

GABRIELA FACCION

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUCESSÃO
ECOLÓGICA EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

Montes Claros, Minas Gerais
Junho de 2011

GABRIELA FACCIÓN

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUCESSÃO
ECOLÓGICA EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a obtenção de título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Mário Marcos do Espírito Santo

Montes Claros, Minas Gerais
Junho de 2011

Em tudo que a natureza opera, ela nada faz bruscamente.

(Dalai Lama)

F138c Faccion, Gabriela

Características foliares de espécies arbóreas e sucessão ecológica em uma floresta tropical seca [manuscrito] / Gabriela Faccion. – 2011.

34 f. : il.

Bibliografia: f. 28-34.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Montes Claros – Unimontes, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas / PPGCB, 2011.

Orientador: Prof. Dr. Mário Marcos do Espírito Santo.

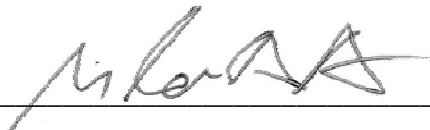
1. Floresta tropical seca – Grupos funcionais. 2. Clorofila.
3. Dinâmica foliar. I. Espírito Santo, Mário Marcos do. II. Universidade Estadual de Montes Claros. III. Título.

Gabriela Faccion

CARACTERÍSTICAS FOLIARES DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUCESSÃO
ECOLÓGICA EM UMA FLORESTA TROPICAL SECA

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da
Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a conclusão do curso de
Mestrado em Ciências Biológicas, avaliada e aprovada pela banca examinadora:

Orientador:

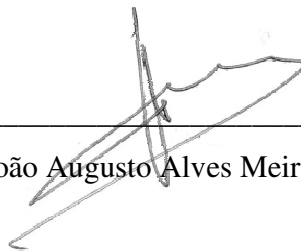


Dr. Mário Marcos do Espírito Santo

Examinadores:



Dra. Yule Roberta Ferreira Nunes



Dr. João Augusto Alves Meira Neto

Data de aprovação: 17/05/2011

Montes Claros, Minas Gerais.

2011

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, que me deu forças quando o medo, a insegurança e o cansaço me fizeram vacilar. Que plantou um sonho que hoje se concretiza.

A meus pais e irmãos, pelo amor, apoio, paciência e confiança a mim depositados. Ao meu esposo, Daniell, pelo companheirismo e incentivo em todos os momentos, pelos cafunés e looooongas conversas ao telefone. Amo vocês!

Aos amigos inseparáveis, que compreenderam minha ausência. Aos amigos que conquistei durante este curso. Em especial, ao Danimel, que tornou as idas ao campo mais alegres e a Cássia, verdadeira amiga, que poderei contar com o apoio sempre. Aos amigos mais próximos, pela descontração e por tornar minha caminhada mais leve e divertida. E aos amigos saudosos e distantes, que abraçaram este sonho como se fosse deles.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Evolutiva, que me acolheram com minhas manias e esquisitices e que não se ofenderam com a minha cara emburrada por causa dos farelos de pão no “meu lugar” na bancada (né Joseph?). Por terem me ajudado direta ou indiretamente, em campo ou em laboratório, no desenvolvimento deste trabalho, mesmo que com uma piada ou um sorriso. Em especial a Loira, que sempre esteve sorrindo, cantando e não me deixou desanimar, apesar daquelas plantas idiootas no caminho. Hoje quem diz sou eu: “Quando eu crescer, quero ser igual a você”!

Agradeço aos meus colegas de sala, todos importantes para a composição do nosso mosaico de personalidades que fazem da nossa turma única, inesquecível e a melhor em Estatística! Quem sabe um dia nossos caminhos não se cruzam novamente?

Aos professores, principalmente a Fred, Ronaldo, Geraldo e Dinho, que não apenas estiveram presentes, mas caminharam junto a mim. Em especial ao meu orientador, Mário Marcos do Espírito Santo, pela oportunidade, confiança, paciência, conselhos e ensinamentos durante esse tempo.

Agradeço ainda ao Instituto Estadual de Florestas pelo suporte logístico e ao Conselho Nacional de Pesquisa, à Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais e ao Inter-American Institute for Global Change Research pelo suporte financeiro concedido a este estudo.

Nessa conquista, tem muito da presença de todos vocês. Afinal, “sonho que se sonha só é sonho que se sonha só. Sonho que se sonha junto é sonho realizado” (Raul Seixas).

SUMÁRIO

| | |
|---|------|
| Lista de Figuras | viii |
| Lista de Tabelas..... | ix |
| Abreviaturas | x |
| Resumo..... | xi |
| Abstract | xii |
| | |
| 1. Introdução | 01 |
| 2. Materiais e Métodos | 05 |
| 2.1. Área de Estudo | 05 |
| 2.2. Desenho Amostral | 06 |
| Dinâmica Foliar | 07 |
| Características Morfológicas da Folhas..... | 07 |
| Conteúdo de Polifenóis..... | 08 |
| Conteúdo de Clorofila..... | 09 |
| 2.3. Análises Estatísticas | 10 |
| 3. Resultados | 12 |
| 4. Discussão | 21 |
| 5. Referências Bibliográficas | 28 |

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Queda foliar (barras) e porcentagem de umidade do solo (linhas) por estágio sucessional nas estações chuvosa (Novembro-Abril) e seca (Maio-Junho) de 2009/2010. Dados de umidade do solo obtidos das estações meteorológicas localizadas no PEMS. 13

Figura 2: Dinâmica foliar de Novembro/2009 a Junho/2010 **A)** em cada estágio sucessional; **B)** para espécies do estágio inicial; **C)** para espécies do estágio intermediário e **D)** para espécies do estágio tardio do PEMS. Espécies representadas pela mesma curva não apresentaram diferença significativa entre suas dinâmicas foliares. 15

Figura 3: Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as características foliares morfo-fisiológicas e as espécies dos estágios inicial (+), intermediário (○) e tardio (■). Espécies ocorrentes em mais de um estágio foram representadas pelas letras **a** (inicial), **b** (intermediário) e **c** (tardio). O primeiro eixo explicou 53,9% da variação e o segundo 23,4%. As elipses foram delimitadas manualmente para destacar os agrupamentos filogenéticos observados. 20

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Família, valor de importância (VI) em ordem decrescente e amostragem de cada espécie estudada por estágio sucessional no PEMS. 12

Tabela 2: Análise de *Deviance* do modelo mínimo adequado, mostrando os efeitos dos estágios sucessionais (inicial, intermediário e tardio) na dinâmica foliar, na área foliar específica, na largura e no comprimento da lâmina foliar, no conteúdo de polifenol e nos conteúdos de clorofila **a**, **b** e total de espécies arbóreas do PEMS. 14

Tabela 3: Características morfológicas (comprimento e largura da lâmina foliar e área foliar específica) e características fisiológicas (conteúdos de clorofila **a**, **b** e total e conteúdo de polifenóis) de três estágios sucessionais no PEMS. 17

Tabela 4: Características fisiológicas (conteúdos de clorofila **a**, **b** e total e conteúdo de polifenóis) e características morfológicas (comprimento e largura da lâmina foliar e área foliar específica) para cada espécie estudada no PEMS. Os estágios correspondentes a cada espécie foram representados pelas letras **A** (inicial), **B** (intermediário) e **C** (tardio). 18

ABREVIATURAS

| | |
|--|----|
| FTS: Floresta Tropical Seca. | 01 |
| AFE: Área Foliar Específica. | 04 |
| PEMS: Parque Estadual da Mata Seca. | 05 |
| IEF: Instituto Estadual de Florestas. | 05 |
| DAP: Diâmetro a Altura do Peito. | 06 |
| VI: Valor de Importância. | 06 |
| DMSO: Dimetilsulfóxido. | 09 |
| GLM: Modelos Lineares Generalizados. | 10 |
| PCA: Análise de Componentes Principais. | 10 |
| ANOVA: Análise de Variância. | 10 |
| ANOSIM: Análise de Similaridades. | 11 |

RESUMO – Características Foliare de Espécies Arbóreas e Sucessão Ecológica em uma Floresta Tropical Seca.

FACCION, Gabriela. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Junho, 2011. Orientador: Dr. Mário Marcos Espírito Santo.

A identificação de grupos funcionais de plantas presentes ao longo da sucessão a partir de características foliars quantitativas ou qualitativas é fundamental para compreender o processo de regeneração natural em Florestas Tropicais Secas (FTSs). O estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca, em Manga-MG, em fragmentos de floresta em três estágios sucessionais: inicial, intermediário e tardio. Em cada estágio, foram marcadas três parcelas nas quais as cinco espécies arbóreas mais representativas foram selecionadas. Nestas espécies, as seguintes características foram avaliadas ao longo da estação chuvosa de 2009-2010: morfologia da lâmina foliar, área foliar específica, conteúdo de polifenóis, conteúdo de clorofilas **a**, **b** e total e dinâmica foliar. A produção de folhas ocorreu no início da estação chuvosa (Novembro) e a queda foliar iniciou logo após as folhas serem produzidas, continuando até a estação seca (Junho). Dos indivíduos amostrados, 20% apresentaram produção de folhas novas após as chuvas. Contraditoriamente à literatura, não houve diferença estatística entre as dinâmicas foliars dos três estágios sucessionais. A maior semelhança fenológica entre as espécies do estágio tardio é resultado do processo de filtragem ambiental. Características similares da lâmina foliar entre espécies relacionaram-se com a predominância das famílias Fabaceae e Bignoniaceae. O conteúdo de polifenóis diminuiu ao longo do gradiente sucessional, sugerindo que seus níveis em FTSs sejam influenciados pelas condições de radiação solar. Alto conteúdo de clorofila em espécies de estágios inicial e tardio estaria relacionado a uma maior disponibilidade de nutrientes no solo. Houve formação de grupos de espécies com parentesco filogenético, indicando que além da similaridade florística, outros fatores como a disponibilidade de nutrientes no solo pode estar influenciando a similaridade funcional vegetal nesta FTS. O estudo também ajudou a preencher lacunas no conhecimento sobre regeneração natural em áreas tropicais.

Palavras Chave: floresta tropical seca, grupos funcionais, sucessão secundária, dinâmica foliar, polifenol, clorofila.

ABSTRACT – Leaf Traits of Trees Species and Ecological Succession in a Tropical Dry Forest.

FACCION, Gabriela. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Junho, 2011. Orientador: Dr. Mário Marcos Espírito Santo.

