Renata Martins Belo

Estudo da variação dos atributos foliares nos níveis intraindividual, intrapopulacional e interespecífico

Leaf traits variation study in intraindividual, intrapopulacional and interspecific levels

São Paulo

2013

Renata Martins Belo

Estudo da variação dos atributos foliares nos níveis intraindividuais e entre indivíduos de uma mesma espécie

Leaf traits variation study in intraindividual, intrapopulacional and interspecific levels

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção do Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Tadeu Meirelles

São Paulo

2013

Belo, Renata Martins
Estudo da variação dos atributos foliares nos níveis intraindividuais e entre indivíduos de uma mesma espécie
57 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Atributos funcionais.2. esquema de respostas ecológicas 3. fonte de variação I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à CNPq, à CAPES e ao Departamento de Ecologia pelo auxílio financeiro e por todo suporte técnico-administrativo.

Ao meu orientador Dr. Sérgio Tadeu Meirelles. Por mais do que me dar a oportunidade de realizar esse trabalho, por confiar em minha autonomia e capacidade na realização desse mestrado.

Aos membros do meu comitê de acompanhamento, Dr. Luciano Freschi e Dr. Welington B. Carvalho Delitti, que me auxiliaram com conselhos e correções para meu crescimento profissional e intelectual.

Pelo apoio acadêmico, crucial para meu amadurecimento no mundo científico da Dra. Leda Lorenzo, através de recomendações e discussões sobre minhas perguntas e hipóteses. E da Dra. Greet De Coster pelo suporte na criação dos modelos gerados nesse trabalho.

Gostaria de agradecer o apoio da toda a equipe equipe do Parque Estadual do Juquery,desde a gestão de Aparecida Pereira Descio até os funcionários da manutenção. Obrigada por todo auxílio durante os dias e as noites que passei junto a vocês.

Gostaria de agradecer, com muito carinho, às minhas estagiárias, colegas de campo e de laboratório, que passaram dias, noites e madrugadas firmes e fortes ao meu lado. Muitíssimo obrigada pelo auxílio e por aliviarem minha carga de trabalho e emocional. Vanessa Bortolotti, Jennifer Leão, Marília Marcondes e Miriam Rufino da Silva

Gostaria de agradecer aos meus colegas de laboratório que contribuiram cada um de sua maneira com meu crescimento. Cristiano, Fernando, Juliano, Olidan e Davi. Em especial à dedicação e prontidão do Técnico Maurício Perine e à pessoinha que discretamente, me guiou do começo ao fim, me viu chorar e sorrir, me fez sorrir e chorar de tanto rir. Minha companheira de Temaki, café e risadas na frente do computador. Joyce Marques Barbosa.

Gostaria de agradecer de uma maneira geral aos colegas de departamento e de CA. Porém, gostaria de dedicar algumas palavras à “Galera do Divã”. Só vocês são capazes de compreender o que foram esses 28 meses! Sem a menor dúvida, nossos divãs, mesmo que a distância, foram um fundamentais para que eu chegasse até aqui. Thaís Nícia Azevedo, Érika Marques Barbosa, Joice Iamara Nogueira, Márcia Duarte Barbosa da Silva e Sheina Koffler. Por todas as reuniões acadêmicas, ou não. Todas as correrias, todos os cafés desesperados a procura de ajuda, desabafo e descontração. Por todas as trocas de idéias, experiências, por todos os conselhos, pelos ombros, ouvidos, colos, braços e abraços. Muito obrigada! Brindemos nossos mestrados!

Saindo dos corredores da USP, gostaria de agradecer a meus pais, Vicente da Silva Belo e Guilhermina Martins Belo, por investirem na minha educação, ao ponto de eu conseguir concluir

essa fase tão importante na minha vida. A minha irmã Roseane Martins Belo pelo empréstimo do seu carro para a realização do meu campo. A minha irmã Rafaela Martins Belo pelo apoio. A Ana Julia Belo de Souza, por religar no meu coração o afeto e a esperança. E por dizer tão lindamente a palavra que eu mais amo ouvir nesse mundo: TITIA!

Gostaria de agradecer a meus segundos pais, José Martins Chagas e Zilda de Almeida Chagas, por me darem mais do que abrigo, exemplo. E por falar em abrigo, gostaria de agradecer à Luciana Cavalcati dos Santos, Irani Alves Ribeiro e Geraldo Alves Ribeiro, e à Thais Nícia de Azevedo, por me darem o abrigo necessário, na hora necessária.

Aos amigos de mais de perto, que sempre incentivaram minha busca e meu crescimento, Letícia Alves Ribeiro, Silvia Alves Ribeiro, Virgínia Alves Ribeiro Lourenço, Claudia Giraldi Lopes e Cássia de Karitas Silva. Aos amigos de mais de longe, que mesmo distantes aquecem meu coração. Milena de Julio, José Eder (rsrs), Marcio R.F. Tiene, Roberta Silva Madona, Lígia Amoroso Galbiati, André Vésper (hehehe), Vanderlei... Franca (não dá pra resistir), à francesinha Soizig que me ensinou muito mais do que ela pode imaginar, à Camila Emiliene Mendes e à Natália Tavares, duas mineirinhas que não me deixam esquecer da época que eu ansiava em ter essa coisa mineira de ser!

Aos que estão comigo desde longa data, Thayomara Rosa de Moura, Felipe Sobral e àquela que nunca saiu do meu lado, que faça chuva ou faça sol está sempre em sintonia com meus sentimentos e anseios. Àquela que senta ao meu lado, olha nos meus olhos e analisa criticamente cada situação da minha vida com autenticidade e cumplicidade únicas no mundo. Mônica Augusto da Silva, minha amiga, companheira e chego a pensar a irmã mais verdadeira, obrigada por me ajudar a me guiar nesse caminho que tantas vezes é escuro e frio pra mim. Obrigada por sempre tentar me ajudar a ver a luz lá no fim do túnel.

E mais recentemente, gostaria de agradecer ao pessoal de casa: Max, Beatriz, Isabella, Alessandro e Mayra.

Obrigada a todos que cruzaram meu caminho e de alguma forma contribuíram pra que eu chegasse até aqui.

“

"Como há aqui seres encantadores!"

As palavras cantantes vergastaram-no com seu sarcasmo. "Como é bela a humanidade! Oh! admirável mundo novo...!"

Admirável Mundo Novo - Aldous Huxley

“

SUMÁRIO

RESUMO 1

ABSTRACT 2

INTRODUÇÃO 3

OBJETIVOS 10

MATERIAL E MÉTODOS 11

1. Área de estudo 11

2. Objeto de estudo 11

3. Coleta dos dados 12

3.1. Posição na copa 13

3.2. Atributos foliares 14

4. Análise dos dados 15

4.1. Efeito da posição na copa 16

4.1.1. Análise de Componentes principais 17

4.2. Variação intrapopulacional 18

4.2.1. Análise de Componentes principais 18

4.3. Variação entre níveis escalares 18

RESULTADOS 19

1. Efeito da posição na copa 19

1.1. Análise de Componentes principais 23

2. Variação intrapopulacional 25

2.1. Análise de Componentes principais 29

3. Variação entre níveis escalares 36

DISCUSSÃO 37

DISCUSSÃO 37

1. Efeito da posição na copa 37

2. Variação intrapopulacional 39

3. Variação entre níveis escalares 42

CONSIDERAÇÕES FINAIS 43

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 44

RESUMO

Ecologia funcional das plantas trata-se de uma nova abordagem dos dados que associa características morfológicas ou fisiológicas das plantas à sua função no ecossistema. Um único atributo pode estra relacionado a mais de uma função no ecossistema, assim a formação de esquemas de respostas ecológicas, através da associação de mais de um atributo, contribui para a realização de inferências mais seguras. Protocolos têm sido realizados com intuito de padronizar a coleta e análise dos dados, viabilizando a realização de análises globais e previsões mais seguras a respeito da mudança no uso do solo e aquecimento global. Porém, a ocorrência de variações dentro das espécies e em diferentes níveis de escala podem se tornar problemas para tais realizações. Nesse contexto o presente estudo se propõe a avaliar possíveis fontes de variação, bem como avaliar as proporções de variação entre diferentes escalas. As escalas envolvidas foram dentro do indivíduo – foram coletadas dez folhas totalmente expostas nas posições Norte e Sul da copa, que conferem diferentes condições de luminosidade; dentro da mesma espécie ou intrapopulacional – foram coletas cinco indivíduos de cada espécie em cada uma das três subpopulações; e entre espécies – foram coletadas quatro espécies de plantas em cada local. Os atributos avaliados foram: espessura, área foliar específica, conteúdo de massa seca foliar, conteúdos de clorofila a, b e carotenóides, razão clorofila a-b e conteúdo de nitrogênio por massa seca. Os dados foram analisados segundo modelos mistos que verificaram a existência de interações entre as escalas. Em seguida foi realizado uma ANOVA ou um teste de Tukey para verificação se há diferenciação entre os atributos nas diferentes posições da copa. Foram gerados modelos que resultaram em proporções de variação dentro dos indivíduos, entre os indivíduos de toda a espécie, entre as subpopulações e entre as espécies. Também foram realizadas Análises de Componentes Principais para verificação da formação de conjuntos de atributos. Não houve diferença dos atributos foliares entre as duas posições na copa. Somente o conteúdo de nitrogênio apresentou interação na escala Espécie. Houve formação de diferentes esquemas de respostas ecológicas. *Schefflera macrocarpa* indicou características de espécie de crescimento lento e folhas com longo tempo de vida, *Erythorxylum suberosum* e *Birsonima intermedia* apresentaram características mais similares, mas *B intermedia* apresentou características de folhas de vida mais curta em relação a *E suberosum,*com investimento especial em clorofila a, que pode estar relacionado à arquitetura de copa da espécie. *Symplocos oblongifolia* apresentou características de folhas de vida curta. Uma variação marcante e inesperada foi a variação dentro dos indivíduos, que deve ser melhor estudada para averiguação de sua fonte. Estudos de arquitetura de copa, plasticidade fenotípica e que envolvam outras escalas menos detalhadas podem orientar o melhor entendimento das fontes de variação dos atributos foliares paras as espécies desse estudo.

Palavras-chave:

ABSTRACT

Plant functional ecology is a novel approach that combines morphological or physiological characteristics of plants to the ecosystem function. A single attribute can be related to more than one function in the ecosystem, so the grouping some traits can be taken as ecology strategy schemes contributing to many inferences. Protocols have been undertaken to standardize the acquisition and analysis of leaf traits data, allowing the detection of global patterns that can be used in forecasts and policies regarding land use directions and global warming models. However, the occurrence of variations within the species at different scales would be a source of interference in the data acquisition procedures, affecting the reliability of the interpretation. In this context, the present study aims to evaluate the variation regarding different scales using the proportion of variance of each trait in a group of species. The scales involved were: intra-individual - considering leaves exposed in the North and South canopy parts, which confer different lighting conditions; intra-populational - five individuals of each species in each of the three subpopulations; and interespecific - four plant species at each location. The attributes evaluated were thickness, specific leaf area, leaf dry matter content, content of chlorophyll a, b and carotenoids, chlorophyll ab ratio and nitrogen content by dry weight. Data were analyzed using a mixed models technique to detect the existence of interactions between scales. Then an ANOVA with a Tukey test was performed to check for differences among attributes in different positions of the canopy. We used models encompassing the variations within individuals; among the individuals of all kinds, and among subpopulations among species. We also performed a Principal Component Analysis to explore the relations among sets of attributes at the different scales. We found no difference in leaf traits between the two positions in the canopy. Only the nitrogen content showed interactions at the species scale. The *Schefflera macrocarpa* showed characteristics of slow-growing species and leaves with long lifetime, and *Erythorxylum suberosum* and *Birsonima intermedia* showed similar trends but *B.intermedia* showed leaves with shorter life spam when compared to *E. suberosum* , with higher investment in chlorophyll **a** , which may be related to the canopy architecture of the species. *Symplocos oblongifolia* showed characteristics of short-lived leaves. We found an unexpectedly high variation within individual level, which should be further studied. Studies of canopy architecture, and phenotypic plasticity involving other scales would contribute to a better understanding of the sources of variation in leaf traits in the species used in this study.

INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da ecologia de plantas é compreender como espécies e comunidades respondem ao meio em que estão inseridas (GRIME, 1977; REICH; WALTERS; ELLSWORT, 1992) Características intrínsecas das espécies, seja no âmbito morfológico, fisiológico e/ou genético, podem inferir a respeito das respostas das plantas ao meio circundante (FRANCO *et al.*, 2005; HOFFMANN; FRANCO, 2008; SILVEIRA; OLIVEIRA, 2013). Da mesma forma e em mesma proporção, características do meio contribuem na determinação da distribuição, persistência e sucesso de espécies vegetais nos diversos ambientes (GRIME, 1977).

O anseio de atingir os objetivos de entender as respostas das plantas ao meio, bem como de predizer o funcionamento e distribuição das plantas em um ambiente em mudança, levou a uma nova abordagem dos dados conhecida atualmente como "Ecologia funcional das plantas" (DUARTE, 2007). As funções de uma planta podem ser entendidas como as formas com que a planta influencia na função do ecossistema, principalmente nos serviços e produtos providos pelo ecossistema (COSTANZA *et al.*, 1997). Diversos estudos têm sido realizados utilizando como base parâmetros que ajudam a compreender as funções das plantas, tais parâmetros são conhecidos na literatura como atributos funcionais (em inglês: *plant functional traits*) (ORDOÑEZ et al., 2010; REICH; WALTERS; ELLSWORT, 1992; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WRIGHT et al., 2004)

Atributos funcionais são traços morfológicos ou fisiológicos dos organismos que estão diretamente relacionados a uma propriedade funcional a ser estudada (DUARTE, 2007). Um exemplo de traço ou característica comumente utilizada como atributo funcional é a área foliar específica, calculada pela razão da área da folha pela massa seca da folha. A área foliar específica é um atributo que pode ajudar tanto a inferir o investimento da planta em tecido fotossintético, como a inferir a respeito das taxas de transpiração da planta, que variam conforme características ambientais locais (GIVNISH; MONTGOMERY; GOLDSTEIN, 2004).

Porém, um único atributo funcional isolado pode apresentar uma amplitude de possíveis respostas ao ambiente, de forma que a formação de conjuntos de atributos é um meio mais concreto e seguro para a realização de inferências de como a planta responde ao meio em que se encontra. Conjuntos de atributos funcionais caracterizam as síndromes ou esquemas de respostas ecológicas (LAUGHLIN *et al.*, 2010; PRIOR; EAMUS; BOWMAN, 2003; WESTOBY *et al.*, 2002). Por exemplo, para abordagem a respeito da atividade fotossintética de forma mais precisa é necessário investigar atributos que inferem sobre o investimento de tecido em fotossíntese, como a área foliar específica, porém a associação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos (EVANS;

POORTER, 2001), conteúdo de nitrogênio foliar (REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998) e espessura do limbo foliar (ver REICH, PETER B. *et al.*, 2006) representa um quadro mais consistente e coerente, estabelecendo um esquema de respostas ecológicas.

Uma das vantagens de utilizar os esquemas de respostas ecológicas é a formação de modelos que podem ser usados em comparações mais amplas. Por exemplo, a criação de um modelo para manejo de áreas úmidas no Reino Unido baseado em espécies não pode ser facilmente usado em um ambiente similar com flora distinta no sudeste da Ásia. Porém se for usado um modelo com conjuntos de atributos funcionais referentes a plantas de ambientes úmidos – como diâmetro do aerênquima, altura da planta ou requerimentos para germinação de sementes – é possível a formação de um modelo geral que pode ser calibrado para diferentes ambientes úmidos em todo o planeta (KEDDY, 1992).

Para facilitar a utilização dos esquemas de respostas ecológicas, estudos recentes têm levado a uma simplificação na abordagem dos atributos funcionais. Essa nova abordagem tem como objetivo que os atributos sejam de fácil incorporação pelos pesquisadores; estejam relacionados às respostas das plantas à disponibilidade de recursos e restrições ambientais; expressem a capacidade de colonizar novas áreas e se reestabelecer no ambiente após distúrbios; promovam informações sobre a relação da planta com herbívoros, polinizadores e dispersores; e sejam fáceis de amostrar em campo ou necessitem de instalações laboratoriais básicas (DÍAZ; CABIDO, 1997; LE ROUX; SINOQUET; VANDAME, 1999; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH et al., 1998; WEIHER et al., 1999). Além dessa nova abordagem reduzir o tempo e os gastos na coleta e manuseio dos dados (HODGSON *et al.*, 1999; WESTOBY *et al.*, 2002).

