



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS

João Artur Moisés Gonzaga

**O Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira para estimar a tolerância à sombra
de plantas na restauração agroflorestal**

Florianópolis
2023

João Artur Moisés Gonzaga

**O Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira para estimar a tolerância à
sombra de plantas na restauração agroflorestal**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do título de Mestre em Ciências

Orientador: Prof. Dr. Ilyas Siddique

Florianópolis

2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Gonzaga, João Artur Moisés

O Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira para
estimar a tolerância à sombra de plantas na restauração
agroflorestal / João Artur Moisés Gonzaga ; orientador,
Ilyas Siddique, 2023.

76 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós
Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Florianópolis,
2023.

Inclui referências.

1. Recursos Genéticos Vegetais. 2. Recursos Genéticos
Vegetais. 3. Sistemas Agroflorestais . 4. Tolerância à
sombra. I. Siddique, Ilyas . II. Universidade Federal de
Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Recursos
Genéticos Vegetais. III. Título.

João Artur Moisés Gonzaga

**O Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira para estimar a tolerância à
sombra de plantas na restauração agroflorestal**

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado por banca
examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof.(a) Alexandre Siminski, Dr.(a)
PPGEAN & DABF/CCR/UFSC

Prof.(a) Ana Catarina Conte Jakovac, Dr.(a)
RGV & FIT/CCA/UFSC

Certificamos que esta é a **versão original e final** do trabalho de conclusão que
foi julgado adequado para obtenção do título de mestre em Ciências.

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Prof. Ilyas Siddique, Dr.
Orientador

Florianópolis, 2023.

Este trabalho é dedicado a todo bom plantador. Principalmente aos meus Pais, Heriberto e Claudia, que tão bem souberam cultivar o amor pela Natureza em meu coração.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Ilyas Siddique, pelo apoio de sempre e toda orientação prestada na condução da presente pesquisa. Os auxílios e muitos aprendizados oferecidos por ele em todos estes anos foram essenciais para a conclusão do trabalho.

Agradeço ao Eder Favretto, por todo o suporte e parceria oferecidos para que fosse possível a realização da pesquisa: disponibilidade de sua propriedade para a implantação do Sistema Agroflorestal, os materiais para as produções de mudas e condução experimental, auxílio nas coletas de dados, por todos os dias em que fui muito bem recebido em sua residência e pela grande experiência e conhecimentos compartilhados. Foram momentos de muito aprendizado. Agradeço todo o apoio de seus familiares, sua companheira Deise e seus filhos Arthur e Vitor, que estiveram sempre presentes auxiliando durante toda implantação experimental e nas longas coletas de dados. Foram dias de muito trabalho.

Agradeço a todos os integrantes do Laboratório de Ecologia Aplicada (LEAp) da UFSC por todas reuniões e discussões que me auxiliaram na construção e estruturação da pesquisa. Em especial aos colegas Djalma Roecker Júnior, Larissa Augusto, Rinaldo Oriano Júnior e Diogo Feistauer pelo auxílio na implantação, manejos, coleta de dados, discussões e pela amizade construída. Sou muito grato a minha amiga Dra. Roberta Moriconi pelo suporte e auxílio que possibilitou meu avanço no uso e análises do Software R. À professora Rosete Pescador, por todo o incentivo desde os tempos de graduação, servindo como uma “madrinha” na minha caminhada acadêmica. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado, possibilitando assim a minha permanência no programa.

Sou grato a minha família que possibilitou que eu chegasse até aqui. Aos meus Pais, Heriberto Gonzaga e Cláudia Moisés, pelo suporte, amor e carinho. Seus valores e exemplos fortalecem meu querer em continuar me aperfeiçoando na escolha profissional de vida que fiz. A minha eterna companheira, Jasmim Kuntty, por sua sempre doce presença. Seu ombro amigo e apoio psicológico foram importantíssimos para que eu pudesse vencer esta etapa importante de minha vida. Sou grato a UDV e ao Divino Mestre por todo o alicerce Espiritual. Seus ensinamentos me conduzem a Verdadeira Ciência e me deram firmeza durante os períodos de peleja enfrentados até a conclusão do Mestrado.

Ter calma e uma alma forte, limpa e sincera, assim tudo sairá bem. Não se sentir só nem débil, porque detrás de cada pessoa há exércitos poderosos que não podemos conceber nem sequer sonhar. Quando se eleva o pensamento, não há mal que possa alcançar. O único inimigo que se deve temer é a nós mesmos (PARACELSO).