The identification of functional groups of plants existing over the succession from quantitative or qualitative leaf traits is essential to understand the process of natural regeneration in Tropical Dry Forests (TDFs). The study was conducted at Parque Estadual Mata Seca, in Manga-MG, in forest fragments in three successional stages: initial, intermediate and late. At each stage, three plots were marked in which the five most representative tree species were selected. In these species, the following leaf traits were evaluated during the rainy season of 2009-2010: leaf blade morphology, specific leaf area, polyphenol content, chlorophyll **a**, **b** and total content and leaf life span. The production of leaves occurred at the beginning of the rainy season (November) and leaf fall began soon after the leaves were produced, continuing until the dry season (June). Of the individuals sampled, 20% showed leaf regrowth after rain. Unlike literature, there was no statistical difference between leaf dynamics of three successional stages. Most phenological similarity among species of late stage is due to the process of environmental filtering. Similar traits of leaf blade between species were related to the predominance of the families Fabaceae and Bignoniaceae. The polyphenol content decreased along the successional gradient, suggesting that their levels in TDFs are influenced by solar radiation conditions. High chlorophyll content in early and late species is probably related to greater availability of nutrients in the soil. Groups of species with phylogenetic relatedness were formed, indicating that in addition to the floristic similarity, other factors such as availability of soil nutrients may be influencing plant functional similarity in this TDF. The study also helped fill gaps in knowledge about natural regeneration in tropical areas.

Key Words: tropical dry forest, functional groups, secondary succession, leaf life span, polyphenol, chlorophyll.

1. INTRODUÇÃO

O funcionamento de um ecossistema é determinado pela interação entre os componentes bióticos e abióticos (condições, recursos e espécies), pois eles influenciam a composição de comunidades existentes (Ricklefs 1996; Quesada et al. 2009), conferindo estabilidade através de resistência e resiliência (Wardle et al. 2000). A ocorrência de distúrbios naturais e antrópicos e a perda de diversidade podem causar profundos impactos na auto-regulação ecossistêmica, pois alteram sua composição e estrutura florística (Quesada et al. 2009). Entretanto, estes eventos são muitas vezes reversíveis e os ecossistemas podem se regenerar através da sucessão ecológica. A sucessão secundária é um processo estocástico e contínuo de colonização e extinção de populações de espécies após um distúrbio, podendo durar décadas ou até centenas de anos (Lebrija-Trejos et al. 2010). Estudos sobre mudanças na composição de comunidades vegetais têm demonstrado um aumento na riqueza e na diversidade de espécies arbóreas ao longo da sucessão, relacionado a condições locais de disponibilidade de luz e nutrientes no solo (Guariguata, Ostertag 2001; Kalácska et al. 2005; Ruiz et al. 2005; Madeira et al. 2009).

Uma etapa fundamental para compreender o processo de regeneração natural em ambientes florestais, após o uso antrópico, é a comparação das comunidades vegetais e dos processos ecológicos que ocorrem em diferentes estágios sucessionais (Espírito-Santo et al. 2006). A identificação de grupos funcionais de plantas presentes em diferentes fases da sucessão também é essencial (Sánchez-Azofeifa et al. 2003; Alvarez-Añorve et al. 2008; Quesada et al. 2009), pois permite reduzir a diversidade a componentes que explicam os padrões ou processos de determinado sistema (Naeem 1998). Entretanto, a maioria dos estudos sobre regeneração em florestas tropicais foi realizada em áreas úmidas e o uso destas mesmas estratégias para Florestas Tropicais Secas (FTSs) pode levar a sérios erros de manejo (Vieira & Scariot 2006; Lebrija-

Trejos et al. 2010). Além disso, poucos estudos procuraram compreender mudanças nas funções de grupos de espécies vegetais nesses ecossistemas, ao invés da resposta individual de determinadas espécies (Alvarez-Añorve et al. 2008; Quesada et al. 2009).

Dentre os caracteres fisiológicos de uma planta, importantes para a função ecossistêmica, estão o conteúdo de polifenóis e o conteúdo de clorofila. Polifenóis são compostos ricos em carbono, que se acumulam em vacúolos celulares (Meyer et al. 2006) e representam uma grande classe de metabólitos secundários (Ruuholta, Yang 2006). Os polifenóis, além de serem indicadores da disponibilidade de nitrogênio (sob baixa disponibilidade de nitrogênio, plantas alocam o excesso de carbono para a síntese de polifenóis) (Cartelat et al. 2005), também apresentam funções diversas, incluindo defesa induzida das plantas contra herbívoros ou patógenos e proteção da epiderme foliar contra radiação ultravioleta (Meyer et al. 2006; Ruuholta, Yang 2006). A maioria dos modelos sucessionais prediz que espécies de plantas pioneiras, ao contrário de espécies tardias, investem menos recursos em compostos secundários de defesa, já que é relativamente fácil substituir folhas perdidas que tiveram baixo custo de produção (Poorter et al. 2004). Entretanto, outra predição seria mais adequada ao se abordar conteúdo de polifenóis ao longo do gradiente sucessional em FTS, devido à alta radiação solar incidente nestes ecossistemas. A alta radiação, incidente principalmente em área em início de sucessão, induz a síntese de compostos fenólicos (Kolb et al. 2001; Meyer et al. 2006), proporcionando altos valores em folhas de sol em relação a folhas de sombra (Di Stefano et al. 2007; Agati et al. 2008).

As clorofilas **a** e **b**, junto com os carotenóides em menor escala, são pigmentos fotossintéticos essenciais. Seus conteúdos fornecem informações valiosas sobre o estado fisiológico das plantas, tais como potencial fotossintético, produção primária e estimativa indireta do *status* de nutrientes, pois a maior parte do nitrogênio foliar concentra-se nas clorofilas (Richardson et al. 2002; Gitelson et al. 2003). Há uma vasta literatura demonstrando valores mais

altos de clorofila, especialmente para a clorofila **b**, em folhas de sombra em relação a folhas de sol (Alvarenga et al. 2003; Dias et al. 2007; Morais et al. 2007), o que seria uma estratégia fisiológica para aumentar a eficiência de captura de luz (Gonçalves et al. 2001). Além disso, na presença de luz intensa, a taxa de degradação da clorofila (principalmente da clorofila **a**) por foto-oxidação é maior do que sua taxa de síntese (Kramer, Kozlowski 1979). Assim, quantificar os conteúdos de clorofila **a**, **b** e total de espécies arbóreas em diferentes estágios sucessionais fornece informação importante sobre as relações entre a planta e seu ambiente.

Outro fator importante para a compreensão dos processos ecológicos ao longo da sucessão é a dinâmica foliar. O tempo de vida foliar é um caráter funcional envolvido em um “trade-off” fundamental entre uma rápida produção de biomassa e uma eficiente conservação de nutrientes, que tem implicações substanciais para o funcionamento da planta na escala foliar, de indivíduo e do próprio ecossistema (Chabot, Hicks 1982; Coley 1988; Reich et al. 1992). Estudos conduzidos em gradientes sucessionais, de ambientes tropicais e temperados, demonstraram que as espécies que se desenvolvem imediatamente depois de uma perturbação usualmente exibem intervalos de vida foliar mais curtos que as espécies que aparecem mais tarde na sequência sucessional (Bazzaz 1996; Hegarty 1990; Navas et al. 2003; Reich et al. 2004). Isso porque as espécies pioneiras se estabelecem em ambientes ricos em recursos e apresentam altas taxas de crescimento, enquanto que as espécies tardias estabelecem em ambientes com poucos recursos e precisam compensar os gastos iniciais de construção de folhas, protegendo-as e mantendo-as por mais tempo (Coley et al. 1985; Guariguata, Ostertag 2001; Poorter et al. 2004).

Normalmente, algumas características morfológicas estão relacionadas à dinâmica foliar, como a esclerofilia (dureza foliar). A esclerofilia é devida à abundância de substâncias como fibras, esclereídes (Bussotti et al. 1997; Salleo, Nardini 2000), celulose e sílica (Howe, Westley 1988) presentes na lâmina foliar. É uma característica vantajosa para a planta, pois permite a ela

reduzir a perda de água e se proteger contra o excesso de luz e a ação de herbívoros (Boerger e Wisniewski 2003). A área foliar específica (AFE: área foliar por peso seco) é uma medida inversa de esclerofilia (Boerger e Wisniewski 2003; Gonçalves-Alvim et al. 2006). Ela usualmente declina com o aumento do tempo de vida da folha ao longo da sucessão (Reich et al. 1997; Diemer 1998; Wright, Westoby 2002) e constitui uma característica importante para o crescimento de espécies pioneiras, pois as permite implantar eficientemente sua área foliar com menor custo de construção (Boerger e Wisniewski 2003; Poorter et al. 2004).

As FTSs, continuamente expostas a atividades antrópicas (Janzen 1988; Espírito-Santo et al. 2006; Quesada et al. 2009), normalmente constituem um mosaico de formações vegetais em diferentes estágios sucessionais (Arroyo-Mora et al. 2005), estando sob forte ameaça de degradação e fragmentação. A perda de biodiversidade oriunda desses processos resulta na degradação das funções ecológicas, afetando a habilidade de comunidades ecológicas de resistirem ou se recuperarem de distúrbios e mudanças ambientais (Wardle et al. 2000). Além disso, espécies que ocupam diferentes posições ao longo desse gradiente sucessional geralmente diferenciam marcadamente em suas características foliares (Poorter et al. 2004). Neste sentido, as características morfo-fisiológicas foliares oferecem um indicativo importante das diferenças funcionais de plantas ao longo do processo de regeneração natural.

Este trabalho teve como objetivo entender as alterações na composição de espécies arbóreas e no funcionamento das comunidades de árvores que ocorrem ao longo de um gradiente sucessional em uma FTS no norte de Minas Gerais. Especificamente, pretendemos responder às seguintes perguntas: i) Como diferem as características foliares morfo-fisiológicas de espécies arbóreas que ocorrem em diferentes estágios sucessionais? ii) É possível determinar grupos funcionais de plantas com base nestas características foliares morfo-fisiológicas?

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), criado no ano de 2000 a partir da desapropriação de quatro fazendas, nas quais as principais atividades econômicas eram a pecuária extensiva e as plantações de feijão, milho e tomate em dois pivôs centrais de 80 ha cada. O parque possui uma área de 15.466,44 ha e está localizado às margens do Rio São Francisco, no município de Manga, MG, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" W.

A vegetação original predominante no PEMS é a Floresta Estacional Decidual, existente em solos planos e férteis (IEF 2000). Aproximadamente 1.525 ha do PEMS são cobertos por pastagens abandonadas em estágio inicial de regeneração, enquanto o restante da área do parque apresenta-se como um mosaico de florestas secas em estágios secundário e primário, além de florestas ripárias (IEF 2000). Estas formações são tipicamente decíduas, com cerca de 90-95% de perda de folhas na estação seca do ano (Maio-Outubro) (Pezzini et al. 2008). O clima da região é do tipo Aw (segundo Köppen, atualizado por Peel et al. 2007), caracterizado pela existência de uma estação seca severa durante o inverno. A temperatura média na região é de 24°C (Antunes 1994) e a precipitação média é de 818 ± 242 mm (dados da estação meteorológica de Manga, a aproximadamente 10 km do PEMS).

Neste estudo, foram utilizadas áreas florestais em três diferentes estágios de regeneração natural, determinadas por Madeira e colaboradores (2009) de acordo com as características estruturais verticais (número de estratos) e horizontais (densidade de árvores) da floresta, bem como o tempo decorrido desde o distúrbio e o tipo de uso anterior da terra. Assim, de acordo com o autor, o estágio *inicial* é composto principalmente por manchas esparsas de vegetação lenhosa,

arbustos e herbáceas, com um único estrato vertical formado por um dossel descontínuo de aproximadamente 4 m de altura. Esta área foi utilizada como pastagem por pelo menos 20 anos e abandonada em 2000, com a criação do PEMS. Ainda de acordo com o autor, o estágio *intermediário* apresenta dois estratos verticais. O primeiro é composto de árvores de crescimento rápido, com 10-12 m de altura, formando um dossel fechado, com algumas árvores emergentes de até 15 m. O segundo estrato é composto por um sub-bosque denso, com muitas lianas e árvores juvenis. Esta área foi utilizada como pastagem por tempo indeterminado e abandonada no final da década de 1980. O estágio *tardio* também apresenta dois estratos. Neste caso, o primeiro estrato é formado por árvores altas, formando um dossel fechado de 18-20 m de altura. O segundo estrato é formado por um sub-bosque esparsos com reduzida penetração de luz e baixa densidade de árvores juvenis e lianas. Não há registros de corte raso nesta área por pelo menos 50 anos (Madeira et al. 2009).

2.2. Desenho Amostral

As coletas foram realizadas em nove parcelas de 50 m x 20 m (três por estágio sucessional) marcadas em 2006, nas quais dados fitossociológicos foram amostrados anualmente até 2009. Estas parcelas estão localizadas ao longo de um transecto de 5 km que atravessa áreas florestais nos três estágios sucessionais definidos acima, entre as coordenadas 14°50'-14°51' S e 43°57'-44°00 W (Madeira et al. 2009). Com base nos dados fitossociológicos, foram determinadas as cinco espécies de plantas de maior Valor de Importância (VI) e com Diâmetro a Altura do Peito (DAP) ≥ 5 cm em cada parcela. O VI expressa, numericamente, a importância de uma determinada espécie em uma comunidade (no caso, estágio sucessional), sendo determinado por meio da soma de seus valores de densidade, frequência e dominância relativas, expressos em porcentagem (Curtis, McIntosh 1950; Müeller-Dombois, Ellenberg 1974). Dessa forma, as

espécies amostradas não são, necessariamente, as mesmas por parcela nem por estágio sucessional. Para estas espécies, foram avaliados caracteres morfológicos e fisiológicos listados a seguir para definir os grupos funcionais. Todas as medições foram realizadas no meio da estação chuvosa (Janeiro), exceto a dinâmica foliar, que foi analisada durante toda a estação chuvosa (Novembro-Abril) e início da estação seca (Maio-Junho) de 2009-2010, quando as plantas apresentavam folhas.

Dinâmica Foliar

Três indivíduos arbóreos de cada uma das cinco espécies previamente determinadas foram identificados e marcados, totalizando 15 indivíduos por parcela. Para estimar o tempo de vida das folhas, foram aleatoriamente marcadas 10 folhas novas e totalmente expandidas em cada indivíduo no início da estação chuvosa (Novembro/2009). Estas folhas foram monitoradas mensalmente durante todo o período de chuvas. Em cada amostragem subsequente, a perda de folhas marcadas anteriormente e a produção de folhas novas em cada indivíduo foram registradas. Em caso de produção de novas folhas no decorrer da estação chuvosa, cinco folhas novas por indivíduo foram marcadas e monitoradas nas amostragens remanescentes. O tempo médio de vida (em meses) das folhas por indivíduo foi determinado para as análises estatísticas. Ainda, dados de umidade do solo foram obtidos a cada 30 minutos em cada uma das estações meteorológicas, localizadas por estágio sucessional no PEMS. A média mensal de umidade do solo foi determinada para as análises estatísticas.

Características Morfológicas das Folhas

Para determinar as características foliares, foram coletadas 15 folhas intactas (ausência de qualquer tipo de dano por herbívoros) e totalmente expandidas de cada um dos 15 indivíduos

previamente marcados por parcela. No estágio inicial, as folhas coletadas encontravam-se expostas ao sol, enquanto nos estágios intermediário e tardio, as folhas coletadas encontravam-se no sub-bosque. Desta forma, folhas de espécies pioneiras foram designadas *folhas de sol*, enquanto que folhas de espécies intermediárias e tardias foram designadas *folhas de sombra*.

Das 15 folhas coletadas por indivíduo, cinco foram utilizadas para avaliar as seguintes características morfológicas: comprimento e largura da lâmina foliar e área foliar específica. Comprimento e largura da lâmina foliar foram medidos (cm) com o auxílio de uma régua. Para cálculo da área foliar específica (cm^2g^{-1}), as folhas tiveram suas áreas foliares calculadas com o auxílio do *software* ImageJ (Rasband 2006) e, posteriormente, foram desidratadas em estufa por 48 h a 70°C (Poorter et al. 2004) e pesadas. As outras 10 folhas coletadas em cada indivíduo foram utilizadas para avaliar a quantidade de polifenóis, sendo que destas, cinco também foram utilizadas para extração de clorofila (ver descrições a seguir). Nas análises estatísticas, para cada variável, obteve-se a média por indivíduo de cada espécie.

Conteúdo de Polifenóis

Das 15 folhas coletadas de cada indivíduo para determinação das características morfológicas, 10 folhas foram usadas para avaliação não-destrutiva de polifenóis presentes na epiderme foliar. As medições foram realizadas em campo, com o auxílio de um fluorímetro de excitação dupla (Dualex® Dual Excitation, protótipo CNRS-LURE, França), que se baseia no coeficiente de extinção molar da quercetina (ϵ) a 375nm (Cartelat et al. 2005). Para cada folha, foram tomadas três leituras em cada superfície (abaxial e adaxial), evitando-se as nervuras centrais. A soma das leituras abaxial e adaxial foi dividida pelo ϵ (uma vez que os derivados da quercetina constituem a principal família dos flavonóides e, portanto, o ϵ dos flavonóides é bem

similar), sendo então transformada para conteúdo de polifenóis ($\mu\text{mol}^{-1}\text{cm}^2$) (Meyer et al. 2006). Como a maioria dos polifenóis está concentrada na epiderme das folhas, esta medida pode ser usada para estimar o conteúdo total de polifenóis foliares (Goulas et al. 2004).

Conteúdo de Clorofila

Das folhas utilizadas para quantificação de polifenóis, cinco folhas por indivíduo de cada espécie também tiveram o conteúdo de clorofila determinado. As amostras de folhas foram envoltas em papel laminado e guardadas em isopor com gelo até o laboratório, onde foram congeladas a -18°C para análises futuras. Seguindo método adaptado de Hiscox, Israelstam (1979), cada amostra de 0,1g de tecido foliar em frações foi colocada em um tubo com dimetilsulfóxido (DMSO, 99,9%) tampado, que foi submetido a banho-maria a 65°C . O processo de extração foi considerado completo quando as amostras de folhas tornaram-se visualmente transparentes. Posteriormente, os extratos foram submetidos a análises de absorção usando-se um espectrofotômetro (Femto 700 Plus). Como a região do azul não pode ser usada devido à presença de carotenóides (Mackinney 1941), a absorbância foi medida a 645 e 663nm para as clorofilas **b** e **a**, respectivamente.

Hiscox e Israelstam (1979) encontraram os mesmos padrões de absorção para os extratos de clorofila com DMSO e acetona, utilizando, portanto, as equações de Arnon (1949) para calcular e quantificar os conteúdos de clorofilas **a**, **b** e total. Da mesma forma, neste estudo, o conteúdo de clorofila foi calculado a partir destas equações e então convertido em termos de concentração e expresso em miligrama (mg) de clorofila por grama (g) de tecido foliar.

2.3. Análises Estatísticas

Os valores de densidade, frequência e dominância relativas de cada espécie arbórea foram calculados por estágio sucessional (G.R. Luz, dados não publicados), para determinar as espécies com maior Valor de Importância na comunidade: $VI = DR_e (\%) + FR_e (\%) + DOR_e (\%)$, onde

DR_e = Densidade relativa da espécie;

FR_e = Frequência relativa da espécie;

DOR_e = Dominância relativa da espécie.

Os efeitos do estágio sucessional (variável explicativa) sobre todas as características foliares (conteúdos de clorofila e polifenóis, tempo de vida da folha, área foliar específica, comprimento, largura e espessura da lâmina foliar – variáveis resposta) das diferentes espécies de plantas foram analisados através de modelos lineares generalizados (GLM) (Crawley 2002). Os modelos mínimos foram ajustados e a significância avaliada por meio da omissão de variáveis não significativas e do agrupamento de variáveis estatisticamente não significativas, através de análises de contraste a partir do modelo completo (método *backward*). Os modelos ajustados foram submetidos a análises de resíduos para avaliar a adequação do modelo de distribuição de erros. No caso da dinâmica foliar, análises de sobrevivência com distribuição Weibull foram utilizadas (Crawley 2002). Esta análise tem como variável-resposta o tempo definido para a ocorrência de um evento pré-estabelecido (ponto final) (Martinussen, Scheike 2006). Nesse caso específico, o tempo de origem é o momento da marcação de folhas nos indivíduos arbóreos e o ponto final é o mês em que a folha caiu. Assim, examinamos a sobrevivência (tempo de vida) da folha para cada estágio sucessional e para espécies dentro de cada estágio. Os dados mensais de umidade do solo, por estágio sucessional, foram relacionados estatisticamente com a queda foliar, através da Análise de Variância (ANOVA) com teste Qui-quadrado. Todas estas análises

estatísticas e a crítica aos modelos foram realizadas através do *software* R (R Development Core Team 2008).

Para a identificação de grupos funcionais, foi utilizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), comumente utilizada em análises de dados ecológicos (Peres-Neto et al. 2003), incluindo teste de hipóteses de grupos funcionais (Lavorel et al. 1997). A PCA estabelece, a partir de uma matriz de semelhança (no caso, variância-covariância), um conjunto de eixos (componentes) perpendiculares. Cada componente corresponde a um autovetor (eixo fatorial) dessa matriz. Assim, a partir de uma matriz de n variáveis, serão calculados n autovetores em função da sua contribuição à variância total dos dados (Valentin 1995). O resultado é um sistema reduzido de coordenadas (conjunto de variáveis originais), que proporcionam informações sobre as semelhanças ecológicas das amostras e contribuem para descrever a resposta numérica das espécies (Valentin 1995; Legendre, Legendre 1998). Nesta análise, todas as características foliares citadas anteriormente foram incluídas como variáveis-respostas. Devido à grande discrepância entre os valores de cada variável, suas médias por espécie em cada parcela foram calculadas e logaritmizadas, com o intuito de obter-se a normalidade dos dados.

Para determinar se os agrupamentos resultantes eram diferentes de agrupamentos formados ao acaso, foi empregado o pós-teste One-Way Anosim, utilizando-se a distância Euclidiana. A Análise de Similaridades (ANOSIM) é um teste não-paramétrico multivariado para verificar se existe diferença estatística significativa entre dois ou mais grupos de amostragem. Uma extensão da ANOVA, o teste baseia-se na comparação entre as médias das distâncias entre os grupos com as médias das distâncias dentro dos grupos (Clarke 1993). As análises de grupos funcionais (PCA e One-Way Anosim) foram realizadas no *software* Past (Hammer et al. 2001).

3. RESULTADOS

Durante o estudo, foram amostradas ao todo 13 diferentes espécies vegetais, pertencentes a sete famílias botânicas, sendo Fabaceae (Leguminosae) e Bignoniaceae as famílias mais representativas (cinco e três espécies, respectivamente). Das espécies estudadas, sete espécies encontraram-se no estágio inicial, seis espécies no intermediário e seis espécies no tardio. Além disso, as espécies dominantes diferiram entre os estágios sucessionais: *Myracrodruon urundeuva* Fr. Allemão (32,54%) predominou no inicial, *Handroanthus reticulatus* Mattos (26,63%) no intermediário e *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (22,13%) no tardio (Tabela 1). Entretanto, a composição de espécies nesses dois últimos estágios foi mais semelhante: das seis espécies amostradas, apenas *H. chrysotrichus* foi exclusiva no estágio tardio, o mesmo acontecendo com *Spondias tuberosa* Arruda no estágio intermediário.

Tabela 1. Família, valor de importância (VI) em ordem decrescente e amostragem de cada espécie estudada por estágio sucessional no PEMS.

| ESPÉCIE | FAMÍLIA | VI | ESTÁGIOS SUCESSIONAIS | | |
|-----------------------------------|---------------------------|-------|-----------------------|---------------|--------|
| | | | Inicial | Intermediário | Tardio |
| <i>Myracrodruon urundeuva</i> | Anacardiaceae | 32,54 | x | | |
| <i>Handroanthus chrysotrichus</i> | Bignoniaceae | 26,63 | | | x |
| <i>Handroanthus reticulatus</i> | Bignoniaceae | 22,13 | | x | x |
| <i>Combretum duarteanum</i> | Combretaceae | 20,92 | | x | x |
| <i>Commiphora leptophloeus</i> | Burseraceae | 11,97 | | x | x |
| <i>Senna spectabilis</i> | Fabaceae Caesalpinioideae | 9,49 | x | | |
| <i>Poecianella pluviosa</i> | Fabaceae Caesalpinioideae | 9,43 | x | x | x |
| <i>Terminalia fagifolia</i> | Combretaceae | 9,31 | | x | x |
| <i>Handroanthus ochraceus</i> | Bignoniaceae | 8,60 | x | | |
| <i>Machaerium acutifolium</i> | Fabaceae Faboideae | 5,59 | x | | |
| <i>Mimosa hostilis</i> | Fabaceae Mimosoideae | 4,47 | x | | |
| <i>Senegalia polyphylla</i> | Fabaceae Mimosoideae | 3,87 | x | | |
| <i>Spondias tuberosa</i> | Anacardiaceae | 3,77 | | x | |

Valores de importância calculados a partir da soma dos valores de frequência, densidade e dominância relativas de cada espécie arbórea por estágio sucessional.

A produção de folhas novas, caracterizada pelo aparecimento de pequenas folhas de coloração verde clara, foi mais intensa no mês de Novembro – início do período chuvoso. A queda foliar iniciou-se em Dezembro, apresentou um pico em Fevereiro e estendeu-se até Junho, quando *M. urundeuva* apresentou 76,7% de queda foliar e *H. reticulatus* e *H. chrysotrichus* 90,0% e 83,3%, respectivamente. Além disso, a queda foliar por estágio sucessional relacionou-se negativamente com a umidade do solo ($P < 0,01$) (dados das estações meteorológicas localizadas no PEMS), um indicativo de pluviosidade (Figura 1).

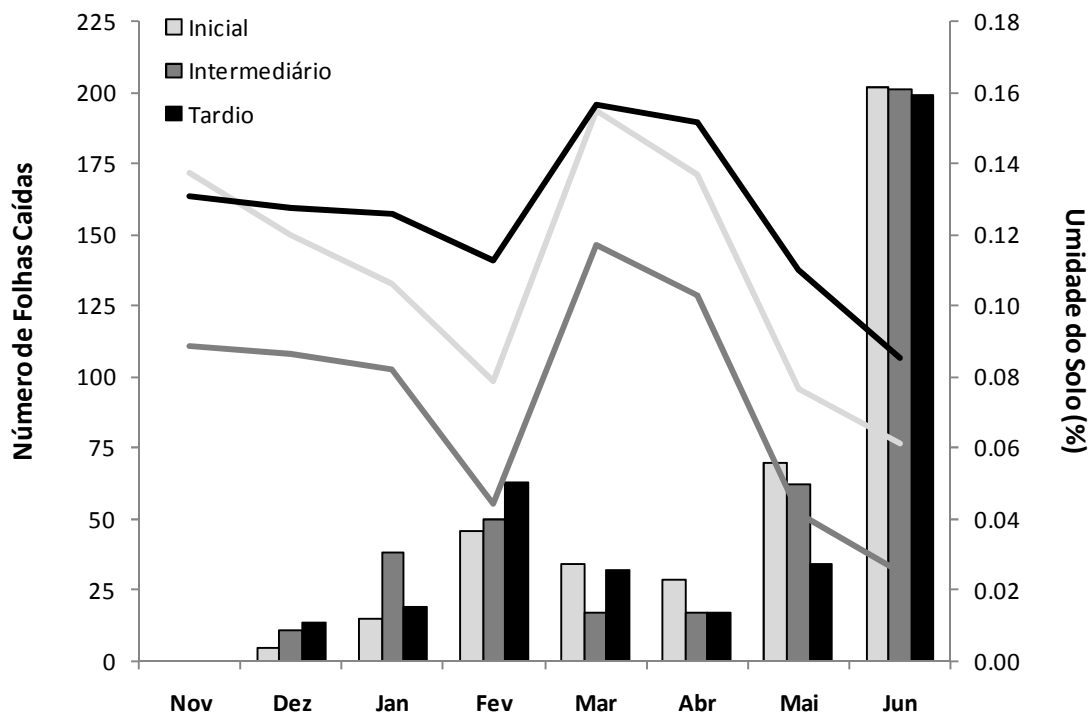


Figura 1. Queda foliar (barras) e porcentagem de umidade do solo (linhas) por estágio sucessional nas estações chuvosa (Novembro-Abril) e seca (Maio-Junho) de 2009/2010. Dados de umidade do solo obtidos das estações meteorológicas localizadas no PEMS.

A produção de novas folhas ocorreu em 20% dos indivíduos amostrados, em Março, após as chuvas ocorridas no mês anterior. As seguintes espécies apresentaram produção de novas folhas: *Senna spectabilis* Irwin, Barneby, *H. ochraceus* (Cham.) Mattos, *Mimosa hostilis* Benth.

(inicial), *Combretum duarceanum* Cambess., *Spondias tuberosa* (intermediário), *H. chrysotrichus*, *H. reticulatus* (tardio) e *Terminalia fagifolia* Fr. Allemão (intermediário e tardio).

Os modelos (GLM) mostraram que todas as características foliares morfológicas e fisiológicas foram influenciadas pelo estágio sucessional, exceto dinâmica foliar (Tabela 2). O estágio inicial apresentou 82,0% de perda de folhas ao longo do período estudado, seguido do estágio tardio, com 83,3% de perda foliar e do estágio intermediário, com 85,8% (Figura 2A). Dentro de cada estágio sucessional, muitas espécies também apresentaram diferença nas dinâmicas foliares, principalmente no estágio inicial, onde apenas *Myracrodruon urundeuva* e *Poecianella pluviosa* (representadas pela mesma curva) foram semelhantes (Figura 2B). Em contraste, as espécies dos estágios intermediário e tardio apresentaram maior similaridade nas suas dinâmicas foliares (Figuras 2C e D).

Tabela 2. Análise de *Deviance* do modelo mínimo adequado, mostrando os efeitos dos estágios sucessionais (inicial, intermediário e tardio) na dinâmica foliar, na área foliar específica, na largura e no comprimento da lâmina foliar, no conteúdo de polifenol e nos conteúdos de clorofila **a**, **b** e total de espécies arbóreas do PEMS.

| Variáveis Resposta | Variáveis Explicativas | GL | Deviance | P |
|------------------------------|------------------------|----|-----------|--------|
| Dinâmica foliar | Estágios sucessionais | 2 | 0,73 | < 0,69 |
| Área foliar específica | Estágios sucessionais | 2 | 312019,00 | < 0,01 |
| Largura da lâmina foliar | Estágios sucessionais | 2 | 935,25 | < 0,01 |
| Comprimento da lâmina foliar | Estágios sucessionais | 2 | 1006,50 | < 0,01 |
| Polifenol | Estágios sucessionais | 2 | 0,04 | < 0,01 |
| Clorofila a | Estágios sucessionais | 2 | 1,24 | < 0,01 |
| Clorofila b | Estágios sucessionais | 2 | 4,21 | < 0,01 |
| Clorofila total | Estágios sucessionais | 2 | 9,99 | < 0,01 |

Os níveis dos estágios sucessionais estatisticamente não significativos foram agrupados na análise de contraste a partir do modelo completo.

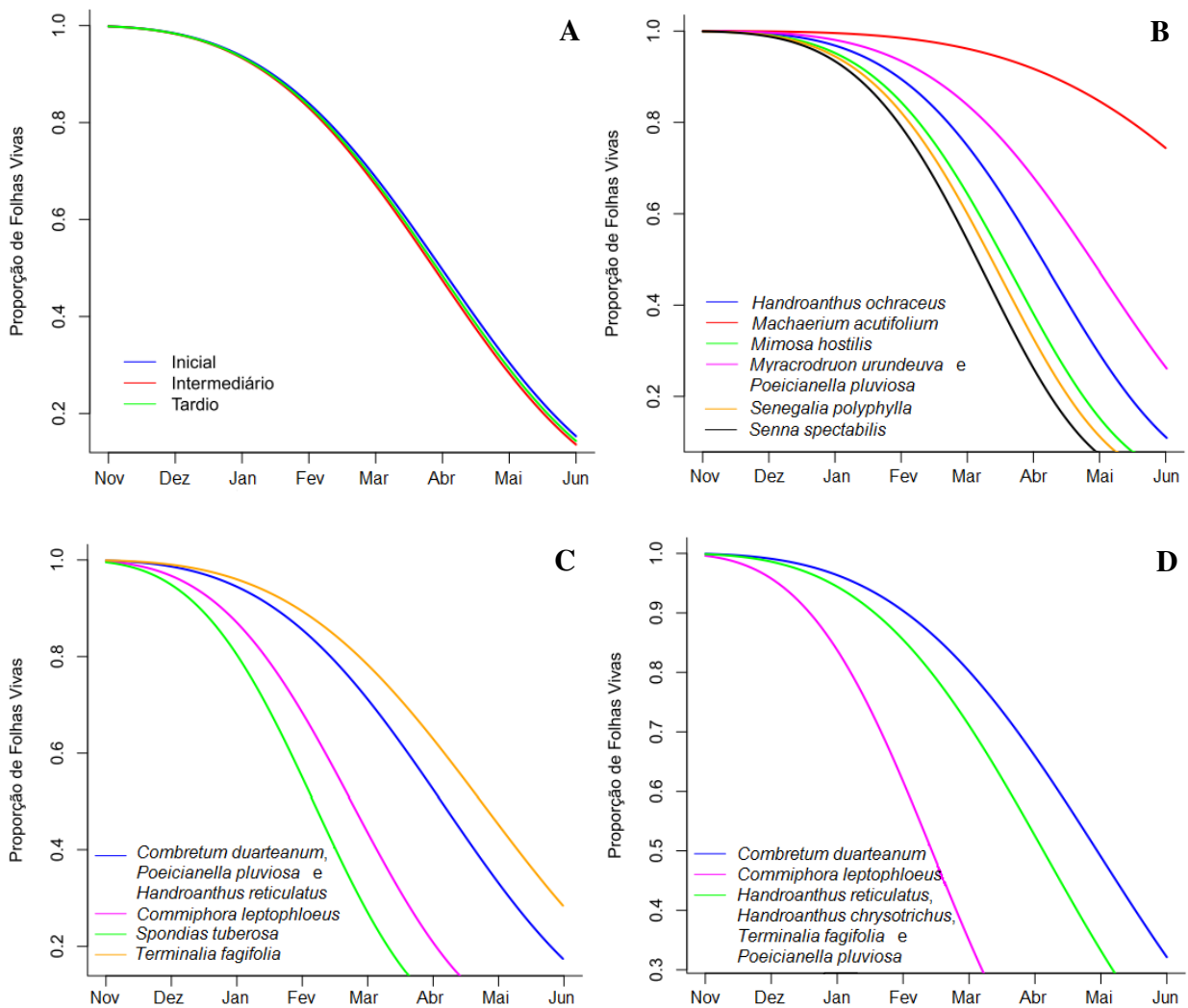


Figura 2. Dinâmica foliar de Novembro/2009 a Junho/2010 **A)** em cada estágio sucessional; **B)** para espécies do estágio inicial; **C)** para espécies do estágio intermediário e **D)** para espécies do estágio tardio do PEMS. Espécies representadas pela mesma curva não apresentaram diferença significativa entre suas dinâmicas foliares.

Dentre as espécies existentes em mais de um estágio sucessional, *Combretum duarteanum* foi a única espécie que apresentou dinâmicas foliares similares nos diferentes estágios em que ocorreu (intermediário e tardio), com 20 a 30% de folhas vivas no final do mês de Junho (Figuras 2C e D). Todas as outras espécies (*Poeicianella pluviosa*, *Handroanthus reticulatus*, *Terminalia fagifolia* e *Commiphora leptophloeus*) apresentaram dinâmicas consistentes com o padrão

observado para o estágio na qual se encontram. Por exemplo, *T. fagifolia* apresentou cerca de 30% de folhas vivas no mês de Junho no estágio intermediário (Figura 2C), mas a mesma proporção no início do mês de Maio no estágio tardio (Figura 2D).

Analisando-se as características foliares morfológicas, a área foliar específica não apresentou diferença significativa entre os estágios inicial e intermediário, sendo estes valores mais baixos em relação ao estágio tardio. Por sua vez, a largura e o comprimento foliar não apresentaram diferenças significativas entre os estágios inicial e tardio, sendo maiores em relação ao estágio intermediário (Tabela 3). Com relação às características foliares fisiológicas, o conteúdo de polifenóis variou significativamente entre todos os estágios, apresentando valores mais altos no inicial em relação aos estágios intermediário e tardio. Por sua vez, os conteúdos de clorofila (**a**, **b** e total) não diferiram significativamente entre os estágios inicial e tardio, mas ambos foram mais altos e significativamente diferentes do estágio intermediário (Tabela 3).

Quando analisadas as características foliares morfológicas entre todas as espécies estudadas, independente do estágio sucessional, a área foliar específica variou distintamente entre as espécies de cada estágio. Por sua vez, a largura e o comprimento da lâmina foliar foram maiores para *Handroanthus ochraceus* (espécie do estágio inicial) e *H. chrysotrichus* (espécie do estágio tardio) (Tabela 4). Quanto às características foliares fisiológicas, o conteúdo de polifenóis apresentou valores mais altos para a maioria das espécies existentes no estágio inicial, como *Senna spectabilis*, *Myracrodruon urundeuva*, *Poeicianella pluviosa*, *Mimosa hostilis* e *Senegalia polyphylla*. Para o conteúdo de clorofila total, os valores mais altos foram obtidos em *Handroanthus ochraceus* e *Machaerium acutifolium*, espécies do estágio inicial. Entre as espécies do estágio tardio, *H. chrysotrichus* (espécie exclusiva deste estágio) também apresentou alto conteúdo de clorofila total. O valor de clorofila total mais baixo ocorreu em *Spondias tuberosa*, espécie representante do estágio intermediário (Tabela 4).

Tabela 3. Características morfológicas (comprimento e largura da lâmina foliar e área foliar específica) e características fisiológicas (conteúdos de clorofila **a**, **b** e total e conteúdo de polifenóis) de três estágios sucessionais no PEMS.

| ESTÁGIOS SUCESSIONAIS | CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS | | | CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS | | | |
|--------------------------|------------------------------|------------------------|--|------------------------------|-----------------------|---------------------------|--|
| | Comprimento Foliar (cm) | Largura Foliar (cm) | Área Foliar Específica (cm ² /g) | Clorofila a (mg/g) | Clorofila b (mg/g) | Clorofila Total (mg/g) | Polifenol ($\mu\text{mol}^{-1}\text{cm}^2$) |
| Inicial | 14,32 ± 0,653 a | 11,28 ± 0,786 a | 180,79 ± 6,419 b | 1,88 ± 0,029 a | 1,57 ± 0,05 a | 3,46 ± 0,08 a | 0,081 ± 0,003 a |
| Intermediário | 9,87 ± 0,371 b | 7,74 ± 0,453 b | 197,67 ± 6,219 b | 1,73 ± 0,041 b | 1,32 ± 0,08 b | 3,06 ± 0,11 b | 0,072 ± 0,003 b |
| Tardio | 13,60 ± 0,652 a | 12,10 ± 0,747 a | 259,84 ± 11,719 a | 1,87 ± 0,041 a | 1,60 ± 0,08 a | 3,47 ± 0,11 a | 0,053 ± 0,002 c |

Os valores médios seguidos por letras diferentes na mesma coluna indicam diferenças significativas de cada característica foliar morfológica/fisiológica entre os estágios sucessionais.

Tabela 4. Características fisiológicas (conteúdos de clorofila **a**, **b** e total e conteúdo de polifenóis) e características morfológicas (comprimento e largura da lâmina foliar e área foliar específica) para cada espécie estudada no PEMS. Os estágios correspondentes a cada espécie foram representados pelas letras **A** (inicial), **B** (intermediário) e **C** (tardio).

| ESPÉCIE | CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS | | | CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS | | | |
|---------------------------------------|------------------------------|---------------------|---|------------------------------|--------------------|------------------------|---|
| | Comprimento Foliar (cm) | Largura Foliar (cm) | Área Foliar Específica (cm ² /g) | Clorofila a (mg/g) | Clorofila b (mg/g) | Clorofila Total (mg/g) | Polifenol (μmol ⁻¹ cm ²) |
| <i>M. urundeuva</i> ^A | 11,74 ± 0,890 c | 9,52 ± 0,730 d | 158,62 ± 23,10 b | 1,62 ± 0,053 c | 1,11 ± 0,097 d | 2,74 ± 0,132 e | 0,09 ± 0,007 b |
| <i>H. chrysotrichus</i> ^C | 23,12 ± 1,025 a | 23,37 ± 0,840 a | 201,14 ± 23,10 b | 1,95 ± 0,053 b | 1,77 ± 0,097 b | 3,71 ± 0,132 c | 0,02 ± 0,007 d |
| <i>H. reticulatus</i> ^{B,C} | 10,66 ± 0,780 d | 10,92 ± 0,640 c | 267,43 ± 19,15 a | 1,94 ± 0,044 b | 1,65 ± 0,080 c | 3,58 ± 0,110 c | 0,05 ± 0,005 c |
| <i>C. duarteanum</i> ^{B,C} | 7,78 ± 0,554 e | 4,16 ± 0,454 f | 279,83 ± 14,15 a | 1,90 ± 0,033 b | 1,59 ± 0,059 c | 3,49 ± 0,081 c | 0,06 ± 0,004 c |
| <i>C. leptophloeus</i> ^{B,C} | 9,84 ± 0,753 d | 7,92 ± 0,617 e | 185,90 ± 19,15 b | 1,41 ± 0,044 d | 0,79 ± 0,080 e | 2,19 ± 0,110 f | 0,08 ± 0,005 b |
| <i>S. spectabilis</i> ^A | 17,68 ± 0,909 b | 7,93 ± 0,746 e | 208,30 ± 23,10 b | 1,86 ± 0,053 b | 1,31 ± 0,097 d | 3,17 ± 0,132 d | 0,10 ± 0,007 a |
| <i>P. pluviosa</i> ^{A,B,C} | 16,60 ± 0,724 b | 14,56 ± 0,594 b | 195,88 ± 19,15 b | 1,97 ± 0,044 b | 1,85 ± 0,080 b | 3,83 ± 0,110 b | 0,08 ± 0,005 b |
| <i>T. fagifolia</i> ^{B,C} | 6,67 ± 0,841 f | 2,77 ± 0,689 g | 224,87 ± 21,22 b | 1,93 ± 0,049 b | 1,52 ± 0,089 c | 3,44 ± 0,121 c | 0,06 ± 0,006 c |
| <i>H. ochraceus</i> ^A | 22,77 ± 0,998 a | 24,83 ± 0,818 a | 243,72 ± 23,10 a | 2,04 ± 0,053 a | 2,32 ± 0,097 a | 4,36 ± 0,132 a | 0,03 ± 0,007 d |
| <i>M. acutifolium</i> ^A | 11,56 ± 1,416 d | 8,21 ± 1,161 e | 192,99 ± 34,65 b | 1,99 ± 0,080 b | 2,58 ± 0,146 a | 4,58 ± 0,198 a | 0,06 ± 0,010 c |
| <i>M. hostilis</i> ^A | 6,28 ± 0,889 f | 3,82 ± 0,729 g | 129,09 ± 23,10 b | 1,93 ± 0,053 b | 1,32 ± 0,097 d | 3,25 ± 0,132 d | 0,09 ± 0,007 b |
| <i>S. polyphylla</i> ^A | 12,83 ± 2,204 c | 9,70 ± 1,807 d | 147,32 ± 34,65 b | 1,99 ± 0,080 b | 1,58 ± 0,146 c | 3,58 ± 0,198 c | 0,08 ± 0,010 b |
| <i>S. tuberosa</i> ^B | 9,33 ± 1,356 e | 8,00 ± 1,112 e | 217,39 ± 34,65 b | 1,05 ± 0,080 e | 0,27 ± 0,146 f | 1,32 ± 0,198 g | 0,06 ± 0,010 c |

Os valores médios seguidos por letras diferentes na mesma coluna indicam diferenças significativas de cada característica foliar morfológica/fisiológica entre as espécies estudadas.

Ao verificar associações entre as diferentes espécies e as características foliares, como forma de se identificar agrupamentos funcionais, a maior parte da variância foi representada pelos dois primeiros componentes principais. O primeiro componente representou 53,9% da variação e o segundo componente, 23,4%. O comprimento e a largura da lâmina foliar estiveram negativamente correlacionados com o primeiro eixo, enquanto o conteúdo de polifenóis esteve negativamente correlacionado com o segundo eixo. Já os conteúdos de clorofilas **a**, **b** e total, a área foliar específica, a espessura e o tempo médio de vida foliar estiveram negativamente correlacionados com o primeiro eixo e positivamente com o segundo (Figura 3). Após realizar a análise multivariada (PCA), o pós-teste One-Way Anosim não mostrou diferença significativa entre os estágios de sucessão ($P > 0,05$). Entretanto, grupos filogeneticamente relacionados foram observados (Figura 3).

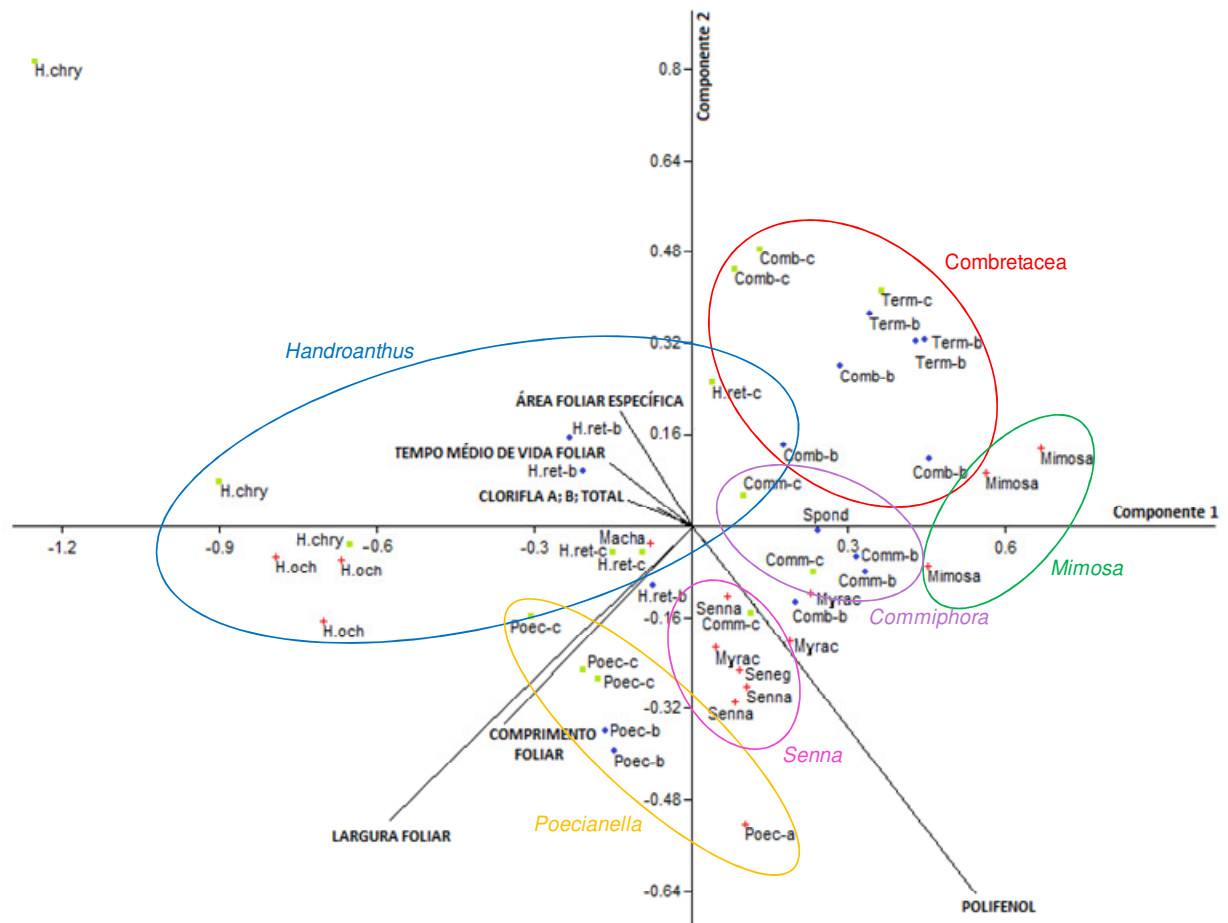


Figura 3. Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as características foliares morfo-fisiológicas e as espécies dos estágios inicial (+), intermediário (●) e tardio (■) do PEMS. Espécies ocorrentes em mais de um estágio foram representadas pelas letras **a** (inicial), **b** (intermediário) e **c** (tardio). O primeiro eixo explicou 53,9% da variação e o segundo 23,4%. As elipses foram delimitadas manualmente para destacar os agrupamentos filogenéticos observados.

4. DISCUSSÃO

A longevidade foliar das espécies arbóreas não diferiu entre os estágios sucessionais na FTS estudada, o que não corrobora a maioria dos estudos realizados em diferentes ecossistemas, que apresentam muitas espécies perenes. Espécies de estágio inicial, ao contrário de espécies de estágio tardio, geralmente apresentam folhas de vida curta, com baixo custo de construção (menos esclerófilas), já que estas espécies se estabelecem em um ambiente rico em recursos (Coley et al. 1985; Navas et al. 2003; Reich et al. 1992; Poorter et al. 2004). Portanto, a semelhança entre as dinâmicas foliares de todos os estágios obtidos, neste estudo, indica uma primeira diferença entre florestas tropicais úmidas e secas.

Entretanto, foi observada diferença fenológica entre as espécies de cada estágio, principalmente no inicial. Um dos processos determinantes da composição de uma comunidade é o mecanismo de “filtragem ambiental”, através do qual, espécies que geralmente compartilham características específicas poderiam sobreviver em um ambiente com condições climáticas, interações bióticas e distúrbios determinados (Díaz et al. 1998; Messier et al. 2010). Contraditoriamente, alguns autores apontam que espécies muito similares (com alta sobreposição de nicho) provavelmente não coexistem devido à exclusão competitiva (Gause 1932; Cavender-Bares et al. 2004; Messier et al. 2010). Em ambientes em início de sucessão, a grande disponibilidade de recursos exerce pouca pressão seletiva sobre as estratégias morfo-fisiológicas das espécies de plantas (Poorter et al. 2004). Para muitas comunidades ecológicas, à medida que a sucessão avança, habitats com recursos limitados e alta competição representariam “filtros ambientais” mais estreitos, reduzindo a variedade de tais estratégias (Jabot et al. 2008), nos quais fortes pressões seletivas levariam a uma convergência nas estratégias adaptativas, incluindo a

dinâmica foliar. Isto explicaria a maior semelhança na composição de espécies e a menor disparidade entre as dinâmicas foliares das espécies dos estágios intermediário e tardio.

Da mesma maneira que a dinâmica foliar variou entre as espécies de cada estágio sucessional, quando espécies existentes em mais de um estágio tiveram suas dinâmicas foliares comparadas, a maioria apresentou dinâmicas distintas em cada estágio (exceto *Combretum duarleanum*). De acordo com Reich e colaboradores (1992), o tempo de vida foliar é resultado da resposta da planta em relação à disponibilidade de luz, à oferta de nutrientes, à seca e a outros fatores bióticos e abióticos. Indivíduos da mesma espécie, que ocupam diferentes posições ao longo do processo sucessional, diferem quanto à resposta plástica para diferentes condições de crescimento (Coley et al. 1985; Messier et al. 2010; Silva et al. 2011). Assim, muitas das espécies amostradas neste estudo foram capazes de se adaptar às condições ambientais dos estágios nos quais se encontram de acordo com seu grau de plasticidade fenotípica. Espécies de baixa plasticidade fenotípica podem ser eliminadas da comunidade ainda durante sua fase de estabelecimento (Jabot et al. 2008), devido ao processo de filtragem ambiental (Cavender-Bares et al. 2004; Messier et al. 2010; Maharjan et al. 2011). Portanto, as condições do ambiente podem determinar características peculiares aos indivíduos de uma mesma espécie em diferentes estágios sucessionais, fato também já reportado por Alvarez-Añorve e colaboradores (2008) em uma FTS no México.

A área foliar específica (medida inversa de esclerofilia) foi menor no estágio inicial. Muitos estudos em florestas tropicais úmidas e em florestas temperadas mostraram que uma característica peculiar de espécies pioneiras é a presença de folhas pouco esclerófilas (menos duras), ou seja, com alta AFE. Isto porque estas espécies não investiriam em defesas químicas, como fibras, ligninas e compostos fenólicos para manutenção das folhas de vida curta e com baixo custo inicial de construção (Coley et al. 1985; Reich et al. 1992; Poorter et al. 2004). O

inverso seria observado para espécies tardias. É provável que este padrão sucessional clássico, típico de florestas tropicais úmidas, não se aplique a FTSs, onde quase todas as espécies apresentam folhas de vida curta, resultado de uma estação seca bem definida. Florestas secas e úmidas e outros ecossistemas com diferentes tipos de limitações de recursos podem apresentar diferentes respostas de acordo com a interação entre disponibilidade hídrica e intensidade luminosa, já que estas variáveis são limitantes nestes tipos florestais, respectivamente (Reich et al. 1992; Markesteijn et al. 2007). A ocorrência de folhas mais esclerófilas no estágio inicial sugere uma segunda e grande diferença entre florestas tropicais úmidas e secas, já que é provável que em FTSs não haja uma relação positiva entre avanço sucessional e aumento da esclerofilia.

Apesar de as espécies do estágio inicial deste estudo não terem seguido este padrão sucessional, a presença de folhas mais esclerófilas no estágio inicial pode ser uma conseqüência da maior radiação solar, do maior acúmulo de polifenóis encontrados neste estágio, bem como da presença de estruturas que evitam a perda de água pela epiderme foliar (não abordadas neste estudo). Resultados semelhantes já foram obtidos em outros estudos (Boerger e Wisniewski 2003; Gonçalves-Alvim et al. 2006; Markesteijn et al. 2007).

O resultado semelhante entre os estágios inicial e tardio em relação à largura e ao comprimento foliar deve-se à presença das espécies *H. ochraceus* e *H. chrysotrichus*, respectivamente. Estas espécies apresentam folhas verdadeiramente grandes e a ausência delas no estágio intermediário foi responsável por tal discrepância. Essa conclusão é reforçada pelo fato de ter sido observado valores muito semelhantes de comprimento e largura foliar para as espécies comuns aos estágios intermediário e tardio. *Handroanthus ochraceus* e *H. chrysotrichus* não se encontram na lista de espécies estudadas no estágio intermediário por não terem sido localizados indivíduos arbóreos com $DAP \geq 15$ cm das respectivas espécies nas parcelas amostradas. Apesar

disso, estas espécies estão presentes em outras áreas no mesmo estágio sucessional no PEMS (Madeira et al. 2009; Silva et al. 2011).

O conteúdo de polifenóis diminuiu significativamente ao longo do gradiente sucessional. Outros autores também descreveram conteúdos de polifenóis mais altos em folhas de sol em relação a folhas de sombra (Di Stefano et al. 2007; Agati et al. 2008). O alto teor de polifenóis no estágio inicial contradiz muitos modelos sucessionais, pois espécies pioneiras investiriam menos em compostos de defesa, já que é relativamente fácil substituir folhas danificadas que tiveram baixo custo de produção (Coley et al. 1985; Poorter et al. 2004). Apesar do alto conteúdo de polifenóis, as plantas do estágio inicial apresentaram taxa de herbivoria foliar mais alta que os estágios avançados ($P < 0,01$, G. Faccion, dados não publicados). Oliveira (2010) e Silva e colaboradores (2011) também encontraram uma relação positiva entre taxa de herbivoria foliar e conteúdo de polifenóis em *H. spongiosus* e *H. ochraceus*, respectivamente, na mesma área de estudo.

É provável que o alto teor de polifenóis no estágio inicial se deva à maior incidência de luz que passa pelo dossel, em relação aos estágios inicial e intermediário. É sabido que a alta radiação solar (tanto na região do visível quanto na radiação ultravioleta) aumenta a capacidade fotossintética, aumentando a entrada de carbono que, em excesso, deixa de ser usado na síntese de proteínas (Meyer et al. 2006) e passa a induzir a síntese de compostos fenólicos (Kolb et al. 2001; Meyer et al. 2006; Di Stefano et al. 2007; Agati et al. 2008). Portanto, apesar de os polifenóis apresentarem diversas funções na folha, a princípio, os resultados deste estudo sugerem que seus níveis em espécies de FTSS sejam influenciados predominantemente pelas condições de radiação solar do que pela pressão de herbivoria (diferentemente do que ocorre em florestas tropicais úmidas). Estudos futuros poderão elucidar tal questão.

Com relação ao conteúdo de clorofila **a**, **b** e total, valores mais altos foram obtidos nos estágios inicial e tardio. Existe uma vasta literatura demonstrando valores mais altos encontrados em folhas de sombra em relação a folhas de sol (Alvarenga et al. 2003; Dias et al. 2007; Morais et al. 2007), pois na presença de luz intensa, a taxa de degradação da clorofila por foto-oxidação é maior do que sua taxa de síntese (Kramer, Kozlowski 1979). Além disso, maiores valores de clorofila em folhas de sombra, principalmente clorofila **b** (que capta energia em diferentes comprimentos de onda e a transfere para a clorofila **a**), constituiriam uma estratégia fisiológica para aumentar a eficiência de captura de luz (Gonçalves et al. 2001; Machado 2009).

Entretanto, o teor de clorofila foliar está diretamente relacionado aos níveis de nitrogênio no solo, pois este nutriente participa da constituição de aminoácidos, proteínas, enzimas e clorofila (Tucker 2004; Bojović, Marković 2009; Nogueira et al. 2010). Os solos dos estágios inicial e tardio apresentam maior concentração de nitrogênio (2,0 g/kg e 2,2 g/kg, respectivamente) em relação ao solo do estágio intermediário (1,7 g/kg, $P < 0,01$) (R. Berbara, dados não publicados). Portanto, uma possível explicação para a obtenção de altos valores de clorofila nos estágios inicial e tardio seria uma maior disponibilidade de nutrientes (especialmente o nitrogênio) no solo destes dois ambientes.

A análise de Componentes Principais não mostrou formação clara de grupos entre as espécies de diferentes estágios sucessionais, mas sim, de grupos com parentesco filogenético. Portanto, as características foliares utilizadas não revelaram evidência da existência de grupos funcionais de plantas relacionados à sucessão ecológica nesta FTS. O número de espécies estudadas pode ter sido um fator limitante para a obtenção destes grupos. Além disso, é possível que outras características indicadoras da fisiologia da planta, como taxas fotossintéticas, conteúdos de água, nitrogênio e carbono foliar, cor e forma da flor, tipo de polinização, tipo de dispersão de sementes sejam importantes na determinação de grupos funcionais destas florestas

(Díaz et al. 1998; Alvarez-Añorve et al. 2008; Powers e Tiffin 2010; Maharjan et al. 2011). Outra possibilidade seria a identificação, *a priori*, de novos agrupamentos funcionais. Para a área de estudo em questão, a distinção entre espécies leguminosas e não leguminosas parece ser um bom critério de agrupamento funcional, devido à existência da família Fabaceae nos três estágios, porém com predominância no estágio inicial. Leguminosas geralmente têm grande efeito no funcionamento do ecossistema, devido à habilidade de fixação de nitrogênio (McLaren, Turkington 2010). Powers e Tiffin (2010) também sustentaram esta proposta para florestas tropicais secas na Costa Rica.

De qualquer forma, é importante ressaltar que os estágios intermediário e tardio da FTS estudada apresentam aproximadamente a mesma composição florística, fato também reportado por Madeira e colaboradores (2009). Espécies filogeneticamente relacionadas geralmente compartilham características específicas, devido à mesma origem e história de vida (Cavender-Bares et al. 2004). Ainda de acordo com a hipótese da proporção de massa (Grime 1998), espécies que compõe a maior proporção de uma comunidade também teriam maior relevância no funcionamento do ecossistema. Assim, seria esperado que estes estágios fossem convergentes em diversos aspectos morfo-fisiológicos (pelo simples fato de serem filogeneticamente parecidos) e que houvesse agrupamento de suas espécies.

Portanto, mais do que a similaridade florística, outros fatores como a disponibilidade de nutrientes no solo podem estar influenciando a similaridade funcional vegetal da FTS estudada. Plantas desenvolveram diferentes mecanismos de obtenção de recursos para lidar com a heterogeneidade do solo (García-Palacios et al. 2011), de forma que os nutrientes do solo podem determinar a estrutura de uma população, a dinâmica de comunidades e, indiretamente, os processos ecológicos do ecossistema (Wardle et al. 2000; McLaren, Turkington 2010). Nossos resultados sugerem a importância de se considerar nutrientes do solo em estudos sobre o papel

das plantas (tanto em nível de espécies, quanto de grupos funcionais) no funcionamento de ecossistemas.

Apesar de os grupos de plantas identificados nesta floresta não serem relacionados à sucessão ecológica, o uso de características de plantas em diferentes condições ambientais (e gradientes sucessionais) possibilita comparar e prever respostas de diferentes floras frente aos impactos humanos. Atualmente, estudos têm sugerido que a estabilidade do ecossistema é tão dependente das características das plantas dominantes (composição de espécies) quanto da riqueza de espécies (Wardle et al. 2000; McLaren, Turkington 2010). Além disso, o padrão de regeneração de ambientes secundários possivelmente determinarão os filtros ambientais atualmente existentes (Díaz et al. 1998), modificando a composição das comunidades e, conseqüentemente, o funcionamento dos ecossistemas (McLaren, Turkington 2010). Portanto, compreender alguns processos ecológicos, como a biologia de espécies representativas de FTSs durante a sucessão é fundamental para propósitos de conservação da biodiversidade.

Por fim, a semelhança da longevidade foliar entre os estágios sucessionais, a inexistência de relação positiva entre avanço sucessional e aumento da esclerofilia, a função fotoprotetora dos polifenóis para a epiderme foliar e a relação do conteúdo de clorofila com a disponibilidade de nutrientes no solo são padrões descritos por este estudo, que permitiram demonstrar diferenças expressivas entre florestas tropicais úmidas e florestas tropicais secas. Desta forma, o estudo preencheu lacunas no conhecimento sobre regeneração natural em áreas tropicais, o que é de vital importância para o desenvolvimento de propostas de conservação e recuperação de áreas degradadas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agati G, Cerovic ZG, Dalla Marta A, Di Stefano V, Pinelli P, Traversi ML, Orlandini S. 2008. Optically-assessed preformed flavonoids and susceptibility of grapevine to *Plasmopara viticola* under different light regimes. **Functional Plant Biology** 35(1): 77–84.
- Alvarenga AA, Castro EM de, Lima EC e Magalhães MM. 2003. Effects of different light levels on the initial growth and photosynthesis of *Croton urucurana* Baill in southeastern Brazil. **Revista Árvore** 27(1): 53–57.
- Alvarez-Añorve M, Quesada M, Barrera E. 2008. Remote sensing and plant functional groups: physiology, ecology, and spectroscopy in tropical systems. Pp. 27–45. In Kalácska MER, Sánchez-Azofeifa GA (Eds), **Hyperspectral remote sensing of tropical and subtropical forests**. CRC Press, Boca Raton.
- Antunes FZ. 1994. Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. **Informe Agropecuário** 17: 15–19.
- Arnon DI. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology** 24(1): 1–15.
- Arroyo-Mora JP, Sánchez-Azofeifa GA, Kalácska MER, Rivard B, Calvo-Alvarado JC, Janzen DH. 2005. Secondary forest detection in a Neotropical dry forest landscape using Landsat 7 ETM+ and IKONOS imagery. **Biotropica** 37(4): 497–507.
- Bazzaz FA. 1996. **Plants in changing environments**. Linking physiological, population and community ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Boeger MRT, Wisniewski C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 26(1): 61–72.
- Bojović B, Marković A. 2009. Correlation between nitrogen and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Kragujevac Journal of Science** 31: 69–74.
- Bussotti F, Grossoni P, Bottacci A. 1997. Sclerophylly in beech (*Fagus sylvatica* L.) trees: its relationship with crown transparency, nutritional status and summer drought. **Forestry** 70(3): 267–271.
- Cartelat A, Cerovic ZG, Goulas Y, Meyer S, Lelarge C, Prioul JL, Barbottin A, Jeuffroy MH, Gate P, Agati G, Moya I. 2005. Optically assessed contents of leaf polyphenolics and

- chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Field Crop Research** 91(1): 35–49.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA. 2004. Phylogenetic repulsion in the assembly of Floridean oak communities. **The American Naturalist** 163(6): 823–843.
- Chabot BF, Hicks DJ. 1982. The ecology of leaf life-spans. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13(1): 229–259.
- Clarke, KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology** 18(1): 117–143.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. **Oecologia** 74(4): 531–536.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science** 230(4728): 895–899.
- Crawley M. 2002. **Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus**. John Wiley & Sons Inc., Baffins Lane. Londres. 761pp.
- Curtis JI, McIntosh RP. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. **Ecology** 31(3): 434–455.
- Di Stefano V, Agati G, Cerovic ZG, Dalla Marta A, Mancini M, Martinelli L, Orlandini S. 2007. Effect of solar radiation levels on grapevine leaf polyphenolic content and interaction with *Plasmopara viticola*. In: Congress on Climate and Viticulture (V. Sotés, ed.), Zaragoza, Spain, 1–9.
- Dias J, Pimenta JA, Medri ME, Boeger MRT, Freitas CT. 2007. Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 50(1): 91–99.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science** 9(1): 113–122.
- Diemer M. 1998. Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments: ‘news from the elephant’s leg’. **Functional Ecology** 12(3): 413–425.
- Espírito-Santo MM, Fagundes M, Nunes YRF, Fernandes GW, Sánchez-Azofeifa GA, Quesada, M. 2006. Bases para a conservação e uso sustentável das florestas estacionais decíduas brasileiras: a necessidade de estudos multidisciplinares. **Unimontes Científica** 8(1): 13–22.

- García-Palacios P, Maestre FT, Gallardo A. 2011. Soil nutrient heterogeneity modulates ecosystem responses to changes in the identity and richness of plant functional groups. **Journal of Ecology** 99(2): 551–562.
- Gause GF 1932. Experimental studies on the struggle for existence: I. Mixed population of two species of yeast. **The Journal of Experimental Biology** 9(4): 389–402.
- Gitelson AA, Gritz Y, Merzlyak MN. 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. **Journal of Plant Physiology** 160(3): 271–282.
- Gonçalves CJF, Marenco AR, 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(2): 149–157.
- Gonçalves-Alvim SJ, Korndorf G, Fernandes GW. 2006. Sclerophylly in *Qualea parviflora* (Vochysiaceae): influence of herbivory, mineral nutrients, and water status. **Plant Ecology** 187(2): 153–162.
- Goulas Y, Cerovic ZG, Cartelat A, Moya I. 2004. Dualex: A new instrument for field measurements of epidermal UV-absorbance by chlorophyll fluorescence. **Applied Optics** 43(2): 4488–4496.
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology** 86(6): 902–910.
- Guariguata MR, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology Management** 148(3): 185–206.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. Disponível em: <http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm>
- Hegarty EE. 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession. **Journal of Ecology** 78(2): 300–312.
- Hiscox J, Israelstam GF. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany** 57(12): 1332–1334.
- Howe HF, Westley LC. 1988. **Ecological Relationships of Plants and Animals**. Oxford University Press, New York.

- IEF - Instituto Estadual de Florestas. 2000. Parecer técnico para a criação do Parque Estadual da Mata Seca. Relatório técnico, Belo Horizonte, Minas Gerais.
- Jabot F, Etienne RS, Chave J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. **Oikos** 117(9): 1308–1320.
- Janzen D. 1988. Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystems. In: Wilson EO (Ed.). **Biodiversity**. National Academy Press, Pp.130–137.
- Kalácska MER, Sánchez-Azofeifa GA, Calvo-Alvarado JC, Rivard B, Quesada M. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests. **Biotropica** 37(4): 486–496.
- Kolb C, Käser MA, Kopecky J, Zotz G, Reiderer M, Pfündel EE. 2001. Effects of natural intensities of visible and ultraviolet radiation on epidermal ultraviolet screening and photosynthesis in grape leaves. **Plant Physiology** 127(3): 863–875.
- Kramer T, Kozłowski T. 1979. **Physiology of woody plants**. New York, Academic Press, 811p.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution** 12(12): 474–478.
- Lebrija-Trejos E, Meave JA, Poorter L, Pérez-García EA, Bongers F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 12(4): 267–275.
- Legendre P, Legendre L. 1998. **Numerical ecology**. 2^a ed. Elsevier Science B.V., Amsterdam: 853p.
- Machado MC. 2009. Desenvolvimento de mudas de maracujazeiro (*Passiflora cincinnata* Mast.) em diferentes níveis de sombreamento. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), Vitória da Conquista, Bahia.
- Mackinney G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. **The Journal of Biological Chemistry** 140: 315–322.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Ângelo-Neto S, Nunes YRF, Sánchez-Azofeifa GA, Fernandes GW, Quesada M. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** 201(1): 291–304.

- Maharjan SK, Poorter L, Holmgren M, Bongers F, Wieringa, JJ, Hawthorne WD. 2011. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. **Biotropica** 43: 1–10. (Nº doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00747.x).
- Markestijn L, Poorter L, Bongers F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. **American Journal of Botany** 94(4): 515–525.
- Martinussem, T, Scheike, TH. 2006. **Dynamic regression models for survival data**. Springer Verlag. 470p.
- McLaren JR, Turkington R. 2010. Ecosystem properties determined by plant functional group identity. **Journal of Ecology** 98(2): 459–469.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology Letters** 13(7): 838-848.
- Meyer S, Cerovic ZG, Goulas Y, Montpied P, Demotes-Mainard S, Bidel LPR, Moya I, Dreyer E. 2006. Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon–nitrogen balance within leaves? **Plant, Cell and Environment** 29(7): 1338–1348.
- Morais RR, Gonçalves JFC, Santos UM, Dünish O, Santos, ALW. 2007. Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in Amazonian tropical three species. **Revista Árvore** 31(5): 959–966.
- Müller-Dombois D, Ellenberg HA. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York: John Wiley, 547p.
- Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. **Conservation Biology** 12(1): 39–45.
- Navas ML, Ducoat B, Roumet C, Ficharte J, Garnier J, Garnier E. 2003. Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. **New Phytologist** 159(1): 213–228.
- Nogueira PDM, Sena Júnior DG, Ragagnin VA. 2010. Clorofila foliar e nodulação em soja adubada com nitrogênio em cobertura. **Global Science Technology** 3(2): 117–124.
- Oliveira KN. 2010. Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defence of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian tropical dry forest. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Montes Claros (UNIMONTES), Montes Claros, Minas Gerais.

- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrological Earth Systematic Science** 11(2): 1633–1644.
- Peres-Neto PR, Jackson DA, Somers KM. 2003. Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. **Ecology** 84(9): 2347–2363.
- Pezzini FF, Brandão D, Ranieri BD, Espírito-Santo MM, Jacobi CM, Fernandes GW. 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. **MG Biota** 1(2): 37–45.
- Poorter L, van de Plassche M, Willems S, Boot RGA. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant Biology** 6(6): 746–754.
- Powers JS, Tiffin P. 2010. Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. **Functional Ecology** 24(4): 927–936.
- Quesada M, Sánchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, Castillo A, Espírito-Santo MM, Fagundes M, Fernandes GW, Gamon J, Lopezaraiza-Mikel M, Lawrence D, Morellato LPC, Powers JS, Neves F de S, Rosas-Guerrero V, Sayago R, Sanchez-Montoya G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management** 258(6): 1014–1024.
- R Development Core Team (2008) **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>.
- Rasband WS. 2006. ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- Reich PB, Walters MB e Ellsworth DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** 62(3): 365–392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)** 94(25): 13730–13734.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Prugh L, Ellsworth DS. 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40000 leaves of 23 tree species. **Ecological Monographs** 74(1): 3–23.

- Richardson A, Duigan SP, Berlyn GP. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. **New Phytologist** 153(1): 185–194.
- Ruiz J, Fandino MC, Chazdon RL. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. **Biotropica** 37(4): 520–530.
- Ruuhola T, Yang S. 2006. Wound-induced oxidative responses in mountain birch leaves. **Annals of Botany** 97(1): 29–37.
- Salleo S, Nardini A. 2000. Sclerophylly: an evolutionary advantage or mere epiphenomenon? **Plant Biosystems** 134(3): 247–259.
- Sánchez-Azofeifa GA, Castro K, Rivard B, Kaláscka MER, Harriss RC. 2003. Remote sensing research priorities in tropical dry forest environments. **Biotropica** 35(2): 134–142.
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA. 2011. Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. (APIS-188).
- Tucker M. 2004. Primary nutrients and plant growth. In: **Essential Plant Nutrients** (SCRIBD, Ed.). North Carolina Department of Agriculturae.
- Valentin JL. 1995. Agrupamento e Ordenação. **Oecologia Brasiliensis**, Volume II: Tópicos em Tratamento de Dados Biológicos, Pp.27–55.
- Vieira DLM, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology** 14(1):11–20.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. **Oikos** 89(1): 11–23.
- Wright IJ, Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist** 155(3): 403–416.