



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS – FCA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS E  
AMBIENTAIS – PPGCIFA

A INFLUÊNCIA DA MATRIZ ADJACENTE E DOS EFEITOS DE BORDA SOBRE  
A REGENERAÇÃO NATURAL DE UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA  
AMAZÔNIA CENTRAL

João Carlos Moreira Pompeu

Manaus, 2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS – FCA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS E  
AMBIENTAIS – PPGCIFA

A INFLUÊNCIA DA MATRIZ ADJACENTE E DOS EFEITOS DE BORDA SOBRE  
A REGENERAÇÃO NATURAL DE UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA  
AMAZÔNIA CENTRAL

João Carlos Moreira Pompeu

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais da Universidade Federal do Amazonas, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais, área de concentração em Ciências Florestais e Ambientais.

Orientador: Dr. João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues

Coorientador: Dr. Alci Albiero Júnior

Manaus, 2021

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

P788i Pompeu, João Carlos Moreira  
A influência da matriz adjacente e dos efeitos de borda sobre a regeneração natural de uma floresta de terra firme na Amazônia Central / João Carlos Moreira Pompeu . 2021  
63 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues  
Coorientador: Alci Albiero Júnior  
Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais e Ambientais) -  
Universidade Federal do Amazonas.

1. características funcionais. 2. comunidades. 3. estratégias  
C:S:R. 4. Floresta Amazônica. 5. microclima. I. Rodrigues, João  
Victor Figueiredo Cardoso. II. Universidade Federal do Amazonas  
III. Título



Ministério da Educação  
Universidade Federal do Amazonas  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais

JOÃO CARLOS MOREIRA POMPEU

A INFLUÊNCIA DA MATRIZ ADJACENTE E DOS EFEITOS DE BORDA SOBRE A REGENERAÇÃO NATURAL DE  
UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais da Universidade Federal do Amazonas, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais, área de concentração em Ciências Florestais e Ambientais.

Aprovada em 10 de setembro de 2021

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues  
Universidade Federal do Amazonas

Prof. Dr. José Luis Campana Camargo  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Prof. Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro



Documento assinado eletronicamente por **João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues, Professor do Magistério Superior**, em 10/09/2021, às 15:14, conforme horário oficial de Manaus, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

Documento assinado eletronicamente por **Bruno Henrique Pimentel Rosado, Usuário Externo**, em



14/09/2021, às 11:07, conforme horário oficial de Manaus, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **José Luís Campana Camargo, Usuário Externo**, em 15/09/2021, às 10:38, conforme horário oficial de Manaus, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufam.edu.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufam.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **0683382** e o código CRC **DA725678**.

---

Av. General Rodrigo Octávio, 6200 - Bairro Coroado I Campus Universitário Senador Arthur Virgílio Filho,  
Setor Sul, Bloco FCA/ICB (Pós-Graduação), 2º andar - Telefone: (92) (92) 99128-6254  
CEP 69080-900 Manaus/AM - [ppgcifa@ufam.edu.br](mailto:ppgcifa@ufam.edu.br)

---

Referência: Processo nº 23105.027232/2021-75

SEI nº 0683382

## **Agradecimentos**

Primeiramente, agradeço a Deus por me dar sabedoria e saúde mental para lidar com os inúmeros desafios que enfrentei durante a pós-graduação.

Agradeço à minha família pelo carinho e motivação de seguir com os meus objetivos, em especial, à minha mãe, Anátide Almeida Moreira, por nunca poupar esforços para que eu pudesse ter acesso a melhor educação que ela poderia me proporcionar.

Aos meus orientadores, João Victor F.C. Rodrigues e Alci Albiero Júnior, por todas as trocas de conhecimento e auxílio para a realização desse trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – pelo financiamento da bolsa de estudos.

Aos meus amigos de Santarém pelos anos de amizade e acolhimento nos momentos de incerteza, solidão e saudades.

Aos meus queridos amigos de Manaus, Hellen, Thais, Yanka, Ana Luiza, Brenda, Ananda, Helinara, Maya e José Carlos, pelos inúmeros momentos de lágrimas, risos, diversão, empatia e acolhimento que ficarão guardados para sempre na minha memória (até a próxima ZF2...).

Aos companheiros do laboratório de Silvicultura da UFAM pela fundamental ajuda em campo e pelas conversas informais e científicas que foram extremamente importantes para a construção dessa dissertação.

À Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas (FAEXP-UFAM), por toda estrutura e suporte proporcionado para a coleta dos meus dados, em especial aos seus operários e cozinheiras.

Por fim, à Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais (PPG-CIFA) por todo o suporte necessário para a conclusão do meu mestrado.

“Quando a vida decepciona, qual é a solução? Continue a nadar! Para achar a solução...”

(Dory)

## **Resumo**

O efeito de borda é uma das principais consequências do desmatamento da floresta Amazônica, provocando alterações microclimáticas que acarretam mudanças estruturais nas florestas remanescentes, dessa forma, impactando a comunidade de indivíduos regenerantes, bem como nas suas características funcionais foliares que estão associadas as estratégias ecológicas das plantas. Nesse contexto, os indivíduos que compõem a regeneração natural podem fornecer resposta frente as mudanças ocorrentes em uma comunidade florestal, pois são indicadores bastantes sensíveis quanto à capacidade da floresta de se recuperar ao longo do tempo. Portanto, a compreensão de como esses impactos afetam os processos ecofisiológicos em bordas de florestas influenciadas por diferentes tipos de matrizes adjacentes ainda é pouco conhecido e podem elucidar a magnitude desses efeitos em relação aos processos de mudança de usoda terra ao longo das décadas. O trabalho tem como objetivo avaliar o impacto do efeito de borda na regeneração natural em uma floresta de terra firme na Amazônia Central soba influência de diferentes matrizes adjacentes. O estudo foi realizado na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas, em áreas de floresta contínua sob efeito de borda estabelecidos a mais de 20 anos com distintas matrizes adjacentes de pastagem e floresta em regeneração. Foram instaladas 3 parcelas de 100 x 100m, sendo duas perpendiculares as matrizes adjacentes e uma no interior da floresta nativa sem o efeito de borda. Nessas parcelas foram coletadas variáveis microclimáticas (temperatura do ar e umidade relativa do ar, déficit de pressão de vapor, transmitância de luz), estrutural (abertura do dossel) e coleta de folhas dos indivíduos regenerantes para as análises das variáveis funcionais (área foliar, área foliar específica, conteúdo de massa seca foliar e fluorescência da clorofila a) Verificou-se que, a depender da matriz adjacente, as variáveis microclimáticas e as respostas de eficiência no uso da luz no gradiente borda-centro se comportam de forma distinta, destacando os primeiros metros à borda. Além de que, o efeito de borda direciona as estratégias ecológicas da comunidade regenerante para o desenvolvimento de características competidoras, mas com notável participação de características tolerantes ao estresse. Conclui-se que mesmo após 47 anos de borda estabelecida, os seus efeitos ainda estão presentes, sendo parcialmente mitigados por uma floresta em regeneração adjacente, quando comparada com uma borda de pastagem, podendo ser verificado na estrutura da comunidade e nas respostas ecofisiológicas dos indivíduos regenerantes.



Palavras-chave: características funcionais, comunidades, estratégias C:S:R, Floresta Amazônica, microclima, regeneração

## **Abstract**

The edge effect is one of the main consequences of deforestation in the Amazon forest, causing microclimatic changes that lead to structural changes in the remaining forests, thus impacting the community of regenerating individuals, as well as their leaf functional characteristics that are associated with ecological strategies of the plants. In this context, the individuals that make up natural regeneration can provide an answer to the changes occurring in a forest community, as they are very sensitive indicators of the forest's capacity to recover over time. Therefore, the understanding of how these impacts affect ecophysiological processes in forest edges influenced by different types of adjacent matrices is still poorly understood and may elucidate the magnitude of these effects in relation to land use change processes over the decades. The work aims to evaluate the impact of the edge effect on natural regeneration in a terra firme forest in Central Amazonia under the influence of different adjacent matrices. The study was carried out at the Experimental Farm of the Federal University of Amazonas, in areas of continuous forest under edge effect established for more than 20 years with distinct adjacent matrices of pasture and forest in regeneration. Three plots of 100 x 100m were installed, two perpendicular to the adjacent edge arrays and one inside the native forest without the edge effect. In these plots, microclimatic variables (air temperature and relative humidity, vapor pressure deficit, light transmittance), structural (canopy opening) and leaf collection from regenerating individuals were collected for the analysis of functional variables (leaf area, specific leaf area, leaf dry mass content and chlorophyll fluorescence a) It was found that, depending on the adjacent matrix, the microclimatic variables and the efficiency responses in the use of light in the edge-center gradient behave differently, highlighting the first meters to the edge. In addition, the edge effect directs the regenerating community's ecological strategies towards the development of competing traits, but with notable participation of stress-tolerant traits. It is concluded that even after 47 years of established edge, its effects are still present, being partially mitigated by an adjacent regenerating forest, when compared to a grassland edge, it can be verified in the structure of the community and in the ecophysiological responses of regenerating individuals.

**Keywords:** functional characteristics, communities, C:S:R strategies, Amazon Forest, microclimate, regenerativo

## Sumário

1. Introdução.....	17
2. Objetivos.....	21
2.1. Objetivo geral .....	21
2.2. Objetivos específicos.....	21
3. Material e métodos .....	22
3.1. Caracterização e histórico da área de estudo .....	22
3.2. Delineamento experimental.....	23
3.3. Variáveis ambientais .....	25
3.3.1. Variáveis microclimáticas .....	25
3.4. Variável estrutural .....	26
3.5. Características funcionais foliares .....	26
3.5.1. Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	26
3.5.2. Área foliar, área foliar específica e conteúdo de massa seca foliar.....	27
3.6. Classificação das estratégias ecológicas C:S:R.....	28
3.7. Análises estatísticas .....	28
4. Resultados.....	29
4.1. Variações microclimáticas ambientais .....	29
4.1.1. Temperatura do ar.....	29
4.1.2. Umidade do ar.....	30
4.1.3. Deficit de pressão de vapor d'água.....	31
4.1.4. Transmitância de luz.....	32
4.1.5. Abertura do dossel .....	33
4.2. Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	37
4.2.1. Eficiência quântica máximo da etapa fotoquímica.....	37
4.2.2. Índice de desempenho na base ABS .....	38
4.2.3. Índice de desempenho total .....	40

4.3. Estratégias ecológicas C.S.R .....	41
4.3.1. Dominância das estratégias ecológicas C.S.R ao longo dos gradientes .....	43
5. Discussão .....	44
5.1. Influência das variações microclimáticas nos ambientes de borda .....	44
5.2. A relação de eficiência no uso da luz com o efeito de borda .....	49
5.3. Emprego das estratégias CSR em um ambiente amazônico sob influência do efeito de borda .....	52
6. Conclusão .....	55
7. Referências .....	56

## Lista de figuras

- Figura 1.** Sequência das mudanças temporais da tipologia florestal das áreas de floresta em regeneração e pasto da Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas. A floresta em regeneração está circundada de vermelho e a área de pastagem está em preto. .... 23
- Figura 2.** Mapa de localização das áreas de estudo e distribuição das parcelas dentro de cada área de estudo .....24
- Figura 3.** Croqui do delineamento amostral nas três áreas de estudo e disposição das parcelas e subparcelas escolhidas aleatoriamente. ....25
- Figura 4.** Gráfico ternário geral com todas as categorias primárias e intermediárias C:S:R .....28
- Figura 5.** Gráfico de variação da temperatura média do ar em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de  $T_{ar}$ , as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes e o sombreamento a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta.....30
- Figura 6.** Gráfico de variação da umidade média do ar em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de  $U_{ar}$ , as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes sombreamento a amplitude mínima e máximiária encontrada nos dias de coleta.....31
- Figura 7.** Gráfico de variação do déficit de pressão de vapor d'água em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de DPV, as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes e o sombreamento a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta .....32
- Figura 8.** Gráfico de variação da transmitância de luz em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de TL, as linhas de ajustes mostram a tendência de

comportamento ao longo dos gradientes e o sombreamento a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta .....	33
<b>Figura 9.</b> Gráfico de barras dos valores médios de abertura do dossel em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. ....	35
<b>Figura 10.</b> Correlações entre a abertura do dossel com as variáveis de temperatura do ar, umidade do ar, transmitância de luz e número de indivíduos para a área de borda de pastagem. Sendo que $r$ é o coeficiente de correlação de Pearson e $p$ é o nível de significância.....	36
<b>Figura 11.</b> Correlações entre a abertura do dossel com as variáveis de temperatura do ar, umidade do ar, transmitância de luz e número de indivíduos para a área de borda de floresta em regeneração. Sendo que $r$ é o coeficiente de correlação de Pearson e $p$ é o nível de significância. ....	37
<b>Figura 12.</b> Gráfico de box plot dos valores de eficiência quântica máximo da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.....	38
<b>Figura 13.</b> Gráfico de box plot dos valores de índice de desempenho na base ABS da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.....	39
<b>Figura 14.</b> Gráfico de box plot dos valores de índice de desempenho total da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.....	41
<b>Figura 15.</b> (a) Gráficos ternários CSR global com todos os indivíduos encontrados nas áreas de estudo ( $n = 708$ indivíduos), (b) com os indivíduos da floresta madura ( $n = 307$ indivíduos), (c) com os indivíduos da floresta com matriz de borda de floresta em regeneração ( $n = 109$ indivíduos) (c) e com os indivíduos da floresta com borda de pastagem ( $n = 292$ indivíduos) .....	42

**Figura 16.** Gráfico de barras indicando a proporção de indivíduos regenerantes encontrados em cada gradiente das áreas de BFR (a) e BP (b) especificando o grau de dominância média da estratégia observada através das cores que representam a alocação RGB no espaço de participação das categorias C, S, R. Gráfico de barras (c) também representando a proporção de indivíduos regenerantes encontrados na FM, mas em cada ponto de coleta, especificando o grau de dominância média da estratégia observada através das cores que representam a alocação RGB no espaço de participação das categorias C, S, R .....44

## **Lista de tabela**

**Tabela 1.** Números de todos os indivíduos contabilizados dentro das áreas de borda de pastagem e floresta em regeneração ao longo dos gradientes.....36

## **Lista de siglas**

AD: abertura do dossel;

AF: área foliar;

AFE: área foliar específica;

BFR: borda de floresta em regeneração;

BP: borda de pastagem;

CMSE: conteúdo de massa seca foliar;

DPV: déficit de pressão de vapor;

FM: floresta madura;

$F_v/F_m$ : rendimento quântico máximo da etapa fotoquímica;

$PI_{abs}$ : índice de desempenho fotoquímico;

$PI_{total}$ : índice de desempenho total;

$T_{ar}$ : temperatura média do ar;

TL: transmitância de luz;

$U_{ar}$ : umidade média relativa do ar.



## 1. Introdução

O Brasil possui a maior área de floresta tropical contínua do mundo, a Amazônia, com cerca de 5,3 milhões de km<sup>2</sup>, totalizando 40% da área de floresta tropical global, no entanto, dados do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE), nos mostram que no ano de 2020 houve um acréscimo de 9,5% nas taxas de desmatamento em relação ao ano de 2019, totalizando assim cerca de 10129 km<sup>2</sup> de áreas desmatadas (INPE, 2020).

Esse atual cenário deve-se, em grande parte, pela perda da cobertura florestal original que foi em sua maioria convertida em atividades de uso alternativo do solo, que acarretam na perda da biodiversidade, na diminuição da produtividade da floresta, nos impactos climáticos e na formação de ambientes altamente fragmentados, sendo que essas mudanças na paisagem florestal são advindas, principalmente, de atividades humanas ou de ações imediatas de expansão agrícola (Bierreggaard et al. 2001; Geist & Lambin, 2002; Fearnside, 2005; Broadbent et al., 2008 Souza et al., 2013; Aragão et al., 2014).

Tais modificações de ordem antrópica acabam por desencadear uma das principais consequências ecológicas oriundas do desmatamento, o efeito de borda, que é a transição abrupta entre dois ecossistemas distintos relacionados, reconhecidos pelas mudanças de ordem abiótica e biótica do ambiente (Murcia, 1995), que acabam por afetar as condições microclimáticas, ecofisiológicas e estruturais da floresta remanescente.

Com isso, é possível afirmar que o avanço do desmatamento influencia na evolução do efeito de borda nas florestas tropicais amazônicas, já que segundo estimativas históricas datadas do ano de 1976 o número total de bordas formadas foram de 150.704 km<sup>2</sup>, ao passo que, no ano de 2010 esse número cresceu para 730.607 km<sup>2</sup>, apresentando uma tendência de aumento linear na formação de novas bordas de, aproximadamente, 17.650 km<sup>2</sup> ano<sup>-1</sup>, sendo que atualmente é constatado quase 50 milhões de km<sup>2</sup> de bordas formadas ao longo das florestas tropicais do mundo (Aragão et al., 2014; Brinck et al., 2017).

Muitos estudos voltados para a concepção do efeito de borda são evidenciados na literatura, como o de Haddad e colaboradores (2015), que demonstra que 70% das florestas do mundo estão a 1 km de uma borda de floresta e que 20% das florestas remanescentes estão contidas a 100 m de uma borda. Esses dados ainda evidenciam que as florestas tropicais da Amazônia apresentam uma diminuição de 75% na proporção de florestas localizadas em uma distância superior a 1 km da área de borda, uma vez que, esse cenário pode estar relacionado com o avanço das atividades agrícolas, como a criação de áreas de pastos e formação de florestas em regeneração.

A intensidade com que o efeito de borda penetra no ambiente florestal está intrínseco com o tipo de paisagem que circunda o entorno do ambiente, ou seja, as matrizes adjacentes, que podem ser formadas por pastos, campos agrícolas, plantios e florestas em regeneração, uma vez que, influencia na conectividade da paisagem e na entrada de espécies em processos sucessionais, conduzindo ao aumento da biomassa arbórea de acordo com o grau de distúrbio provocado pela borda (Laurance, et al., 2002).