RESUMO

Agrofloresta é um sistema de manejo versátil e diversificado que integra a produção de alimentos e outros bens com a restauração ecológica nas mesmas unidades de manejo de terra. A combinação de espécies vegetais compatíveis com base em seus ciclos de vida produtivos (longevidade potencial) e tolerância à sombra (inverso da exigência relativa de luz) oferece oportunidades para acumulação eficiente de biomassa e alta produtividade econômica. No entanto, esses dois atributos podem estar positivamente correlacionados, enquanto dados sobre ambos são escassos. A previsão é ainda mais complicada devido aos mecanismos de compensação ecofisiológica dentro de uma planta, mudanças estruturais durante o desenvolvimento da planta e variação intraespecífica entre genótipos. Isso pode explicar algumas das categorias divergentes de exigência de luz atribuídas a uma única espécie por praticantes de agrofloresta, como estrato emergente, alto, médio ou baixo. O objetivo desta pesquisa foi estimar a exigência relativa de luz a partir do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)*, com base nas respostas de crescimento de espécies com diferentes longevidades potenciais ao sombreamento de intercultivos de alta densidade em agrofloresta de restauração. Para isso, até 3 espécies de diferentes grupos funcionais de longevidades potenciais contrastantes foram intercaladas no mesmo berço de plantio (núcleo), forçando-as a competir precocemente. Isso gerou um gradiente experimental de sombreamento através de dezenas de núcleos com diferentes composições de grupos funcionais em um experimento de campo no sul do Brasil subtropical úmido. Os grupos funcionais foram categorizados como: 10 espécies do grupo *semiperenes* (ervas e arbustos com uma longevidade produtiva potencial de até 3 anos), 10 espécies do grupo *pioneiro* (espécies arbóreas com uma longevidade produtiva potencial de até 20 anos) e 10 espécies do grupo *longa vida* (espécies arbóreas com uma longevidade produtiva potencial maior que 20 anos). Assim, a tolerância à sombra de 30 espécies vegetais úteis para agrofloresta e restauração ecológica foi estimada calculando-se o Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI), com base em medições de crescimento do caule ao longo de um gradiente de luz ao qual cada espécie foi exposta durante os primeiros 7 meses de crescimento no campo. Nas condições experimentais, foi possível estimar a tolerância à sombra de 18 das 30 espécies avaliadas usando a metodologia do PCLPI juvenil. Os grupos funcionais, pautados pela longevidade potencial produtiva da planta, não se demonstraram bons preditores de tolerância à sombra. Por exemplo, não foi possível estimar o PCLPI da maioria das espécies de *longa vida*, possivelmente em parte pela fase inicial de desenvolvimento como plântulas. Os valores de PCLPI das espécies dos grupos *semiperene* e *pioneira* não diferiram significativamente entre si, sendo estas espécies demandantes de luz para seu crescimento inicial. Pesquisas futuras devem testar se características foliares funcionais de fácil medição, como área foliar específica, preveem melhor o PCLPI. Além disso, recomenda-se que as medições sejam conduzidas idealmente por ao menos 1 ano.

Palavras-chave: Demanda relativa de luz. Características de manejo de plantas. Nucleação aplicada. Restauração produtiva. Sucessão agroflorestal.

Gonzaga, João Artur M. (2022) **The Whole Plant Light Compensation Point to estimate plant shade tolerance in agroforest restoration.** Master's thesis. Postgraduate Program in Plant Genetic Resources (PPG-RGV), *Federal University of Santa Catarina (UFSC)* [Fulltext in Portuguese]. Florianópolis, SC, Brazil.

ABSTRACT

Agroforestry is a versatile, diversified management system that integrates the production of food and other goods with ecological restoration on the same land management units. The combination of compatible plant species based on their widely varying productive life cycle (potential longevity) and shade tolerance (inverse of relative light requirement) offers opportunities for efficient biomass accrual and high economic productivity. However, these two traits may be positively correlated, while data on both are scant. Prediction is further complicated by ecophysiological compensation mechanisms within a plant, structural changes during plant development and intraspecific variation among genotypes. This may explain some of the divergent categories of light requirement attributed to a single species by agroforest practitioners, such as emergent, high, medium or low strata. The objective of this research was to estimate the relative light requirement from the *Whole Plant Light Compensation Point (WPLCP)*, based on growth responses of species with different potential longevity to shading from high-density intercrops in agroforest restoration. For this purpose, up to 3 species of different functional groups of contrasting potential longevity were intercropped in the same planting hole (nucleus), forcing them to compete early. This generated an experimental gradient of shading across dozens nuclei of different functional group compositions in a field experiment in humid subtropical Southern Brazil. The functional groups were categorized as: 10 species from the *semi-perennial* group (herbs and shrubs with a potential productive longevity of up to 3 years), 10 species from the *pioneer* group (tree species with a potential productive longevity of up to 20 years), and 10 species from the *long-lived* group (tree species with a potential productive longevity longer than 20 years). Thus, the shade tolerance of 30 plant species useful for agroforestry and ecological restoration was estimated by calculating the Whole Plant Light Compensation Point (WPLCP), based on stem growth measurements along a light gradient each species was exposed to during the first 7 months of growth in the field. Under the experimental conditions it was possible to estimate the shade tolerance of 18 out of the 30 assessed species using the juvenile WPLCP methodology. The functional groups, guided by the potential productive longevity of the plant, did not prove to be good predictors of shade tolerance. For instance, it was not possible to estimate the WPLCP of most *long-lived* species, possibly partly due to the early phase of their seedling development. The WPLCP values of the species from the *semi-perennial* and *pioneer* groups did not differ significantly from each other, as these species demand light for their initial growth. Future research should test whether easy-to-measure leaf functional traits such as specific leaf area better predict WPLCP. Furthermore, it is recommended that measurements are ideally conducted for at least 1 year.

Keywords: Relative light demand. Plant management traits. Applied nucleation. Productive restoration. Successional agroforestry.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Exemplo de cálculo do Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI).....	21
Figura 2 – Foto aérea da localização da área experimental na fazenda Alto da Serra, Rio do Sul, Santa Catarina	31
Figura 3 – Foto aérea do momento da escavação dos núcleos de plantio agroflorestal (unidades amostrais)	31
Figura 4 – Distribuição dos tratamentos (composições funcionais) em Blocos Completos Casualizados	33
Figura 5 – Ilustração dos 5 tratamentos experimentais - núcleos agroflorestais: tri cultivo e seus desdobramentos	33
Figura 6 – Exemplos de duas unidades experimentais de cultivos mistos	34
Figura 7 – Imagens do momento inicial do plantio das mudas (imagem superior) e o momento posterior com o desenvolvimento pleno da espécie <i>Crotalaria ochroleuca</i> (imagem inferior)	35
Figura 8 – Gráfico hipotético da resposta da taxa de crescimento relativo (TCR) ao aumento do fluxo médio diário de fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de duas espécies após a entrada de mais luz no sistema devido ao manejo experimental.....	36
Figura 9 - Gráfico ilustrando o modelo teórico de desenvolvimento esperado das espécies de cada grupo funcional e os momentos de roçada e coleta de dados com o passar do tempo.....	37
Figura 10 – Coleta de dados do Diâmetro da Altura da Base com um paquímetro e de Altura das plantas com uma trena métrica	38
Figura 11 – Captura de imagens pela câmera olho de peixe (fish-eye lens) 180°	39
Figura 12 – Exemplo de análises de imagens no software <i>Gap Light Analyzer (GLA)</i> Version 2.0 para o cálculo da Densidade do Fluxo Médio Diário de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente sobre cada planta	40
Figura 13 – Calculando a Estrutura de Dossel e a Densidade de Fluxo de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) acima de cada planta pelo GLA	41
Figura 14 – Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies dos três grupos funcionais avaliados	45
Figura 15 – Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento dos 650 indivíduos das 30 espécies de plantas avaliadas, levando-se em consideração a interação do fator estação do ano (verão e outono).....	46

- Figura 16** – Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies dos 3 grupos funcionais com a interação do fator estação do ano (verão e outono).....47
- Figura 17** – Separação das médias do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira* (PCLPI) das espécies por grupo funcional através de modelos lineares..... 50
- Figura 18** – Separação das médias do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira* (PCLPI) das espécies por período de desenvolvimento através de modelos lineares..... 51
- Figura 19** – Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento (verão e outono) das 10 espécies do grupo semiperene..... 52
- Figura 20** – Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) considerando o fator de interação estação do ano (verão e outono) de 4 espécies do grupo semiperene..... 53
- Figura 21** – Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento de 5 espécies do grupo pioneiras..... 55
- Figura 22** – Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) considerando o fator de interação estação do ano (verão e outono) de 3 espécies do grupo pioneira..... 57
- Figura 23** - Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento da espécie *Campomanesia reitziana* do grupo longa-vida..... 58
- Figura 24** – Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies *Euterpe edulis* e *Ocotea odorífera* com a interação do fator estação do ano (verão e outono)..... 58
- Figura 25** – Gráfico de dispersão da relação entre o ponto de compensação de luz da planta inteira e a taxa de crescimento relativo do volume projetado do caule em dois períodos de desenvolvimento das espécies: período todo (verão e outono) e verão (somente estação do verão)..... 60
- Figura 26** – Imagem ilustrativa do movimento aparente do sol ao redor da Terra e a mudança de sua angulação nos solstícios e equinócios durante o decorrer do ano..... 67
- Figura 27** – Imagem que ilustra um exemplo da mudança da necessidade luminosa durante o desenvolvimento ontogenético de uma espécie de “meia sombra” - *Euterpe edulis*..... 72

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies vegetais distribuídas em 10 composições de tri cultivos e por grupo funcional de longevidade.....	Erro! Indicador não definido.
Tabela 2 – Dados fornecidos ao software GLA sobre as condições de clima e topografia do local do experimento para o cálculo da Densidade de Fluxo Médio Diário de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente sobre cada planta	42
Tabela 3 – Modelos de regressão linear para realização dos testes de hipóteses	44
Tabela 4 - Valores do Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI) de 18 espécies úteis em núcleos experimentais de restauração agroflorestal em campo em Rio do Sul, SC.....	49

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

APP Área de Preservação Permanente

DAB Diâmetro da Altura da Base

GLA Gap Light Analyzer

PCLPI Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira

RL Reserva Legal

RGR Relative Growth Rate

SAFs Sistemas Agroflorestais

TCR Taxa de Crescimento Relativo

WPLCP Whole Plant Light Compensation Point

Sumário

1. INTRODUