* 22:454–459.
- MCGILL, B. J., B. J. ENQUIST, E. WEIHER, AND M. WESTOBY. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- MESSIER, J., MCGILL, B.J. & LECHOWICZ, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology letters*, 13, 838–848.
- MONTGOMERY R.A., CHAZDON R.L.: Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. – *Oecologia* 131: 165-174, 2002.
- MONTGOMERY R.A.: Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. – *Tree Physiol.* 24: 155-167, 2004.
- MULKEY, S.S., PEARCY, R.W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb. *Alocasia –marorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology*, 6: 719-729.
- MÜLLER, S.C., OVERBECK, G.E., PFADENHAUER, J. & PILLAR, V.D. 2007. Plant Functional Types of Woody Species Related to Fire Disturbance in Forest–Grassland Ecotones. *Plant Ecology*, 189, 1–14.
- NAEEM, S. E BUNKER, D.E. 2009. Trait Net: furthering biodiversity research through the curation, discovery, and sharing of species trait data. In: Naeem, S., Bunker, D.E., Hector, A., Loreau, M. & Perrings, C. (Eds) *Ecosystem functioning , and human well being an ecological and economic perspective*. Oxford University Press, Oxford, UK.281-289p.

- NOBLE, IR. & GITAY, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 7, 329-336.
- PACALA, S. E TILMAN, D. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist*, 143, 222–257.
- PAUSAS, J. 1999. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *Journal of Vegetation Science*, 717–722.
- PETCHEY, O.L.; GASTON, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9(6):741-758.
- PETCHEY, O.L.; GASTON, K.J. 2002. Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecol. Lett.* 5(3):402-411.
- PIGLIUCCI, M. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.
- PILLAR, V. D.; DUARTE, L. S.; SOSINSKI, E.; JONER, F. Discriminating trait convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*. 20, p, 334 – 348,2009.
- PODGAISKI, L.R.; MENDONÇA, M.S., JR. & PILLAR, V.D. 2011. O uso de Atributos Funcionais de Invertebrados terrestres na Ecologia: o que, como e por quê? *Oecologia Australis*, 15(4): 835-853.
- RABELO, G.R., KLEIN, D.E., DA CUNHA, M. Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? *Rodriguesia* 63: 419-427. 2012.
- REICH, P.B., WRIGHT, J.J., CAVENDER-BARES, J., CRAIME, J.M., OLESKSYN, J., WESTBOY, M., WESTBOY, M., WALTERS, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 143-164.
- ROSENFELD, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156-162.
- SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.17, p.667-693, 1986.

- SHIPLEY, B., 2010. From Plant Traits to Vegetation Structure: Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities. Cambridge University Press, p. 275.
- SILVA A.S., OLIVEIRA J.G., DACUNHA M., VITÓRIA A.P. 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Braz. J. Plant. Physiol.* 22:245-254.
- TILMAN, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity* (S.A. Levin, ed.). Academic Press, San Diego, p. 109-120.
- TOWNSEND, A.R., ROBERT W. HOWARTH, FAKHRI A. BAZZAZ, MARY S. BOOTH, CORY C. CLEVELAND, SHARON K. COLLINGE, ANDREW P. DOBSON, PAUL R. EPSTEIN, ELISABETH A. HOLLAND, DENNIS R. KEENEY, MICHAEL A. MALLIN, CHRISTINE A. ROGERS, PETER WAYNE, AMIR H. WOLFE. 2003. Human health effects of a changing global nitrogen cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Vol 1, Pages 240–246.
- TOWNSEND, C.R., BEGON, M. & HARPER JL. 2003. *Essentials of ecology*, 2nd edn. Blackwell, Oxford.
- VALLADARES, F., TENA, D., MATESANZ, S., BOCHET, E., BALAGUER, L., COSTA-TENORIO, M., et al. 2008. Functional traits and phylogeny: What is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Journal of Vegetation Science*, 19, 381–392.
- VIEIRA, T.O., DEGLI-ESPOSTI, M.S.O., SOUZA, G.M., RABELO, G.R., DA CUNHA, M., VITÓRIA, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53(1):11-22.
- VIOLLE, C., JIANG, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2 (2): 87-93.
- 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.



- WAY D.A., PEARCY R.W. 2012. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. – *Tree Physiol.* 32: 1066-1081.
- WEIHER, E.; FREUND, D.; BUNTON, T.; STEFANSKI, A.; LEE, T.; BENTIVENGA, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological communities assembly theory. *Phil. Trans. R. Soc. B*, n. 366, p. 2403–2413.
- WIENS, J.J., GRAHAM, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. 36:519–39.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

**Apêndice 1.** Planilha de correlação de Pearson dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de maior abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N. Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributo	TRCA	TCRDAS	TCRNF	AFE	Clo a	Clo b	Caro	Clo total	Rd	Amax	Psat	Apotencial	gS potencial	E potencial	Areal	gSreal	Ereal	C (%)	$\delta^{13}C$	N (%)	$\delta^{15}N$	(C/N)	
TRCA	1																						
TCRDAS	<b>0,682</b>	1																					
TCRNF	<b>0,47</b>	<b>0,534</b>	1																				
AFE	<b>-0,393</b>	<b>-0,364</b>	-0,1	1																			
Clo a	-0,0266	0,113	0,141	0,0391	1																		
Clo b	-0,0412	0,0782	0,142	-0,053	<b>0,943</b>	1																	
Caro	0,112	<b>0,248</b>	0,197	<b>-0,257</b>	<b>0,907</b>	<b>0,88</b>	1																
Clo total	-0,0318	0,103	0,143	0,00894	<b>0,994</b>	<b>0,974</b>	<b>0,91</b>	1															
Rd	-0,0675	-0,0553	-0,0208	<b>0,335</b>	-0,0309	-0,127	-0,018	-0,0633	1														
Amax	<b>0,262</b>	0,12	-0,0196	<b>-0,661</b>	<b>-0,385</b>	<b>-0,404</b>	-0,195	<b>-0,396</b>	<b>-0,383</b>	1													
Psat	<b>0,524</b>	<b>0,453</b>	0,191	<b>-0,681</b>	<b>-0,389</b>	<b>-0,441</b>	-0,154	<b>-0,411</b>	-0,165	<b>0,817</b>	1												
Apotencial	<b>0,408</b>	<b>0,3</b>	0,131	<b>-0,692</b>	<b>-0,391</b>	<b>-0,423</b>	-0,191	<b>-0,407</b>	<b>-0,352</b>	<b>0,938</b>	<b>0,921</b>	1											
gS potencial	-0,12	<b>-0,352</b>	-0,19	-0,18	<b>-0,285</b>	<b>-0,263</b>	<b>-0,29</b>	-0,281	<b>-0,396</b>	<b>0,666</b>	<b>0,263</b>	<b>0,529</b>	1										
E potencial	<b>0,261</b>	0,161	-0,000742	<b>-0,43</b>	<b>-0,396</b>	<b>-0,43</b>	<b>-0,297</b>	<b>-0,412</b>	<b>-0,334</b>	<b>0,855</b>	<b>0,721</b>	<b>0,85</b>	<b>0,717</b>	1									
Areal	<b>0,46</b>	<b>0,338</b>	0,119	<b>-0,711</b>	<b>-0,441</b>	<b>-0,466</b>	-0,224	<b>-0,455</b>	<b>-0,314</b>	<b>0,928</b>	<b>0,933</b>	<b>0,975</b>	<b>0,46</b>	<b>0,798</b>	1								
gSreal	-0,000164	-0,225	-0,0712	<b>-0,334</b>	-0,297	<b>-0,271</b>	<b>-0,249</b>	-0,292	<b>-0,484</b>	<b>0,767</b>	<b>0,448</b>	<b>0,683</b>	<b>0,886</b>	<b>0,725</b>	<b>0,619</b>	1							
Ereal	<b>0,282</b>	0,143	0,0923	<b>-0,562</b>	-0,378	<b>-0,408</b>	-0,227	-0,393	<b>-0,399</b>	<b>0,931</b>	<b>0,825</b>	<b>0,942</b>	<b>0,682</b>	<b>0,886</b>	<b>0,902</b>	<b>0,808</b>	1						
C (%)	0,192	-0,0618	<b>-0,302</b>	<b>-0,321</b>	-0,0568	-0,144	0,0761	-0,0864	0,0982	<b>0,4</b>	<b>0,383</b>	<b>0,378</b>	0,151	<b>0,27</b>	<b>0,384</b>	<b>0,235</b>	<b>0,351</b>	1					
$\delta^{13}C$	<b>0,526</b>	<b>0,489</b>	<b>0,37</b>	<b>-0,547</b>	-0,135	-0,195	0,0453	-0,157	<b>-0,324</b>	<b>0,715</b>	<b>0,798</b>	<b>0,83</b>	<b>0,299</b>	<b>0,608</b>	<b>0,819</b>	<b>0,475</b>	<b>0,748</b>	<b>0,299</b>	1				
N (%)	<b>-0,386</b>	<b>-0,439</b>	<b>-0,265</b>	<b>0,782</b>	0,229	0,181	-0,0269	0,216	<b>0,263</b>	<b>-0,648</b>	<b>-0,799</b>	<b>-0,763</b>	-0,147	<b>-0,529</b>	<b>-0,774</b>	<b>-0,364</b>	<b>-0,676</b>	-0,142	<b>-0,671</b>	1			
$\delta^{15}N$	<b>-0,521</b>	<b>-0,622</b>	<b>-0,282</b>	<b>0,396</b>	0,208	0,319	0,0189	0,248	-0,101	<b>-0,398</b>	<b>-0,715</b>	<b>-0,584</b>	0,149	<b>-0,334</b>	<b>-0,611</b>	-0,004	<b>-0,412</b>	<b>-0,287</b>	<b>-0,686</b>	<b>0,553</b>	1		
(C/N)	<b>0,3</b>	<b>0,275</b>	0,212	<b>-0,747</b>	-0,206	-0,189	0,0314	-0,203	<b>-0,259</b>	<b>0,724</b>	<b>0,802</b>	<b>0,822</b>	<b>0,29</b>	<b>0,6</b>	<b>0,795</b>	<b>0,533</b>	<b>0,779</b>	<b>0,39</b>	<b>0,697</b>	<b>-0,914</b>	<b>-0,477</b>	1	

**Apêndice 2.** Planilha de correlação de Pearson dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de menor abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N. Dados em negrito indicam significância ( $p \leq 0,05$ ).

Atributos	TRCA	TCRDAS	TCRNF	AFE	Clo a	Clo b	Caro	Clo total	Rd	Amax	Psat	Apotencial	gS potencial	E potencial	Areal	gSreal	Ereal	C (%)	$\delta^{13}C$	N (%)	$\delta^{15}N$	(C/N)	
TRCA	1																						
TCRDAS	<b>0,534</b>	1																					
TCRNF	<b>0,151</b>	<b>0,447</b>	1																				
AFE	<b>-0,444</b>	<b>-0,445</b>	-0,359	1																			
Clo a	0,0866	0,273	0,141	0,0751	1																		
Clo b	0,11	0,244	0,11	0,0906	<b>0,956</b>	1																	
Caro	0,31	<b>0,561</b>	0,238	<b>-0,252</b>	<b>0,716</b>	<b>0,75</b>	1																
Clo total	0,0948	0,267	0,132	0,0808	<b>0,996</b>	<b>0,979</b>	<b>0,733</b>	1															
Rd	0,269	0,261	-0,0562	<b>0,122</b>	0,153	0,183	0,326	0,164	1														
Amax	<b>0,255</b>	0,0199	-0,017	<b>-0,468</b>	<b>-0,629</b>	<b>-0,602</b>	-0,387	<b>-0,626</b>	<b>-0,334</b>	1													
Psat	<b>0,58</b>	<b>0,523</b>	0,219	<b>-0,726</b>	<b>-0,254</b>	<b>-0,242</b>	0,164	<b>-0,252</b>	0,137	<b>0,656</b>	1												
Apotencial	<b>0,468</b>	<b>0,267</b>	0,109	<b>-0,63</b>	<b>-0,49</b>	<b>-0,467</b>	-0,129	<b>-0,488</b>	<b>-0,146</b>	<b>0,93</b>	<b>0,859</b>	1											
gS potencial	0,203	<b>-0,0719</b>	-0,127	-0,441	<b>-0,62</b>	<b>-0,585</b>	<b>-0,442</b>	-0,615	<b>-0,378</b>	<b>0,934</b>	<b>0,576</b>	<b>0,838</b>	1										
E potencial	<b>0,445</b>	0,255	0,0811	<b>-0,686</b>	<b>-0,463</b>	<b>-0,438</b>	<b>-0,122</b>	<b>-0,46</b>	<b>-0,148</b>	<b>0,918</b>	<b>0,847</b>	<b>0,977</b>	<b>0,856</b>	1									
Areal	<b>0,563</b>	<b>0,436</b>	0,207	<b>-0,699</b>	<b>-0,348</b>	<b>-0,343</b>	0,0697	<b>-0,35</b>	<b>-0,019</b>	<b>0,814</b>	<b>0,918</b>	<b>0,959</b>	<b>0,696</b>	<b>0,936</b>	1								
gSreal	-0,352	-0,308	-0,49	<b>0,158</b>	<b>-0,0866</b>	<b>-0,0681</b>	<b>-0,34</b>	-0,0815	<b>-0,227</b>	<b>-0,0467</b>	<b>-0,367</b>	<b>-0,266</b>	<b>-0,139</b>	<b>-0,139</b>	<b>-0,403</b>	1							
Ereal	<b>-0,38</b>	-0,296	-0,462	<b>0,182</b>	<b>-0,0467</b>	<b>-0,0189</b>	-0,297	-0,0383	<b>-0,214</b>	<b>-0,108</b>	<b>-0,396</b>	<b>-0,317</b>	<b>-0,189</b>	<b>-0,189</b>	<b>-0,445</b>	<b>0,985</b>	1						
C (%)	0,0145	0,352	<b>0,0189</b>	<b>0,00924</b>	0,201	0,194	0,334	0,2	0,225	<b>-0,038</b>	<b>0,168</b>	<b>0,065</b>	0,0852	<b>0,0852</b>	<b>0,15</b>	<b>-0,0311</b>	<b>-0,0201</b>	1					
$\delta^{13}C$	<b>0,448</b>	<b>0,531</b>	<b>0,445</b>	<b>-0,643</b>	-0,0772	-0,0257	0,37	-0,0616	<b>0,206</b>	<b>0,291</b>	<b>0,746</b>	<b>0,522</b>	<b>0,521</b>	<b>0,521</b>	<b>0,627</b>	<b>-0,358</b>	<b>-0,328</b>	<b>-0,0631</b>	1				
N (%)	<b>-0,387</b>	<b>-0,302</b>	<b>0,185</b>	<b>0,409</b>	0,325	0,293	-0,0706	0,318	<b>-0,192</b>	<b>-0,489</b>	<b>-0,663</b>	<b>-0,601</b>	-0,455	<b>-0,634</b>	<b>-0,612</b>	<b>-0,03</b>	<b>-0,0187</b>	-0,108	<b>-0,482</b>	1			
$\delta^{15}N$	<b>-0,246</b>	<b>-0,262</b>	<b>0,091</b>	<b>0,115</b>	-0,059	-0,0446	0,034	-0,055	-0,16	<b>-0,273</b>	<b>-0,351</b>	<b>-0,293</b>	-0,323	<b>-0,336</b>	<b>-0,262</b>	-0,268	<b>-0,265</b>	<b>-0,106</b>	<b>-0,219</b>	<b>0,317</b>	1		
(C/N)	<b>0,362</b>	<b>0,316</b>	-0,121	<b>-0,503</b>	-0,338	-0,283	0,143	-0,324	<b>0,241</b>	<b>0,52</b>	<b>0,7</b>	<b>0,656</b>	<b>0,463</b>	<b>0,686</b>	<b>0,672</b>	<b>-0,0536</b>	<b>-0,0653</b>	<b>0,191</b>	<b>0,521</b>	<b>-0,948</b>	<b>-0,248</b>	1	

**Apêndice 3.** Planilha dos resultados da Análise Multivariada de Componentes Principais dos atributos morfológicos e fisiológicos para os grupos de ocorrência de menor abundância em resposta ao gradiente de irradiância na ReBio União. Altura (A), diâmetro a altura do solo (DAS), área foliar específica (AFE), capacidade fotossintética ( $A_{m\acute{a}x}$ ), ponto de saturação luminoso ( $P_{sat}$ ), respiração no escuro ( $R_d$ ), assimilação de  $CO_2$  real ( $A_{Real}$ ), condutância estomática real (gSReal), transpiração real ( $E_{Real}$ ), clorofila a (Clo a), clorofila b (Clo b), carotenóides (Caro), clorofila total (Clo<sub>Total</sub>), composição isotópica de carbono foliar ( $\delta^{13}C$ ), composição isotópica de nitrogênio foliar ( $\delta^{15}N$ ), porcentagem de carbono (C) e nitrogênio elementar (N) e razão C:N.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6	PC 7	PC 8	PC 9	PC 10	PC 11	PC 12	PC 13
RGRH	0,216	0,246	0,053	-0,197	-0,283	0,206	-0,204	-0,096	0,022	0,252	0,008	0,290	0,286
RGRDGL	0,139	0,337	0,177	-0,154	-0,172	0,154	0,036	-0,377	0,346	0,270	0,035	0,034	-0,317
RGRL	0,062	0,275	0,020	-0,233	-0,395	-0,364	0,372	0,363	0,399	-0,114	-0,129	-0,181	0,179
SLA	-0,226	-0,158	0,061	-0,246	0,083	0,306	0,340	0,390	-0,083	0,567	0,119	0,211	0,041
Clo a	-0,174	0,332	-0,023	0,285	-0,010	0,169	0,125	0,065	-0,150	-0,002	0,017	-0,206	0,147
Clo b	-0,174	0,315	-0,048	0,328	-0,062	0,007	-0,082	0,109	-0,088	0,191	-0,217	0,076	0,047
Caro	-0,054	0,412	-0,024	0,240	0,167	0,027	-0,035	-0,057	0,108	-0,100	0,084	0,256	-0,164
Clo total	-0,176	0,329	-0,032	0,302	-0,028	0,116	0,057	0,080	-0,131	0,063	-0,061	-0,114	0,115
Rd	-0,067	0,169	0,147	-0,334	0,466	0,356	-0,350	0,285	0,270	-0,225	-0,259	-0,061	0,181
Amax	0,293	-0,122	-0,147	0,154	-0,010	0,061	0,122	-0,055	-0,096	0,016	-0,225	0,264	0,505
Psat	0,316	0,092	0,001	-0,042	0,071	0,079	-0,098	-0,052	-0,017	-0,105	0,005	-0,215	0,237
Apotencial	0,321	-0,018	-0,093	0,077	0,006	0,027	0,122	0,024	-0,089	0,052	-0,100	-0,014	0,162
Gs potencial	0,185	-0,219	-0,261	0,287	-0,059	0,255	0,079	0,244	0,316	0,014	-0,506	0,034	-0,414
E potencial	0,273	-0,060	-0,219	0,143	-0,018	0,365	-0,038	0,014	0,175	0,195	0,423	-0,518	0,014
Areal	0,323	0,026	-0,102	0,013	0,045	0,033	0,044	-0,114	-0,012	-0,053	-0,035	0,242	-0,005
Gsreal	-0,029	-0,222	0,473	0,301	-0,201	0,124	-0,059	0,059	0,183	-0,083	0,047	0,070	0,105
Ereal	-0,046	-0,203	0,502	0,272	-0,197	0,121	-0,074	0,019	0,173	-0,090	0,076	0,040	0,137
C (%)	0,125	0,055	0,246	0,137	0,565	-0,088	0,548	-0,209	0,223	0,029	0,052	0,069	0,064
$\delta^{13}C$	0,274	0,165	0,010	-0,001	-0,081	0,166	0,097	0,418	-0,187	-0,400	0,429	0,352	-0,243
N (%)	-0,270	-0,060	-0,231	-0,068	-0,101	0,303	0,323	-0,151	0,116	-0,374	0,135	-0,067	0,189
$\delta^{15}N$	-0,197	-0,084	-0,408	0,172	0,087	-0,224	-0,247	0,058	0,522	0,101	0,336	0,303	0,223
(C/N)	0,269	0,045	0,152	0,148	0,210	-0,348	-0,146	0,361	-0,024	0,216	0,145	-0,180	0,001

## DISCUSSÃO GERAL

A avaliação do desempenho das espécies ao longo do gradiente de irradiância possibilitou a verificação de alterações da amplitude de resposta como resultado de respostas fotoaclimatativas. O padrão de resposta observado no presente estudo revela variabilidade intra e interespecífica em relação ao conjunto de atributos funcionais, mas ressalta a ação direta da irradiância como filtro ambiental modulador da ocorrência, estabelecimento e crescimento das espécies. A capacidade de prever e correlacionar o desempenho das espécies com base amplitude de resposta à irradiância configura uma importante ferramenta acerca da estruturação de comunidades, assim como para a seleção de espécies em programas de reflorestamento.

A ocorrência das espécies foi relacionada aos respectivos níveis de preferências e tolerâncias à irradiância, no caso, a fotoplasticidade, embora a distribuição das espécies também esteja associada a outros fatores ecológicos como polinização, dispersão e padrão fenológico (Oliveira e Gibbs, 2000; Amorim e Oliveira, 2006). Os resultados revelaram variabilidade interespecífica em função da ocorrência de atributos funcionais em resposta à ação do filtro ambiental e à plasticidade fenotípica espécie-específica. O desempenho das espécies com base na ocorrência (Capítulo 3) corrobora os resultados verificados em relação à capacidade de estabelecimento (Capítulo 1) e crescimento (Capítulos 1 e 2), evidenciando um *continuum* de respostas ao longo do gradiente de irradiância em função da fotoplasticidade.

O investimento em atributos de plasticidade em relação à variação da irradiância foi avaliado pelo índice de plasticidade com base nas distâncias fenotípicas sumarizadas pela distância relativa (RDPI). O índice varia de 0 a 1 e os maiores valores foram associados às variações intra e interespecíficas em resposta ao custo aclimatativo ao longo do gradiente de irradiância (Kitajima 1996; Krause et al. 2001; Wright et al., 2004). Os resultados obtidos sugerem que as alterações observadas nos atributos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos influenciaram os três aspectos relacionados à ecologia das espécies, ocorrência, estabelecimento e crescimento.

O grau de integração fenotípica foi relacionado ao desempenho das espécies (Capítulos 2 e 3), sendo possível observar dois padrões distintos. As

espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* submetidas aos tratamentos em casa de vegetação apresentaram relação positiva entre plasticidade fenotípica e integração fenotípica (Capítulo 2). Os elevados ajustes de plasticidade (RDPI) associados à integração fenotípica observada poderiam estar relacionados à ausência de recurso limitante promovendo atuação complementar de ambos os processos. A comparação entre os grupos de abundância mostrou relação negativa entre plasticidade fenotípica e integração fenotípica (Capítulo 3). Embora tenham sido verificados ajustes em resposta ao filtro ambiental, os resultados sugerem redução da variabilidade individual de atributos e maior coordenação dos ajustes sob condições naturais. Os resultados estariam relacionados ao padrão comumente esperado de maior integração fenotípica sob condições de estresse ou ação conjunta de diferentes fatores abióticos e bióticos (Schlichting, 1989; Gianoli, 2004).

A alocação de recursos em atributos de plasticidade compreende uma estratégia fotoaclimatativa com um custo para os indivíduos, uma vez que estes investem parte dos recursos na construção de novas estruturas (moléculas, organelas, tecidos, sementes) com intuito de manter ou maximizar a utilização dos recursos disponíveis (Violle et al., 2007; Wright et al., 2004). O monitoramento das espécies *V. polygama*, *C. myrianthum*, *G. guidonea* e *C. oblongifolia* em relação à capacidade de estabelecimento e crescimento (Capítulo 1) revelou *trade-off* entre sobrevivência e crescimento, sugerindo que o custo adaptativo estaria diretamente associado à capacidade de utilização e tolerância a irradiância e fatores associados (temperatura, umidade e disponibilidade hídrica).

A ocorrência de fotoinibição nos indivíduos avaliados *in situ* (Capítulo 1) pelos valores de  $F_v/F_m$  poderia ser explicada pela associação de fatores ambientais, como a redução da disponibilidade hídrica em função da variação temporal da pluviosidade e o alto custo associado aos ajustes de plasticidade em resposta a ação do filtro ambiental. O atributo  $F_v/F_m$  expressa a eficiência de captura da energia de excitação pelos centros de reação abertos do FSII (Krause e Weiss, 1991; Baker, 1991; Bacarin e Mosquin, 2002) e indica eficiência fisiológica do aparato fotossintético (Gonçalves *et al.*, 2001). As

mesmas espécies foram mantidas em casa de vegetação (Capítulo 2) com disponibilidade hídrica constante e os resultados sugerem capacidade de manter a homeostase independente do ambiente, indicando plasticidade das quatro espécies, uma vez que todos os valores se mantiveram dentro da faixa de 0,75 a 0,85 sugerida por Bolhàr-Nordenkampf et al. (1989) como indicadora de condições normais de funcionamento do aparato fotossintético. Isto evidencia o papel preponderante da disponibilidade hídrica para a melhor eficiência na captura da energia e sugere que a alta irradiância (*in situ*) seria um fator indireto promovendo alteração da disponibilidade hídrica em decorrência de variações físicas no ambiente, como a temperatura, umidade relativa e o vento.

A relação entre os atributos funcionais e o desempenho fotoquímico refletiu em para a utilização e alocação de recursos em estruturas que maximizam a eficiência do aparato fotossintético e/ou proteção contra danos (Westboy et al., 2002; Wright et al., 2004; Portes et al., 2010; Bertolli et al., 2013; Vieira et al., 2015), propiciando eficiência na partição de fotoassimilados e rapidez em respostas aclimatativas (Pearcy e Way 2012).

Os maiores ajustes foram observados para os atributos número de folhas, área foliar específica, cloofilas *a* e *b*, carotenoides, capacidade fotossintética máxima, assimilação de CO<sub>2</sub>, e assimilação de CO<sub>2Real</sub> foram relacionados ao potencial de aclimação das espécies (Valladares *et al.*, 2000), podendo ser atribuídos à sua história de vida (Lee *et al.*, 1996). Segundo Sultan (2004) a plasticidade se apresenta como uma propriedade dinâmica relacionada às variações na trajetória ontogenética e pode ser afetada pela interação indivíduo-ambiente. Segundo Ackerly e Bazzaz (1995), isto estaria relacionado às alterações no custo de construção da folha. A trajetória ontogenética e o custo adaptativo poderiam explicar a variabilidade na alocação de recursos em resposta à irradiância observada, assim como a similaridade de resposta entre as espécies pertencentes aos diferentes grupos de abundância (Capítulo 3).

A trajetória ontogenética e a ação conjunta dos fatores ambientais, como a intensidade da irradiância disponível e a disponibilidade hídrica são fatores limitantes ao processo fotossintético e são responsáveis por alterações no

ganho e composição isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) (Duarte et al., 2005; Ometto et al., 2006; Brenes-Arguedas et al., 2013). Farquhar et al. (1982) aponta a ação conjunta dos atributos funcionais de trocas gasosas, onde as variações na abertura estomática ( $g_s$ ), na transpiração ( $E$ ) e na assimilação de carbono refletem a eficiência no uso da água integrada no tempo e os efeitos sobre a fotossíntese. Desse modo, a similaridade verificada para o atributo  $\delta^{13}\text{C}$  ao longo do gradiente de irradiância em casa de vegetação (tratamentos 30%, 50% e 100%) (Capítulo 2), independente da espécie, poderia ser atribuída à manutenção do *status* hídrico durante o crescimento. A influência da disponibilidade hídrica na composição de  $\delta^{13}\text{C}$  foi corroborada pelos resultados observados para as mesmas espécies quando monitoradas *in situ* (Capítulo 1) (Dados não apresentados) que diferiram significativamente em resposta ao aumento da irradiância, embora nem sempre tenha sido verificada diferença entre as idades foliares. Os resultados obtidos para o mesmo atributo em relação à ocorrência das espécies (Capítulo 3) também revelou padrão de resposta ao gradiente de irradiância, independente do grupo de ocorrência (maior e menor abundância). Ambos as condições *in situ* (Capítulos 1 e 3) a irradiância esteve associada a alterações na pluviosidade, de modo que os resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  sugerem que a disponibilidade hídrica seja preponderante a irradiância na composição isotópica de carbono, atuando como filtros ambientais e que a ação conjunta desses recursos ambientais seja um importante componente na seleção e distribuição das espécies.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. D. e BAZZAZ, F. A. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101, 289–298.
- AMORIM, F. W.; OLIVEIRA, P. E. 2003. Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua* análise através de fotos hemisféricas. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 99-101.
- BACARIN, M.A., MOSQUIM, P.R. 2002. Cinética de emissão de fluorescência das clorofilas de dois genótipos de feijoeiro. *Ciências Agrotécnicas* 26:705-710.
- BAKER, N.R. 1991. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 81: 563-570.
- BERTOLLI, S.C., VÍTOLO, H.F., SOUZA, G.M. 2013. Network connetance analysis as tool to understand homeostasis of plants under environmental changes. *Plants* 2, 473-488.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R., LONG, S.P., BAKER, N.R. 1989. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology* 3:497–514.
- BRENES- ARGUEDAS, T., RODDY, A.B., KURSAR, T.A. 2013. Plant traits in relation to the performance and distribution of wood species in wet and dry tropical forest types in Panama. *Functional Ecology* 27: 392-402.
- DUARTE, H.M., GEBLER, A., SCARANO, F.R., FRANCO, A.C., MATTOS, E.A., NAHM, M., RENNENBERG, H., RODRIGUES, P.J.F.P., ZALUAR, H.L.T.Z., LUTTGE, U. 2005. Ecophysiology of six selected shrub species in differen plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE-Brasil. *Flora* 200: 456-476.
- FARQULAR, G.D., O'LEARY, M.H., BERRY, J.A.: 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the Intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 121-137.
- GONÇALVES, J.F.C., MARENCO, R.A., VIEIRA, G. 2001. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany

- and tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 13:149-157.
- KITAJIMA K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp. 559–596.
- KRAUSE GH, KOROLEVA OY, DALLING JW, WINTER K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell Environ* 24:1345–1352.
- KRAUSE, G.H., WEIS, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 313- 349.
- LEE, D.W; BASKARAN, K.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.H. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rainforest tree seedling development. *Ecology* 72: 568-580.
- OLIVEIRA, P.E. & GIBBS, P.E. 2000. Reproductive biology of wood plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195:311-329. [org/10.1038/nature02403](http://dx.doi.org/10.1038/nature02403)
- OMETTO, J.P.H.B., EHLERINGER, J.R., DOMINGUES, T.F., BERRY, J.A., ISHIDA, F.Y., MAZZI, E., HIGUCHI, N. FLANAGAN, L.B., NARDOTO, G.B., MARTINELLI, L.A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical Forest of the Amazon Basin, Brazil. *Biogeochemistry* 79: 251-274.
- PEARCY R.W. & WAY D.A. 2012. Two decades of sunfleck research: Looking back to move forward. *Tree Physiol* 32:1059–1061.
- PORTES, MT., DAMINELLI, DSC., RIBEIRO, RV., MONTEIRO, JAF., SOUZA, GM. 2010. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Braz. J. Biol.*, vol. 70, no. 1, p. 75-83.
- SULTAN, S.E.. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution e Systematics* 6(4): 277-283.
- VALLADARES, F., WRIGHT, SJ., LASSO, E., KITAJIMA, K. and PEARCY, RW. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, vol. 81, no. 7, p. 1925-1936, 2000.

- VIEIRA, T.O., DEGLI-ESPOSTI, M.S.O., SOUZA, G.M., RABELO, G.R., DA CUNHA, M., VITÓRIA, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53(1):11-22.
- VIOLE, 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.
- WESTBOY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK., P.A., WRIGHT, I.J., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Ver. Ecol. Syst.* 33: 125-59.
- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, W., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, F.S., CORNELISSEN, J.H.C., DIEMER, M., FLEXAS, J., GARNIER, E., GROOM, P.K., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B.B., LEE, T., LEE, W, LUSK, C., MIDGLEY, J.J., NAVAS, M-L., NIINEMETS, OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., POOT, P., PRIOR, L., PYANKOV, V.L., ROUMET, C., THOMAS, S.C., TJOELKER, M.G., VENEKLAAS, E.J., & VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.

## CONCLUSÃO GERAL

O potencial de aclimação das espécies foi o principal fator responsável pela determinação da amplitude de resposta das espécies através do investimento em um conjunto de atributos de plasticidade ao longo do gradiente de irradiância. A capacidade fotoaclimatativa e de crescimento tanto em ambientes mais expostos quanto ambientes com menor irradiância permitiram caracterizar as espécies como generalistas em relação à utilização do recurso luminoso e se apresentaram como fundamentais na seleção de espécies para reflorestamento.

A caracterização da amplitude de resposta das espécies foi relacionada a fotoplasticidade vegetal a partir da interação espécie-ambiente e a identificação dos conjuntos de atributos funcionais permitiram prever padrões de resposta em função do grau de plasticidade fenotípica. Nesse sentido, é possível sugerir a seleção de espécies para reflorestamento com base na fotoplasticidade e na amplitude de resposta como ferramenta para prever o desempenho das espécies ao longo da trajetória sucessional das comunidades em desenvolvimento, pois abrange a interação de múltiplos eixos de recursos.

Os resultados sugerem ainda que a irradiância e o grau de perturbação atuaram como filtros ambientais em relação à distribuição das espécies e promoveram similaridade funcional local como resultado da convergência de atributos. A coexistência das espécies foi relacionada à amplitude de respostas e se apresentou como elemento fundamental na manutenção da diversidade. Assim, concluímos que a abundância das espécies esteja relacionada à maior amplitude de resposta como resultado da fotoplasticidade, apesar deste não ser o único fator a modular a abundância das espécies.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As estratégias ecofisiológicas das espécies estiveram associadas à plasticidade fenotípica, determinando a flexibilidade de resposta do genótipo e, conseqüentemente, a amplitude de resposta das espécies em função do custo associado aos ajustes aclimatativos. Os resultados indicam que a amplitude de resposta vegetal pode contribuir de maneira diferenciada na estruturação das comunidades. Os ajustes de plasticidade ao longo do gradiente de irradiância revelaram capacidade aclimatativa, independente dos agrupamentos funcionais avaliados (ocorrência e *status* sucessional). Nesse sentido, as definições de do conjunto de estratégias das espécies parecem possibilitar as definições entre os limites de tolerância e demanda das espécies com base na ação multidimensional do filtro ambiental que atua na seleção de espécies de acordo com a capacidade de ocorrência, estabelecimento, crescimento e persistência sob determinada condição ambiental.

A identificação e caracterização das principais associações de atributos funcionais, a formação de conjuntos de atributos padrão e a forma como o filtro ambiental dirige e seleciona tais atributos apresentou-se como uma ferramenta chave na condução de estudos ecofisiológicos. Estudos que correlacionem a dinâmica de resposta vegetal e das comunidades são fundamentais para prever e garantir a diversidade funcional e conservação das Florestas Tropicais.

A abordagem utilizada na presente tese permitiu verificar a ação moduladora do filtro ambiental na caracterização do potencial de respostas das espécies em função dos ajustes fotoplásticos. Os dados mostraram ainda o aspecto preponderante da disponibilidade hídrica, em detrimento da disponibilidade de irradiância, no processo fotossintético. O presente estudo corrobora a necessidade de aplicação da abordagem funcional em estudos ecológicos no intuito de ampliar a compreensão a respeito do funcionamento das comunidades florestais.