Tendo em vista isso, a região amazônica se destaca por apresentar grandes áreas de pastagens abandonadas e inúmeras florestas em regeneração geradas pela ação do desmatamento ou por atividades de agricultura, que criam locais com condições de luz, água, temperatura e nutrientes adaptadas a essas novas paisagens (Feldpaush et al., 2005). Essas alterações ocasionadas pela substituição da paisagem natural por outra subsequente comprometem a estrutura das florestas e os processos ecológicos das espécies florestais ao longo de, no mínimo, 100 m de borda criada (Serrão & Homma, 1991; Murcia, 1995; Laurance, 1998; Dobson et al., 1997; Van-Andel, 2001; Laurance et al., 2002; Almeida et al., 2019), influenciando, assim, nas variações microclimáticas relacionadas a maior penetração da radiação solar, desse modo, aumentando a variabilidade de temperatura, diminuindo a umidade e o comprometimento do regime de ventos. (Kapos, 1989; Ferreira & Laurance, 1997; Laurence et al., 2002; Delamônica et al., 2001; Camargo, 2004).

Dada as condições microclimáticas formadas pela ação do desmatamento nos limites das bordas da floresta, as mudanças ocasionadas no ambiente não afetam apenas a estrutura e a composição florística da vegetação (Willians-Linera, 1990), como atingem as características funcionais dos indivíduos presentes ao longo do gradiente borda-centro, que são aquelas características morfológicas, fisiológicas e fenológicas, assim, afetando os índices de crescimento, reprodução e sobrevivência das espécies (Violle et al., 2007).

As características funcionais foliares possuem uma alta plasticidade fenotípica, ou seja, a capacidade da planta de expressar através de um único genótipo uma variedade de fenótipos em resposta as diferentes condições ambientais (Pigliucci, 2001), fazendo com que essas características sejam influenciadas por variáveis climáticas que estão submetidas durante o seu desenvolvimento, além de serem cruciais para as respostas de um organismo à variação seletiva de pressão ao longo tempo (Evans & Pooter, 2001; Ramirez-Valiente et al., 2015).

Atributos funcionais como: área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e conteúdo de massa seca foliar (CMSF), podem nos fornecer um melhor entendimento a respeito das estratégias ecológicas dos indivíduos foliares presentes em uma comunidade de floresta sob a influência do efeito de borda, pois são considerados parâmetros preditivos relacionados aos padrões globais de variação funcional do comportamento desses indivíduos, sendo assim, de suma importância para entender as estratégias de utilização e economia foliar dos recursos primários, como a água e os nutrientes minerais (Wright et al. 2004; Adler et al. 2014). Com isso, a AF está relacionada com a interceptação de luz para a realização do processo fotossintético, a AFE com os custos de produção da folha associados a assimilação de carbono e o CMSF com a qualidade dos tecidos vegetativos formados (Wright et al. 2004; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter et al. 2018).

Um método bastante utilizado, que leva em consideração esses atributos de fácil mensuração, para os estudos referentes ao comportamento estratégico de sobrevivência dos indivíduos é o esquema de estratégias ecológicas C:S:R. Proposto por Grime (1997, 2006), a teoria CSR baseia-se em dois fatores principais, que são: o estresse e o distúrbio, no qual o primeiro faz referência a limitação de recursos primários que restringem o crescimento e desenvolvimento da planta, como: luz, nutrientes e água; enquanto o segundo refere-se aos fatores (abióticos e bióticos) que podem ocasionar a perda da biomassa, destacando: a herbivoria, o fogo, o vento, as interferências antrópicas, entre outros.

O esquema CSR distribui as plantas em 3 tipos principais de classificações estratégicas primárias baseadas quanto ao nível de estresse e distúrbio de um determinado local em que elas estão inseridas, no caso: competidoras (C), comuns a ambientes com uma grande disponibilidade de recursos e um baixo nível de distúrbio; tolerantes ao estresse (S), referentes aos indivíduos presentes em locais mais estressantes e um baixo nível de distúrbio; e ruderais (R), que estão sujeitas a uma alta frequência de distúrbios, e um baixo nível de estresse (Grime, 1977, 2006; Pierce et al., 2017).

Além das estratégias primárias, também é possível observar plantas assumindo estratégias intermediárias, no qual cada tipo irá manifestar uma combinação diferente de estratégias C, S e R, que por sua vez, serão direcionadas pelo nível de estresse e perturbação em que estão sujeitas dentro do ambiente (Grime, 1988; Hogdson et al., 1999). É interessante ressaltar a relação dessa teoria com os trade-offs existentes entre o crescimento e a sobrevivência de espécies vegetais que coexistem em um mesmo local,

pois esses acabam por designar diferentes estratégias em ambientes que possuem uma alta heterogeneidade ambiental, evidenciando assim o espectro econômico foliar entre a rápida aquisição de recursos e a capacidade conservação de recursos (Wright et al. 2004; Negreiros et al., 2014; Reich et al., 2014).

Como a alta incidência luminosa é um dos principais fatores que influenciam no desenvolvimento das plantas dentro das condições modificadas pelo efeito de borda, as plantas mais sensíveis a essas condições podem entrar em situação de estresse devida à forte irradiância incidente nesses locais, principalmente nas distâncias mais próximas da borda, promovendo um baixo desempenho no aparato fotossintético, em especial no fotossistema II (FSII), desencadeando uma diminuição na eficiência e captura de luz para as reações da etapa fotoquímica.

A análise da fluorescência da clorofila a, é uma técnica útil indicativa de estresse luminoso capaz de verificar as condições fisiológicas que as plantas se encontram, investigando quais as variações ocorrentes no FSII e se todos os fótons absorvidos estão sendo utilizados para conduzir a fase fotoquímica (Björkman & Damming, 1987; Brotosudarmo et al. 2018).

Nesse contexto, entender o funcionamento desses atributos funcionais são necessários para a compreensão da função dos ecossistemas em resposta às transformações ocorrentes nesses habitat e das mudanças das características da vegetação ao longo de gradientes ambientais, já que são altamente modificadas pelo ambiente físico e induzidas pelas alterações microclimáticas (Evans & Poorter, 2001; Westoby & Wright, 2006; Diaz et al. 2007), uma vez que, os efeitos de borda possuem uma alta relação de permeabilidade com os fatores externos ao ambiente de floresta, tornando as plantas mais vulneráveis as modificações provocadas pela criação da borda (Laurance et al., 2018).

A regeneração natural, que é um processo de sucessão secundária existente dentro de uma comunidade e de um ecossistema, é um componente de grande importância para o entendimento da trajetória sucessional de uma floresta submetida a um determinado fator de perturbação ambiental, pois através dela é possível compreender a respeito da capacidade de resiliência da floresta perante as mudanças provocados pelo efeito de borda (Chazdon, 2012; Qie et al., 2019).

O processo de regeneração está diretamente relacionado a dinâmica florestal impulsionada pelo efeito de borda que, devido à alta mortalidade de árvores incidentes nesses locais, levam a uma maior abertura do dossel, provocando uma diminuição na abundância das espécies de maior importância ecológica e econômica, sendo assim,

favorecendo o aumento de indivíduos regenerantes no sub-bosque, principalmente de espécies pioneiras e secundárias, que com o tempo, através do processo de sucessão, essas bordas irão evoluir até o ponto em que os efeitos estarão em um nível de estabilização (Laurance, et al., 2002; Dupuy & Chadzon, 2008).

A maioria dos trabalhos realizados em florestas tropicais amazônicas ainda se limitam a entender o comportamento do efeito de borda frente aos ecossistemas fragmentados de borda aberta (bordas sem algum tipo de cobertura florestal), com isso, não refletindo outras formas de impactos causados pelo desmatamento, pois essas bordas podem ser formadas pelas mudanças no uso da terra provenientes do abandono das atividades de pastos e florestas em regeneração.

Logo, a melhor compreensão do impacto do efeito de borda, levando em consideração a influência de matrizes adjacentes distintas, somente será possível com uma abordagem que combine o alcance ao longo do tempo dessas alterações com as mudanças funcionais ocorrentes no interior do hábitat florestal, visto que, ao atrelar esses estudos ao processo de regeneração natural, pode nos auxiliar a elucidar os impactos do efeito de borda e da resiliência da floresta de acordo com as modificações do ambiente de florestas tropicais causadas pelo processo de desmatamento.

As respostas obtidas por esse estudo contribuirão para um melhor entendimento referente a intensidade e alcance temporal desses efeitos, pois serão analisados diferentes efeitos de borda tardio resultantes de áreas com matrizes adjacentes distintas de 24 e 47 anos. Deste modo, buscamos responder as seguintes questões: **I)** Como o efeito de borda tardio influenciado por diferentes matrizes adjacentes direciona as variações microclimáticas para o interior do ambiente floresta? **II)** As variáveis ambientais resultantes do efeito de borda tardio promovem estresse na comunidade regenerante? **III)** Quais estratégias ecológicas presentes na comunidade regenerante sob efeito de borda tardio de distintas matrizes adjacentes?

## **2. Objetivos**

### **2.1. Objetivo geral**

Avaliar o impacto do efeito de borda na regeneração natural em uma floresta de terra firme na Amazônia Central sob a influência de diferentes matrizes adjacentes.

### **2.2. Objetivos específicos**

**I)** Verificar o comportamento das variáveis microclimáticas frente ao efeito de borda tardio influenciado por distintas matrizes adjacentes em um gradiente borda-centro;

II) Avaliar os mecanismos de captação e uso da luz como indicativo de estresse nos indivíduos regenerantes submetidos as variações ambientais alteradas pelo efeito de borda tardio influenciado por distintas matrizes adjacentes;

III) Relacionar as alterações nas estratégias ecológicas vegetativas dos indivíduos regenerantes com o efeito de borda tardio influenciado por distintas matrizes adjacentes, baseando-se na classificação C:S:R.

### 3. Material e métodos

#### 3.1. Caracterização e histórico da área de estudo

O estudo foi conduzido na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas - FAEXP /UFAM, localizada no km 38 da rodovia BR-174 (02° 38' 57'' S e 60° 03' 11'' W). A área total da FAEXP é de 3000 hectares (3 x 10 km) e faz parte de um grande continuum florestal (Cruz, 2001).

O local de estudo (Figura 2) está inserido na região da Amazônia Central, possuindo precipitação e variação de temperatura média anual de 2350 mm e 26,4° a 28,5°, respectivamente (Araújo et al., 2002; Sombroek, 2001). A umidade média da localidade está em torno de 75% na estação seca e de 85% na estação chuvosa, apresentando uma sazonalidade moderada com períodos de seca de junho a outubro e de períodos chuvosos de novembro a maio (INMET, 2019).

Para definição da área de implementação das parcelas de estudo foram consideradas as bordas da floresta contínua pertencente a FAEXP/UFAM. O experimento foi instalado em três áreas, duas influenciadas por efeitos de borda, diferenciando-se pela matriz adjacente de pastagem e floresta em regeneração, e uma no interior da floresta sem influência de efeitos de borda, considerada área controle do estudo.

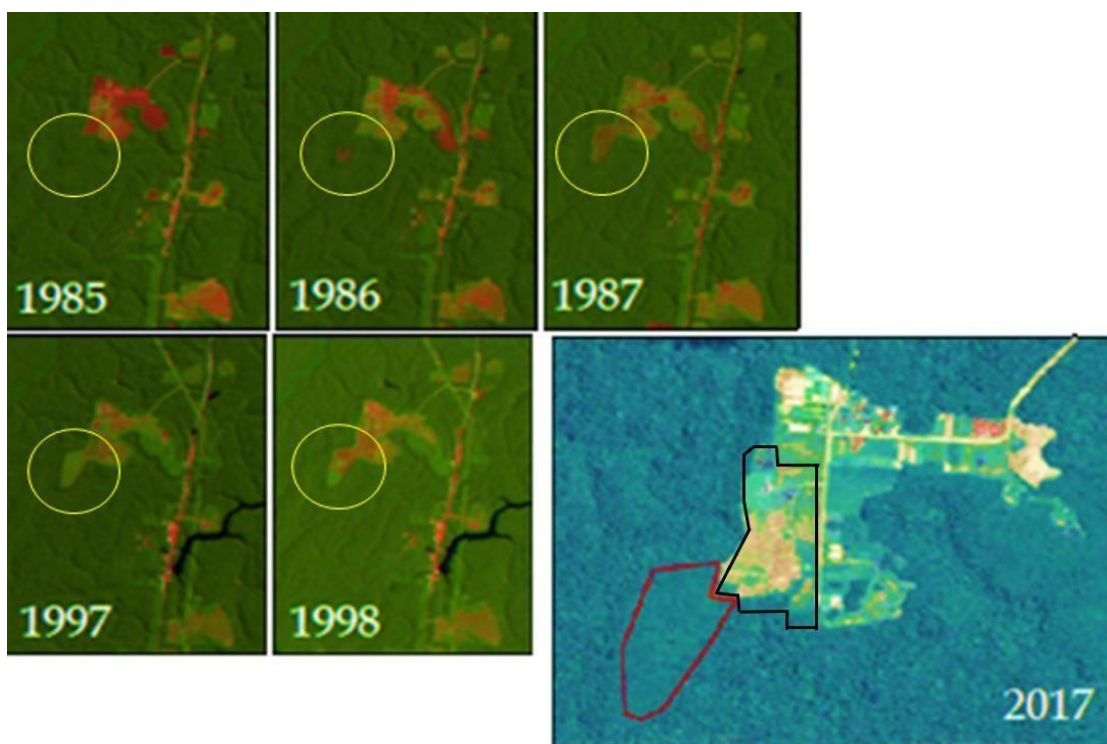
A área que compreende a matriz de floresta em regeneração foi formada após o desmatamento e queima de uma parte da floresta madura em 1986, abrangendo uma área de 17 hectares, sendo circundada pela floresta madura ao longo de aproximadamente 80% das bordas (Santos & Ferreira, 2019). Entretanto, onze anos após, em 1997, essa mesma floresta que havia se regenerado foi novamente cortada e queimada para o plantio de cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum.), e, posteriormente, mais uma vez abandonada (Santos & Ferreira, 2020).

Atualmente, a floresta em regeneração serve como local para estudos silviculturais de plantios de enriquecimento com espécies de *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl., *Cedrela fissilis* Vell, *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A.DC., *Swietenia macrophylla*

King e *Carapa guianensis* Aubl. Essa floresta apresenta uma densidade de  $1200 \pm 180$  árvores  $ha^{-1}$  (DAP > 5 cm) e área basal de  $12 \pm 3,6$   $m^2 ha^{-1}$ , tendo domínio dos gêneros *Bellucia* sp. > *Goupia* sp. > *Vismia* sp. > *Cecropia* sp. (Santos & Ferreira, 2020).

A área de pasto foi criada antes da formação da matriz de floresta em regeneração, no ano de 1974, e hoje possui o intuito de atender experimentos pecuários de búfalos e cabritos da Universidade Federal do Amazonas, porém com o passar dos anos uma parte desse local foi abandonado sem qualquer intervenção ao longo do tempo para a sua manutenção. Esse pasto possui, aproximadamente, 1 hectare e faz margem com a floresta madura pertencente a FAEXP/UFAM.

A figura 1 mostra uma sequência temporal das áreas com o passar dos anos, desde o momento da exploração até o ano de 2017.



Fonte: Santos, 2019

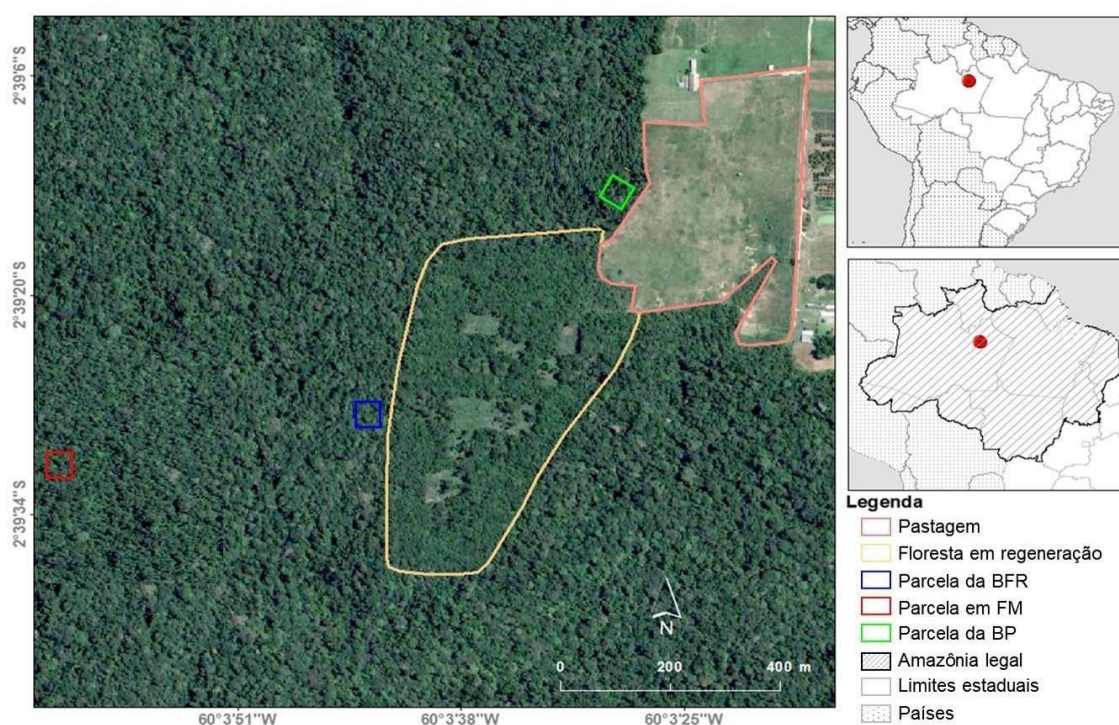
**Figura 1.** Sequência das mudanças temporais da tipologia florestal das áreas de floresta em regeneração e pasto da Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas. A floresta em regeneração está circundada de vermelho e a área de pastagem está em preto.

### 3.2. Delineamento experimental

Dentro das áreas de floresta perpendiculares a linha de borda, foram instaladas 2 parcelas de 100 x 100 m (Figura 2 e 3), sendo uma no local que possui como matriz adjacente a área de pastagem (BP), e a outra na área que possui a floresta em regeneração como matriz adjacente (BFR). Vale ressaltar que também houve a instalação de uma

parcela no interior da área da floresta madura (FM) que não sofre com a interferência do efeito de borda, portanto, apesar de seguir a mesma distribuição, não consideramos os gradientes dentro da FM.

A parcela da área referente a matriz adjacente de pasto está localizada a uma distância de 1 km da área de floresta madura, enquanto a parcela referente a matriz adjacente de floresta em regeneração está localizado a uma distância de 500 m. A distribuição das parcelas dentro das áreas estudadas pode ser observada na figura 2.

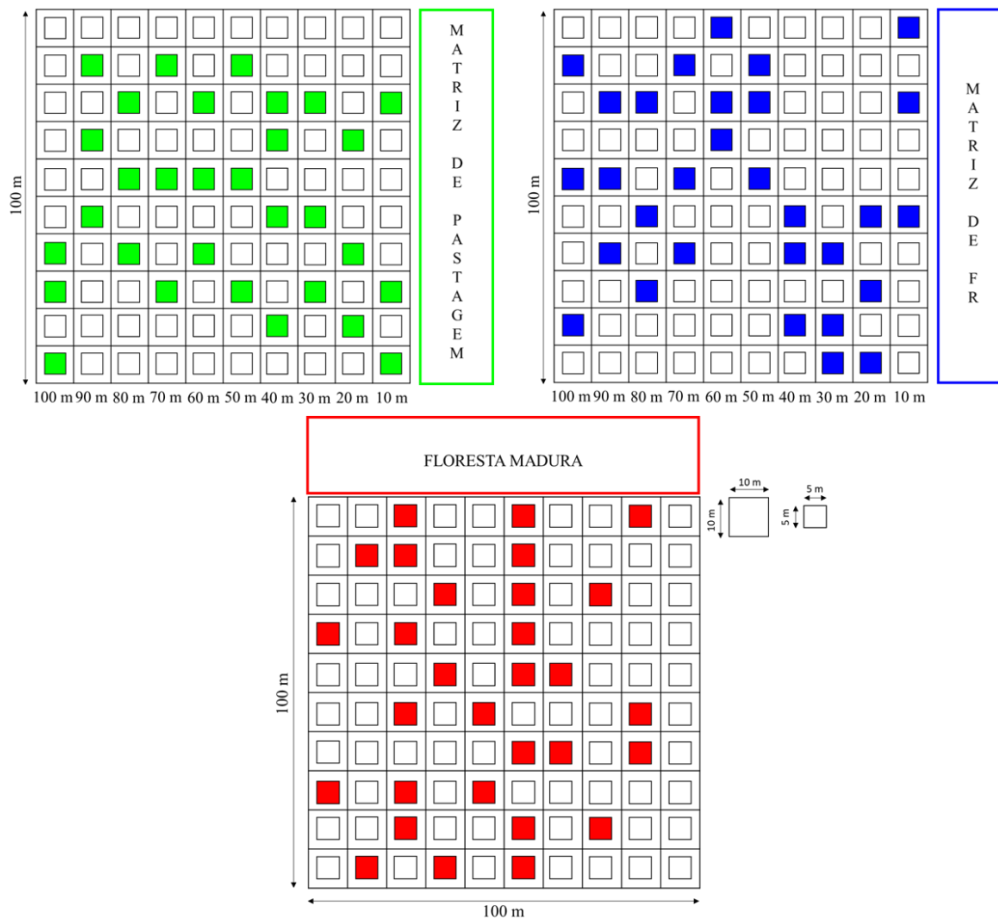


**Figura 2.** Mapa de localização das Fazenda experimental da Universidade Federal do Amazonas e das áreas de estudo e distribuição das parcelas dentro de cada área.

As parcelas foram então divididas em subparcelas de 10 x 10 m ao longo de um gradiente de 100 m, formando 10 gradientes no sentido borda-centro, para que assim essas subparcelas fossem subdivididas em unidades amostrais menores de 5 x 5 m, caracterizando a área útil de coleta dos dados das variáveis utilizadas no estudo, conforme apresentado na figura 3.

Em cada gradiente foram determinadas 3 subparcelas, de forma aleatória, para a realização das coletas, contabilizando 30 subparcelas por área. Os indivíduos regenerantes analisados, foram aqueles que possuíam altura entre 50 cm e 2 m, com isso, representando a regeneração natural. Foram contabilizados um total de 1185 indivíduos.





**Figura 3.** Croqui do delineamento amostral nas três áreas de estudo e disposição das parcelas e subparcelas distribuídas aleatoriamente. Os quadrados maiores representam as subparcelas e os menores as áreas úteis de coleta em cada gradiente, sendo que os quadrados coloridos são aqueles em que ocorreram as coletas.

### 3.3. Variáveis ambientais

#### 3.3.1. Variáveis microclimáticas

Os níveis de irradiância solar foram obtidos através de dois sensores, um sensor de linha (MQ-301: quantum de linha com 10 sensores e medidor portátil, Apogee, EUA) usado no dentro de cada área útil da subparcela ao longo dos gradientes, e outro sensor PPFd (MQS B / ULM-500 logger, Heinz Walz, Alemanha) disposto em uma área de pleno sol, para que assim fosse possível realizar o cálculo de transmitância de luz.

Os valores obtidos com o sensor de linha foram coletados em uma frequência de três dias consecutivos para cada área estudada, contabilizando 9 dias de coleta, durante a primeira quinzena do mês de setembro do ano de 2020, no período da manhã (7h-9h), próximo ao meio-dia (10h-12h) e tarde (14h-16h), ao passo que, as coletas realizadas com

o sensor PPFDF foram registradas a cada 30 segundos também nos mesmos dias e períodos das coletas realizadas dentro das áreas.

As taxas de temperatura média do ar ( $T_{ar}$ ) e umidade média relativa do ar ( $U_{ar}$ ) diárias foram medidas através de um Termo-higrômetro (HMP45AC, Vaisala), juntamente com as de irradiância, vale ressaltar que esses dados foram coletados durante esse mês, pois poderiam ser mais representativos da estação seca da região da Amazônia Central, buscando que as variáveis ambientais influenciadas pelos efeitos de borda fossem mais visíveis.

O déficit de saturação de vapor d'água no ar (DPV) foi obtido pela seguinte equação que utiliza as variáveis de temperatura e umidade relativa do ar (Jones, 1992):

$$DPV = 0,61137e^t \times \left(1 - \frac{UR}{100}\right)$$

O valor de  $t$  será obtido pela seguinte equação:

$$t = \frac{17,502 \times (Tar)}{240,97 \times (Tar)}$$

### **3.4. Variável estrutural**

Para o cálculo de abertura do dossel, foram tiradas fotografias hemisféricas com auxílio de uma Câmera Digital Plant Canopy Imager (CI-110, CIDBio-Science, Camas, WA, EUA). As fotos hemisféricas foram fotografadas no centro de cada subparcela e, posteriormente, analisadas com o software Plant Canopy Analyzes System (CID BioScience, Camas, WA, EUA) para se obter o valor da fração de abertura do dossel em cada gradiente.

### **3.5. Características funcionais foliares**

Para a análise das características funcionais foliares foram selecionados dentro dos indivíduos aqueles que apresentavam folhas totalmente expandidas, saudáveis, sem presença de herbivoria, fungos ou algum dano mecânico. Sendo assim, dos 1185 indivíduos contabilizados no momento da seleção de mudas, foram utilizados 708 indivíduos para as análises de folha, pois eram os que atendiam aos critérios de seleção no momento da coleta.

#### **3.5.1. Fluorescência da clorofila *a***

A fluorescência da clorofila *a* foi determinada em campo através de um fluorômetro portátil (PEA, MK2 – 9600 – Hansatech, Norfolk, UK), no período da manhã entre 8:00 e 10:00 horas, ao final do mês de setembro e início do mês de outubro do ano de 2020. As plantas foram aclimatadas, por meio de cliques apropriados, ao

escuro por 30 minutos antes da leitura dos valores de fluorescência para garantir a completa oxidação dos fotossistemas, posteriormente, as folhas foram expostas a um pulso de luz saturante de alta intensidade luminosa ( $3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e comprimento de onda de 650 nm por 1 s) (Santos & Ferreira, 2019).

Com os valores obtidos foram calculados, de acordo com Strasser et al. (2010), os rendimentos quânticos máximos do PSII ( $F_v/F_m$ ), índice de desempenho na base ABS ( $PI_{\text{abs}}$ ) e o índice de desempenho total ( $PI_{\text{total}}$ ). Ressalta-se que, o  $F_v/F_m$  é capaz de mostrar a eficiência máxima da clorofila em reduzir a quinoma A por meio da energia luminosa absorvida do fotossistema II (Baker, 2008), enquanto que, o  $PI_{\text{abs}}$  pode nos evidenciar a eficiência com qual um elétron que está preso pelo PSII é transferido além da quinona; e o  $PI_{\text{total}}$ , mostra com qual eficiência um elétron pode ser capturado pelo PSII e transferido para além da quinona, evidenciando assim a capacidade da planta em reduzir os receptores de elétrons finais no PSI (Santos & Ferreira, 2019).

### **3.5.2. Área foliar, área foliar específica e conteúdo de massa seca foliar.**

Foram coletadas entre 1 ou 2 folhas por indivíduo regenerante, a depender da quantidade de folhas que esse indivíduo possuía no momento da coleta, das quais foram obtidas a área foliar individual (AF) e calculados os atributos funcionais de: área foliar específica (AFE) e conteúdo de massa seca foliar (CMSF). Após coletadas, as folhas foram umedecidas, acondicionadas em sacos de papel também úmidos e colocadas em sacos de plástico pretos dentro de caixas térmicas com gelo para evitar a perda excessiva de água até o transporte para o laboratório

A AF foi mensurada por indivíduo logo após a coleta, utilizando o medidor de área foliar modelo CI-202, e depois calculada a média das folhas em caso de ter sido coletadas 2 folhas no mesmo indivíduo. Foi definida essa abordagem metodológica, pois foi utilizado o método destrutivo e em mudas, uma vez que, algumas plantas possuíam algum grau de herbivoria e poucas folhas, tais observações foram anotadas em caderno de campo para ter todas as informações do estado atual daquele indivíduo.

Após a obtenção das medidas de área foliar, as folhas foram saturadas em água destilada para se obter o peso fresco saturado por meio de uma balança digital com precisão de 0,0001 g, para que em seguida fossem colocadas em estufa a  $70^\circ\text{C}$  por 62 h até atingir uma massa constante, para que com isso fossem obtidos a AFE ( $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), que leva em consideração a razão entre a área foliar e o peso seco foliar, e o CMSF (g), que é a razão entre o peso seco e o peso saturado foliar.

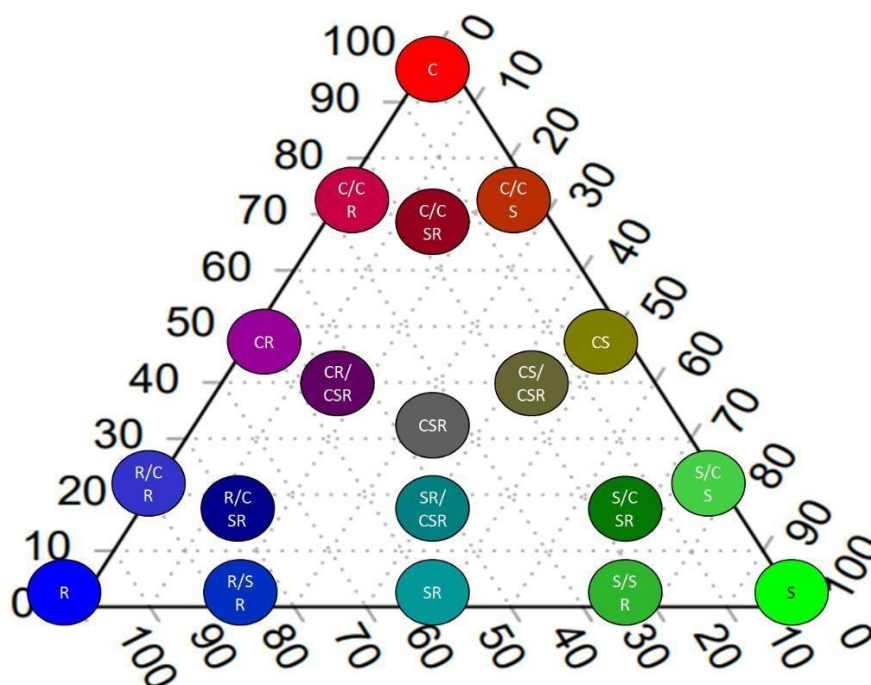
Todos os protocolos analíticos foram seguidos de acordo com a metodologia

proposta por Perez-Harguindeguy e colaboradores (2016).

### 3.6. Classificação das estratégias ecológicas C:S:R

Para a classificação dos indivíduos nas categorias estratégicas CSR foram utilizados os dados de AF, AFE e CMSF, que foram analisados com a planilha “Stratify” disponível por Pierce et al. (2016). Com intuito de medir a importância relativa das estratégias, os indivíduos coletados foram apresentados em um gráfico ternário com base nas 19 categorias possíveis que pudessem ser notadas em cada área, levando em consideração as coordenadas de 0 a 100% geradas na planilha.

A representação dessas categorias foi baseada na conversão das coordenadas na escala de cores RGB (vermelho, verde e azul), todas as categorias estão dispostas no gráfico ternário geral exposto na figura 4.



**Figura 4.** Gráfico ternário geral com todas as categorias primárias e intermediárias C:S:R.

### 3.7. Análises estatísticas

Os resultados obtidos pelas variáveis analisadas foram submetidos aos testes estatísticos de Shapiro-Wilk e Levene para verificar a normalidade e homogeneidade das variâncias, porém os resultados precisaram ser transformados em log ou raiz para alcançar esses pressupostos.

O teste estatístico aplicado foi um modelo linear generalizado (família Gama) com o objetivo de verificar as diferenças entre as áreas. O melhor modelo ajustado foi a função de ligação log de acordo com o critério de informação de Akaike (AIC). Para as análises estatísticas de diferenças dentro das áreas ao longo dos gradientes foi aplicado um teste

de Anova de 2 vias e os testes Tukey e Bonferroni para a comparação de médias ( $p \geq 0,05$ ).

Foram realizadas análises de correlação de Pearson entre a abertura do dossel (AD) e as variáveis médias de temperatura do ar ( $T_{ar}$ ), umidade do ar ( $U_{ar}$ ), transmitância de luz (TL) e número de indivíduos regenerantes. De acordo com os coeficientes encontrados foi determinada a seguinte relação:  $0,00 < r < 0,30$  correlação fraca;  $0,30 \leq r < 0,60$  correlação moderada;  $0,60 \leq r < 0,90$  correlação forte; e  $0,90 \leq r < 1,00$  correlação muito forte (Callegari-Jacques et al., 2003).

Os dados foram tabulados no programa Excel 2016 e as análises estatísticas e confecção dos gráficos no software RStudio versão 4.1.0.

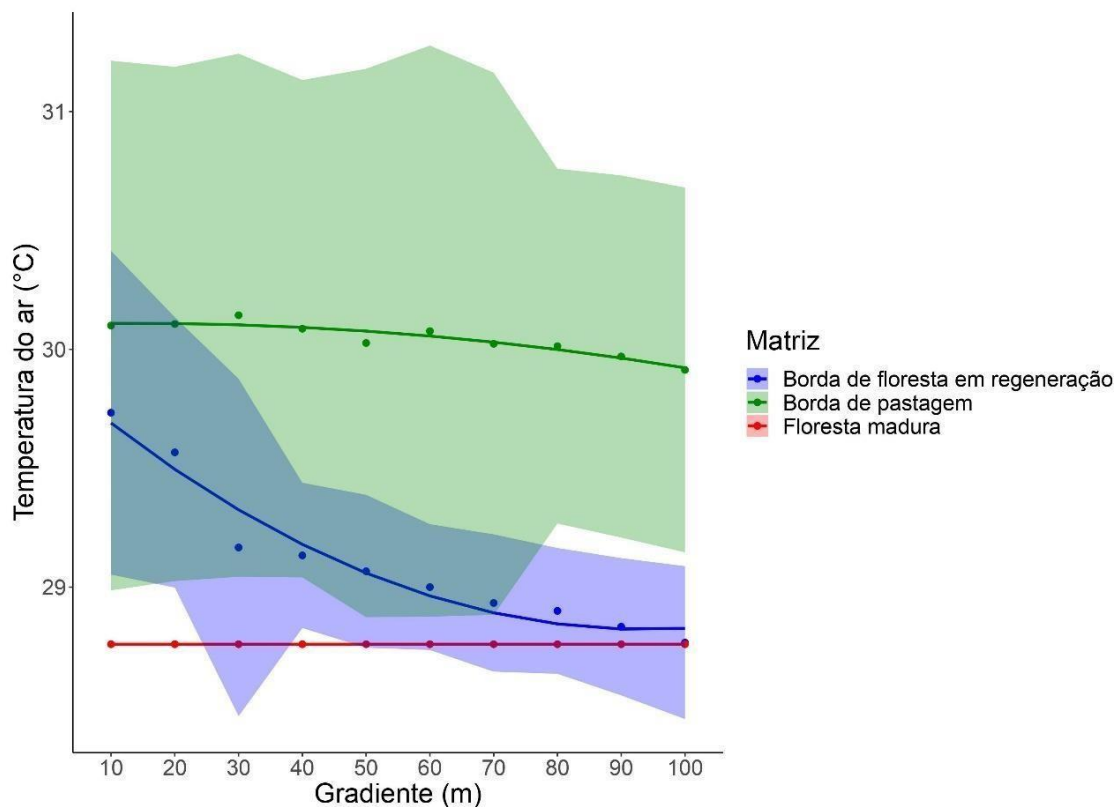
## **4. Resultados**

### **4.1. Variações microclimáticas ambientais**

#### **4.1.1. Temperatura do ar**

Comparando os valores médios de temperatura do ar ( $T_{ar}$ ) da floresta madura (FM) com as  $T_{ar}$  das áreas de borda de pastagem (BP) e floresta em regeneração (BFR), é possível observar diferenças significativas entre os três ambientes ( $p \leq 0,001$ ). De forma geral, os maiores valores observados de  $T_{ar}$  foram na área de BP ( $\bar{X} = 30,07$  °C), seguido pela BFR ( $\bar{X} = 29,11$  °C) e FM ( $\bar{X} = 28,76$  °C). Com isso, foi observado um aumento da média em 4,55% para a BP e 1,21 % para a BFR, em relação a FM.

Contudo, ao avaliar a  $T_{ar}$  ao longo dos gradientes borda-centro em cada ambiente influenciado pelo efeito de borda, não foi possível identificar diferenças significativas. Os resultados obtidos para a área de BP em cada gradiente foram bem próximos entre si, variando com médias entre 30,1 °C até 29,9°C, no sentido borda-centro, enquanto na BFR os valores apresentaram uma variação média de 29,7°C até 28,8°C no mesmo sentido, demonstrando ser a área com maior variação da temperatura ao longo do gradiente. Porém, em ambos os gradientes se observa uma tendência de diminuição da temperatura do ar ao longo da distância borda-centro (Figura 5).

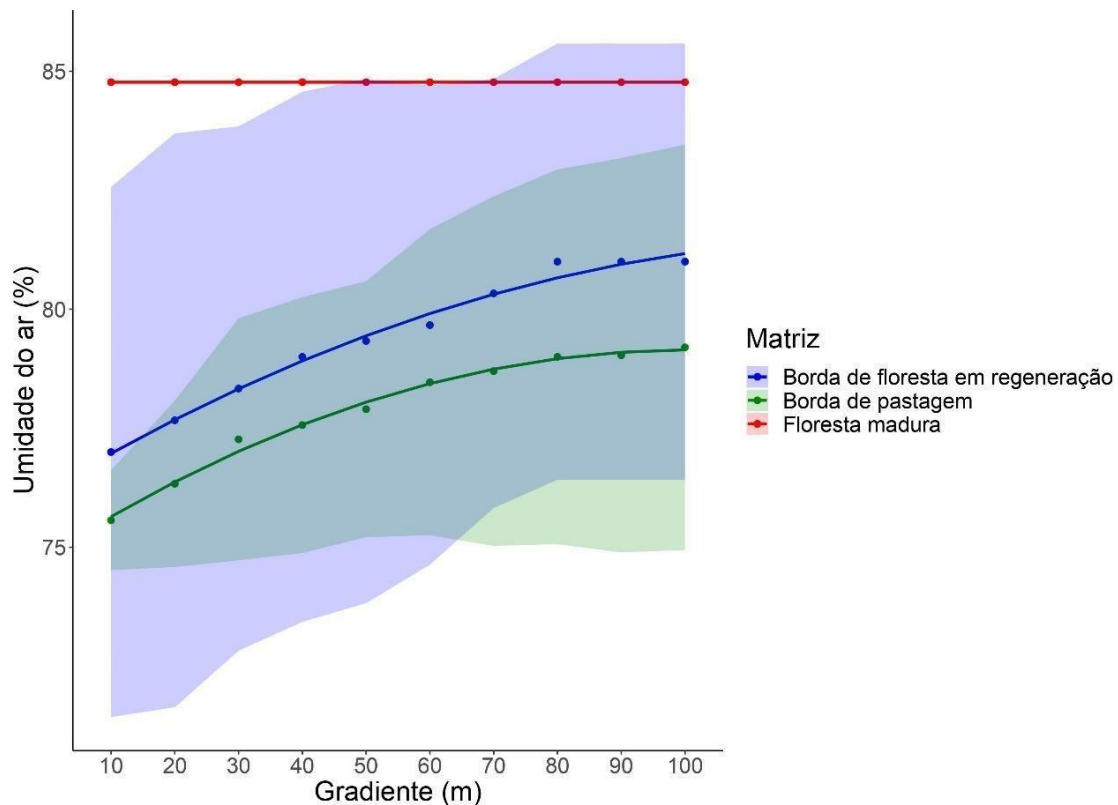


**Figura 5.** Gráfico de variação da temperatura média do ar em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de  $T_{ar}$ , as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes e o sombreado a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta

#### 4.1.2. Umidade do ar

Os valores médios de umidade média do ar ( $U_{ar}$ ), apresentaram diferenças significativas entre os três ambientes ( $p \leq 0,001$ ). Os maiores valores observados foram na FM ( $\bar{X} = 84,7\%$ ), seguido pela BFR ( $\bar{X} = 79,4\%$ ) e BP ( $\bar{X} = 77,9\%$ ), constatado assim uma redução nos valores de  $U_{ar}$  das áreas de borda de 6,3% e 8%, respectivamente, em relação a FM.

A variação dos valores médios de  $U_{ar}$  apresentaram um comportamento parecido nas duas áreas de floresta de borda, porém ao analisar a  $U_{ar}$  ao longo das subparcelas nos gradientes em cada ambiente borda, não foi possível notar diferenças significativas, porém foi observado que os valores médios indicaram uma tendência de aumento da  $U_{ar}$  ao longo dos gradiente dentro de cada área de borda estudada (Figura 6), em que a BP os valores médios de umidade do ar variaram entre 75,6% a 79,2%, e 77% e 81% na área de BFR.

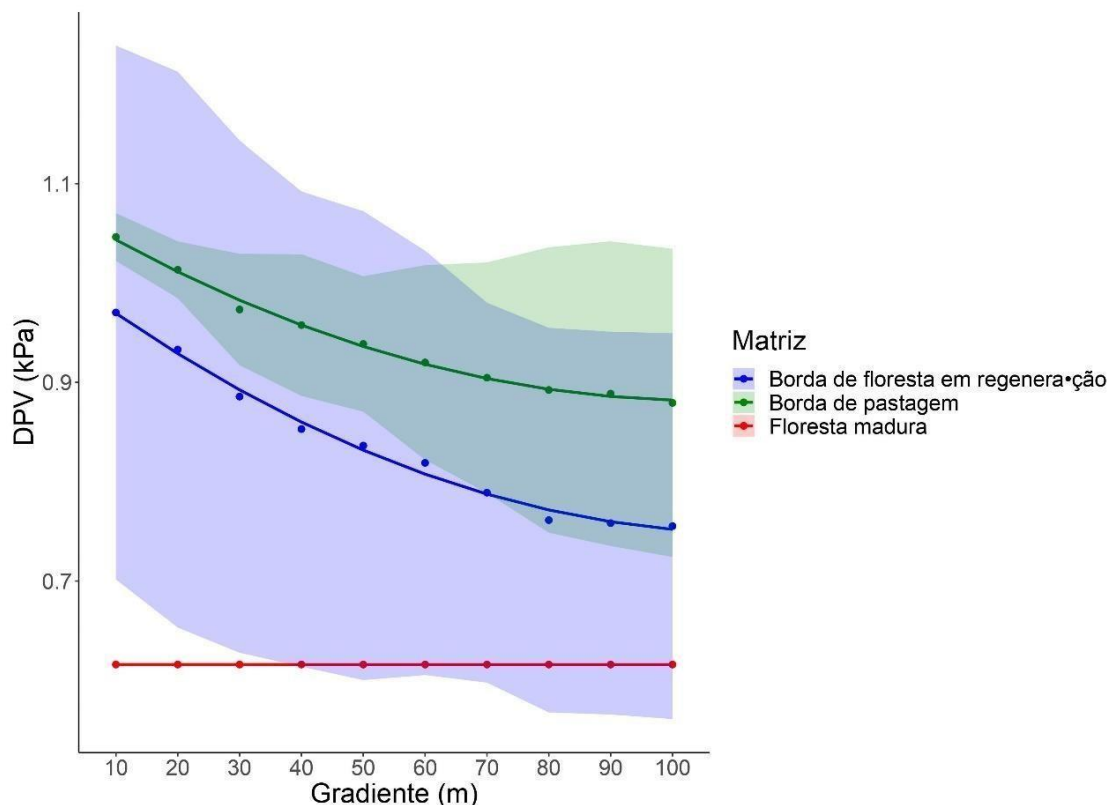


**Figura 6.** Gráfico de variação da umidade média do ar em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de  $U_{ar}$ , as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes sombreado a amplitude mínima e máximiária encontrada nos dias de coleta.

#### 4.1.3. Déficit de pressão de vapor d'água

Para os valores de déficit de pressão de vapor d'água (DPV), é possível observar diferenças significativas entre os três ambientes analisados ( $p \leq 0,001$ ). Os maiores valores observados foram na área de BP ( $\bar{X} = 0,94 K_{pa}$ ), seguido pela BFR ( $\bar{X} = 0,84 K_{pa}$ ) e FM ( $\bar{X} = 0,66 K_{pa}$ ), constatando um aumento no valor médio de DPV de 0,28 e 0,18  $K_{pa}$  das áreas de borda em relação a FM, respectivamente.

Os valores médios de DPV variaram de forma semelhante nas duas áreas de floresta de borda, porém não foram constatadas diferenças significativas ao avaliar o DPV ao longo dos gradientes para cada ambiente influenciado pelo efeito, entretanto, foi possível observar uma sensível redução dos valores médios de déficit de pressão de vapor d'água no sentido borda-centro de 1,05  $K_{pa}$  a 0,88  $K_{pa}$  para a BP, e de 0,97  $K_{pa}$  a 0,76  $K_{pa}$  para a BFR (Figura 7), portanto, sendo possível observar uma tendência ao padrão borda-centro.



**Figura 7.** Gráfico de variação do déficit de pressão de vapor d'água em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de DPV, as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes e o sombreamento a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta.

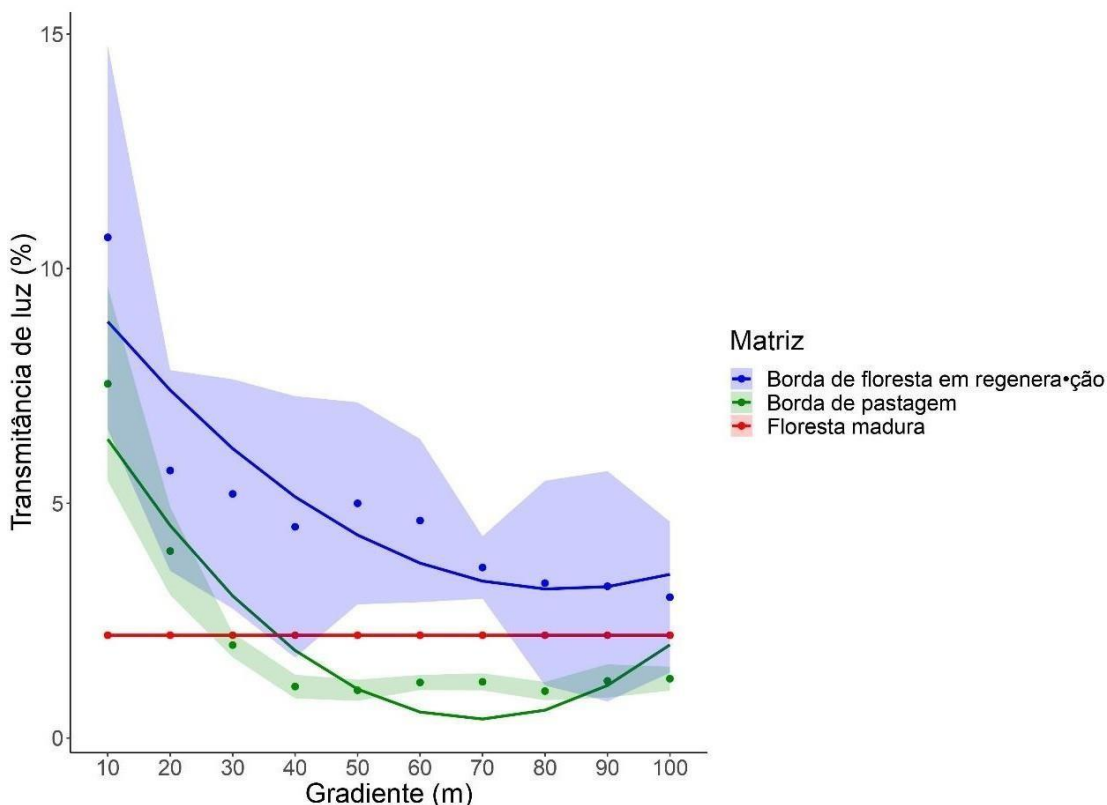
#### 4.1.4. Transmitância de luz

A transmitância de luz (TL) na FM apresentou diferenças estatísticas apenas com a BFR ( $p \leq 0,001$ ), sendo que as áreas de borda também apresentaram diferenças entre si ( $p \leq 0,001$ ), os valores médios encontrados foram de 4,89% para a BFR, 2,19% para a FM e 2,14% para a BP. No entanto, ao analisar somente os metros iniciais do gradiente borda-centro da BP (10 e 20 m), estes apresentaram valores médios significativamente maiores do que a média evidenciada na FM.

Tendo em vista isso, foram constatadas algumas diferenças significativas ao avaliar a TL ao longo dos gradientes, sendo que para a BFR, o gradiente de 10 m apresentou diferenças significativas ( $p \leq 0,05$ ) com os gradientes de 70, 80, 90 e 100 m, por outro lado, na área de BP o gradiente de 10 m apresentou diferenças significativas com os demais gradientes ( $p \leq 0,05$ ), sendo que os gradientes 20 e 30 m também mostraram diferenças significativas com os de 40 até 100 m ( $p \leq 0,05$ ).



Portanto, a partir do gradiente de 10 m foi evidenciada uma redução mais pronunciada nos valores de TL para o interior do ambiente de floresta nas duas áreas de borda estudadas, estando os valores médios da área de BFR variando entre 10,67 a 3% no sentido borda-centro, e para a área de BP variando entre 7,55% a 1% também no mesmo sentido.



**Figura 8.** Gráfico de variação da transmitância de luz em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central. Os pontos representam os valores médios de TL, as linhas de ajustes mostram a tendência de comportamento ao longo dos gradientes e o sombreado a amplitude mínima e máxima diária encontrada nos dias de coleta.

#### 4.1.5. Abertura do dossel

De acordo com as análises estatísticas o valor médio obtido de abertura do dossel (AD) apresentou diferenças significativas ao comparar a média dos valores da FM com a área de BFR ( $p \leq 0,01$ ), ao passo que, as áreas de borda também apresentaram diferenças entre si ( $p \leq 0,01$ ), os valores médios encontrados foram de 7,73 % para a BFR, 5,10% para a área de BP e 5% para a FM.

Foi observado um comportamento similar ao da variável de TL, em que os valores médios de AD encontrados nas regiões mais próximas a linha de borda da área de BP (10

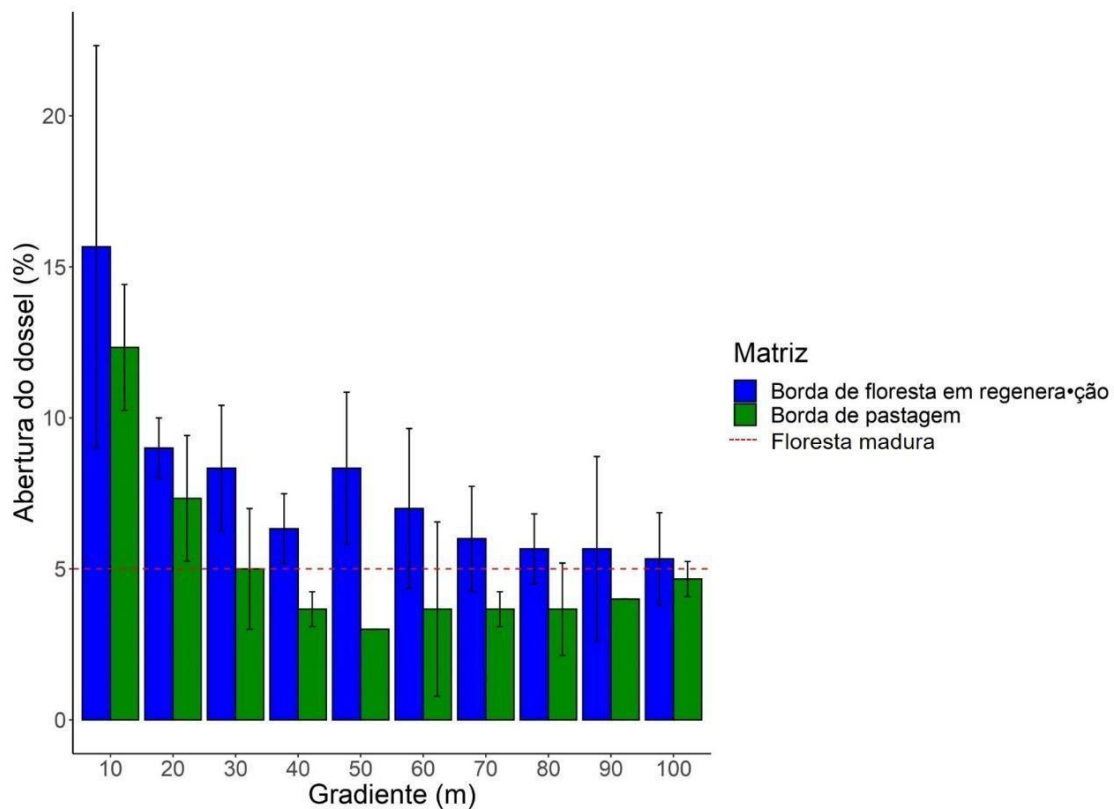
e 20 m) apresentaram uma maior proporção em relação a abertura média do dossel da FM (Figura 9). Desse modo, para a área de BFR foram observadas diferenças significativas apenas entre o gradiente de 10 m com os gradientes de 90 e 100 m ( $p \leq 0,05$ ), enquanto para a área de BP, o gradiente de 10 m apresentou diferenças significativas com os gradientes acima de 40 m ( $p \leq 0,05$ ).

Os valores médios encontrados dentro das áreas de borda apresentaram uma tendência de diminuição na AD no sentido borda-centro, com valores médios variando entre 12,33 e 3% ao longo do sentido borda-centro para a área de BP, e de 15,66 a 5,33% para a BFR no mesmo sentido.

Ao correlacionar os dados de AD com as variáveis de  $T_{ar}$ ,  $U_{ar}$ , TL e número de indivíduos regenerantes, se observou que a AD demonstrou uma correlação positiva e significativa com a  $T_{ar}$  na área de BFR, todavia foi evidenciada uma correlação moderada, mas não significativa entre essas duas variáveis na área de BP.

A AD e as variáveis de  $U_{ar}$  e TL exibiram correlações significativas para as duas áreas de borda, apresentando uma correlação negativa entre a AD e a  $U_{ar}$ , e positiva entre a AD e a TL. Por outro lado, foi evidenciada uma fraca e não significativa correlação entre a AD com o número de indivíduos regenerantes para os dois locais de estudo, sendo contabilizados 231 indivíduos na BFR, 447 na BP e 507 na FM (Tabela 1)

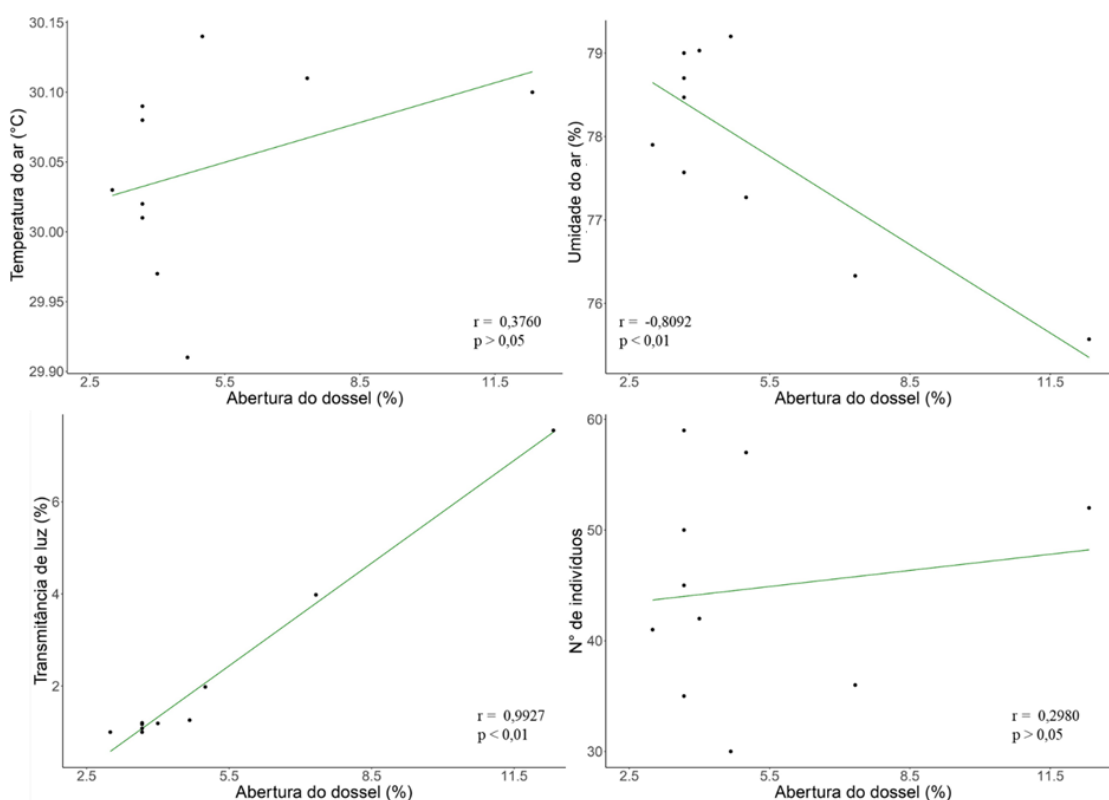
As correlações entre a abertura do dossel com as variáveis microclimáticas e com o número de indivíduos regenerantes estão apresentadas na Figura 10 e 11.



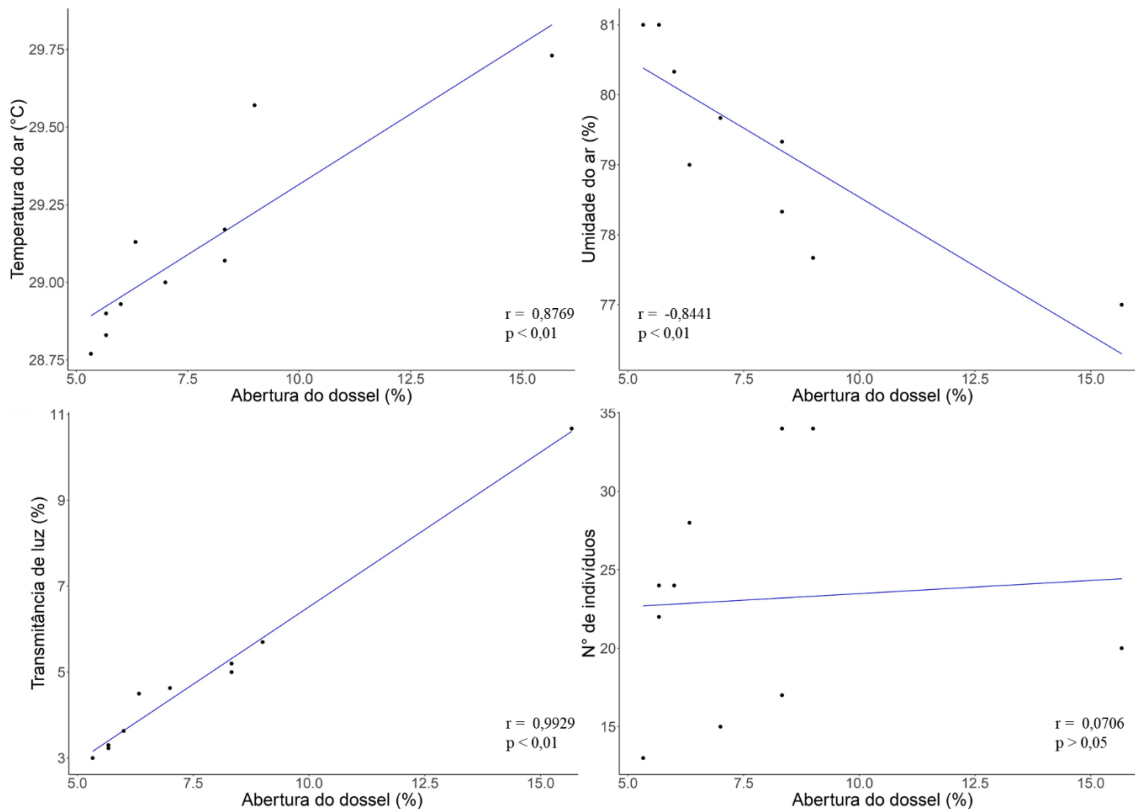
**Figura 9.** Gráfico de barras dos valores médios de abertura do dossel em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.

**Tabela 1.** Números de todos os indivíduos contabilizados dentro das áreas de borda de pastagem e floresta em regeneração ao longo dos gradientes, sendo encontrados 507 indivíduos regenerantes para a FM.

Gradiente	N° de indivíduos BP	N° de indivíduos BFR
10 m	52	20
20 m	36	34
30 m	57	34
40 m	59	28
50 m	41	17
60 m	50	15
70 m	45	24
80 m	35	22
90 m	42	24
100 m	30	13
Total	447	231



**Figura 10.** Correlações entre a abertura do dossel com as variáveis de temperatura do ar, umidade do ar, transmitância de luz e número de indivíduos para a área de borda de pastagem. Sendo que  $r$  é o coeficiente de correlação de Pearson e  $p$  é o nível de significância.



**Figura 11.** Correlações entre a abertura do dossel com as variáveis de temperatura do ar, umidade do ar, transmitância de luz e número de indivíduos para a área de borda de floresta em regeneração. Sendo que  $r$  é o coeficiente de correlação de Pearson e  $p$  é o nível de significância

## 4.2. Parâmetros de fluorescência da clorofila a

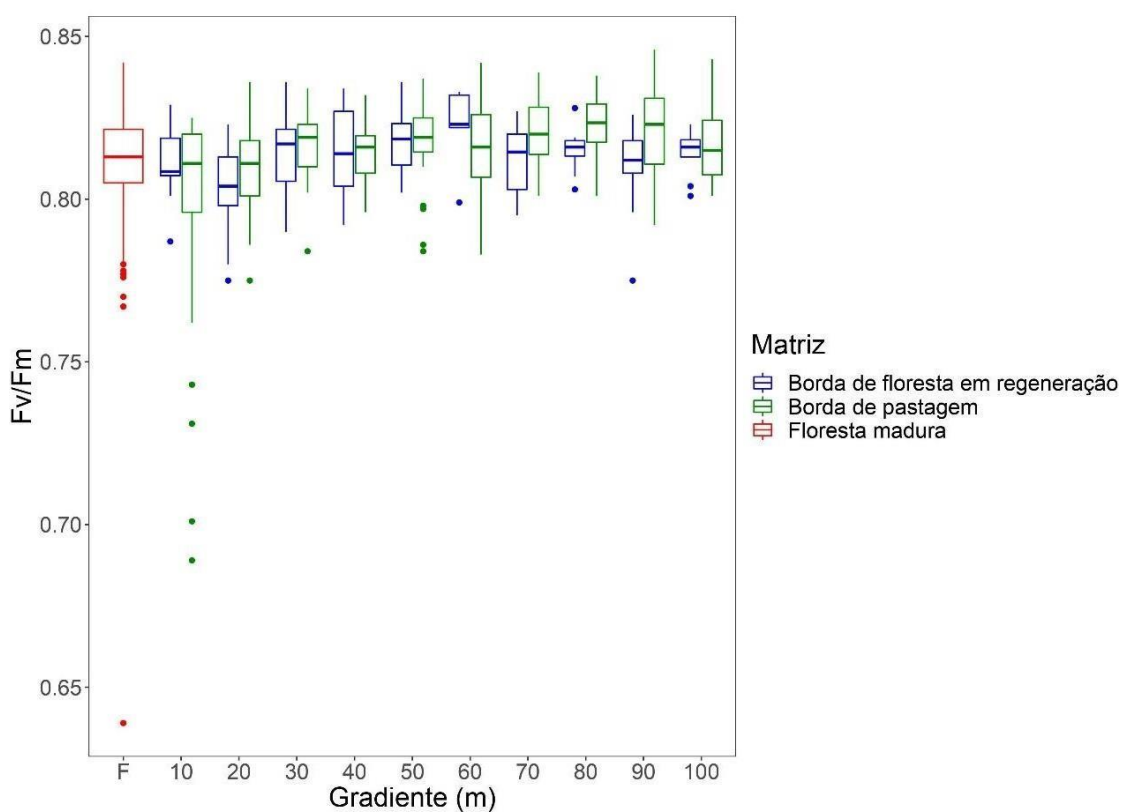
### 4.2.1. Eficiência quântica máximo da etapa fotoquímica

A eficiência máxima ( $F_v/F_m$ ) apresentou diferenças estatísticas apenas quando comparada a área de BP com a FM ( $p \leq 0,01$ ), sendo que a BFR não evidenciou diferenças com esses dois ambientes. O valor médio de  $F_v/F_m$  encontrado na FM foi de 0,81 enquanto na área de BP foi evidenciado um valor médio inferior de 0,79 no gradiente de 10 m, no entanto, vale ressaltar que nos gradientes mais internos das áreas de borda os valores de  $F_v/F_m$  variaram, principalmente, entre 0,81 e 0,82.

Nas duas áreas de borda estudadas, os valores variaram de forma independente dos gradientes estabelecidos, ou seja, não se observou um padrão borda-centro. Ao comparar o efeito do gradiente na área de BFR, constatou-se diferenças entre o de 20 m com os de 60 e 50 m ( $p \leq 0,05$ ), que tiveram as maiores médias dentro da área, já para a BP foi possível verificar diferenças entre o gradiente de 10 m com os demais gradientes ( $p \leq 0,05$ ).

Na figura 12 é possível observar a variação de  $F_v/F_m$  ao longo das distâncias de borda, bem como os valores máximos e mínimos dos indivíduos regenerantes, é importante destacar que os outliers presentes no gráfico nos fornecem uma melhor visualização do comportamento de cada indivíduo, indicando assim o nível de estresse promovido pela borda.

A variação nos valores da maioria dos indivíduos presentes nos gradientes mais próximos da BFR ficou dentro das variações observadas para a FM, porém uma parte dos indivíduos no gradiente de 20 m apresentaram valores relativamente mais baixos (0,80/0,79), fazendo com que as médias desse gradiente apontassem diferenças dentro da área.



**Figura 12.** Gráfico de box plot dos valores de eficiência quântica máxima da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.

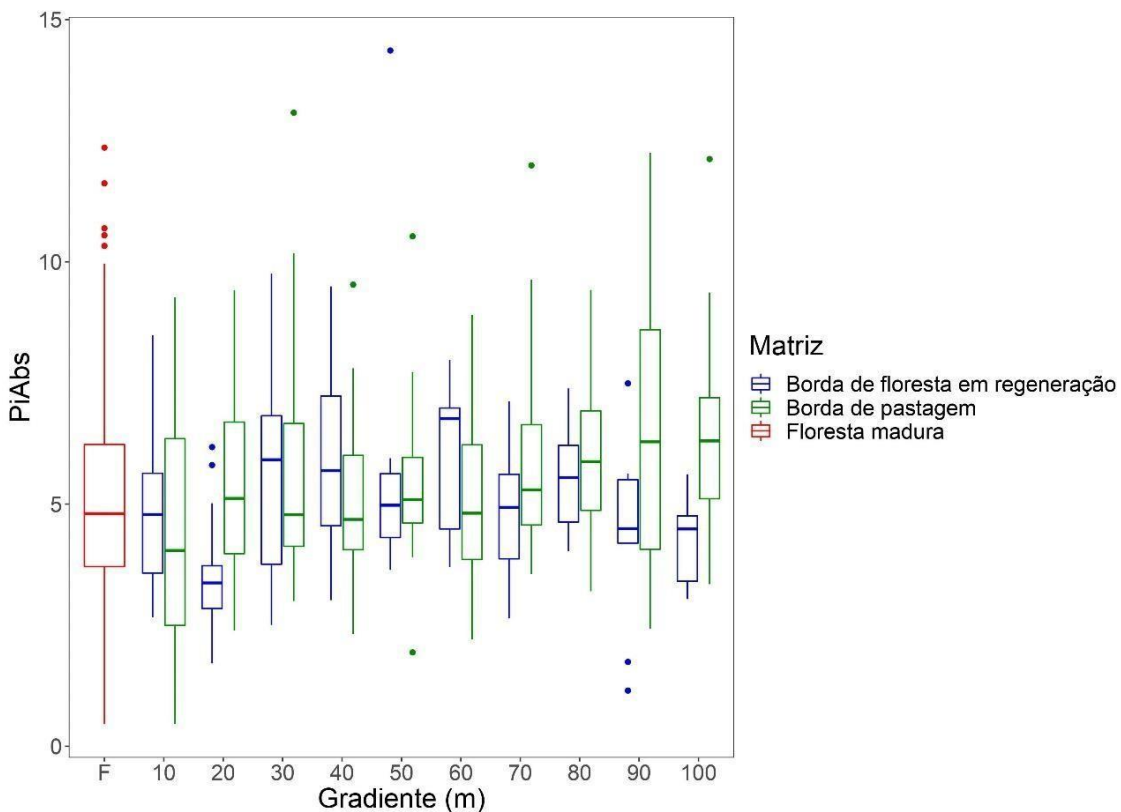
#### 4.2.2. Índice de desempenho na base ABS

O índice de desempenho na base ABS ( $PI_{abs}$ ) apresentou diferenças estatísticas apenas quando comparada a área de BP com a FM ( $p \leq 0,05$ ), porém ressalta-se que os valores médios de  $PI_{abs}$  variaram de forma independente dentro dos gradientes estabelecidos nas áreas de borda, ou seja, não apresentando um padrão borda-centro. Com

isso, o valor médio percentual de  $PI_{abs}$  na FM foi de 5,06, sendo que na área de BP, no gradiente de 10 m, foi observado um valor médio percentual abaixo ao da FM de 14,8% (4,31). Em contrapartida, também foi possível observar, por mais que não ocorresse diferença significativa entre as áreas, um valor médio abaixo ao da floresta madura em 29% (3,59) no gradiente de 20 m da área de BFR.

Com isso, ao comparar as diferenças entre os gradientes dentro da área de BFR, foi possível verificar que houve diferença estatística entre o gradiente de 20 m com os de 60, 40, 50, 30 e 80 m, que demonstraram médias maiores e aproximadas, notando-se uma redução média em torno de 36,31% ( $p \leq 0,05$ ). Já para a área de BP, foram observadas diferenças significativas apenas entre o gradiente de 10 m com os gradientes de 90 e 100 m, que possuem os maiores valores médios e aproximados, ocorrendo uma redução média de 33,72% ( $p \leq 0,05$ ).

Como podemos visualizar na figura 13, os indivíduos regenerantes apresentaram uma grande variação no conjunto de dados de  $PI_{abs}$  independente dos gradientes, sendo que é possível identificar que a maioria dos indivíduos que apresentaram os menores  $PI_{abs}$  foram encontrados nos gradientes mais próximos a linha de borda, de acordo com a posição da linha de mediana do retângulo da FM.



**Figura 13.** Gráfico de box plot dos valores de índice de desempenho na base ABS da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a

interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.

#### **4.2.3. Índice de desempenho total**

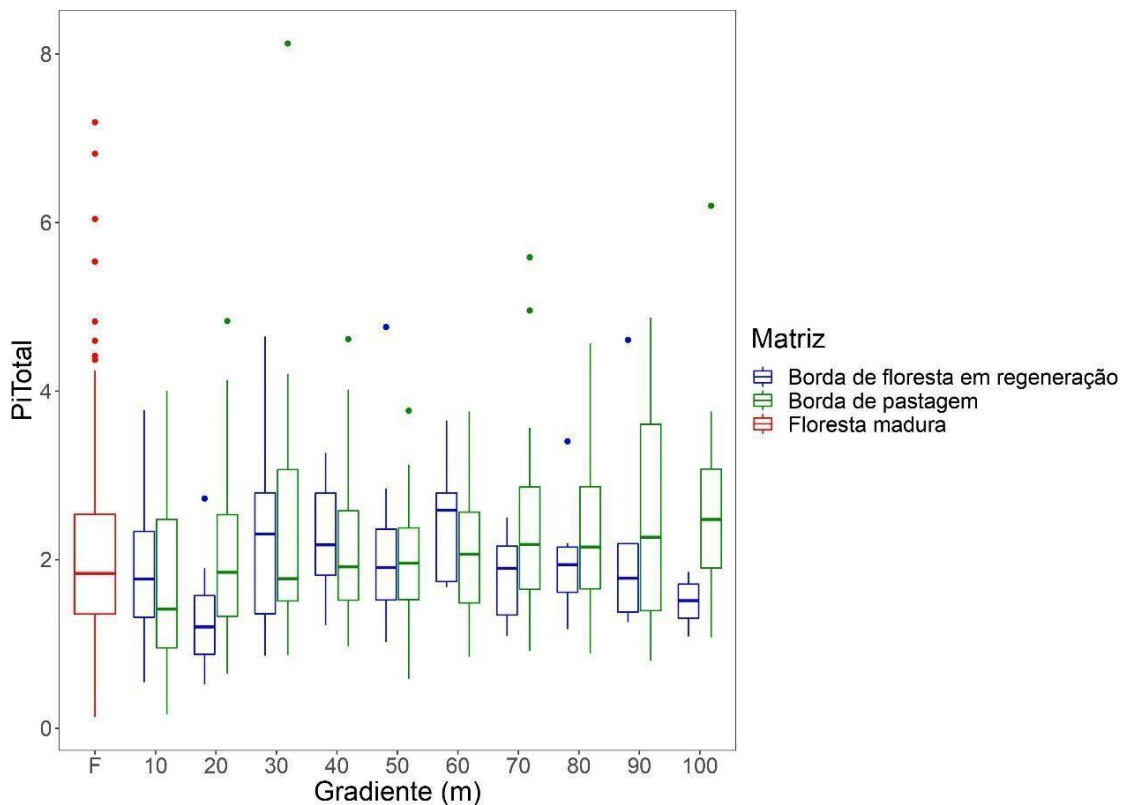
O índice de desempenho total ( $PI_{total}$ ) apresentou um comportamento semelhante ao de  $PI_{abs}$  no que diz respeito aos valores médios, seguindo também uma variação de forma independente aos gradientes distribuídos, sendo assim, demonstra-se que ocorreram diferenças estatísticas entre a área de BP e a FM ( $p \leq 0,05$ ), contudo, também foi observado diferenças entre as áreas de borda ( $p \leq 0,05$ ).

O menor valor médio de  $PI_{total}$  foi de 1,74 na área de BP no gradiente de 10 m, resultado esse de 13,86% abaixo da média da FM (2,02), por outro lado, embora não tenha sido presenciadas diferenças entre a FM e a BFR, também foi apresentado um valor percentual médio de 35,14% (1,31) abaixo ao da floresta madura, mas no gradiente de 20 m.

Dentro da área de BFR, os resultados estatísticos indicaram diferenças entre o gradiente de 20 m com as maiores médias de valores encontrados para 60, 30 e 40 m ( $p \leq 0,05$ ), ocorrendo uma redução média de 44,06% entre esses gradientes. A área de BP, por sua vez, apresentou diferença apenas entre o gradiente de 10 m com os de 90 e 100 m, que exibiram as maiores médias de valores de  $PI_{total}$  dentro dessa área, constatando uma redução de 31,87% em relação a esses gradientes.

A distribuição dos dados de  $PI_{total}$  para os indivíduos regenerantes observados dentro das áreas estudadas são observados na figura 14, em que é possível perceber essa alta variação do conjunto de dados ao longo da distância de borda, bem como os menores índices de desempenho total localizados nos gradientes mais próximos a linha de borda, que podem ser comparados de acordo com a posição da linha de mediana do retângulo da FM.





**Figura 14.** Gráfico de box plot dos valores de índice de desempenho total da etapa fotoquímica dos indivíduos regenerantes em uma área de floresta madura sem a interferência do efeito de borda e em áreas influenciadas pelo efeito de borda ao longo de um gradiente de 100 m para o interior de uma floresta da Amazônia Central.

#### 4.3. Estratégias ecológicas C.S.R

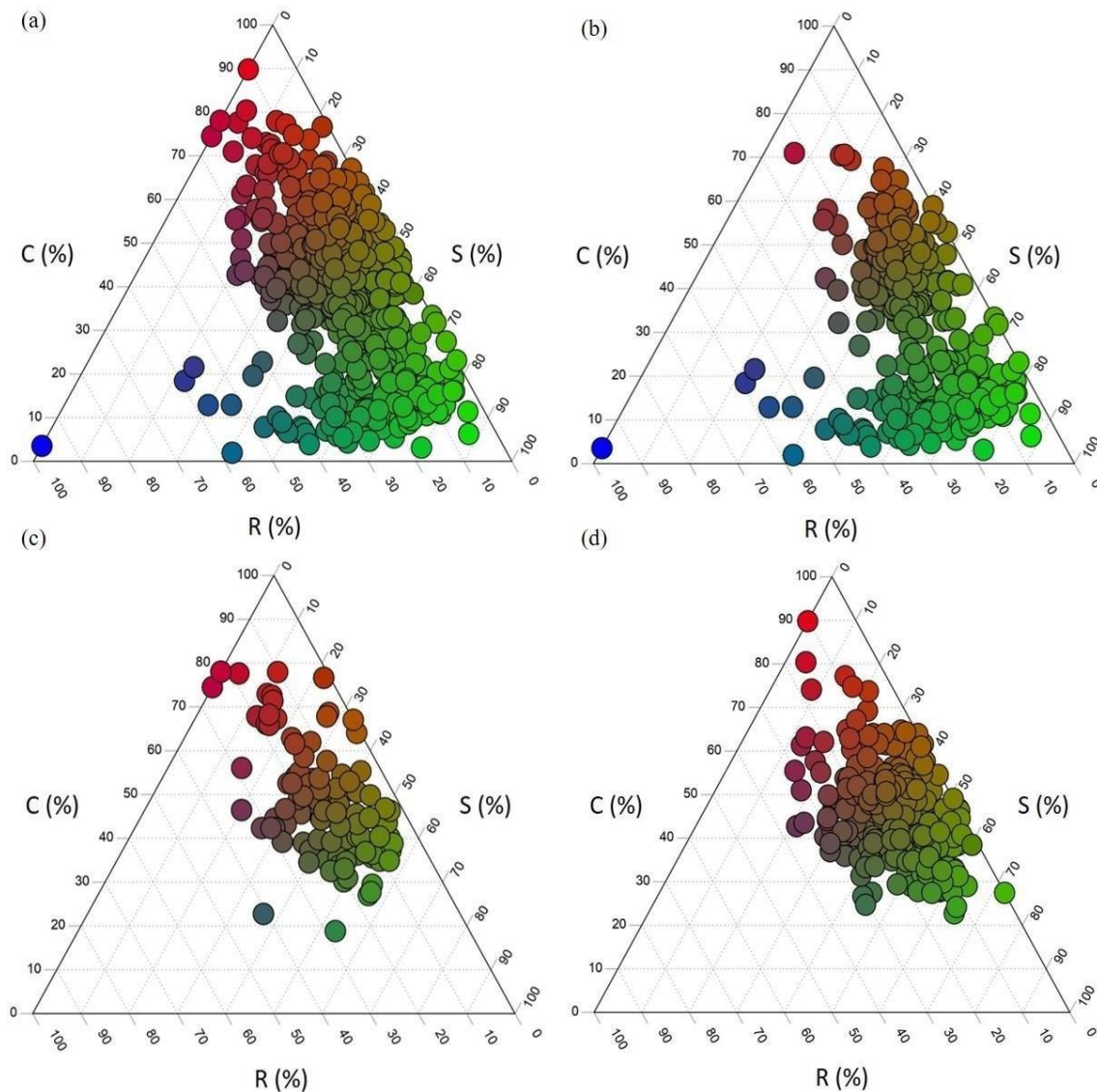
Ao investigar as estratégias ecológicas ao nível de comunidade foram encontrados muitos indivíduos direcionados pela estratégia de tolerância ao estresse, apresentando uma proporção média de S (tolerantes ao estresse) de 44,60%, de C (competidoras) de 39,05% e com poucos indivíduos sendo direcionados para uma estratégia R (ruderais), 16,34% (Figura 15a). Os indivíduos em sua maioria foram classificados em CS/CSR e CS, com cerca de 30,67% e 16,67% do total das mudas contabilizadas.

Apesar de evidenciar essa distribuição na comunidade como um todo, é possível perceber que as estratégias ecológicas podem ser influenciadas pelo ambiente e pelo efeito de borda, como será mais bem apresentado quando se fala da dominância das estratégias ao longo dos gradientes.

Ao analisar os três locais de estudo de forma separada, a FM exibiu uma vegetação direcionada a estratégia S (29,86:52,12:18,02) (Figura 15b), particularmente estratégias intermediárias de CS/CSR, CS, S/CSR, S/SC e S/SR.

Na área de borda de floresta em regeneração o padrão de distribuição dos indivíduos seguiu uma tendência mais acentuada para a estratégia C, porém é possível observar uma vegetação também moldada por indivíduos que podem assumir uma estratégia S, entretanto, não foi notada uma forte influência R nesse ambiente (47,75:36,44:15,80) (Figura 15c). A maior parte dos regenerantes foram classificados nas seguintes estratégias: CS/CSR, CS, C/CSR e C/CR.

O padrão evidenciado na área de borda de pastagem foi parecido com o encontrado na BFR, os indivíduos presentes nesse ambiente seguiram uma tendência de estratégia C, mas também sendo moldada pela estratégia S e não possuindo forte influência R (45,41:39,85:14,75). A maioria dos regenerantes foram classificados nas seguintes estratégias intermediárias: CS/CSR, CS, C/CSR e C/CS (Figura 15d).



**Figura 15.** (a) Gráficos ternários CSR global com todos os indivíduos encontrados nas áreas de estudo (n = 708 indivíduos), (b) com os indivíduos da floresta madura (n = 30

indivíduos), (c) com os indivíduos da floresta com matriz de borda de floresta em regeneração (n = 109 indivíduos) (c) e com os indivíduos da floresta com borda de pastagem (n = 292 indivíduos).

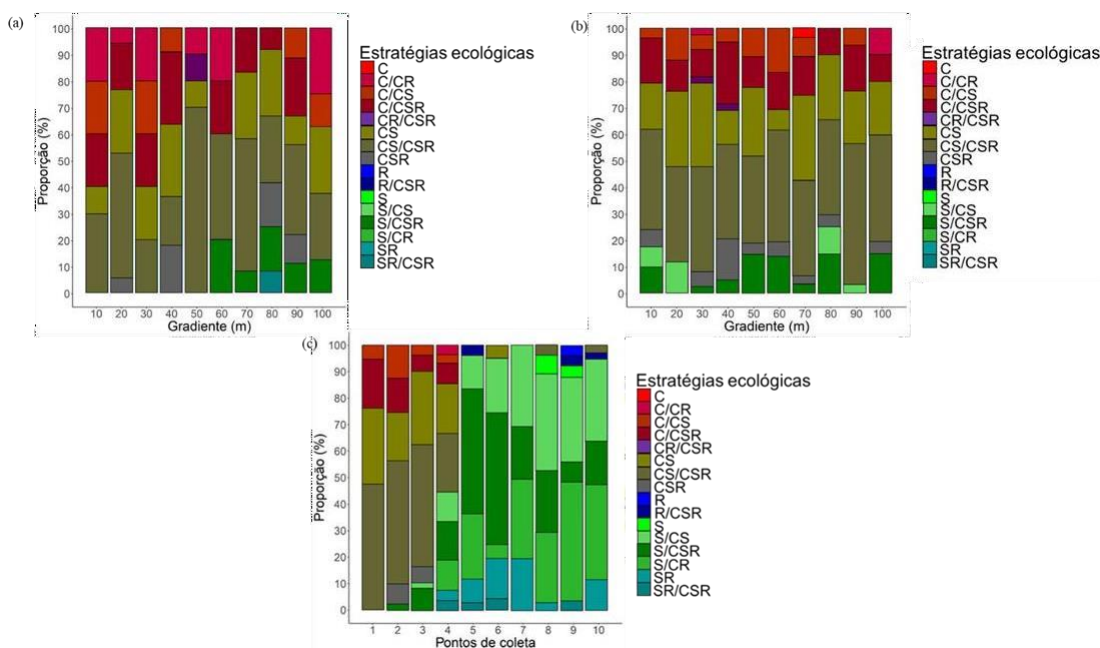
#### **4.3.1. Dominância das estratégias ecológicas C.S.R ao longo dos gradientes**

As estratégias C:S:R dos indivíduos assumiram graus de dominância ao longo dos gradientes das comunidades de borda diferentes aos dos indivíduos regenerantes encontrados na floresta madura, como evidenciado na figura 16.

É importante destacar que nos primeiros gradientes da BFR há uma maior proporção de indivíduos regenerantes direcionados para as estratégias com características mais competidoras, ao passo que, nos gradientes mais internos de 60 até 100 m dessa área é evidenciado um moderado aumento dos indivíduos influenciados também por estratégias com características mais tolerantes, indicando assim uma sensível mudança das estratégias da comunidade regenerante no sentido borda-centro, devido a diminuição de indivíduos de estratégias C em comparação com os gradientes mais próximos a borda, porém ainda com notável presença dessa estratégia nos gradientes mais internos (Figura 16a).

Na BP também é possível perceber uma maior homogeneidade das estratégias moldadas por uma característica C no sentido borda-centro, porém é importante observar uma maior proporção das estratégias S ao longo dos gradientes em relação a BFR, embora inferior a estratégia C dentro da área, sendo que nesse ambiente é demonstrado uma tendência de aumento na proporção de indivíduos direcionados pela estratégia S nos gradientes mais internos em comparação com os gradientes mais próximos a borda (Figura 16b).

De forma geral, mesmo que seja observado uma maior tendência estratégica C, os indivíduos presentes nas áreas de borda foram direcionados pela variação do grau de importância relativa de cada estratégia, sendo que esses locais apresentaram uma distribuição mais homogênea ao longo do sentido borda-centro na dominância das estratégias intermediárias CS/CSR e CS, ao passo que, também é importante observar o contraponto das áreas de borda com a FM, que apresentou uma dominância das estratégias S/CS, S/CSR e S/SR dos indivíduos regenerantes presentes nesse local.



**Figura 16.** Gráfico de barras indicando a proporção de indivíduos regenerantes encontrados em cada gradiente das áreas de BFR (a) e BP (b) especificando o grau de dominância média da estratégia observada através das cores que representam a alocação RGB no espaço de participação das categorias C, S, R. Gráfico de barras (c) também representando a proporção de indivíduos regenerantes encontrados na FM, mas em cada ponto de coleta, especificando o grau de dominância média da estratégia observada através das cores que representam a alocação RGB no espaço de participação das categorias C, S, R.

## 5. Discussão

### 5.1. Influência das variações microclimáticas nos ambientes de borda

Os resultados encontrados por este estudo mostraram que mesmo após décadas de formação de borda as modificações microclimáticas de  $T_{ar}$  e  $U_{ar}$  ainda são presenciadas nas áreas que possuem interferência do efeito de borda, como podemos observar nas diferenças encontradas entre os ambientes estudadas. Com isso, os valores de temperatura e umidade do ar relacionaram-se de forma inversamente proporcional, apresentando uma tendência ao padrão borda-centro já evidenciado em estudos realizados em florestas tropicais influenciadas pelos efeitos de borda (Kapos, 1989; Didhan, 1999; Tomimatsu & Ohara, 2004; Ewers & Leite, 2013), ou seja, diminuindo para a  $T_{ar}$  e aumentando para a  $U_{ar}$  ao decorrer dos gradientes.

Contudo, a ausência de diferenças estatísticas ao longo dos gradientes nos aponta para uma provável mitigação dos efeitos depois de 47 anos de borda formada (idade da borda mais tardia) que podem estar relacionadas ao processo de evolução da borda dentro desses locais, que por sua vez podem contribuir para as mudanças estruturais ocorrentes no interior do componente florestal.

Além disso, o papel da matriz circundante pode ser fundamental para a diminuição desses efeitos, como podemos observar nos valores médios da BFR, que, apesar de ser uma borda mais recente, possui uma paisagem capaz de controlar a entrada dos efeitos abióticos para o interior da floresta, já que uma matriz composta por uma vegetação florestal adjacente pode reduzir a intensidade das mudanças microclimáticas influenciadas pelo impacto do efeito em comparação com as bordas de pastagem (Laurance et al., 2018).

O tipo de matriz que circunda as áreas influenciadas pela borda podem também determinar o grau de permeabilidade dos efeitos para o interior da floresta, isto é, a fração de energia, organismos e materiais que irão atravessar pela região de borda (Williams-Linera, 1990; Strayer et al., 2003), e com o tempo essas mudanças podem se estabilizar, visto que as modificações microclimáticas são mais pronunciadas em bordas estruturalmente mais abertas, principalmente, durante os 5 anos iniciais após o processo (Laurance et al. 1998; Laurance et al., 2006; D'Angelo, et. al., 2004; Laurance et al., 2018), explicando assim a menor variação de temperatura ao longo dos gradientes da área de BP.

Vale enfatizar que a BP foi formada a 47 anos, portanto, apresentando uma estrutura de vegetação composta por espécies pioneiras em idade adulta capazes de controlar os fatores microclimáticos para o interior do ambiente. Todavia, ainda assim, apesar desta mitigação, estes fatores ambientais ainda são mais intensos que na BFR, sendo que em ambas as áreas de borda os gradientes se diferenciam da FM.

É interessante ressaltar o comportamento da  $T_{ar}$  observada na BFR, pois evidenciamos uma maior variação desse parâmetro ao longo dos gradientes, porém mesmo que tenha sido encontrada essa variação, a área demonstrou uma queda acentuada desses valores ao decorrer da distância de borda, dessa forma, se igualando nos metros finais ao valor médio da FM, diferentemente da BP, que a temperatura se mantém alta nos gradientes. Deste modo, mesmo que a floresta em regeneração atue como uma primeira barreira para a forte entrada de ventos no interior do ambiente florestal, essa redução pode acarretar um acúmulo de calor entre a matriz e a floresta nos primeiros

metros dos gradientes, explicando assim essa maior variação microclimática da borda para o interior do ambiente florestal (Davies-Colley et al., 2000; Wright et al., 2010, Muscolo, et al., 2014).

O comportamento observado para essas variáveis foram relativamente semelhantes aos encontrados em um estudo realizado no norte da Amazônia em áreas de bordas influenciadas por diferentes matrizes, em que constataram maiores valores de  $T_{ar}$  entre 27,29 °C e 27,18 °C em uma distância de 10 m de uma borda de pasto, apresentando uma baixa variação no sentido borda-centro, bem como valores mais acentuados para  $U_{ar}$  de 83,40% em áreas de borda formada por uma matriz florestal (Meza-Elizalde & Armenteras-Pascual, 2021).

A umidade e a temperatura do ar durante a estação mais seca da Amazônia (agosto-setembro) pode acarretar um efeito de borda mais significativo, pois os meses mais secos apresentam um maior contraste entre as temperaturas diurnas e noturnas, bem como favorecer o movimento entre o ar úmido do ambiente florestal e o ar quente e seco da matriz adjacente, dessa forma, ocasionando altos déficits de pressão de vapor. (Dodonov et al., 2013; Kunert et al., 2015),

O aumento do DPV está associado com a maior demanda evaporativa do ambiente, e, conseqüentemente, as altas taxas de transpiração das plantas (Allen et al., 1998; Sinclair et al., 2017), o que acaba por levar a um aumento da mortalidade desses indivíduos dentro desses locais. Os maiores valores de DPV foram evidenciados na BP, no entanto, a BFR apresentou a menor quantidade de indivíduos dentro da área, o que pode ser um indicativo de pressão ambiental como regulador do estabelecimento inicial de plântulas na comunidade regenerante, dado ao efeito de borda mais recente, e maior abertura do dossel, já que os das florestas atuam como proteção para a manutenção do microclima (Davis et al., 2018).

Por outro lado, na BP, é possível que pelo fato de o efeito nesse ambiente ser mais tardio, a regeneração esteja em um processo um pouco mais avançado, levando a uma maior quantidade de indivíduos pioneiros ou secundários em comparação com a BFR, todavia, ainda assim o número de plantas ainda é relativamente inferior ao da FM, indicando que o aumento do DPV ainda pode ser influenciado pelo efeito de borda a longo prazo.

Foi identificada em uma floresta tropical úmida na Amazônia Central taxas de DPV máxima na estação mais seca variando entre 0,60 e 0,15  $K_{pa}$  ao longo de um gradiente ambiental, demonstrando uma diminuição com a distância da borda e atingindo

o mínimo em 100 m, tais resultados corroboram com os valores encontrados por esse estudo, uma vez que, apesar de encontrarmos valores de DPV relativamente maiores, foi perceptível notar um padrão parecido com estudo em questão, já que maiores valores de DPV estão relacionados ao aumento de temperatura e redução de umidade, que por sua vez tornam-se mais evidentes nos meses mais secos dos anos, acentuando os efeitos de borda e os efeitos do microclima mais pronunciados (Kunert et al., 2015).

Uma das principais consequências do efeito de borda é a mortalidade das árvores, que pode alcançar até 300 metros para o interior da floresta (Laurance et al., 2018), ocasionando assim uma maior incidência de luminosidade devido à maior abertura do dossel (Kapos, 1989; Do Nascimento et al., 2010). Com isso os padrões observados de TL e AD nesse estudo estão intimamente relacionados, sendo que os maiores valores foram nos gradientes mais próximos à linha de borda.

Por outro lado, é possível perceber que os valores de TL e AD nos gradientes mais internos se aproximavam do valor médio da área de FM, principalmente na BP, uma vez que, com o passar dos anos, a densidade da vegetação do sub-bosque das distâncias mais próximas da borda aumenta, promovendo uma reorganização do dossel via regeneração natural de espécies pioneiras, proporcionando uma redução na penetração de luz (Almeida et al., 2019).

Observamos que a matriz de BFR apresentou as maiores taxas médias de TL e AD, e que esse comportamento pode ser ainda um reflexo das consequências iniciais provocadas pelo efeito de borda, visto que essa matriz possui apenas 24 anos, e os processos de sucessão são mais recentes do que os da área de borda de pastagem. No entanto, é importante destacar o papel dessa matriz nesse aspecto, pois a vegetação adjacente atua como uma barreira para a entrada de altas taxas de luminosidade para o interior da floresta, reduzindo em até 35% a incidência luminosa (Nascimento et al., 2010), porém esse comportamento é evidenciado em matrizes formadas por um plantio florestal que possuem um crescimento mais rápido e homogêneo, que proporciona uma proteção mais uniforme frente as áreas de borda.

No caso de matrizes compostas por árvores nativas da Amazônia, que possuem diferentes idades e padrões de crescimento (Wieland et al. 2011), é possível que a heterogeneidade de altura das espécies que compõe a matriz ainda não tenha alcançado um nível suficiente para garantir a proteção necessária para minimizar a entrada mais intensa de luz no ambiente nos primeiros metros do gradiente, diferentemente da BP, que

favorece o rápido crescimento de espécies pioneiras com processos ecológicos de regeneração distintos. Vale destacar que a maior abertura do dossel apresentada na BFR pode também está atrelada a alta mortalidade de árvores que acomete as regiões de borda nos anos iniciais do processo (Nascimento & Laurance, 2006)

A influência de matrizes adjacentes nas bordas (pastagem e florestas em regeneração dominadas por *Cecropia* e *Vismia*) de um ambiente florestal foi observada em uma floresta da Amazônia Central, no qual foi concluído que pode ocorrer diferenças na capacidade de amortecimento dos efeitos de borda para o interior da floresta a depender do tipo de floresta em regeneração, uma vez que, os indivíduos arbóreos possuem diferenças nas estratégias de crescimento e arquitetura de árvores (Mesquita et al., 1999).

Os resultados de correlação indicaram que os valores de abertura do dossel estão relacionados com as variáveis microclimáticas de temperatura e umidade do ar, já que as alterações no microclima são uma das principais consequências da abertura do dossel (Harper & MacDonald, 2002). Todavia, é importante ressaltar que nem todas as mudanças no fechamento do dossel levam a maiores ou menores taxas microclimáticas, nesse caso, a disponibilidade de luz pode ser apenas um dos vários outros fatores que podem influenciar no microclima da floresta, sendo que o movimento do ar da matriz para a floresta pode ter um papel decisivo nessas modificações (Dodonov et al., 2013).

As aberturas do dossel podem causar implicações para a sobrevivência e crescimento de espécies de plantas de sub-bosque e para a regeneração de espécies de dossel (Pohlman, et al., 2007), entretanto, não encontramos correlação entre a abertura do dossel com o nº de indivíduos presentes ao longo dos gradientes para as duas áreas de bordas, pois a quantidade de indivíduos regenerantes presentes em cada gradiente não apresentou um padrão borda-centro, porém nos gradientes próximos da borda, onde a AD e a TL são mais acentuadas, encontramos um maior número de indivíduos (possivelmente espécies que toleram essas condições), mas que também não seguiram, necessariamente, uma distribuição borda-centro.

Respostas que não possuem um padrão borda-centro de indivíduos, podem ser encontrados em ambientes com influência do efeito de borda, já que indivíduos que tolerantes à sombra possuem menos chances de se desenvolver próximo às bordas, e indivíduos pioneiros e secundários podem se estabelecer tanto nas regiões de borda quanto no interior da floresta (Cayuela et al., 2009), aumentando ou diminuindo a quantidade das mudas em cada gradiente.



Porém, como nos propusemos a entender esses processos a nível de comunidade e não possuímos informações a respeito da dinâmica de mudas dessas áreas, ainda não podemos afirmar com precisão se esse é o principal fator que levou ao comportamento encontrado nos ambientes estudados, ou se o padrão encontrado está sendo direcionado pelos efeitos inerentes ao processo de amostragem aleatória.

Em síntese, observamos que as variações microclimáticas ocasionadas pelo efeito de borda são direcionadas tanto pelo tipo de matriz adjacente quanto pelo fator temporal, haja vista as idades das bordas estudadas (24 e 47 anos), pois ainda é possível identificar algumas alterações microclimáticas nos ambientes de borda ao longo do tempo.

## **5.2. A relação de eficiência no uso da luz com o efeito de borda**

Foi possível constatar através dos parâmetros da fluorescência uma maior alteração fotoquímica no gradiente de 10 m da área de BP, que por sua vez pode estar direcionando as diferenças estatísticas encontradas com a FM. Os valores de  $F_v/F_m$  mostraram variações entre 0,69-0,82 ao longo do gradiente de 10 m, sugerindo um nível de stress considerável em uma boa parte dos indivíduos, assim indicando uma maior sensibilidade dessas plantas quanto a alta incidência luminosa nesse gradiente mesmo após alguns anos de borda formada. Em contrapartida, de forma geral, as variações encontradas nos outros gradientes foram em média bem sutis, valores esses próximos a média encontrada na FM.

Esse desempenho mostrado na área de BP é possível ser compreendido por meio do desenvolvimento da vegetação secundária que ocorre com o passar do tempo nas regiões de borda, permitindo com que ocorra o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra e de plantas fisiologicamente aclimatadas a essas condições no sub-bosque da floresta (Laurance et al., 2002). No entanto, pelo fato de a matriz de pastagem favorecer uma maior alteração microclimática no interior do ambiente, os indivíduos localizados no gradiente mais próximo a essa matriz acabam por ficar mais expostos aos efeitos contínuos de irradiância e temperatura, portanto, refletindo em uma baixa eficiência de luz por parte dos indivíduos mais sensíveis a essas condições.

Já o comportamento evidenciado nos gradientes iniciais da BFR pode ser explicado de acordo com a plasticidade fenotípica das plantas, pois os indivíduos que colonizam regiões de borda apresentam uma maior capacidade de aclimação fisiológica em resposta as maiores condições de luminosidade, devido a sua intensa atividade fotossintética (Bazzaz & Pickett, 1980), uma vez que, o gradiente de 10 m não apresentou diferença com os outros gradientes, dessa forma, podemos presumir que os indivíduos

desse gradiente podem ser característicos da região de borda, portanto, apresentando aparato fotossintético capaz de produzir uma melhor eficiência no uso da luz, uma vez que, o processo sucessional desencadeado pelo efeito de borda nessa área é mais recente, com isso espécies pioneiras e/ou secundárias ainda se apresentam em uma maior proporção.

Por outro lado, observamos que no gradiente de 20 m da BFR, alguns dos indivíduos apresentaram uma menor eficiência fotoquímica (0,80/0,79), fazendo com que a média geral do gradiente apontasse diferenças dentro da área, com isso, é importante destacar que esse comportamento pode estar relacionado com o fato dessas plantas possivelmente pertencerem a grupos sucessionais mais sensíveis as altas taxas de irradiância, embora se observar também um declínio desses indivíduos em detrimento do aumento de espécies tolerantes à luz nos gradientes mais próximos da borda.

As variações nos índices de desempenho observados para a BP também seguiram um comportamento semelhante ao encontrado para o parâmetro de eficiência quântica máxima, a maioria dos indivíduos presentes em 10 m apresentaram variações de  $PI_{abs}$  e  $PI_{total}$  inferiores ao da FM, sendo que ao longo do gradientes esses valores indicaram uma melhor utilização da luz nos processos intermediários e finais de transferência de elétrons que serão utilizados para produção de ATP e NADPH em comparação com os indivíduos da região borda de 10 m.

Em contrapartida, no gradiente de 20 m alguns indivíduos apresentaram o menor desempenho fotoquímico e outros apresentaram uma eficiência próxima ao da FM, portanto, podemos dizer que por mais que haja um filtro ambiental capaz de favorecer a colonização de espécies aclimatadas as modificações microclimáticas nas áreas de borda, ainda assim os indivíduos mais tolerantes à sombra, que ocorrem nessas regiões com o passar do tempo, podem estar sujeitos ao estresse luminoso e microclimático constante mesmo após 20 anos, todavia, percebe-se uma pequena melhora nos indicadores de estresse luminoso a longo prazo, que acaba por favorecer o estabelecimento de espécies mais tolerantes à sombra no interior da floresta, podendo ser influenciada também pelo tipo de matriz adjacente.

O índice de desempenho total ( $PI_{total}$ ) é o parâmetro mais sensível da fluorescência, pois integra a eficiência total dos elétrons absorvidos utilizados na etapa fotoquímica (Strasser et al., 2010), dessa forma, os indivíduos mais próximos da borda estarão mais suscetíveis as condições estressantes de luz o que faz refletir no seu desempenho, como foi observado nas diferenças evidenciadas para o  $PI_{total}$  entre a área

de BP e as áreas de FM e BFR, que também foram direcionadas pelo gradiente de 10 m, pois ao longo dos demais gradientes foi possível observar um aumento nos valores médios de  $PI_{total}$ .

O desempenho fotoquímico é um parâmetro capaz de fornecer informações para a compreensão dos danos provocados pelo aumento da irradiância no aparato fotossintético (Gonçalves et al., 2007; Govindjee, 2011), como observado nos valores contrastantes do gradiente de 10 m da BP com o interior do seu ambiente e com a FM, porém as espécies que se desenvolvem no sub-bosque em condições comuns de floresta ombrófila densa na Amazônia Central, apresentam estruturas capazes de tornar mais eficientes os processos de interceptação e absorção de irradiância, assim conseguindo utilizar a energia de forma mais competente nas etapas iniciais da cadeia de transporte de elétrons (dos Santos et al., 2019).

Além disso, ao longo do gradiente borda-centro a luz em excesso deixa de ser um fator estressante e os indivíduos conseguem fazer o seu uso de forma mais eficiente, explicando assim o melhor desempenho fotoquímico dos indivíduos mais distantes da região de borda.

O padrão assimétrico evidenciado ao longo dos gradientes para a eficiência fotoquímica pode nos sugerir que os indivíduos presentes nos ambientes estudados estejam respondendo de forma mais pronunciada através das características inerentes ao comportamento de cada espécie do que ao próprio efeito de borda, uma vez que, como o efeito de borda estudado já possui um certo tempo de formação, as plantas que estão ali presentes já estejam estrategicamente adaptadas as essas condições de sub-bosque.

Alguns estudos ecológicos apontam que em diferentes níveis de intensidade luminosa as características funcionais foliares apresentam uma maior variação entre diferentes espécies do que dentro das espécies, ou seja, apesar de ocorrer interações entre as espécies em um mesmo habitat, cada espécie irá manifestar de forma distinta os seus próprios mecanismos de adaptação e aclimatação a determinado ambiente (Kitajima, 1996; Valadares & Niinemets, 2008; Fajardo & Siefert, 2016).

Com isso, mesmo que os indivíduos de um determinado local reflitam as mesmas relações de características foliares em uma escala global, eles poderão expressar diferentes especializações estratégicas e formas de desenvolvimento, assim torna-se importante também examinar as diferenças ocorrentes dentro dos gradientes que as plantas estão inseridas (Santiago & Wright, 2007), explicando assim o fato dos

regenerantes aqui estudados apresentassem diferentes respostas de eficiência fotoquímica.

Para compreender melhor esse padrão nos gradientes é válido também levar em consideração o grau de intensidade do efeito de borda, pois as áreas estudadas fazem parte de um continuum florestal, com isso o efeito avaliado provavelmente possui uma menor intensidade em relação ao efeito provocado pelo processo de fragmentação florestal, por exemplo. Mesmo que de certa forma os resultados obtidos com os parâmetros de desempenho fotoquímico não tenham apresentado diferenças intensas, é possível sugerir, através dos valores alcançados com a área de BP, que o efeito de borda pode ser um processo que afeta a eficiência de utilização da luz.

### **5.3. Emprego das estratégias CSR em um ambiente amazônico sob influência do efeito de borda.**

Ao observar o gráfico ternário global é possível constatar vários indivíduos desempenhando diferentes estratégias associadas com as próprias funcionalidades frente as limitações impostas pelo ambiente de sub-bosque, e essa ampla gama de estratégias evidenciadas pode está diretamente relacionada com a alta diversidade de espécies na Floresta Amazônica, uma vez que, a coexistência de distintas espécies dentro de um mesmo local pode determinar uma expressão de diferentes características funcionais que levam a uma maior heterogeneidade de estratégias dentro do ambiente (Tameirão et al., 2021), a depender dos fatores ambientais em que esse local está inserido.

Um estudo realizado a nível global, demonstrou que florestas tropicais úmidas manifestavam diferentes estratégias, mas eram altamente agrupadas em estratégias medianas orientadas por CS/CSR (Pierce et al, 2016). Tal agrupamento é condizente com as características encontradas para as áreas aqui estudadas, pois é possível observar no gráfico ternário um maior agrupamento no canto central esquerdo comum a essa estratégia, ao passo que, a grande maioria dos indivíduos apontaram para um maior domínio dessa estratégia ao longo dos gradientes de borda. Esses levantamentos contribuem para o emprego e validação do método em ambientes amazônicos, bem como as diferenças evidenciadas que, possivelmente, estão ligadas às mudanças nas dinâmicas ecológicas locais.

Áreas menos produtivas tendem a apresentar um maior conservadorismo no uso dos seus recursos, portanto, exibem um caráter estratégico mais tolerante ao estresse, que nesse caso se refere a menor incidência luminosa, desse modo, as florestas tropicais que estão em altas variações microclimáticas influenciam na disponibilidade de

recursos, marcando assim uma forte presença de indivíduos direcionados para essa estratégia, que são capazes de lidar com os filtros ambientais impostos por essas condições, principalmente os que estão no sub-bosque, onde a luz é o fator mais limitante para a produtividade ou crescimento (Chapin, 1993; Grime et al., 2012; Tameirão et al., 2021), explicando assim a maior relação da estratégia S na área de FM.

Alguns estudos destacam o papel das características ambientais atuando como filtros e, dessa forma, refletindo nas estratégias ecológicas determinadas pelas variáveis funcionais foliares (Negreiros et al. 2014; Negreiros et al. 2016). A abertura do dossel pode funcionar também como um filtro ambiental fazendo com que espécies de caráter competidor se favoreçam ao longo do processo sucessional em direção a um dossel de árvores fechadas (Pierce et al., 2016).

Esse comportamento corrobora com as estratégias encontradas dentro dos ambientes de borda, uma vez que ao longo dos gradientes, principalmente nos metros iniciais, foi possível evidenciar dominância de indivíduos de caráter mais competidor que conseguem lidar com uma maior intensidade de luz, porém é importante enfatizar que na área de BP foi constatado indivíduos com características ecológicas S ao longo dos gradientes mais internos, uma vez que, a manifestação dessa característica pode estar associada aos valores médios de abertura do dossel e transmitância de luz na área de borda de pastagem que foram menores e mais próximos ao valor médio da FM.

As variações provocadas pelo efeito borda podem estar resultando em uma alteração nas características funcionais dos indivíduos regenerantes em comparação com a FM, pois é possível observar que a composição da comunidade observada nos eixos tolerantes ao estresse acabou por se direcionar para o eixo de característica mais competidoras dentro dos ambientes de borda. Essas mudanças apresentadas na distribuição do gráfico ternário sugerem, portanto, que a comunidade de plantas aqui estudadas pode ser influenciada pelos fatores intrínsecos à borda, como por exemplo a variação microclimática e a maior incidência luminosa.

A estratégia C mais pronunciada nas comunidades de bordas analisadas está em linha com os resultados evidenciados por Christmann et al. (2021), que, ao analisar as estratégias CSR em ilhas de árvores expostas ao efeito de borda proveniente de uma margem de Campos de Altitude na Mata Atlântica brasileira, observaram uma maior competitividade em detrimento da estratégia tolerante ao estresse, com isso os autores afirmam que tal comportamento deve-se pela maior necessidade de espécies que

compartilham de um mesmo recurso (no caso a luz) exibirem características competitivas quando coocorrem em um determinado local, bem como por processos facilitadores impulsionados pelo próprio ambiente em resposta ao estresse ambiental assim exibindo características mais aquisitivas de recursos.

Embora tenha se observado indivíduos direcionados para uma mesma estratégia nos ambientes estudados, os parâmetros relacionados a fluorescência aparentam responder de forma independente das estratégias CSR, uma vez que, alguns dos indivíduos que convergiam para uma mesma estratégia, exibiram diferentes respostas para os parâmetros de eficiência no uso da luz.

Em vista disso, como não possuíamos informações a nível de espécie das plantas presentes nesse ambiente, e bem como os estudos que relacionam as estratégias CSR com os parâmetros fisiológicos mais complexos ainda são incipientes, não fica totalmente claro se existe algum mecanismo que relacione esses dois fatores além do conhecimento empírico. Portanto, este estudo fornece informações iniciais do funcionamento a nível de comunidade das estratégias ecológicas dentro do contexto amazônico, abrindo caminhos para novas perspectivas frente aos processos de distúrbios e estresses presentes nos ecossistemas amazônicos.

As estratégias ecológicas CSR podem nos fornecer informações referentes aos estágios sucessionais de um determinado ambiente, uma vez que, estratégias intermediárias podem indicar um grau de sucessão intermediário, que com o passar dos anos irá ocorrer um aumento na variabilidade de estratégias ecológicas dentro da floresta por conta da competição de árvores e sequentes estresses ambientais (Chai et al., 2016).

Assim sendo, os nossos resultados apontaram uma maior dominância das estratégias CS, CS/CSR, C/CSR e C/CR nas áreas de borda, indicando que esses ambientes passaram pelas modificações ocasionadas pelas adaptações estratégicas de perturbação, competição e estresse impostas no início do efeito de borda e com isso estão seguindo para um processo de sucessão mais avançado, como observado na área de BP, por exemplo, que apresentou ao longo dos gradientes indivíduos com características S, refletindo assim em um estágio de sucessão mais avançado em relação a BFR.

As áreas que são afetadas por algum fator de perturbação no seu ecossistema podem assumir uma diversidade de estratégias CSR dentro da comunidade de plantas, desencadeando o processo de sucessão ecológica, já que a própria área atua com um filtro ambiental capaz de promover a sucessão, desse modo, levando a uma mudança temporal de indivíduos de caráter competidor para indivíduos mais conservadores, com isso o

processo sucessional desencadeado pelo efeito de borda pode favorecer o estabelecimento tanto de estratégias mais competitivas quanto de tolerantes à sombra ao longo do gradiente borda-centro (Grime, 1977; Caccianiga et al., 2006).

Um ponto interessante a ser levantando é quanto ao ruderalismo pouco presenciado nos ambientes de borda e de floresta madura, uma vez que, indivíduos com essa característica tendem a ser observados no início do processo de sucessão florestal, sendo substituídos com o passar do tempo por indivíduos C até a dominância S (Grime et al., 2012).

Teoricamente, esse comportamento seria o esperado para as áreas que estão sob a influência do efeito de borda, entretanto, apesar de indivíduos com características ruderais estarem presentes em florestas tropicais, a perturbação para essas áreas não foi o suficiente para ocorrer a troca das categorias C:S para R, já que ecossistemas mais quentes, úmidos, com maior precipitação anual e potencial de evapotranspiração fazem com que as características C:S sejam mais pronunciadas (Peirce et al., 2016). Além disso por se tratar de bordas tardias as manifestações das características R talvez pudessem ser evidenciadas no início do processo sucessional desencadeado pelo efeito de borda.

É importante levar em consideração que a depender do nível de distúrbio, maior será o efeito de borda e mais pronunciadas serão as modificações evidenciadas no interior do ambiente florestal, logo, é possível que a depender da intensidade do efeito de borda essas trocas estratégicas possam ser mais evidentes mesmo após décadas de formação da borda, refletindo na estrutura e composição da comunidade de plantas.

## **6. Conclusão**

As modificações provocadas pelo efeito de borda tardia influenciam as variáveis microclimáticas mesmo após 47 anos, tornando-as mais evidentes a depender do tipo de matriz adjacente, desse modo, observando uma tendência de alteração dessas variáveis ao longo do sentido borda-centro, podendo ainda o efeito ser potencializado pela abertura do dossel.

Os indivíduos regenerantes que coabitam os ambientes aqui estudados apresentaram diferentes respostas ecofisiológicas no que se refere a eficiência no uso da luz, sendo que a maior incidência luminosa associado com a maior abertura do dossel evidenciado nos gradientes mais próximos da borda indicaram situações de estresse em uma parte dos indivíduos ali presentes mesmo após décadas de borda formada.

O efeito de borda influenciado pelas matrizes adjacentes direciona a comunidade para uma estratégia ecológica mais competitiva, enquanto na floresta madura é notável a dominância da estratégia tolerante ao estresse;

Por mais que com o tempo as consequências do efeito de borda tendem a se estabilizar ou sofrer uma redução, ainda é possível observar essas modificações nos ambientes influenciados pela borda, fazendo com que tanto a estrutura da comunidade quanto as repostas ecofisiológicas das plantas sejam influenciadas pelas modificações decorrentes do efeito a longo prazo.

## 7. Referências

- ADLER, Peter B., et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111.2: 740-745.
- ALLEN, Richard G. et al. Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *Fao*, Rome, v. 300, n. 9, p. D05109, 1998.
- ALMEIDA, Danilo RA et al. Persistent effects of fragmentation on tropical rainforest canopy structure after 20 yr of isolation. *Ecological Applications*, v. 29, n. 6, p. e01952, 2019.
- ARAGAO, Luiz EOC, et al. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews*, 2014, 89.4: 913-931.
- ARAÚJO, A. C. et al. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, v. 107, n. D20, p. LBA 58-1-LBA 58-20, 2002.
- ARNON, Daniel I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant physiology*, v. 24, n. 1, p. 1, 194.
- BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual review of ecology and systematics*, v. 11, n. 1, p. 287-310, 1980.
- BIERREGAARD, R. O., et al. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. *Lessons from Amazonia*. 2001.
- BJÖRKMAN, Olle; DEMMIG, Barbara. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, v. 170, n. 4, p. 489-504, 1987.



BUCCI, Sandra J. et al. Hydraulic differences along the water transport system of South American Nothofagus species: do leaves protect the stem functionality?. *Tree physiology*, v. 32, n. 7, p. 880-893, 2012.

BRINCK, Katharina et al. High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. *Nature Communications*, v. 8, n. 1, p. 1-6, 2017.

BROADBENT, Eben N., et al. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological conservation*, 2008, 141.7: 1745-1757.

BROTOSUDARMO, Tatas Hardo Panintingjati et al. Chloroplast pigments: structure, function, assembly and characterization. In: *Plant Growth and Regulation-Alterations to Sustain Unfavorable Conditions*. IntechOpen, 2018.

CACCIANIGA, Marco et al. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, v. 112, n. 1, p. 10-20, 2006.

CAYUELA, Luis et al. Tree responses to edge effects and canopy openness in a tropical montane forest fragment in southern Costa Rica. *Tropical Conservation Science*, v. 2, n. 4, p. 425-436, 2009.

CHAI, Yongfu et al. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession. *Oecologia*, v. 180, n. 3, p. 771-783, 2016.

CHAPIN III, F. Stuart; AUTUMN, Kellar; PUGNAIRE, Francisco. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, v. 142, p. S78-S92, 1993.

CHAZDON, Robin. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais*, v. 7, n. 3, p. 195-218, 2012.

CHRISTMANN, Tina et al. Functional assembly of tropical montane tree islands in the Atlantic Forest is shaped by stress tolerance, bamboo presence, and facilitation. *Ecology and evolution*, v. 11, n. 15, p. 10164-10177, 2021.

CRUZ, J.. Caracterização morfológica, fenológica e produtividade de *Oenocarpus bacaba* Martius (Palmae) em floresta de terra firme e pastagens na Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 145pp.,2001

CAMARGO, J.L.C. Alterações na dinâmica e demografia de árvores tropicais após fragmentação florestal na Amazônia Central. Tese de Doutorado Instituto Nacional de

Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 145pp.,2004

DAVIS, Kimberley T. et al. Microclimatic buffering in forests of the future: the role of local water balance. *Ecography*, v. 42, n. 1, p. 1-11, 2019.

DAVIES-COLLEY, Rob J.; PAYNE, G. W.; VAN ELSWIJK, Marcel. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, p. 111-121, 2000. DÍAZ, Sandra et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 2007.

D'ANGELO, Sammya A. et al. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, v. 20, n. 2, p. 243-246, 2004.

DIDHAM, Raphael K.; LAWTON, John H. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments 1. *Biotropica*, v. 31, n. 1, p. 17-30, 1999.

DIDHAM, Raphael K.; EWERS, Robert M. Edge Effects Disrupt Vertical Stratification of Microclimate in a Temperate Forest Canopy1. *Pacific Science*, v. 68, n. 4, p. 493-508, 2014.

DO NASCIMENTO, Marcio Irias et al. The effectiveness of Eucalyptus barrier in containing the edge effect on a subtropical forest fragment in the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Forestalis*, v. 38, n. 86, p. 191-203, 2010.

DOBSON, Andy P.; BRADSHAW, A. D.; BAKER, AJ áM. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science*, 1997, 277.5325: 515-522.

DONAGEMA, Guilherme Kangussú et al. Manual de métodos de análise de solo. Embrapa Solos-Documentos (INFOTECA-E), 2011.

DOS SANTOS, Victor Alexandre Hardt Ferreira et al. Fluorescence parameters among leaf photosynthesis-related traits are the best proxies for CO<sub>2</sub> assimilation in Central Amazon trees. *Brazilian Journal of Botany*, v. 42, n. 2, p. 239-247, 2019.

DOS SANTOS, Victor Alexandre Hardt Ferreira; FERREIRA, Marciel Jose. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management*, v. 460, p. 117900, 2020.

DUPUY, Juan Manuel; CHAZDON, Robin L. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in

tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*, v. 255, n. 11, p. 3716-3725, 2008.

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. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24.8: 755-767.

EWERS, Robert M.; BANKS-LEITE, Cristina. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. *PLOS one*, v. 8, n. 3, p. e58093, 2013.

FAJARDO, Alex; SIEFERT, Andrew. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia*, v. 180, n. 4, p. 951-959, 2016.

FEARNSIDE, Philip M. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates, and consequences. *Conservation biology*, v. 19, n. 3, p. 680-688, 2005.

FELDPAUSCH, Ted R., et al. Development of forest structure and leaf area in secondary forests regenerating on abandoned pastures in Central Amazonia. *Earth Interactions*, 2

FERREIRA, Leandro V.; LAURANCE, William F. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*, v. 11, n. 3, p. 797-801, 1997.005, 9.6: 1-22.

GEIST, Helmut J.; LAMBIN, Eric F. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *BioScience*, v. 52, n. 2, p. 143-150, 2002.

GRIME, J. Philip. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. *John Wiley & Sons*, 2006.

GRIME, J. Philip. The CSR model of primary plant strategies—origins, implications and tests. In: *Plant evolutionary biology*. Springer, Dordrecht, 1988. p. 371-393.

GRIME, Jo P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist*, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J. Philip; PIERCE, Simon. The evolutionary strategies that shape ecosystems. John Wiley & Sons, 2012.

GOVINDJEE, Stirbet A. et al. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *J Photoch Photobio B*, v. 104, p. 236-257, 2011.

HADDAD, Nick M., et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances*, 2015, 1.2: e1500052.

- HARPER, Karen A.; MACDONALD, S. Ellen. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 13, n. 4, p. 535-546, 2002.
- HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian journal of botany*, v. 57, n. 12, p. 1332-1334, 1979.
- HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. 1993.
- HETHERINGTON, Alistair M.; WOODWARD, F. Ian. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, v. 424, n. 6951, p. 901-908, 2003.
- HODGSON, J. G. et al. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, p. 282-294, 1999.
- HUNTER, M. O. et al. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*. 10: 8385-8399, 2013.
- INMET. Instituto Nacional de Meteorologia, 2019. BDMEP - Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r14bdmep/bdmep>. Acesso em: 1/10 2019.
- INPE. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Monitoramento da floresta amazônica por satélite, Projeto PRODES, 2019. Disponível em: <http://www.obt.inpe.br/prodes/prodes>. Acesso em: 02/10/2019.
- JONES, H. G. Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. Second Edition. *Cambridge University Press*, 1992. 85 p.
- KAPOS, Valerie. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of tropical ecology*, 1989, 5.2: 173-185.
- KITAJIMA, Kaoru. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: *Tropical forest plant ecophysiology*. Springer, Boston, MA, 1996. p. 559-596.
- KRAUS, Jane Elizabeth; ARDUIN, Marcos. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. 1997.
- KUNERT, Norbert et al. Higher tree transpiration due to road-associated edge effects in a tropical moist lowland forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 213, p. 183-192, 2015.
- LAURANCE, William F., et al. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 1998, 79.6: 2032-2040.
- LAURANCE, William F., et al. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation biology*, 1998, 12.2: 460-464.

- LAURANCE, William F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.
- LAURANCE, William F. et al. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, v. 87, n. 2, p. 469-482, 2006.
- LAURANCE, William F. et al. An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biological Reviews*, v. 93, n. 1, p. 223-247, 2018.
- MALAVOLTA, E. Os elementos minerais. In: ELEMENTOS DE NUTRIÇÃO MINERAL DE PLANTAS. Ed.: *Agronômica Ceres*. São Paulo, 1980.
- MESQUITA, Rita CG; DELAMÔNICA, Patricia; LAURANCE, William F. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, v. 91, n. 2-3, p. 129-134, 1999.
- MEZA-ELIZALDE, María C.; ARMENTERAS-PASCUAL, Dolores. Edge influence on the microclimate and vegetation of fragments of a north Amazonian forest. *Forest Ecology and Management*, v. 498, p. 119546, 2021.
- MIYAZAWA, M.; PAVAN, M.A.; MURAOKA, T., CARMO, C.A.F.S.; MELLO, W.J.. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F.C. (Eds.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília, Brasil, p. 172-223. 1999.
- MURCIA, Carolina. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 1995, 10.2: 58-62.
- MURPHY, JAMES; RILEY, John P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chimica acta*, v. 27, p. 31-36, 1962.
- MUSCOLO, Adele et al. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, v. 25, n. 4, p. 725-736, 2014.
- NASCIMENTO, Henrique EM; LAURANCE, William F. Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. *Acta Amazonica*, v. 36, p. 183-192, 2006.
- NEGREIROS, Daniel et al. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant ecology*, v. 215, n. 4, p. 379-388, 2014.
- NEGREIROS, D. et al. Growth–survival trade-off in shrub saplings from Neotropical mountain grasslands. *South African Journal of Botany*, v. 106, p. 17-22, 2016.
- NICOTRA, Adrienne B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.

PEREZ-HARGUINDEGUY, Natalia et al. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, v. 64, n. 8, p. 715-716, 2016.

DODONOV, Pavel; HARPER, Karen A.; SILVA-MATOS, Dalva M. The role of edge contrast and forest structure in edge influence: vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant ecology*, v. 214, n. 11, p. 1345-1359, 2013.

PIERCE, Simon et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional ecology*, v. 31, n. 2, p. 444-457, 2017.

PIGLIUCCI, Massimo et al. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. *JHU Press*, 2001.

POHLMAN, Catherine L.; TURTON, Stephen M.; GOOSEM, Miriam. Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, v. 39, n. 1, p. 62-71, 2007.

POORTER, Lourens; BONGERS, Frans. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

QIE, Lan et al. Drought cuts back regeneration in logged tropical forests. *Environmental Research Letters*, v. 14, n. 4, p. 045012, 2019.

RAMÍREZ-VALIENTE, J. A., et al. Understanding the importance of intrapopulation functional variability and phenotypic plasticity in *Quercus suber*. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11.3: 35.

REICH, Peter B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

RIES, Leslie et al. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, v. 35, p. 491-522, 2004.

SANTIAGO, Louis S.; WRIGHT, S. Joseph. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, v. 21, n. 1, p. 19-27, 2007.

SERRÃO, E.A.; HOMMA, A.K.O. Agricultura in the Amazon: the question of sustainability. 1991.

SINCLAIR, Thomas R. et al. Limited-transpiration response to high vapor pressure deficit in crop species. *Plant Science*, v. 260, p. 109-118, 2017.

STRASSER, Reto J. et al. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, v. 1797, n. 6-7, p. 1313-1326, 2010.

- TAMEIRÃO, Lucas BS et al. Role of environmental filtering and functional traits for species coexistence in a harsh tropical montane ecosystem. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 133, n. 2, p. 546-560, 2021.
- TOMIMATSU, Hiroshi; OHARA, Masashi. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation*, v. 117, n. 5, p. 509-519, 2004.
- SOMBROEK, Wim. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, v. 30, n. 7, p. 388-396, 2001.
- SOUZA JR, Carlos M., et al. Ten-year Landsat classification of deforestation and forest degradation in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing*, 2013, 5.11: 5493-5513.
- VALLADARES, Fernando; NIINEMETS, Ülo. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 39, p. 237-257, 2008.
- VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- WILLIAMS-LINERA, Guadalupe. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *The Journal of Ecology*, p. 356-373, 1990.