Outra característica importante dessa nova abordagem é possibilitar a utilização dos atributos como uma ferramenta de pesquisa que permite a realização de protocolos padrões e comparações globais através meta-análises (GARNIER et al., 2001; KATTGE et al., 2009, 2011). Em todos os continentes, estudos têm sido realizados na tentativa de padronizar atributos que viabilizem a investigação de questões ecológicas no nível de comunidades, paisagens e biomas (BOMBONATO; SIFFI; GERDOL, 2010; DÍAZ et al., 2004; FRESCHET et al., 2010; GARNIER et al., 2001; ORDOÑEZ et al., 2010; WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999; WU et al., 2012).E atualmente há um consenso entre os pesquisadores em utilizar um mesmo protocolo de coleta de atributos funcionais (e.g., CORNELISSEN *et al.*, 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). A realização desses estudos torna factíveis análises regionais e/ou globais, possibilitando maior efetividade no manejo e conservação de ambientes terrestres.

Através de protocolos padrões e de comparações globais, os atributos funcionais têm sido usados em diversas abordagens. O que inclui desde o provimento de um simples e eficiente

quadro para o entendimento de importantes mecanismos de diferenciação de nichos e coexistência das plantas (LAUGHLIN *et al.*, 2012; LIANCOURT *et al.*, 2009), passando pela discussão a respeito da demanda conflitante entre produtividade e persistência (HE *et al.*, 2009), classificação de espécies (DÍAZ et al., 2004; FRESCHET et al., 2010; WESTOBY, 1998) e distribuição e abundância de espécies (KEDDY, 1992; LAVERGNE; GARNIER; DEBUSSCHE, 2003; PERI *et al.*, 2011; WEIHER *et al.*, 1999). A despeito da abrangente utilização de atributos funcionais de plantas de uma maneira geral, incluindo atributos como massa de sementes, altura da planta ou características das raízes, um foco especial tem sido dado aos atributos funcionais das folhas.

A forma de vida na Terra como é compreendida hoje gira em torno do fluxo energético (KEDDY, 2007) e a folha é o órgão comumente responsável por transformar a energia luminosa em energia bioquímica para as plantas. As plantas investem nutrientes e minerais na formação de folhas, que por sua vez convertem a energia radiativa em fluxos de rendimentos fotossintéticos ao longo do tempo de vida das plantas (WRIGHT et al., 2004). A fotossíntese é usada para adquirir nutrientes minerais, para suporte do metabolismo e para reinvestir em folhas, hastes e outras partes da planta (WRIGHT et al., 2004). Sendo assim, uma das formas de obter uma clara compreensão da variação na capacidade fotossintética líquida e uma melhor habilidade de modelá-la é através do reconhecimento do efeito combinado entre atributos foliares, como a quantidade de nitrogênio por área e a área foliar específica (REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998).

As taxas de assimilação fotossintéticas estão positivamente relacionadas ao investimento de nitrogênio em diferentes proteínas relacionadas à fotossíntese (ver PERI *et al.*, 2011), assim como à área foliar específica (CORNELISSEN et al., 2003; PERI et al., 2011; REICH et al., 1998; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002). Por sua vez, tanto a taxa de fotossíntese líquida, como o investimento em biomassa do tecido foliar, variam de acordo com a intensidade e disponibilidade do recurso luminoso (EVANS; POORTER, 2001; PERI *et al.*, 2011).

Uma planta, buscando aproveitar ao máximo esse recurso, pode não só alterar a quantidade de biomassa investida em folhas, como alterar o tamanho e orientação das mesmas ou o investimento em componentes fotossintéticos (EVANS; POORTER, 2001). Rossatto *et al.* (2010) compararam folhas de sol e folhas de sombra, de um mesmo indivíduo, em relação a concentração de nitrogênio, fósforo e área foliar específica, observando que um mesmo individuo é capaz de se ajustar fisiologicamente de acordo com a disponibilidade de luz. Folhas submetidas a maior incidência radiativa tendem a apresentar um esquema de respostas ecológicas característico, no qual se encontra: menor área foliar específica; maior conteúdo de massa seca foliar; maior espessura do limbo foliar; menor conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar; menor quantidade de pigmentos fotossintéticos por área foliar e maior taxa clorofila a por clorofila b (EVANS;

POORTER, 2001; GALLAGHER; LEISHMAN, 2012; RIJKERS; PONS; BONGERS, 2000; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

A incidência de luz solar na superfície da Terra não ocorre de forma homogênea, havendo diferentes acúmulos energéticos em diferentes latitudes. Devido à inclinação da Terra em relação ao Sol, a luz solar não atinge a superfície de maneira perpendicular, formando assim um ângulo entre o ponto perpendicular na superfície do globo e o ponto no qual a radiação solar incide, esse ângulo é conhecido como ângulo zenital (OMETTO, 1936). Assim, na América do Sul a região Norte recebe mais energia em relação à região Sul do território. Observando uma escala ainda mais detalhada, pode-se notar que as plantas tendem a se posicionar de maneira a melhor receber o recurso luminoso. Ou seja, levando em consideração o ângulo zenital, é possível projetar a orientação da copa voltada para o norte magnético, bem como estimar em uma única copa porções com maior ou menor incidência da radiação direta.

Mesmo as folhas completamente expostas estão submetidas a diferentes graus de interceptação de luz solar de acordo com o ângulo zenital da copa, o que pode levar essas folhas a apresentar diferenças em seus atributos em função da energia solar incidente. Visto que a interceptação da irradiância, o balanço de energia e trocas de carbono podem ser influenciados diretamente por características de arquitetura de copa (PEARCY; YANG, 1996), como pode ser o caso, por exemplo, a localização da folha na copa, seja em uma região que receba maior ou menor incidência da radiação direta.

Devido ao fato da radiação fotossinteticamente ativa (PAR, do inglês *photosynthetically active radiation*) ser composta principalmente por ondas curtas, admite-se que a porção norte da copa, de árvores no hemisfério sul, receba maior quantidade de PAR do que a região sul. Como algumas características relacionadas à fotossíntese mudam com aumento ou diminuição da intensidade luminosa (PERI *et al.*, 2011; XU; GRIFFIN; SCHUSTER, 2007), espera se que mesmo entre as folhas totalmente expostas exista uma diferenciação nas características morfológicas. Espera se que na porção norte da copa as folhas apresentem menor área foliar específica, maior conteúdo de massa seca foliar, maior espessura do limbo foliar, menor conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar, menor quantidade de pigmentos fotossintéticos por área foliar e maior taxa clorofila a por clorofila b (EVANS; POORTER, 2001; GALLAGHER; LEISHMAN, 2012; RIJKERS; PONS; BONGERS, 2000; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Uma vez que os atributos foliares possam variar em função da posição da copa em que se encontram, as comparações globais através de meta-análises podem estar completamente comprometidas, visto as diferentes origens de coleta das folhas. Porém, poucos estudos têm levado em consideração variações que possam existir na escala do posicionamento das folhas

completamente expostas na copa. Grande parte dos estudos se dedica a compreender as variações entre populações e entre espécies.

Reich *et al.* (1997), com base na comparação de atributos foliares em seis biomas, sugerem que alguns atributos – importantes para contribuição da regulação da fotossíntese, crescimento e produtividade da folha – apresentam um padrão global de variações de estrutura, longevidade, metabolismo e química das folhas em resposta ao ambiente em que se encontram. Eles indicaram que grupos funcionais de plantas mantêm diferenças constantes dos atributos foliares em gradientes globais no tipo do clima e da vegetação. Dessa forma, por exemplo, os atributos foliares predominantes em regiões savânicas brasileiras equivalem aos atributos foliares predominantemente encontrados em regiões savânicas em todo o globo.

A despeito da expectativa de que condições ambientais similares propiciarão às espécies vegetais coexistentes o compartilhamento de atributos foliares relevantes à resposta ao ambiente (CORNELISSEN *et al.*, 2003), estudos têm demonstrado uma marcante variação inter e intraespecífica dos atributos (COSTE et al., 2005; KATTGE et al., 2011; LECERF; CHAUVET, 2008; ROSADO; DE MATTOS, 2010; ROSSATTO et al., 2010) mesmo em regiões mais próximas ou similares. Fajardo e Piper, (2011) ressaltam que a variação intraespecífica não pode ser negligenciada, visto que representa ao menos um quarto da variação interespecífica observada através de mesma escala espacial. Baruch (2011) observou ao longo do gradiente de precipitação e fertilidade do solo, em um ambiente de savana, que a variação intraespecífica dos atributos foliares é comparável à variação interespecífica encontrada entre vários ambientes savânicos.

Cianciaruso *et al.* (2009) abordam a inclusão da variação intraespecífica na estimativa do diversidade funcional, que é importante para diversos processos da comunidade, sugerindo que se leve em consideração a variação dos atributos "entre locais", para informações de espécies ocorrendo em diferentes sítios, e "dentro de locais", quando inclui a diversidade individual de atributos entre e dentro de sítios. Nesse artigo, os autores dizem que mais estudos devem revelar quais tipos de variabilidade intraespecífica são mais úteis para investigar como a diversidade funcional está relacionada com o funcionamento da comunidade, especialmente em escala local.

Freschet *et al.* (2010) estudando se as características ambientais locais são capazes de explicar uma parte significativa da variância nos atributos funcionais de plantas observaram que as mudanças espaciais que ocorrem dentro e através dos ambientes podem explicar potencialmente grande parte das espécies locais e da diversidade funcional de plantas. E sugerem que as microvariações ambientais encontradas em escala local possam ser a chave para o entendimento da imensa diversidade funcional encontrada em escala local. Assim, espera-se que grupos de

indivíduos da mesma espécie separados espacialmente apresentem maiores variações de seus atributos do que as variações encontradas dentro de cada grupo de indivíduos.

Estudos recentes têm se proposto a averiguar as proporções de variâncias entre diferentes níveis da escala. Messier *et al.* (2010) estudaram como ocorre a variação de dois atributos foliares através de seis escalas hierárquicas – folha, estrato na copa (folhas de sol e de sombra), árvore, mancha (400 m²) e sítio (4-8 manchas por sítio). Hulshof e Swenson (2010) buscaram compreender como ocorre a variação de atributos foliares nos níveis entre espécies, entre indivíduos da mesma espécie dentro de indivíduos e nas folhas. Porém, a abordagem de aspectos de arquitetura de copa, como do posicionamento das folhas, são negligenciados ou colocados a parte.

No Brasil, é crescente o número de estudos de atributos foliares, especialmente em fisionomias do Cerrado. Porém, poucos são os estudos que envolvem variações dos atributos, especialmente dentro de um mesmo indivíduo ou envolvendo variações através de vários níveis escalares. Dentre os estudos já realizados, há estudos que correlacionam interespecificamente atributos foliares e condições ambientais, como nutrição mineral (ARAÚJO; HARIDASAN, 2007), deficiência hídrica sazonal entre espécies decíduas e não decíduas(FRANCO *et al.*, 2005), variação de atributos de acordo com a sazonalidade e respostas fotossintéticas (PALHARES; FRANCO; ZAIDAN, 2010) e sazonalidade e concentrações de pigmentos fotossintéticos (CARVALHO *et al.*, 2007).

O Cerrado, segundo maior bioma brasileiro, é considerado hoje um dos hotspots mundiais de biodiversidade (MYERS *et al.*, 2000) e apresenta um elevado número de plantas endêmicas e atualmente vem sendo sistematicamente destruído, seja pelo fogo (muitas vezes de origem antrópica), seja dando lugar à agricultura, a pastagens e ocupação/exploração humana de um modo geral (BORLAUG, 2002; KLINK; MACHADO, 2005; MYERS *et al.*, 2000). O cerrado *sensu lato* apresenta-se como um mosaico fisionômico com formações campestres, savânicas e florestais. Entre as formações savânicas encontramos o campo sujo, fisionomia composta pelo estrato herbáceo-subarbustivo e pelo arbustivo-arbóreo (COUTINHO, 2002).

A fisionomia de campos sujos é caracterizada por um estrato herbáceo subarbustivo dominado por gramíneas, alguns arbustos esparsos e indivíduos arbóreos normalmente menos desenvolvidos de espécies de cerrado “sentido restrito” (MUNHOZ; FELFILI, 2006), a incidência de radiação direta sobre as folhas é elevada. Tal condição de elevada radiação direta cria um ambiente o que condiciona o aparecimento de esquemas de respostas ecológicas específicas, como baixa área foliar específica, baixo conteúdo de nitrogênio foliar e alto conteúdo de massa seca foliar (CORNELISSEN et al., 2003; GARNIER et al., 2001; GRIME et al., 1997; HODGSON et al.,

1999), além das folhas mais expostas apresentarem menores quantidades de pigmentos fotossintetizantes (VALLADARES; ALLEN; PEARCY, 1997).

Em face da forte pressão antrópica exercida sobre as fisionomias do cerrado estudos de análise de atributos foliares se tornam uma ferramenta importante para a compreensão da relação planta-ambiente e suas consequências. As inferências a respeito dessa relação planta-ambiente possibilitam predizer qual será a dinâmica das espécies vegetais diante de mudanças climáticas ou do uso da terra, locais e globais (CHAPIN et al., 1996; DÍAZ; CABIDO, 1997; FORTUNEL et al., 2009; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WOODWARD; DIAMENT, 1991).

Assim, considerando três manchas de campo sujo e considerando o uso do termo "subpopulações" como uma definição arbitrária para agrupamentos de indivíduos da mesma espécie presentes em cada mancha, separados espacialmente, porém não isolados de outros agrupamentos, o presente estudo propõe algumas perguntas listadas a seguir:

1. É possível observar diferentes estratégias de captação do recurso luminoso em função de diferentes posições de captação luminosa da copa?
2. .
   2.1. Dentro de uma mesma espécie a maior proporção de variação é atribuída às subpopulações ou ao indivíduo?
   2.2. A variação dos atributos foliares é a mesma para todas as subpopulações?
   2.3. As proporções de variações atribuídas às subpopulações são as mesmas para as diferentes espécies?
3. Considerando os níveis de escala indivíduo, subpopulação e espécies, qual nível tem maior contribuição para a variação dos atributos foliares?

Para tanto são analisadas as seguintes hipóteses, para os seguintes níveis de escala:

1. Nível individual ou intraindividual – Os atributos foliares apresentam diferentes respostas ecológicas em folhas totalmente expostas dependendo da posição da copa.
2. Nível intraespecífico – (i) em uma mesma espécie, a maior proporção de variação dos atributos é atribuída às subpopulações; (ii) cada subpopulação apresenta uma variação distinta das demais subpopulações; e (iii) as subpopulações das diferentes espécies que se encontram em um mesmo local apresentam proporções de variação similares dos atributos foliares.
3. Entre vários níveis – As proporções de variação dos atributos foliares seguem a ordem hierárquica: Interespecífica – Intraespecífica – Entre indivíduos aleatoriamente.

OBJETIVOS

O objetivo deste estudo é estimar as variações dos atributos foliares relacionados à fotossíntese, entre folhas completamente expostas em diferentes níveis escalares:

(i) Intraindividual: em diferentes posições da copa;

(ii) Intrapopulacional: entre conjuntos de indivíduos da mesma espécie mais próximos entre si no espaço, distanciados a cerca de um quilômetro do conjunto mais próximo. Para melhor discussão dos dados, esses conjuntos de indivíduos serão chamados arbitrariamente de subpopulações nomeadas segundo sua localização.

(iii) Proporcionalmente em relação às escalas indivíduo, dentro de uma mesma espécie e entre espécies distintas discriminar os diferentes pontos da escala como possíveis fontes de variação de atributos foliares.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Juquery (PEJ), localizado no município de Franco da Rocha (23°21'S, 46°42'W), no estado de São Paulo. O Parque tem uma área de 1.927,70 ha, distribuídos nos municípios de Franco da Rocha e Caieiras e é uma extensão da Serra da Cantareira. O relevo é constituído por um conjunto de morros e está a uma altitude em torno de 900 m, com seu ponto mais alto a 942 m. O clima, segundo a classificação Köeppen é Cwa, com verão quente e úmido e inverno frio e seco. A pluviometria anual é de 1300 mm a 1700 mm.

O PEJ engloba fragmentos de Mata Atlântica, nos fundos de vales, e, nos morros, o último remanescente de Cerrado na região metropolitana de São Paulo (AMBIENTE, 2001). Em sua maior parte é formado pela fisionomia de campo limpo, com manchas de campo sujo e campo cerrado. (AMBIENTE, 2001; FIGUEIREDO; GUSSONI; CAMPOS, 2000). Para a coleta de dados foram consideradas somente áreas de campo sujo, onde indivíduos arbustivos estavam isolados, para evitar o sombreamento por outros indivíduos vegetais, e o estrato herbáceo não interferia diretamente na captação energética.

Foram percorridas todas as áreas de cerrado do PEJ. Em cada área foram observadas as condições de luminosidade, bem como foram identificadas as espécies arbustivas e arbóreas de pequeno porte presentes e em maior número de indivíduos. As espécies que mais ocorriam em número de indivíduos foram consideradas como as mais representativas e foram selecionadas as áreas que, além de corresponder às condições de luminosidade, apresentavam as quatro espécies mais representativas ocorrendo concomitantemente.

2. Objeto de estudo

Conforme indicação de Cornelissen *et al.* (2003), as espécies mais abundantes foram identificadas e selecionadas para o estudo. As quatro espécies mais abundantes e que ocorriam concomitantemente, para evitar a influência de fatores ambientais locais, foram:

— *Byrsonima intermedia* A. Juss. (código Bi) – pertencente à família Malpighiaceae é nativa e endêmica do Brasil. Ocorre no Centro-Oeste, Sudeste e Sul do país, nos domínios da Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (MAMEDE, 2012). Possui dispersão zoocórica, com floração entre os meses de setembro e março, e frutificação no mês de novembro (WEISER; GODOY, 2001). O extrato de suas folhas possui ações gastro protetoras, para cura de úlceras, antibacterianas e antidiarreicas (SANTOS *et al.*, 2012).

— *Erythroxylum suberosum* A. St.-Hil. (código Es) – possui sinônimo relevante de *Erythroxylum testaceum* Peyr. Pertencente à família Erythroxilaceae, apresenta forma arbusto-arbustiva é nativa e não endêmica do Brasil, ocorrendo em todas as regiões do país, nos domínios da Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (LOIOLA, 2012). Possui dispersão zoocórica (WEISER; GODOY, 2001), com início da floração na segunda quinzena de setembro, coincidindo com a época de chuvas (DEL-CARLO; BUZATO, 2006).

— *Schefflera macrocarpa* (Cham. & Schltdl) Frodin (código Sm) – possui sinônimo relevante de *Didymopanax macrocarpum* (Cham. & Schltdl) Seem.. Pertencente à família Araliaceae de porte arbustivo-arbóreo é nativa e endêmica do Brasil, ocorrendo no Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do país, nos domínios da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (FIASCHI, 2012).

— *Symplocos oblongifolia* Casar. (código So) – possui sinônimo relevante de *Symplocos lanceolata* A.DC. Pertencente à família Symplocaceae de porte subarbustivo, arbustivo até arbóreo é nativa e não endêmica do Brasil, ocorrendo no Centro-Oeste, Sudeste e Sul do país, até a região central do Paraná, nos domínios da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Ocorrendo também no Paraguai. Floresce, principalmente entre abril e setembro e frutifica, principalmente entre julho e setembro (ARANHA FILHO, J.L.M., MARTINS, 2012).

3. Coleta dos dados

Os dados foram coletados e analisados segundo as orientações contidas em Cornelissen *et al.* (2003). Para cada espécie, foram selecionados indivíduos arbustivos de até 1,50 m de altura, maduros, robustos, sem sinais de doenças ou herbivoria, totalmente expostos ao sol e sem presença substancial de epífitas. Para evitar diferenças nas fases ontogenéticas das folhas foram coletadas somente folhas completamente desenvolvidas, saudáveis e expostas ao sol, sendo que para cada espécie foi estabelecida uma mesma posição do ramo para coleta das folhas. Todas as medidas foram realizadas em dias ensolarados durante a estação chuvosa, entre janeiro e abril de 2012.

Foram selecionadas três áreas de campo sujo, nas quais indivíduos arbustivos estavam isolados e o estrato herbáceo não interferia diretamente na captação energética. Estas três manchas de campo sujo, distanciadas cerca de um quilômetro uma das outras, contém conjuntos de indivíduos arbustivos espacialmente mais próximos entre si em relação às outras manchas. Visto o desconhecimento do real fluxo gênico entre as manchas e para fins comparativos, as manchas

serão tratadas arbitrariamente como subpopulações. As subpopulações serão aqui denominadas de: Mirante B (MB), Torre-Laguinho (TL) e Vale dos Vagalumes (VV) (Figura 1). Nestas áreas todos os indivíduos das quatro espécies foram marcados, somando um total de 1245 indivíduos. Em seguida foi realizado um sorteio (HAAHR; HAAHR, 2011) e, em cada área, os cinco primeiros indivíduos viáveis de cada espécie foram usados para a coleta dos dados, com exceção da área MB, na qual somente três indivíduos foram utilizados para as análises. Na tentativa de evitar o sombreamento por outros indivíduos, foram descartados indivíduos que estivessem muito próximos a outros que possivelmente viessem a sombreá-los.

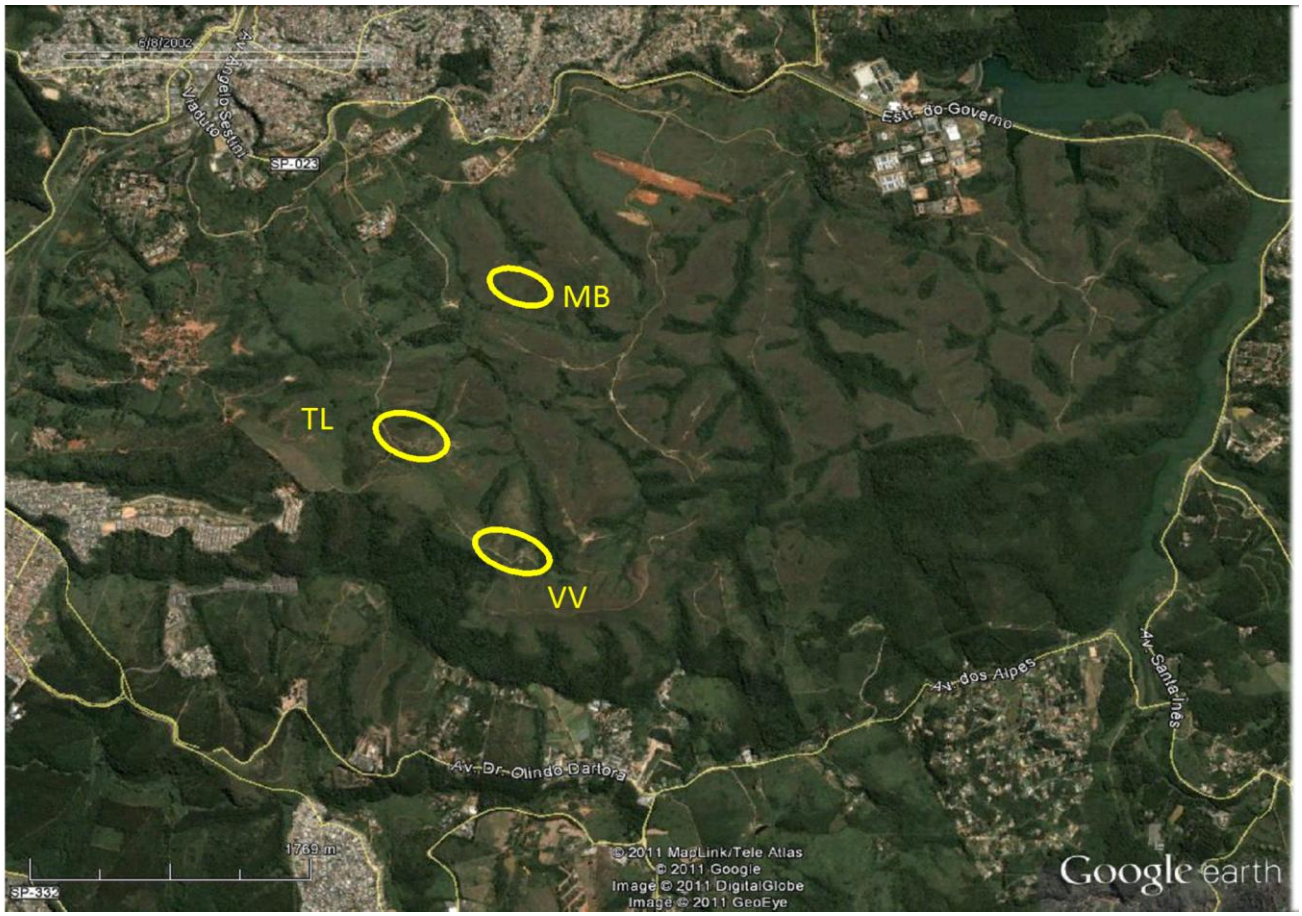

Figura 1 Imagem de satélite de 2002 do Parque Estadual do Juquery, destacando as cinco manchas de campo sujo selecionadas (círculos brancos e amarelos), nas quais as quatro espécies vegetais mais abundantes coocorrem. Em amarelo estão destacadas as áreas onde ocorreram as coletas (MB – Mirante B; TL – Torre-Laguinho; e VV – Vale dos Vagalumes). Fonte: Google Earth

3.1. Posição na copa

Levando em consideração a inclinação do globo terrestre (latitude Sul 23°21') foi traçado um eixo vertical no centro da copa de cada indivíduo, a partir do qual, com o auxílio de fotografias da parte superior das copas, foram estabelecidas duas posições na copa (PC): a região voltada para o

Norte magnético (N), caracterizada como região que recebe maior radiação ao longo do ano; e a região voltada para o Sul magnético (S), caracterizada como a que recebe menor radiação no mesmo período. Em cada uma dessas regiões da copa foram selecionadas de dez a vinte folhas inteiras, totalmente expandidas, sem sinais de doenças ou herbivoria e, conforme a disposição de cada espécie, localizadas aproximadamente na mesma posição do ramo.

3.2. Atributos foliares

As medidas de todos os atributos foliares foram realizadas em cada uma das folhas. Com exceção da quantificação de nitrogênio foliar de *Byrsonima intermedia* e *Symplocos oblongifolia*, nas quais foi necessária a junção de mais de uma folha, para atingir a massa mínima adequada para a leitura do protocolo. As folhas foram coletadas com pecíolo entre 8h e 14h em dias com céu aberto. Somente as folhas não sombreadas e adequadas segundo Cornelissen *et al.* (2003) foram coletadas. Assim que coletadas, as folhas eram colocadas em sacos plásticos contendo um pouco de água deionizada, em seguida eram vedados e armazenados em uma caixa térmica até serem transportadas ao laboratório.

No laboratório, as folhas foram reidratadas com água deionizada por 6h, até sua completa saturação (GARNIER et al., 2001). Após a realização das medidas nas folhas frescas as mesmas foram mantidas em estufa para secagem a 60ºC durante 72h. Os atributos avaliados em relação a posição da copa estão dispostos a seguir.

- Espessura (E): corresponde à espessura da lâmina foliar e aqui será expressa por milímetros (mm). As medidas foram realizadas com auxílio de um micrômetro em no máximo 24h após as coletas.

- Pigmentos fotossintéticos (clorofila a – Ca, clorofila b – Cb e carotenoides – Car) por área foliar e razão entre clorofila a e b (Ca/Cb): representa a quantidade de cada pigmento (µg) por unidade de área foliar (mm²). Para extração dos pigmentos foi removido da lâmina foliar um disco com diâmetro de 6 mm para *Byrsonima intermédia*, *Erythroxylum suberosum* e *Schefflera macrocarpa*, e para *Symplocos oblongifolia* foram removidos dois discos de 2,5mm de diâmetro. Em seguida os discos foram mantidos por 72h em 2 ml de dimetilformaldeído (DMF), em local refrigerado e sem iluminação (ver MINOCHA *et al.*, 2009). Com auxílio de um espectrofotômetro foram medidas as absorbâncias e em seguidas as quantidades de clorofila a (Ca), clorofila b (Cb) e carotenóides (Car) foram calculadas segundo as fórmulas propostas por (WELLBURN, 1994).

$$Ca = (12 * A_{664}) - (3{,}11 * A_{647})$$

$$Cb = (20{,}78 * A_{647}) - (4{,}88 * A_{664})$$

$$Car = (1000 * A_{480} - 1{,}12 * Ca - 34{,}7 * Cb)/245$$

Os valores resultantes foram multiplicados pelo volume e divididos pela área dos discos utilizados.

- Área foliar específica (AFE): representa a área foliar unilateral da folha fresca (mm²) dividida pela massa seca (mg). A projeção da área foliar (incluindo o pecíolo) foi estimada a partir de imagens digitalizadas submetidas ao programa de medição especializado ImageJ versão 1.44p (SCHNEIDER CA, RASBAND WS, 2012). Em tal processo foi excluída a área utilizada para análise dos pigmentos fotossintéticos.
- Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF): é a medida da massa seca de uma folha (mg) dividida pela massa foliar saturada de água (g).
- Concentração de nitrogênio foliar (N): é a quantidade de nitrogênio (mg) encontrada em cada unidade de massa seca foliar (g). A quantificação de N seguiu o método Kjeldahl. Os procedimentos de coleta e secagem foram iguais aos dos demais atributos. Porém, para *E. suberosum* e *S. oblongifolia*, após removidos pecíolos e raques, foi necessário a quantificação de amostras mistas de três ou quatro folhas para obtenção de massa mínima para realização do procedimento e análise dos dados.

4. Análise dos dados

Para a realização das análises dos dados os mesmos foram padronizados por reescalonamento conforme equação1, para que escalas de medida diferentes pudessem ser equiparadas. Em seguida, os dados foram todos transformados em raiz quadrada, para aproximar a dispersão dos valores.

Equação 1: (x – mín)/(máx – mín). Onde, para cada atributo x representa cada valor mensurado, mín representa o menor valor e máx representa ao maior valor.

Após a transformação dos dados, foram gerados modelos lineares mistos listados a seguir, nos quais “af” representa cada atributo foliar a ser testado e as variáveis são: “local”, representando as três categorias de subpopulações usadas para coleta (MB, VV e TL); “espécie”, para as quatro categorias de espécies abordadas (Sm, Es, Bi e So); e “pc”, para as duas categorias de posições da

copa (N e S). lme4 e lsmeans do software R (versão 2.15.2). A terminologia usada, para expressar os procedimentos a seguir, corresponde aos comandos próprios dos pacotes utilizados.

4.1. Efeito da posição na copa

Para testar a hipótese de que os atributos foliares definem diferentes respostas ecológicas dependendo da posição na copa, foram seguidos os passos a seguir. Primeiramente foi gerado o seguinte modelo linear misto:

- modelo1<-lmer(af~local + especie + pc + local:especie + pc:local + pc:especie + pc:local:especie + (1 + pc | individuo:especie:local)

Em seguida foram gerados modelos que excluíam as interações entre as variáveis, para verificar o efeito de cada interação:

- modelo2<-lmer(af~local + especie + pc + local:especie + pc:local + pc:especie + (1 + pc | individuo:especie:local))
- modelo3<-lmer(af~local + especie + pc + local:especie + pc:local + (1 + pc | individuo:especie:local))
- modelo4<-lmer(af~local + especie + pc + local:especie + pc:especie + (1 + pc | individuo:especie:local))
- modelo5<-lmer(af~local + especie + pc + pc:especie + pc:local + (1 + pc | individuo:especie:local))
- modelo6<-lmer(af~local + especie + pc + local:especie + (1 + pc | individuo:especie:local))
- modelo7<-lmer(af~local + especie + pc + (1 + pc | individuo:especie:local))

Posteriormente foram aplicadas ANOVAs para ver se cada interação era significativa, ou seja, se as escalas estudadas eram dependentes entre si:

- anova(modelo1,modelo2)
- anova(modelo1,modelo3)
- anova(modelo1,modelo4)

- anova(modelo1,modelo5)
- anova(modelo1,modelo6)
- anova(modelo1,modelo7)

Nos casos em que a interação entre as variáveis foi significativa, ou seja, o efeito de uma variável é dependente da outra variável, foram gerados boxplots das escalas que interagiam e posteriormente foi aplicado um teste *post hoc* para verificar se os atributos diferem entre as posições da copa. A função gerada foi:

- lsmeans(modelo1, pairwise ~ pc, adjust="tukey").

Nos casos em que nenhuma das interações entre as variáveis fixas foi significativa, foi estimado o efeito de PC, ou seja, se os atributos são significativamente diferentes dependendo da posição da copa. Para tanto foram geradas duas funções, uma com "pc" como fator fixo (modelo8) e outra sem "pc" (só intercepto; modelo9) e em seguida as funções foram testadas usando ANOVA:

- modelo8<-lmer(af~ pc + (1 + pc | individuo:especie:local)).
- modelo9<-lmer(af~ + (1 + pc | individuo:especie:local))
- anova(modelo6,modelo7)

  Tais funções não levam em conta a interação das variáveis, e, portanto, avaliam cada atributo separadamente.

4.1.1. Análise de Componentes principais

Como todos os atributos foram retirados de uma mesma folha deve se levar em consideração a correlação possivelmente existente entre os atributos. Para avaliar o grau de correlação entre os atributos de uma maneira geral, foram realizadas análises de componentes principais (PCA). Primeiramente para todas as folhas juntas, independente de local e espécie. Foi então realizada uma ANOVA de uma via para verificar se os conjuntos de atributos que compõe cada componente principal da PCA eram significativamente distintos entre as duas posições da copa. Para incluir o N nessas análises, visto que foram usadas amostras compostas de folhas na obtenção desse atributo, houve a necessidade de utilizar os valores médios dos demais atributos, seguindo o rigor de parear as médias dos demais atributos ao conteúdo de nitrogênio. Assim, os valores médios dos atributos pertencem às mesmas folhas usadas para compor a amostra de nitrogênio.

4.2. Variação intrapopulacional

Para abordar as hipóteses do nível intrapopulacional, os dados foram padronizados por reescalonamento conforme equação1 para cada espécie separadamente e foram então convertidos em raiz quadrada. Em seguida, os dados foram todos transformados em raiz quadrada, para aproximar a dispersão dos valores.

Os modelos descritos a seguir foram criados para testar as respectivas hipóteses, em cada atributo:

(i) a variação das subpopulações é maior do que a variação dos indivíduos.

- modeloA<-lmer(af~ (1 | individuo:local) + (1 | local)) – Em seguida foram comparadas as proporções de variância das variáveis aleatórias: indivíduo e local;

(ii) cada subpopulação apresenta uma variação distinta das demais subpopulações.

- modeloB<-lmer(af~ (1 | individuo)) – Neste modelo foram considerados os dados de cada local separadamente. Em seguida foram comparadas as variâncias das três subpopulações (MB, VV e TL) de cada espécie.

Para testar a hipótese de que (iii) as subpopulações das diferentes espécies que se encontram em um mesmo local apresentam mesma proporção de variação dos atributos foliares foram utilizados os resultados do modeloB. De forma que foram contrastadas as variâncias de cada atributo das quatro espécies para cada área separadamente.

4.2.1. Análise de Componentes principais

Para avaliar o grau de correlação entre os atributos em cada espécie e se tais atributos influenciam nas variações entre as subpopulações, foram realizadas análises de componentes principais (PCA), para cada espécie.

4.3. Variação entre níveis escalares

Para testar a hipótese de que o nível de espécies apresenta maior contribuição na variação dos atributos foliares, foi gerado o seguinte modelo:

- modeloC<-lmer(af~(1 | individuo:especie:local) + (1 | especie:local) +(1 | local)). Em seguida as proporções de variância de cada escala (indivíduo, local e espécie) foram calculadas e contrastadas.

RESULTADOS

1. Efeito da posição na copa

De acordo com os resultados obtidos na análise de modelos mistos, a variação dos atributos foliares não foi significativa em relação ao posicionamento da folha entre as regiões Norte-Sul da copa (Figura 2). As análises dos modelos mistos não apresentaram interações significativas entre as escalas de indivíduo, subpopulação e espécie para nenhum dos atributos, exceto para N que apresentou interação significativa em ter a PC e espécie ($p<0,05$, Tabela 1). Este resultado indica que o efeito da posição na copa para a maioria dos atributos será o mesmo, indiferente das espécies ou das subpopulações. Assim, foi possível testar se havia diferença para esses atributos de acordo com a posição na copa na qual a folha estava inserida, ou seja, se PC tem um efeito sobre os atributos. O contraste dos modelos não mostrou diferença significativa, mostrando que a variação dos atributos foliares independe da PC na qual a folha se encontra (tabela2, figura 2).

De modo geral todos os atributos mensurados apresentaram valores médios muito próximos quando comparados entre a face norte e a face sul. As folhas inseridas na face norte apresentaram uma E média igual a 0,606 ± 0,174 (desvio padrão) e na face sul igual a 0,618 ± 0,157 ($p=0,370$). Na face norte a AFE apresentou um valor igual a 0,613 ± 0,137 e na face sul igual a 0,613 ± 0,126 ($p=0,730$). O CMSF, na face norte apresentou um valor igual a 0,754 ± 0,103 e na face sul igual a 0,753 ± 0,089 ($p=0,859$). A clorofila apresentou uma média igual a 0,528 ± 0,133 na face norte e 0,531 ± 0,128 na face sul ($p=0,517$). Na face norte, a clorofila b apresentou valor médio de 0,440 ± 0,130 e na face sul 0,444 ± 0,124 ($p=0,517$). A razão Ca/Cb apresentou um valor médio de 0,734 ± 0,080 na face norte e 0,727 ± 0,076 na face sul ($p=0,114$). Por fim, o Car apresentou valor médios de 0,458 ± 0,150 na face norte e 0,490 ± 0,151 na face sul ($p=0,396$).

Na análise de N das espécies separadamente, Sm apresentou uma média de conteúdo de nitrogênio inferior em relação as demais espécies estudadas (Figura 3), o que gerou a interação significativa do modelo misto (Tabela1). Os resultados do teste de Tukey para N não indicou efeito significativo de PC, seja no conjunto total das espécies, seja em cada espécie separadamente (Figuras 2 e 3).

Tabela 1 Resultados dos modelos mistos indicando os valores de Chi², graus de liberdade (gl) e valores p (p) para cada interação: PC:Subpop:Esp – posição na copa, subpopupalções e espécies; PC:Esp – posição na copa e espécies; PC:Subpop – posição na copa e subpopupalções; Subpop:Esp – subpopupalções e espécies. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio.

Interações	Chi²	gl	p	Interações	Chi²	gl	p
		E				Ca	
PC:Subpop:Esp	79,265	6	0,244	PC:Subpop:Esp	35,233	6	0,741
PC:Esp	12,648	9	0,179	PC:Esp	42,882	9	0,891
PC:Subpop	14,215	11	0,221	PC:Subpop	58,853	11	0,881
Subpop:Esp	27,221	17	0,055	Subpop:Esp	14,605	17	0,624
		AFE				Cb	
PC:Subpop:Esp	5,526	6	0,478	PC:Subpop:Esp	53,338	6	0,502
PC:Esp	15,822	9	0,071	PC:Esp	69,319	9	0,644
PC:Subpop	18,500	11	0,071	PC:Subpop	93,956	11	0,585
Subpop:Esp	21,483	17	0,205	Subpop:Esp	18,193	17	0,377
		CMSF				Ca/Cb	
PC:Subpop:Esp	47,626	6	0,575	PC:Subpop:Esp	0,718	6	0,994
PC:Esp	13,263	9	0,151	PC:Esp	5,432	9	0,795
PC:Subpop	15,562	11	0,158	PC:Subpop	66,294	11	0,828
Subpop:Esp	18,471	17	0,360	Subpop:Esp	17,642	17	0,412
		N				Car	
PC:Subpop:Esp	16,692	6	0,010	PC:Subpop:Esp	4,618	6	0,594
PC:Esp	18,203	9	0,033	PC:Esp	64,116	9	0,698
PC:Subpop	19,193	11	0,058	PC:Subpop	93,219	11	0,592
Subpop:Esp	29,128	17	0,033	Subpop:Esp	26,926	17	0,059

Tabela 2 Resultado das análises de variância entre os modelos lineares mistos para verificação de variação de atributos foliares em função da posição na copa. Valores indicados de Chi², graus de liberdade (gl) e valores p (p) para os atriutos: E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides.

Atributos	Chi²	gl	p
E	0,805	1	0,370
AFE	0,119	1	0,730
CMSF	0,032	1	0,859
Ca	0,003	1	0,956
Cb	0,421	1	0,517
Ca/Cb	2,505	1	0,114
Car	0,721	1	0,396

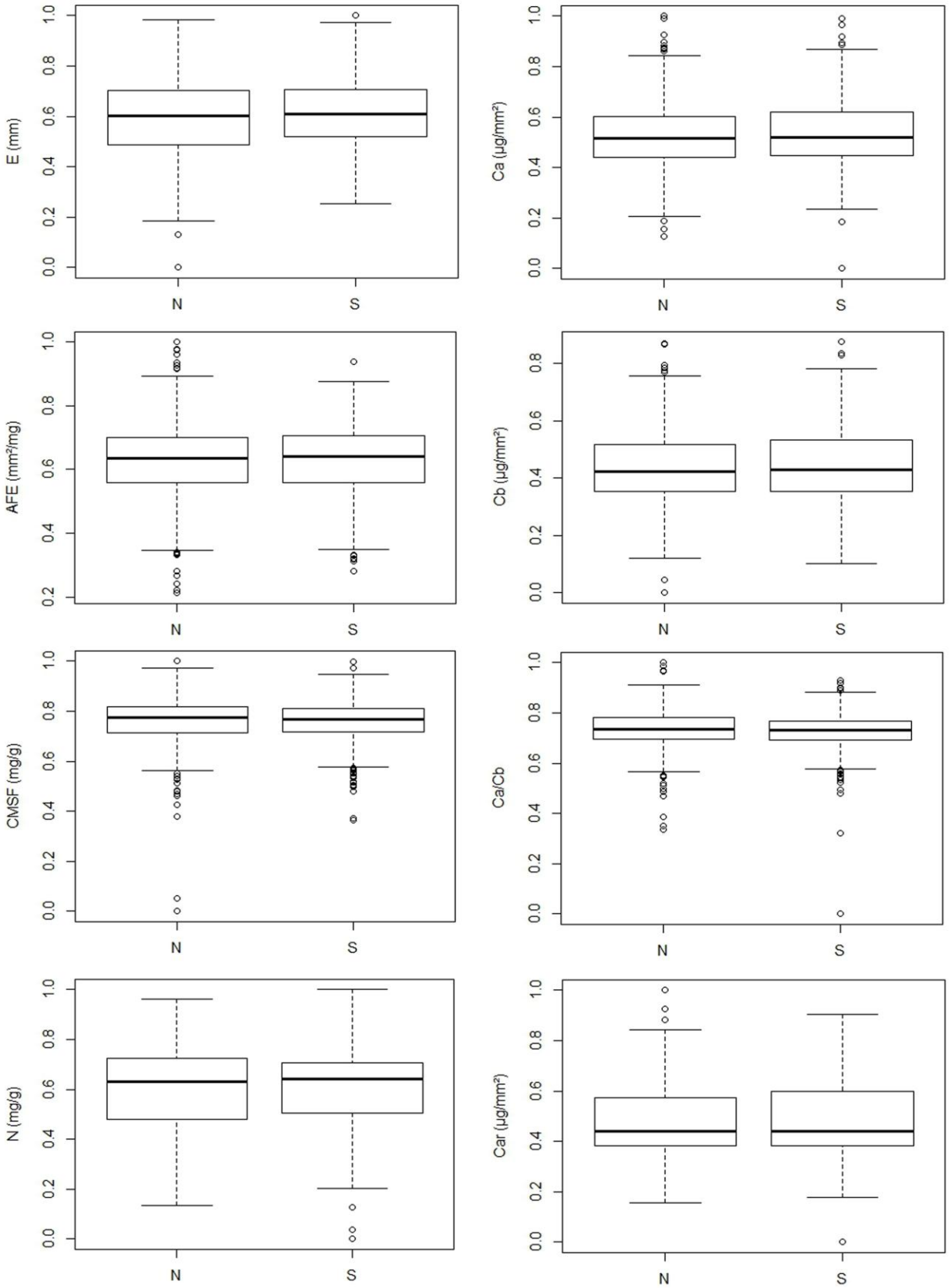

Figura 2 Boxplot representando a distribuição das folhas de todas as espécies, em todos os locais, separadas pela posição na copa (N – norte e S – sul) com valores máximos e mínimos para cada atributo: E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio.

Tabela 3 Resultado do teste de Tukey, para verificação de variação de conteúdo de nitrogênio (N) em função da posição na copa, independente das interações existentes entre as escalas. Valores de graus de liberdade – df, taxa t e valor p.

	df	t.ratio	p
N	41	0,719	0,476

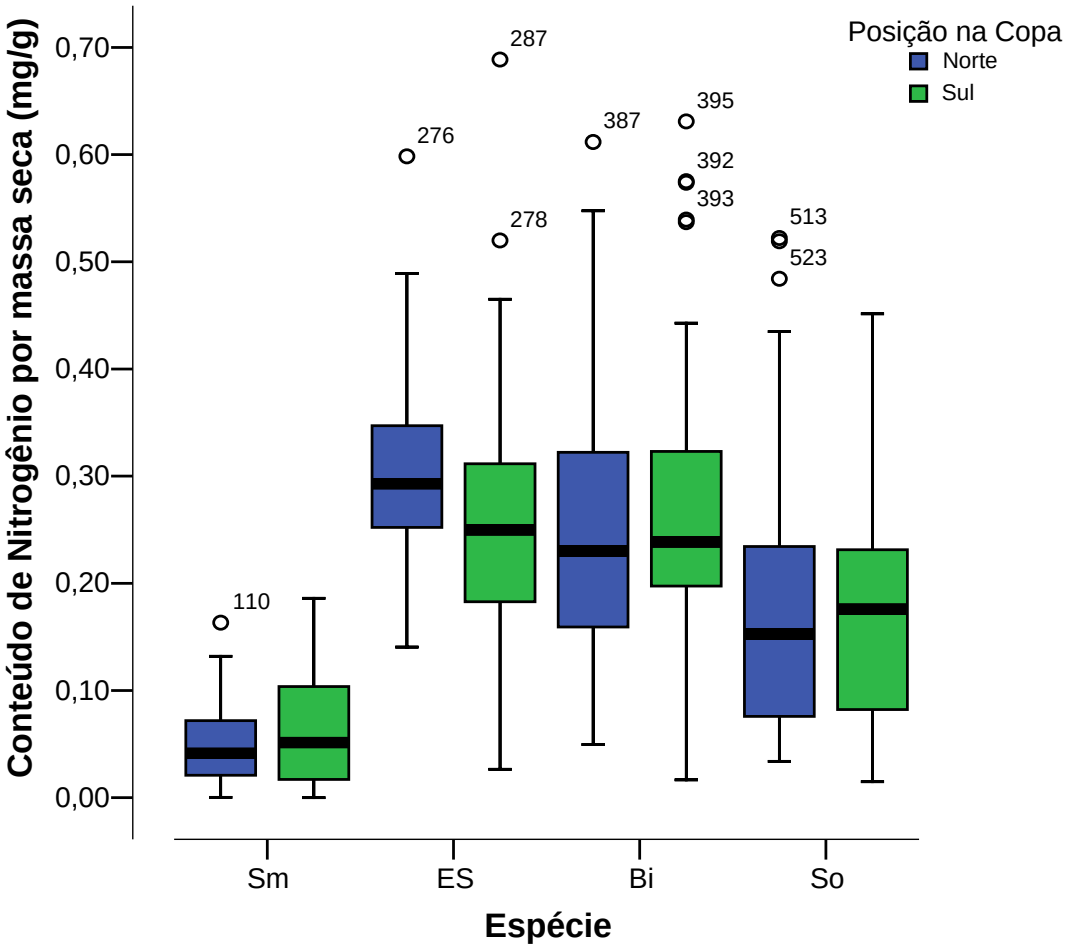

Figura 3 Boxplots da distribuição dos valores de conteúdo de nitrogênio de cada espécie Sm – *Schefflera macrocarpa* (Norte: média=0,048, desvio padrão=0,003; Sul: média=0,065, desvio padrão=0.006), Es – *Erythroxylum suberosum* (Norte: média=0,303, desvio padrão=0,011; Sul: média=0,265, desvio padrão=0.013), Bi – *Byrsonima intermédia (*Norte: média=0,256, desvio padrão=0,018; Sul: média=0,257, desvio padrão=0.018) e So – *Symplocos oblongifolia(*Norte: média=0,173, desvio padrão=0,167; Sul: média=0,174, desvio padrão=0.014). Valores separados segundo a posição na copa Norte ou Sul. Indicando a média, valores máximos e mínimos para cada categoria.

1.1. Análise de Componentes principais

De acordo com a análise de componentes principais (CP), na qual se reúnem todas as amostras de todas as espécies, a somatória dos dois primeiros componentes representa 69% da dispersão dos dados (Tabela 4). O primeiro componente é composto principalmente pelo conteúdo de Car (0,546), relacionado negativamente como CMSF (-0,408) e positivamente com Ca (0,367), e representa 37% da variância dos atributos. O segundo componente é composto principalmente por E (0,735), relacionado negativamente com N(-0,337), e AFE (-0,349), e representando 32% da variância dos atributos (Tabela 4, Figura 4).

Nessa análise é possível observar o agrupamento de alguns atributos que descreve a dispersão das espécies estudadas, ou seja, os conjuntos de atributos definem diferentes estratégias de acordo com cada espécie. Tais agrupamentos são observados da seguinte maneira: (i) Ca, Cb e Car, que aparecem opostamente a CMSF e Ca/Cb; (ii) e estão dispostos ortogonalmente ao agrupamento que correlaciona positivamente N e AFE que estão opostos a E, como pode ser observado na figura 4. Assim podemos inferir que Sm tende a apresentar folhas mais espessas e com menos N e AFE. Enquanto que Es e Bi apresentam se dispostos de maneira similar, mais correlacionados com o aumento de AFE, N e CMSF. E, por sua vez, So aparece mais disperso ao longo do CP1, apresentando se correlacionado principalmente como aumento de Ca, Cb e Car e AFE, e a diminuição de E e CMSF.

Tabela 4 Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal para o conjunto de todas as folhas. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
% variância	37,449	32,341	11,356	6,781	5,900	3,244	2,350	0,579
E	-0,338	**0,735**	-0,148	**0,248**	-0,186	**0,431**	0,206	0,001
AFE	0,317	**-0,349**	**-0,359**	-0,064	0,104	**0,513**	**0,604**	-0,071
CMSF	**-0,408**	-0,200	**0,732**	-0,114	0,271	0,388	0,143	-0,016
Ca	**0,367**	0,275	**0,337**	0,195	0,118	-0,283	0,331	**-0,659**
Cb	0,359	0,233	0,318	-0,030	-0,045	-0,195	**0,390**	**0,723**
Ca/Cb	-0,202	-0,082	-0,194	**0,624**	**0,669**	-0,195	0,081	**0,183**
Car	**0,546**	0,219	0,103	0,058	**0,353**	**0,466**	**-0,543**	0,056
N	0,130	**-0,337**	0,223	**0,700**	**-0,541**	0,162	-0,097	0,038

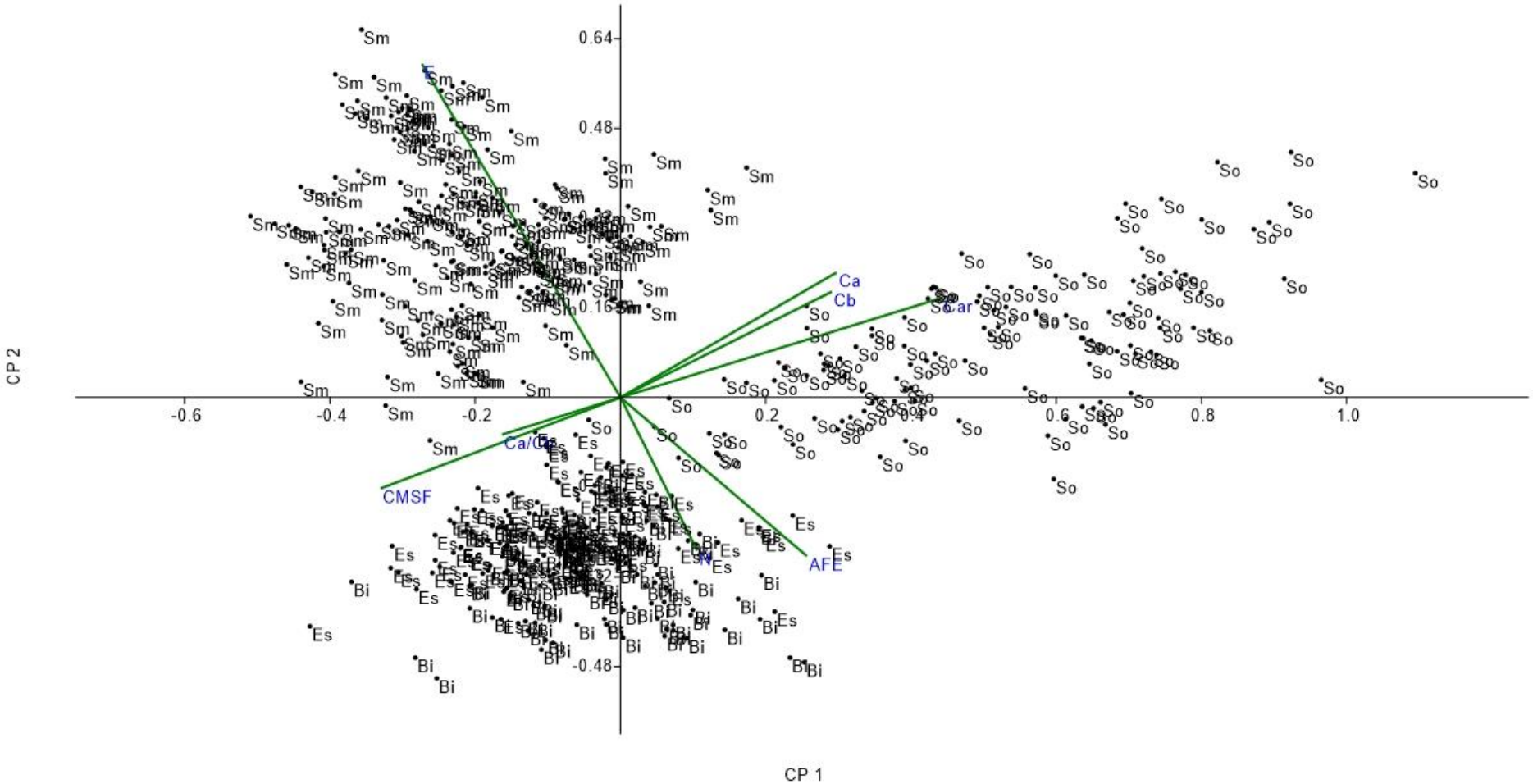

Figura 4 Gráfico da análise de componentes principais do primeiro e segundo componentes principais (CP1 e CP2) indicando como cada atributo contribui para cada componente para o conjunto de todas as folhas. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides. Sm – *Schefflera macrocarpa*, Es – *Erythroxylum suberosum*, Bi – *Byrsonima intermédia* e So – *Symplocos oblongifolia*

As análises de variância realizadas a partir dos escores dos componentes principais comparando PC não apresentaram resultados significativos para nenhum dos componentes. Ou seja, mesmo considerando a interação existente entre os atributos mensurados, tais atributos não variam em função da posição na copa na qual a folha se encontra (Tabela 5).

Tabela 5 Análise de variância entre posições na copa de todas as folhas coletadas, de todas espécies e subpopulações, indicando para cada componente principal (CP) as somas de quadrados (SQ), os graus de liberdade (gl), as médias ao quadrado (M²), o valores F e p.

		SQ	gl	M²	F	p
CP1	Entre grupos	0,013	1	0,013	0,044	0,835
	Dentro do grupo	170,170	570	0,299		
	Total	170,183	571			
CP 2	Entre grupos	0,000	1	0,000	0,000	0,991
	Dentro do grupo	44,735	570	0,078		
	Total	44,735	571			
CP 3	Entre grupos	0,001	1	0,001	0,042	0,837
	Dentro do grupo	15,707	570	0,028		
	Total	15,709	571			
CP 4	Entre grupos	0,004	1	0,004	0,272	0,602
	Dentro do grupo	9,376	568	0,017		
	Total	9,380	569			
CP 5	Entre grupos	0,019	1	0,019	1,339	0,248
	Dentro do grupo	8,141	570	0,014		
	Total	8,160	571			
CP 6	Entre grupos	0,001	1	0,001	0,071	0,790
	Dentro do grupo	4,486	569	0,008		
	Total	4,487	570			
CP 7	Entre grupos	0,011	1	0,011	1,865	0,173
	Dentro do grupo	3,240	570	0,006		
	Total	3,251	571			
CP 8	Entre grupos	0,000	1	0,000	0,109	0,742
	Dentro do grupo	0,801	565	0,001		
	Total	0,801	566			

2. Variação intrapopulacional

Os conjuntos de indivíduos mais próximos no espaço físico, aqui denominado como subpopulações, não possuem a maior proporção da variação. A contribuição do local, no qual os conjuntos de indivíduos se encontram, foi mínima para a variação dos atributos foliares, nas quatro espécies usadas. Em muitos casos se aproximando a zero. Com exceção dos atributos espessura, carotenóides e conteúdo de nitrogênio para *Erythroxylum suberosum*, e conteúdo de

nitrogênio para *Symplocos oblongifolia*. A maior variação dos atributos, por sua vez, pode ser atribuída ora à variação entre os indivíduos de toda a espécie (Indivíduo, Tabela 6) ora à variação dentro dos indivíduos, sendo esse último constatado através da maior proporção residual (Resíduo, Tabela 6).

Em *Schefflera macrocarpa* E, AFE e CMSF apresentaram maior variação dentro dos indivíduos, enquanto que Ca, Cb, Car, Ca/Cb e N apresentaram maior variação entre os indivíduos. Em *Erythroxylum suberosum* a maior variação dentro dos indivíduos está presente em AFE, CMSF e Ca/Cb, enquanto que a maior variação entre os indivíduos está presente em Ca e Cb. Em *Byrsonima intermédia* a maior variação dentro dos indivíduos está presente em CMSF, Ca/Cb e Car, enquanto que a maior variação entre os indivíduos está presente em E, AFE, Ca, Cb e N. E em *Symplocos oblongifolia* a maior variação dentro dos indivíduos está presente em AFE, CMSF, Cb e Ca/Cb, enquanto que a maior variação entre os indivíduos está presente em E, Ca e Car.

Tabela 6 Proporção de variância entre os indivíduos de todas as subpopulações (Indivíduo), entre as subpopulações (Subpopulação) e dentro dos indivíduos (Resíduo) para cada espécie separadamente, nos seguintes atributos: E – espessura; AFE – área foliar específica; CMSF – conteúdo de massa seca foliar; Ca – conteúdo de clorofila a; Cb – conteúdo de clorofila b; Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b; Car – carotenoides e N – conteúdo de nitrogênio. Em negrito estão destacadas as escalas com maiores proporções.

		E	AFE	CMSF	Ca	Cb	Ca/Cb	Car	N
Sm	Indivíduo	0,318	0,372	0,170	**0,731**	**0,746**	**0,5418**	**0,753**	**0,629**
	Subpopulação	0,000	0,000	0,148	0,032	0,054	0,000	0,046	0,000
	Resíduo	**0,682**	**0,628**	**0,682**	0,236	0,201	0,482	0,202	0,371
Es	Indivíduo	0,215	0,178	0,159	**0,342**	**0,364**	0,428	0,340	0,340
	Subpopulação	**0,523**	0,018	0,181	0,318	0,294	0,000	**0,357**	**0,495**
	Resíduo	0,262	**0,804**	**0,660**	0,339	0,341	**0,572**	0,303	0,165
Bi	Indivíduo	**0,572**	**0,515**	0,181	**0,558**	**0,546**	0,160	0,495	**0,807**
	Subpopulação	0,000	0,000	0,190	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000
	Resíduo	0,428	0,485	**0,629**	0,442	0,454	**0,782**	**0,505**	0,193
So	Indivíduo	**0,501**	0,188	0,127	**0,431**	0,381	0,219	**0,359**	0,316
	Subpopulação	0,000	0,076	0,000	0,152	0,185	0,142	0,343	**0,495**
	Resíduo	0,499	**0,737**	**0,873**	0,417	**0,434**	**0,639**	0,297	0,188

As proporções de variação dos atributos foliares entre as subpopulações de uma mesma espécie apresentaram se distintas, com exceção dos conteúdos de clorofila (Tabela 7). Dessa forma, cada conjunto de indivíduos, mais próximos entre si no espaço, possui um grau de variação dos atributos diferente do grau de variação dos demais conjuntos de indivíduos para cada espécie

estudada. Em alguns casos, como E, AFE e CMSF de *Schefflera macrocarpa* em MB a variação dentro dos indivíduos supera em proporção a variação do conjunto em questão.

A variação entre as espécies segundo a disposição geográfica, ou seja, as proporções de variação segundo as áreas de coleta, no geral, apresentou um padrão de similaridade entre *Schefflera macrocarpa* e *Byrsonima intermédia*, e entre *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos oblongifolia* em VV e MB (Tabela 7). Sendo que, em VV *Schefflera macrocarpa* e *Byrsonima intermédia* apresentaram proporções de variação similares para a maioria dos atributos, com exceção de Cb e N, sendo a maior variação dos atributos E, AFE, Ca e Car atribuída ao conjunto de indivíduos, e em CMSF e Ca/Cb a maior variação é atribuída a variação dentro dos indivíduos. Assim como, em VV, *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos oblongifolia* também apresentaram padrão similar na variação dos atributos, exceto em E, Ca/Cb e N. Para os atributos Ca, Cb e Car a maior proporção de variação é derivada do conjunto dos indivíduos, enquanto para AFE e CMSF a maior proporção é oriunda da proporção dentro dos indivíduos.

Em MB *Schefflera macrocarpa* e *Byrsonima intermédia* apresentaram maior proporção de variação dentro dos indivíduos em para AFE, CMSF e Ca/Cb, e maior proporção de variação no conjunto de indivíduos para Ca, Cb, Car e N, divergindo apenas em E. *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos oblongifolia* apresentaram maior variação de quase todos seus atributos dentro dos indivíduos, divergindo apenas em N (Tabela 7).

Em TL as maiores proporções de variação se deram de maneira geral dentro os indivíduos para *Byrsonima intermédia*, *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos oblongifolia*, com exceção de E e N. Enquanto que *Schefflera macrocarpa* não apresentou padrão semelhante na variação do seus atributos, sendo que a maior proporção de variação entre os indivíduos nos atributos AFE, Ca, Cb, Ca/Cb e Car, e a maior proporção de variação dentro dos indivíduos nos atributos E, CMSF e N (Tabela 7).

Tabela 7 Proporção de variância atribuída às escalas de indivíduo, subpopulações e espécies. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenoides, N – conteúdo de nitrogênio. Em negrito estão destacadas as escalas com maiores proporções de variação. VV – Vale dos vagalumes; MB – Mirante B; TL – Torre-laguinho.

			E	AFE	CMSF	Ca	Cb	Ca/Cb	Car	N
Sm	VV	Indivíduo	**0,749**	**0,734**	0,138	**0,726**	**0,669**	0,172	**0,754**	0,047
		Resíduo	0,251	0,266	**0,862**	0,274	0,331	**0,828**	0,246	**0,953**
	MB	Indivíduo	0,251	0,000	0,063	**0,819**	**0,719**	0,205	**0,856**	**0,874**
		Resíduo	**0,749**	**1,000**	**0,937**	0,181	0,281	**0,795**	0,144	0,126
	TL	Indivíduo	0,330	**0,667**	0,390	**0,733**	**0,856**	**0,717**	**0,770**	0,494
		Resíduo	**0,670**	0,333	**0,610**	0,267	0,144	0,283	0,230	**0,506**
Es	VV	Indivíduo	**0,603**	0,214	0,055	**0,622**	**0,595**	**0,630**	**0,670**	0,479
		Resíduo	0,397	**0,786**	**0,945**	0,378	0,405	0,370	0,330	**0,521**
	MB	Indivíduo	0,103	0,430	0,265	0,271	0,323	0,336	0,253	**0,859**
		Resíduo	**0,897**	**0,570**	**0,735**	**0,729**	**0,677**	**0,664**	**0,747**	0,141
	TL	Indivíduo	0,407	0,043	0,485	0,318	0,375	0,032	0,224	**0,578**
		Resíduo	**0,593**	**0,957**	**0,515**	**0,682**	**0,625**	**0,968**	**0,776**	0,422
Bi	VV	Indivíduo	**0,577**	**0,657**	0,268	**0,605**	0,497	0,094	**0,584**	**0,762**
		Resíduo	0,423	0,343	**0,732**	0,395	**0,503**	**0,906**	0,416	0,238
	MB	Indivíduo	**0,581**	0,287	0,147	**0,813**	**0,718**	0,000	**0,764**	**0,894**
		Resíduo	0,419	**0,713**	**0,853**	0,187	0,282	**1,000**	0,236	0,106
	TL	Indivíduo	**0,603**	0,416	0,263	0,280	0,416	0,253	0,225	**0,715**
		Resíduo	0,397	**0,584**	**0,737**	**0,720**	**0,584**	**0,747**	**0,775**	0,285
So	VV	Indivíduo	0,437	0,318	0,123	**0,655**	**0,636**	0,193	**0,705**	**0,776**
		Resíduo	**0,563**	**0,682**	**0,877**	0,345	0,364	**0,807**	0,295	0,224
	MB	Indivíduo	0,461	0,173	0,156	0,487	0,463	0,303	0,386	0,265
		Resíduo	**0,539**	**0,827**	**0,844**	**0,513**	**0,537**	**0,697**	**0,614**	**0,735**
	TL	Indivíduo	**0,642**	0,043	0,173	0,346	0,198	0,226	0,402	**0,632**
		Resíduo	0,358	**0,957**	**0,827**	**0,654**	**0,802**	**0,774**	**0,598**	0,368

2.1. Análise de Componentes principais

A análise de componentes principais de *Schefflera macrocarpa* indicou que 53% dos dados podem ser explicados pelo primeiro componente principal, que é representado principalmente pela correlação positiva dos atributos Ca, Cb e Car (Tabela 8). A segunda maior parte dos dados (16%) é representada ou explicada principalmente pelos atributos AFE, E e N, sendo que N e E estão opostos entre si, assim o aumento da espessura foliar implica na diminuição do conteúdo de nitrogênio por massa foliar. Ambos estão ortogonais a AFE, ou seja, praticamente não se correlacionam com AFE, apesar da sua grande contribuição na explicação dos dados (Figura 5). Comparativamente, os dados de Sm (Figura 5) apresentaram se menos dispersos em relação aos atributos, do que nas demais espécies. Em nenhuma das espécies foi possível segregar as subpopulaçãoes em torno de um conjunto de atributos.

Tabela 8 Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal, para *Schefflera macrocarpa*. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
% variância	52,610	16,076	10,832	82,593	60,734	32,701	27,569	0,121
E	-0,099	**-0,191**	**0,885**	**0,305**	-0,117	0,213	0,137	0,025
AFE	-0,188	**0,365**	-0,201	**0,810**	**0,327**	0,144	-0,076	-0,013
CMSF	0,053	-0,080	-0,133	-0,243	0,317	**0,866**	0,253	0,003
Ca	**0,606**	-0,029	0,073	0,112	**0,363**	**-0,270**	**0,482**	**-0,421**
Cb	**0,432**	-0,058	-0,154	0,235	-0,273	0,022	**0,297**	**0,754**
Ca/Cb	-0,164	0,107	**0,242**	**-0,258**	**0,712**	**-0,274**	-0,014	**0,504**
Car	**0,585**	-0,062	0,136	0,040	0,143	0,162	**-0,766**	0,023
N	0,168	**0,897**	**0,231**	-0,234	-0,211	0,101	0,067	-0,013

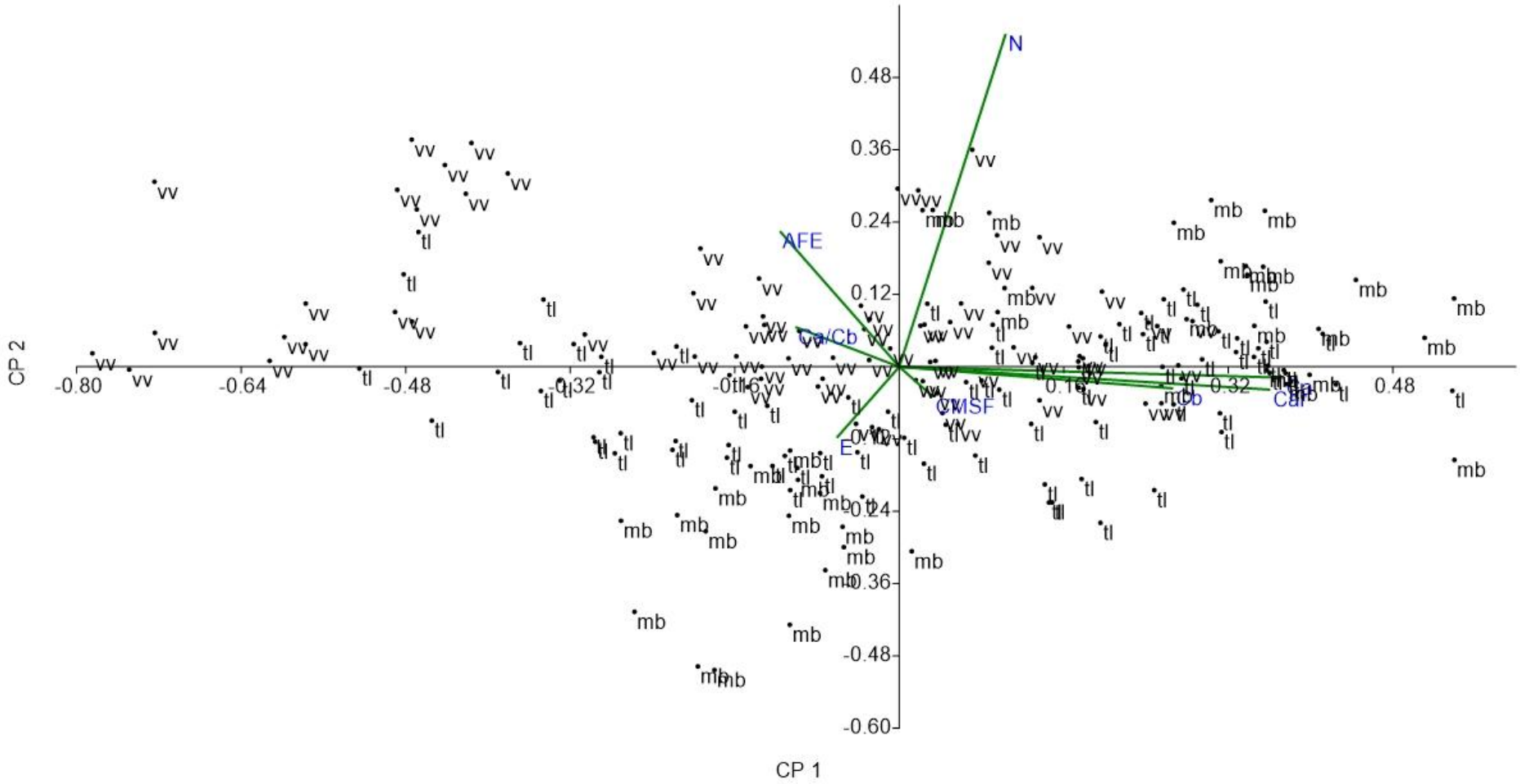

Figura 5 Gráfico do primeiro e segundo componentes principais (CP1 e CP2) indicando como cada atributo contribui para cada componente para *Schefflera macrocarpa*. O pontos mapeados estão representados pelas áreas em que cada dado foi coletado, mostrando a posição tridimensional de cada ponto em relação a contribuição de cada atributo na sua formação. vv – Vale dos Vagalumes, mb – Mirante B, tl – Torre-Laguinho. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio

A análise de componentes principais de *Erythroxylum suberosum* e *Byrsonima intermédia* apresentaram padrão semelhante (Figuras 6 e 7). Em ambos os casos, o primeiro componente principal é representado principalmente pela correlação positiva dos atributos Ca, Cb e Car, com 47% dos dados sendo explicados (Tabelas 9 e 10). Assim como a segunda maior parte dos dados (18% e 19%, respectivamente) ser representada ou explicada principalmente pelos atributos AFE, CMSF e E. Porém, em *Erythroxylum suberosum* AFE e CMSF estão opostos entre si, ou seja, o aumento da área foliar específica implica na diminuição do conteúdo de massa seca foliar e ambos estão ortogonais a E, ou seja, praticamente não se correlacionam com E, apesar da sua grande contribuição na explicação dos dados (Tabela 9 e Figura 6). Enquanto que em *Byrsonima intermédia* AFE e E se correlacionam positivamente, e ambos estão opostos a CMSF. Ou seja, o aumento da área foliar específica implica no aumento de espessura e na diminuição do conteúdo de massa seca foliar (Tabela 10 e Figura 7). *B. intermédia* também indicou no CP2 um elevada correlação do dados com o aumento da razão Ca/Cb e diminuição de Cb.

Tabela 9 Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal, para *Erythroxylum suberosum*. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
% variância	46,737	19,348	13,218	8,211	5,951	4,289	2,197	0,047
E	0,344	**0,239**	**0,870**	-0,026	-0,216	0,130	-0,067	-0,009
AFE	-0,018	**-0,528**	0,208	**-0,312**	**0,517**	**0,523**	0,202	0,007
CMSF	-0,146	**0,801**	-0,065	-0,227	**0,495**	0,173	0,081	0,010
Ca	**0,506**	0,043	**-0,281**	0,137	0,057	0,353	**-0,377**	**-0,612**
Cb	**0,508**	-0,006	**-0,221**	-0,267	0,044	0,024	**-0,359**	**0,700**
Ca/Cb	-0,114	0,070	-0,016	**0,771**	0,017	**0,502**	0,024	**0,366**
Car	**0,501**	0,086	-0,201	0,016	-0,155	0,029	**0,823**	0,011
N	0,287	-0,097	0,168	**0,407**	**0,642**	**-0,550**	0,008	-0,018

Tabela 10 Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal, para *Byrsonima intermédia*. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
% variância	47,343	18,310	13,046	9,346	6,366	3,469	2,068	0,052
E	0,102	**0,420**	**0,687**	**-0,463**	-0,173	**0,294**	0,105	0,003
AFE	-0,091	**0,574**	**-0,629**	-0,101	-0,022	**0,505**	0,016	0,000
CMSF	-0,048	**-0,425**	0,192	**0,359**	0,143	**0,788**	0,104	-0,014
Ca	**0,529**	0,031	-0,077	-0,062	**0,412**	-0,043	**0,405**	**-0,611**
Cb	**0,525**	-0,217	**-0,196**	-0,199	-0,145	0,039	**0,395**	**0,649**
Ca/Cb	-0,028	0,323	0,173	0,189	**0,784**	-0,084	-0,051	**0,452**
Car	**0,520**	-0,107	-0,046	-0,170	0,088	0,153	**-0,810**	-0,019
N	0,390	0,387	0,138	**0,734**	**-0,368**	-0,067	-0,015	0,012

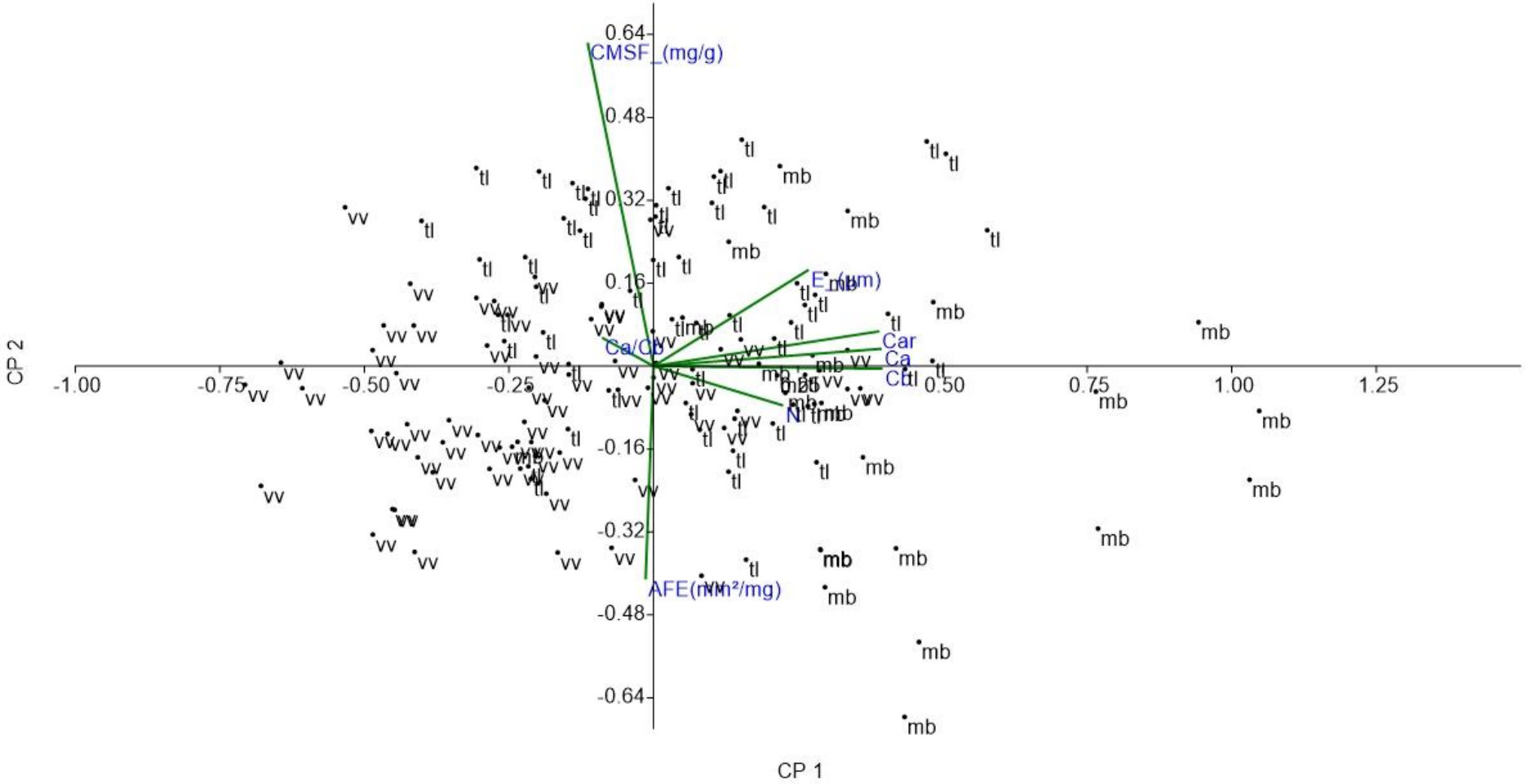

Figura 6 Gráfico da análise de componentes principais do primeiro e segundo componentes principais (CP1 e CP2) indicando como cada atributo contribui para cada componente para *Erythroxylum suberosum.* O pontos mapeados estão representados pelas áreas em que cada dado foi coletado, mostrando a posição tridimensional de cada ponto em relação a contribuição de cada atributo na sua formação. vv – Vale dos Vagalumes, mb – Mirante B, tl – Torre-Laguinho. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio

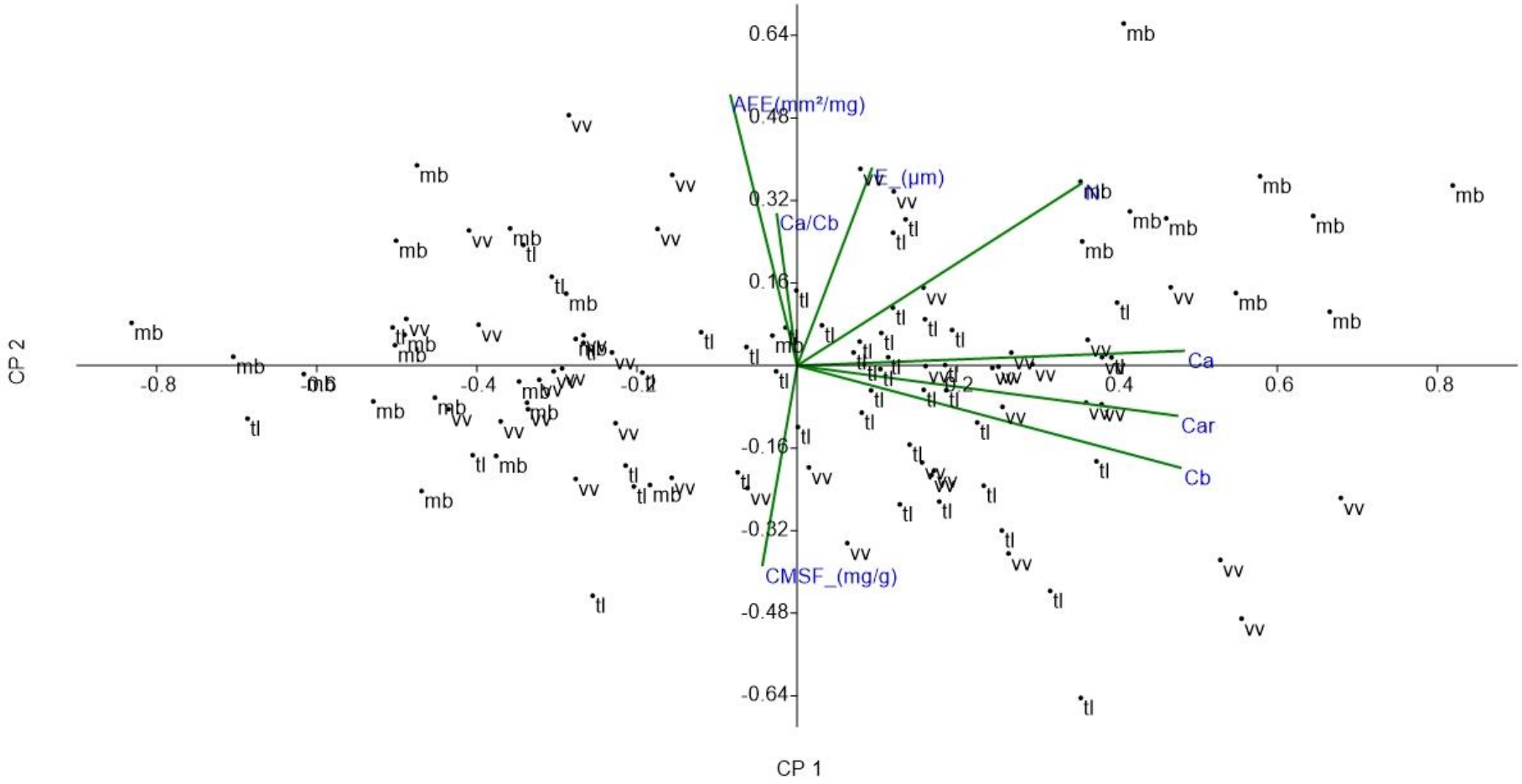

Figura 7 Gráfico da análise de componentes principais do primeiro e segundo componentes principais (CP1 e CP2) indicando como cada atributo contribui para cada componente para *Byrsonima intermédia*. O pontos mapeados estão representados pelas áreas em que cada dado foi coletado, mostrando a posição tridimensional de cada ponto em relação a contribuição de cada atributo na sua formação. vv – Vale dos Vagalumes, mb – Mirante B, tl – Torre-Laguinho. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio.

A análise de componentes principais de *Symplocos oblongifolia* indicou que 37% dos dados podem ser explicados pelo primeiro componente principal, que é representado principalmente pela correlação positiva dos atributos Ca, Cb, Car e N (Tabela 11). A segunda maior parte dos dados (18%) é representada ou explicada principalmente pelos atributos E, CMSF e Ca/Cb (Tabela 11), sendo que E e Ca/Cb se relacionam positivamente, assim o aumento da espessura foliar acompanha o aumento da razão Ca/Cb. Ambos se apresentam opostos ao CMSF, ou seja o aumento de E e Ca/Cb um implica na diminuição do CMSF (Figura 8).

Tabela 11 Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal, para *Symplocos oblongifolia*. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
% variância	36,650	17,486	14,033	13,779	10,197	5,255	2,411	0,189
E	-0,185	**0,418**	0,354	**0,713**	0,334	-0,063	0,206	0,004
AFE	-0,041	0,170	**-0,453**	-0,118	0,067	**0,328**	**0,799**	0,005
CMSF	0,079	**-0,686**	**0,501**	0,017	0,247	**0,379**	**0,260**	-0,002
Ca	**0,455**	0,038	0,189	0,098	**-0,395**	-0,202	0,257	**-0,695**
Cb	**0,470**	-0,159	-0,063	**0,336**	**-0,352**	-0,213	0,184	**0,659**
Ca/Cb	-0,016	**0,431**	**0,612**	**-0,533**	-0,186	-0,014	0,196	**0,287**
Car	0,355	0,302	0,004	0,153	-0,157	**0,790**	**-0,333**	0,007
N	**0,636**	0,151	-0,064	-0,220	**0,696**	-0,184	-0,051	0,015

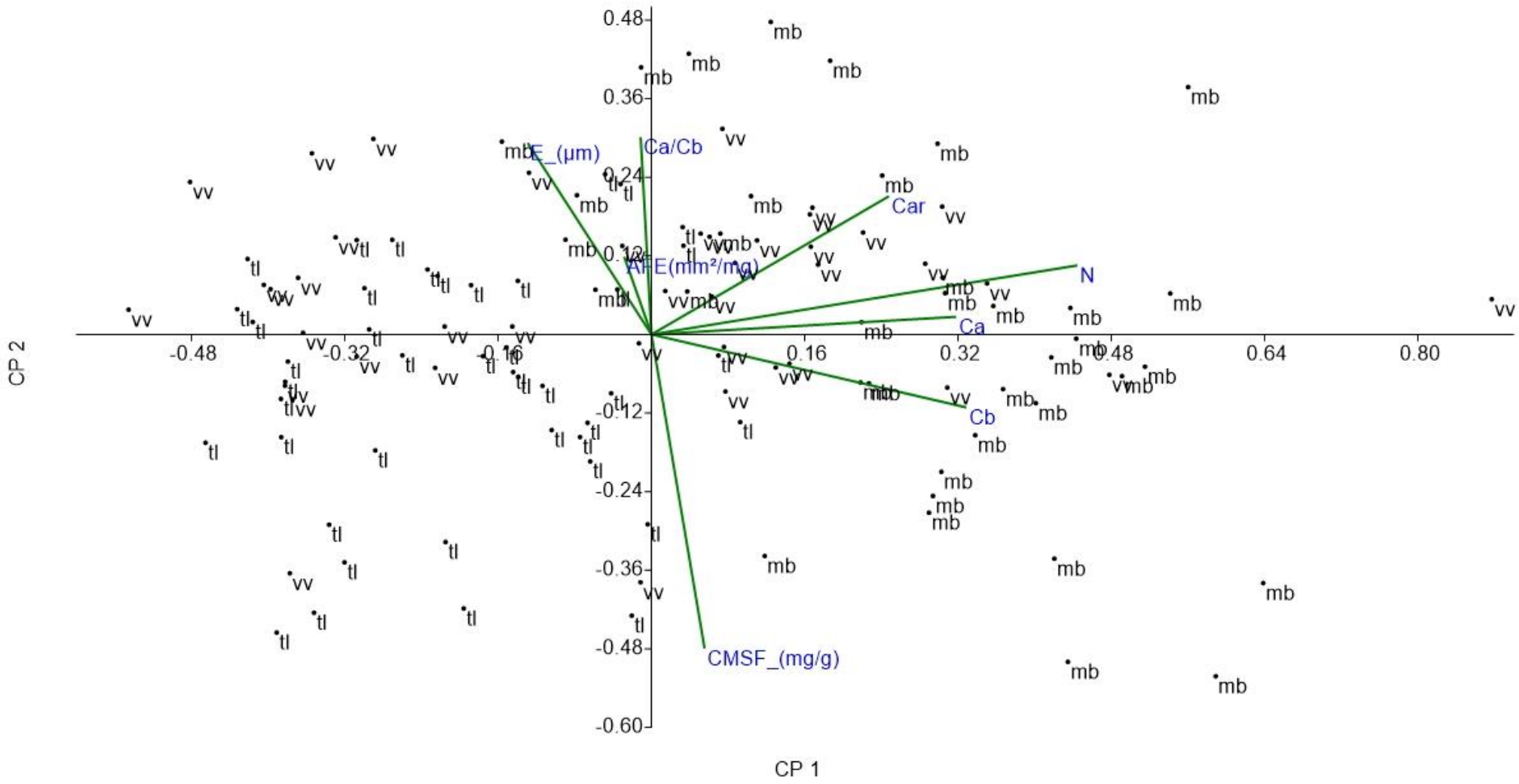

Figura 8 Gráfico da análise de componentes principais do primeiro e segundo componentes principais (CP1 e CP2) indicando como cada atributo contribui para cada componente para *Symplocos oblongifolia.* O pontos mapeados estão representados pelas áreas em que cada dado foi coletado, mostrando a posição tridimensional de cada ponto em relação a contribuição de cada atributo na sua formação. vv – Vale dos Vagalumes, mb – Mirante B, tl – Torre-Laguinho. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenóides, N – conteúdo de nitrogênio.

3. Variação entre níveis escalares

A análise de maior contribuição para a variação dos atributos através das escalas propostas indicou que na maioria dos atributos o nível de espécie é o nível que mais contribui, com exceção de CMSF e Ca/Cb, nos quais a variação dentro dos indivíduos representa a maior parte das variações. Em seguida, o segundo nível mais representativo para a variação de cada atributo foi: dentro dos indivíduos para E e AFE; entre os indivíduos para Ca, Cb, Ca/Cb, Car e N. E o terceiro nível que mais contribui para a variação dos atributos foi: entre os indivíduos para E, AFE e CMAF; dentro dos indivíduos para Ca, Cb, Car e N; e o único atributo que possui os conjuntos de indivíduos como fator de variação é a razão Ca/Cb (Tabela12).

Tabela 12 Proporção de variância atribuída às escalas de indivíduo, subpopulações e espécies. E – espessura, AFE – área foliar específica, CMSF – conteúdo de massa seca foliar, Ca – conteúdo de clorofila a, Cb – conteúdo de clorofila b, Ca/Cb – razão clorofila a por clorofila b, Car – carotenoides, N – conteúdo de nitrogênio. Em negritos estão destacados os níveis que contribuem para a variação de cada atributo. [a] – representa o segundo nível mais representativo para a variação de cada atributo. [b] – representa o terceiro nível mais representativo para a variação de cada atributo.

	E	AFE	CMSF	Ca	Cb	Ca/Cb	Car	N
Indivíduo	0,105 [b]	0,071 [b]	0,100 [b]	0,243 [a]	0,217 [a]	0,267 [a]	0,095 [a]	0,275 [a]
Subpop.	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Espécie	**0,772**	**0,788**	0,414 [a]	**0,567**	**0,618**	0,214 [b]	**0,834**	**0,587**
Resíduo	0,123[a]	0,141 [a]	**0,486**	0,189 [b]	0,165 [b]	**0,519**	0,071 [b]	0,138 [b]

DISCUSSÃO

1. Efeito da posição na copa

Os atributos foliares não apresentam diferenças significativas em função do posicionamento Norte-Sul da folha na copa, ou seja, não foi possível definir diferentes estratégias de captação de luz de acordo com o posicionamento da folha dentro da copa. Tal resultado refuta a hipótese de que as folhas coletadas na posição da copa que recebe maior iluminação apresentariam um conjunto de respostas ecológicas mais parecidas às folhas de sol da síndrome de heliofilia do que as folhas coletadas na posição da copa que recebe menor iluminação. A posição na copa pode não ser a melhor forma de observar a variação dos atributos dentro de um mesmo indivíduo.

Outros fatores, como características de arquitetura de copa, como a orientação e a inclinação do limbo foliar, podem ser mais acurados para averiguação da fonte de variação dos atributos dentro da copa. Uma vez que folhas, na região sul da copa, voltadas para o norte magnético e com inclinações favoráveis ao melhor recebimento da luz incidente podem ter a captação da luz tão favorável quanto uma folha na porção norte da copa.

A interação observada do nitrogênio entre as escalas analisadas aponta para a necessidade da discriminação das escalas, especialmente no nível de espécies. Os resultados indicaram diferença de estratégias em relação à posição da copa entre as espécies, corroborando estudos precedentes que sugerem a utilização de atributos como ferramenta para classificação de espécies (ACKERLY, 2004; GARNIER et al., 2001; REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WRIGHT et al., 2004).Valores mais baixos de nitrogênio, como observado em *Schefflera macrocarpa* (Figura 3), estão relacionados a metabolismo mais baixo de plantas com folhas sempre verdes (REICH, P B; WALTERS; ELLSWORTH, 1997), o que sugere uma diferenciação dessa espécie com as demais sobre o tipo de investimento em tecido foliar.

No conjunto total das espécies, a análise de componentes principais indicou que alguns atributos foliares estão mais correlacionados entre si do que outros, como descrito na literatura (CHMURA; TJOELKER, 2008; OSUNKOYA et al., 2010; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; REICH; WRIGHT; LUSK, 2007).Entre os atributos foliares, o conteúdo de clorofila a, de carotenóides e o conteúdo de massa seca foliar são os mais representativos. O conteúdo de massa seca foliar e o conteúdo de clorofila a estão relacionados às respostas das plantas a diferentes condições de luminosidade (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Esse resultado indica que, independente da espécie e da posição da copa em que as folhas foram coletadas, tais atributos são suficientemente representativos para a avaliação de estratégias relacionadas à fotossíntese entre as espécies.

De acordo com a análise de componentes principais as espécies estudadas apareceram segregadas em torno de alguns conjuntos de atributos, o que sugere que as espécies possuem diferentes esquemas de respostas ecológicas para as diferentes espécies de acordo com os atributos estudados. Tais esquemas podem indicar uma diferenciação no uso dos recursos, visto que, apesar de coexistirem no mesmo ambiente, as espécies parecem investir de maneira distinta na alocação de tecido foliar e podem estar explorando o recurso luminoso de maneiras diferentes (BARALOTO et al., 2010; GRIME et al., 1997; HODGSON et al., 1999). Sendo assim, a diferenciação de estratégias observada pode relacionar-se a divergência de atributos nas espécies para viabilizar a coexistência.

Os resultados encontrados para *Schefflera macrocarpa* (Figura 4) indicam que a espécie possui um esquema de respostas característico de espécies de crescimento lento e longo tempo de vida foliar, dado os baixos valores de nitrogênio por massa foliar e baixa área foliar específica estão relacionados a folhas com longo tempo de vida e crescimento lento (LAUGHLIN et al., 2012; WRIGHT et al., 2004). Segundo Reich *et al.* (1997), folhas com maior mais espessura/densidade podem se auto sombrear, dificultando o trabalho dos cloroplastos. Isso induz a correlação de característica da arquitetura de copa de *S. macrocarpa*, que tem seus folíolos dispostos na forma de uma mão aberta ou de um guarda-chuva aberto, enquanto suas folhas são dispostas de forma espiralada, tendendo a evitar do auto sombreamento.

Diferentemente de *S. macrocarpa*, *Byrsonima intermedia* e *Erythroxylum suberosum* aparecem dividindo a mesma posição na análise dos componentes principais, correlacionadas principalmente com o aumento da área foliar específica e conteúdo de nitrogênio, e diminuição da espessura foliar. Isso sugere que *B. intermedia* e *E. suberosum* apresentam uma estratégia de crescimento mais rápido, menor tempo de vida e alocação de tecido para adquirir energia rapidamente, ao custo de tornarem se mais atrativas para herbívoros (REICH, P B; WALTERS; ELLSWORTH, 1997).

Symplocos oblongifolia aparece correlacionada com o aumento das clorofilas e carotenóides, com elevadas áreas foliares específicas e baixos conteúdos de massa seca foliar, indicando, da mesma forma que *Byrsonima intermedia* e *Erythroxylum suberosum*, um padrão de folhas com menor tempo de vida (REICH, P B; WALTERS; ELLSWORTH, 1997). Sugerindo o investimento para aumento da atividade fotossintética.

2. *Variação intrapopulacional*

Dentro de uma mesma espécie, a maior proporção de variação não é atribuída às subpopulações, refutando a hipótese (i) proposta. A variação dos atributos é atribuída à variação entre os indivíduos, indiscriminadamente, indicando que os conjuntos de indivíduos, dentro de cada espécie, compõem uma única população. De acordo com Albert *et al.* (2010), dentro de uma mesma espécie, grande parte da variabilidade dos atributos foliares advém de diferenças entre as populações, e entretanto, a variabilidade dentro das populações não é espacialmente estruturada.

Ainda dentro de cada espécie, as proporções de variação dos atributos foram completamente diferentes corroborando com a hipótese (ii) que diz que há diferença entre as subpopulações. A variação intrapopulacional dos atributos constitui apenas uma parcela da variação intraespecífica. Cianciaruso *et al.* (2009) reafirmam a importância da variação dentro de uma mesma espécie para o funcionamento da comunidade. Laughlin *et al.* (2012) apontam a variação intraespecífica dos atributos como fundamental para conciliação dos processos antagônicos, entre filtros ambientais, que aumentam a similaridade funcional das espécies, e competição, que limita a similaridade funcional, de assembleias de comunidade baseadas em atributos.

Para que as fontes de variação dentro de uma mesma espécie possam ser mais bem trabalhadas, a fim da melhor precisão nem meta-análises e inferências globais, é possível que seja adicionado outro nível escalar. Por exemplo, acompanhar as proporções de variação as espécies desse estudo em outras áreas de cerrado no estado de São Paulo ou no decorrer do cerrado brasileiro. Com uma estrutura escalar semelhante a aplicada por Messier *et al.* (2010), que analisaram a variação de atributos através de seis escalas ecológicas, indo de folhas dentro de um mesmo indivíduo até a escala de parques distintos.

Como houve uma marcante proporção de variação entre todos os indivíduos dentro das espécies, independente do agrupamento, é possível que diferenças no relevo, mesmo dentro de um mesmo local geográfico, possam contribuir para essa variação. Batalha *et al.* (2011), analisando em uma região de cerrado a correlação entre atributos, filogenia e ambiente, verificou que regiões montanhosas estão positivamente relacionadas com as vertentes, assim a variação entre indivíduos de uma mesma população pode estar relacionada a posição na qual o indivíduo foi coletado. Dessa forma estudos de vertentes correlacionadas aos atributos podem contribuir para o entendimento das fontes de variação intrapopulacional.

Rijkers *et al.* (2000) avaliando a variação de alguns atributos em às diferenças de alturas das plantas de mesma espécie, independente da luminosidade, atribuíram as variações entre indivíduos

da mesma espécie plasticidade em função dos diferentes estágios de desenvolvimento. Como as folhas coletadas no presente estudo foram oriundas de plantas de mesma altura e mesmo estágio de desenvolvimento, as variações dentro do mesmo indivíduo podem ter outras fontes além da plasticidade recorrente da ontogenia. Como não há registros de estudos que envolvam plasticidade fenotípica das espécies aqui estudadas, seria interessante estudos que averiguassem a plasticidade de cada espécie, bem com estudos genéticos relacionados aos atributos foliares e ao ambiente em que os indivíduos se encontram.

Outra marcante proporção de variação dos atributos foliares observada foi a variação dentro dos indivíduos (Resíduo, Tabelas 6 e 7). .Como visto anteriormente a posição da copa pode não ser a melhor forma para averiguação de tal variação. Porém, traços da arquitetura de copa, como orientação e inclinação do limbo foliar, podem ser mais relevantes para diferenciar as variações intraindividuais. Kattge *et al.* (2011) avalia que a variação intrapopulacional reflete a variação genética (entre genótipos dentro de uma população) e variação fenotípica, abrindo um viés de aprofundamento da fonte de variação dentro dos indivíduos.

Suomela e Ayres (1994) estudando variações de atributos ao longo de diferentes escalas (árvores, galhos, ramos, brotos e folhas) atribuíram as variações dos atributos entre folhas de um mesmo indivíduo às condições genéticas ou fenotípicas. Levando em consideração que plantas são indivíduos modulares, e que, portanto, a mutação somática dos meristemas podem gerar ramos geneticamente distintos, é possível que diferentes folhas dentro de um mesmo indivíduo possam indicar uma variação genética entre módulos, ou simplesmente refletir a plasticidade fenotípica da espécie. Assim, o aprofundamento de estudos que contenham com auxílio de escalas dentro de um mesmo indivíduo podem acurar pesquisas com esse enfoque na variação intraindividual dos atributos.

Em contrapartida às variações dentro da mesma espécie, a hipótese de que as subpopulações das diferentes espécies que se encontram em um mesmo local apresentam proporções de variação similares dos atributos foliares foi corroborada, uma vez que em dois dos três locais averiguados houve dois padrões de similaridades das proporções de variação para os pares de espécies *Schefflera macrocarpa* e *Byrsonima intermédia*, e *Erythroxylum suberosum* e *Symplocos oblongifolia*. O que reforça a ideia de que as variações possam ser modeladas segundo o meio em que as espécies estão inseridas, como citado acima (BATALHA *et al.*, 2011).

Os resultados da análise de componentes principais, para cada espécie separadamente, mostrou um padrão de investimento principalmente em conteúdo de fotossíntese. Segundo Laughlin *et al.* (2012) o processo competitivo tende a limitar a similaridade funcional da

assembleia. Assim, tais resultados indicam que as diferentes espécies podem estar competindo pelo recurso luminoso, visto o predominante investimento em estruturas que otimizam a fotossíntese. Porém, o segundo grupo de atributos que melhor explica a distribuição de variações dentro das espécies foi diferente dependendo da espécie em questão e, no geral, manteve o padrão observado na análise de todas as espécies juntas (Figura 4).

Schefflera macrocarpa, como descrito anteriormente, apresentou correlação com atributos que indicam a estratégia de folhas com alta longevidade, com associação da área foliar específica e conteúdo de nitrogênio se opondo à espessura (LAUGHLIN et al., 2012; WRIGHT et al., 2004). *Symplocos oblongifolia*, da mesma forma que *S. macrocarpa*, manteve o padrão de distribuição de seus atributos. Conservando esquemas de respostas ecológicas que inferem uma estratégia de vida mais curta, com elevado investimento no aparato fotossintético (REICH, P B; WALTERS; ELLSWORTH, 1997).

Porém, na análise de cada espécie separadamente foi possível observar a diferença de estratégias entre *Erythroxylum suberosum* e *Byrsonima intermedia*. Apesar das semelhanças entre as duas espécies, *E. suberosum* apresentou um padrão que tende ao aumento da massa seca foliar e espessura, contraposto a área foliar específica. Rijkers etal. (2000) indicaram que o aumento de massa por unidade de área foliar está relacionado ao aumento da espessura do mesófilo em plantas de florestas tropicais. Dessa forma, é possível separar *E. suberosum*, com um esquema de respostas ecológicas de tempo de vida mais longo do que *B. intermedia*, porém mais curto do que *S. macrocarpa*.

Byrsonima intermedia manteve o padrão de folhas caracteristicamente de curto tempo de vida, com tendência investir na fotossíntese com maiores concentrações de nitrogênio e áreas foliares específicas, porém com baixo conteúdo de massa seca foliar. Outra tendência importante de ser destacada é o aumento da proporção da razão clorofila a e b, somado à diminuição de clorofila b. Essa tendência indica um investimento especial em clorofila a, que está presente em ambientes mais iluminados. Isso pode ser um indício a respeito da arquitetura de copa da espécie, por se tratar de um arbusto cujas folhas praticamente não se sobrepõem, evitando o sombreamento das folhas (POCIUS, 2006)

3. Variação entre níveis escalares

A comparação entre as escalas Indivíduo-Subpopulação-Espécie, como possíveis fontes de variação dos atributos foliares, evidenciou que a maior contribuição da variação provém do nível de Espécies, como esperado. Porém, o segundo nível que mais contribui para a variação dos atributos não foi o nível de Subpopulação, como previsto, mas sim o nível de Indivíduo, seguido do nível Intraindividual.

Na primeira parte deste trabalho, onde foi discutida a variação de atributos foliares segundo o posicionamento da folha na copa, a análise de modelos mistos indicou uma interação positiva no nível escalar Espécie para o conteúdo de nitrogênio. Essa interação é o primeiro indício de que o nível escalar Espécie possui características mais discrepantes que não podem ser negligenciadas. Albert *et al.*(2010), avaliando a extensão, estrutura e fontes de variação dos atributos foliares, indicaram que os valores dos atributos foliares são altamente variáveis dentro das espécies, mas essa variabilidade depende tanto do atributo quanto da espécie e sugere que a resposta de indivíduos e populações ao ambiente não é fixa, sendo diferenciada conforme as condições ambientais.

Diferentemente do esperado o segundo nível escalar com maior proporção de variação é o nível intraindividual, suportando os resultados das seções anteriores e reafirmando a necessidade da averiguação da origem de tal variação, visando uma melhor abordagem dos dados que não comprometa meta-análises ou prospecções a respeito da mudança do uso do solo ou mudança climáticas, por exemplo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo não detectou variação dos atributos foliares em função do posicionamento da folha na copa. Porém, foi possível observar associações de atributos foliares e os diferentes níveis escalares. Assim foi possível observar diferentes esquemas de respostas ecológicas para as diferentes espécies. Contribuindo para a compreensão do funcionamento das espécies e para políticas preventivas. Uma vez que os cerrados brasileiros se encontram em estado de extrema degradação, com cerca de 220.000 hectares devastados somente no estado de São Paulo (São Paulo, 2009). Além disso, estudos que envolvam diferentes escalas podem ajudar na efetividade da utilização de atributos foliares e na legitimação de comparações globais dos atributos foliares.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. FUNCTIONAL STRATEGIES OF CHAPARRAL SHRUBS IN RELATION TO SEASONAL WATER DEFICIT AND DISTURBANCE. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p. 25-44, 2004.

ALBERT, C. H. et al. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p. 604-613, maio. 2010.

AMBIENTE, S.-S. DO E. DO M. **Secretaria de Estado do Meio Ambiente**. Disponível em: <http://www.fflorestal.sp.gov.br/hotsites/hotsite/sobre.php>. Acesso em: 10 ago. 2012.

ARANHA FILHO, J.L.M., MARTINS, A. B. **Symplocaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB115607>.

ARAÚJO, J. F. DE; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 533-542, set. 2007.

BARALOTO, C. et al. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. **Functional Ecology**, v. 24, n. 1, p. 208-216, fev. 2010.

BARUCH, Z. Leaf trait variation of a dominant neotropical savanna tree across rainfall and fertility gradients. **Acta Oecologica**, v. 37, n. 5, p. 455-461, set. 2011.

BATALHA, M. A. et al. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 11, p. 949-956, nov. 2011.

BOMBONATO, L.; SIFFI, C.; GERDOL, R. Variations in the foliar nutrient content of mire plants: effects of growth-form based grouping and habitat. **Plant Ecology**, v. 211, n. 2, p. 235-251, 20 jun. 2010.

BORLAUG, N. E. Feeding a world of 10 billion people: The miracle ahead. **In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant**, v. 38, n. 2, p. 221-228, mar. 2002.

CARVALHO, A. P. F. et al. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 19-27, mar. 2007.

CHAPIN, F. S. et al. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v. 7, n. 3, p. 347-358, jun. 1996.

CHMURA, D. J.; TJOELKER, M. G. Leaf traits in relation to crown development, light interception and growth of elite families of loblolly and slash pine. **Tree physiology**, v. 28, n. 5, p. 729-42, maio. 2008.

CIANCIARUSO, M. V et al. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, v. 90, n. 1, p. 81-9, jan. 2009.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.

COSTANZA, R. et al. The value of the world ’ s ecosystem services and natural capital. v. 387, n. May, p. 253-260, 1997.

COSTE, S. et al. Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. **Tree physiology**, v. 25, n. 9, p. 1127-37, set. 2005.

COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L. (Ed.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois**. São Paulo: Editora Unesp, 2002. p. 77-91.

DEL-CARLO, S.; BUZATO, S. Male sterility and reproductive output in distylous Erythroxylum suberosum (Erythroxylaceae). n. 1981, p. 465-474, 2006.

DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems□: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, n. C, p. 295-304, 2004.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. n. C, p. 463-474, 1997.

DUARTE, C. M. Methods in Comparative Functional Ecology. In: **Plant Fuctional Ecology**. [s.l: s.n.]. p. 1-6.

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance□: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. n. iv, p. 755-767, 2001.

FAJARDO, A.; PIPER, F. I. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (Nothofagus pumilio) in southern Chile. **The New phytologist**, v. 189, n. 1, p. 259-71, jan. 2011.

FIASCHI, P. **Araliaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB015659>.

FIGUEIREDO, L. F. A.; GUSSONI, C. O. A.; CAMPOS, R. P. Levantamento da avifauna do Parque Estadual Juquery, Franco da Rocha, São Paulo: Uma avaliação auto-crítica das técnicas de campo para investimentos ornitológicos. **Boletim Centro de Estudos Ornitológicos**, v. 14, p. 36-50, 2000.

FORTUNEL, C. et al. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 598-611, mar. 2009.

FRANCO, A. C. et al. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 326-335, 9 dez. 2005.

FRESCHET, G. T. et al. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 2, p. 362-373, mar. 2010.

GALLAGHER, R. V.; LEISHMAN, M. R. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 10, p. 1757-1771, 14 out. 2012.

GARNIER, E. et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. n. 1985, p. 688-695, 2001.

GARNIER, E. et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, n. 1, p. 69-83, 21 dez. 2001.

GIVNISH, T. J.; MONTGOMERY, R. A.; GOLDSTEIN, G. ADAPTATIVE RADIATION OF PHOTOSYNTHETIC PHYSIOLOGY IN THE HAWAIIAN LOBELIADS□: WHOLE - PLANT COMPENSATION POINTS. **American journal of botany**, v. 91, n. 2, p. 228-246, 2004.

GRIME, J. P. **Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory.pdf**, 1977.

GRIME, J. P. et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. **Oikos**, v. 79, p. 259-281, 1997.

HAAHR, M.; HAAHR, S. **Randomness and Integrity Services Limited**.

HE, J.-S. et al. Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2779-2791, 2009.

HODGSON, J. G. et al. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. **OIKOS**, v. 85, n. C, p. 282-294, 1999.

HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C. The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 247-256, set. 2008.

HULSHOF, C. M.; SWENSON, N. G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. **Functional Ecology**, v. 24, n. 1, p. 217-223, fev. 2010.

KATTGE, J. et al. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. **Global Change Biology**, v. 15, n. 4, p. 976-991, abr. 2009.

KATTGE, J. et al. TRY - a global database of plant traits. **Global Change Biology**, v. 17, n. 9, p. 2905-2935, 21 set. 2011.

KEDDY, P. A. A pragmatic approach to functional ecology. **Functional Ecology**, v. 6, n. 6, p. 621-626, 1992.

KEDDY, P. A. **Plant and vegetation**. 1ª edição ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

LAUGHLIN, D. C. et al. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. **Functional Ecology**, v. 24, n. 3, p. 493-501, jun. 2010.

LAUGHLIN, D. C. et al. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. **Ecology letters**, v. 15, n. 11, p. 1291-9, nov. 2012.

LAVERGNE, S.; GARNIER, E.; DEBUSSCHE, M. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf-Height-Seed plant ecology strategy scheme? **Ecology Letters**, v. 6, n. 5, p. 398-404, 14 abr. 2003.

LE ROUX, X.; SINOQUET, H.; VANDAME, M. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. **Tree physiology**, v. 19, n. 3, p. 181-188, mar. 1999.

LECERF, A.; CHAUVET, E. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. **Basic and Applied Ecology**, v. 9, n. 5, p. 598-605, ago. 2008.

LIANCOURT, P. et al. Components of “competitive ability” in the LHS model: Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. **Basic and Applied Ecology**, v. 10, n. 8, p. 707-714, dez. 2009.

LOIOLA, M. I. B. **Erythroxylaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB017434>.

MAMEDE, M. C. H. **Byrsonima in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em: <(http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB008835).>.

MESSIER, J.; MCGILL, B. J.; LECHOWICZ, M. J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology letters**, v. 13, n. 7, p. 838-48, jul. 2010.

MINOCHA, R. et al. Development of a standardized methodology for quantifying total chlorophyll and carotenoids from foliage of hardwood and conifer tree species. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 39, n. 4, p. 849-861, abr. 2009.

MUNHOZ, C. B. R.; FELFILI, J. M. Fitossociologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma área de campo sujo no Distrito Federal , Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 671-685, 2006.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-8, 24 fev. 2000.

OMETTO, J. C. **Bioclimatologia Vegetal**. 1a Edição ed. São Paulo: Editora Agronômica “Ceres” Ltda, 1936. p. 413

ORDOÑEZ, J. C. et al. Leaf habit and woodiness regulate different leaf economy traits at a given nutrient supply. **Ecology**, v. 91, n. 11, p. 3218-28, nov. 2010.

OSUNKOYA, O. O. et al. Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species. **Annals of botany**, v. 106, n. 2, p. 371-80, ago. 2010.

PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.

PEARCY, R. W.; YANG, W. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants I Ito = ... de. p. 1-12, 1996.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167-234, 2013.

PERI, P. L. et al. Photosynthetic response to different light intensities, water status and leaf age of two Berberis species (Berberidaceae) of Patagonian steppe, Argentina. **Journal of Arid Environments**, v. 75, n. 11, p. 1218-1222, nov. 2011.

POCIUS, O. S. **Estudo sobre a variação intrapopulacional de atributos arquitetônicos e morfo-estruturais relacionados ao processo de interceptação da irradiância em copas de Byrsonima intermedia A. Juss (Malpighiaceae)**. [s.l.] Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, 2006.

PRIOR, L. D.; EAMUS, D.; BOWMAN, D. M. J. S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics□: a comparison of four habitats in northern Australia. **Functional Ecology**, v. 17, p. 504-515, 2003.

REICH, P. B. et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen , speci ® c leaf area and leaf life-span□: a test across biomes and functional groups. **Oecologia**, v. 114, p. 471-482, 1998.

REICH, P. B. et al. GENERALITY OF LEAF TRAIT RELATIONSHIPS: A TEST ACROSS SIX BIOMES. v. 80, n. C, p. 1955-1969, 2006.

REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology**, v. 12, n. 6, p. 948-958, dez. 1998.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORT, D. S. Leaf Life-Span in Relation to Leaf , Plant , and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p. 365-392, 1992.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 94, n. 25, p. 13730-4, 9 dez. 1997.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; LUSK, C. H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. **Ecological applications□: a publication of the Ecological Society of America**, v. 17, n. 7, p. 1982-8, out. 2007.

RIJKERS, T.; PONS, T. L.; BONGERS, F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. **Functional Ecology**, v. 14, n. 1, p. 77-86, fev. 2000.

ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 1, p. 43-54, fev. 2010.

ROSSATTO, D. R. et al. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 640-647, set. 2010.

SÃO PAULO. 2009. **Inventário Florestal do Estado de São Paulo**. Disponível em <http://www.iflorestal.sp.gov.br/sifesp/>

SANTOS, R. C. et al. Byrsonima intermedia A. Juss.: gastric and duodenal anti-ulcer, antimicrobial and antidiarrheal effects in experimental rodent models. **Journal of ethnopharmacology**, v. 140, n. 2, p. 203-12, 27 mar. 2012.

SCHNEIDER CA, RASBAND WS, E. K. **NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis**Nat Meth, , 2012.

SILVEIRA, F. A. O.; OLIVEIRA, E. G. Does plant architectural complexity increase with increasing habitat complexity□? A test with a pioneer shrub in the Brazilian Cerrado. **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, n. 2, p. No prelo, 2013.

SUOMELA, J.; AYRES, M. P. Within-tree and among-tree variation in leaf characteristics of mountain birch and its implications for herbivory. **Oikos**, v. 70, p. 212-222, 1994.

VALLADARES, F.; ALLEN, M. T.; PEARCY, R. W. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occuring along a light gradient. **Oecologia**, v. 111, n. 4, p. 505-514, 8 ago. 1997.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 237-257, dez. 2008.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus□: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. C, p. 609-620, 1999.

WEISER, V. L.; GODOY, S. A. P. FLORÍSTICA EM UM HECTARE DE CERRADO STRICTO SENSU NA ARIE - CERRADO PÉ-DE-GIGANTE, SANTA RITA DO PASSA QUATRO, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 2, p. 201-212, 2001.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls and a and b, as well as total carotenoiids, using various solvents with spectophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiologist**, v. 144, p. 307-313, 1994.

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. p. 213-227, 1998.

WESTOBY, M. et al. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125-159, nov. 2002.

WILSON, P. J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. p. 155-162, 1999.

WOODWARD, F. I.; DIAMENT, A. D. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. **Functional Ecology**, v. 5, n. 2, p. 202-212, 1991.

WRIGHT, I. A. N. J.; WESTOBY, M.; REICH, P. B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. n. Coley 1988, p. 534-543, 2002.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-7, 22 abr. 2004.

WU, T.-G. et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across forty-two woody species in Southeast China. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 44, p. 255-263, out. 2012.

XU, C.-Y.; GRIFFIN, K. L.; SCHUSTER, W. S. F. Leaf phenology and seasonal variation of photosynthesis of invasive Berberis thunbergii (Japanese barberry) and two co-occurring native understory shrubs in a northeastern United States deciduous forest. **Oecologia**, v. 154, n. 1, p. 11-21, nov. 2007.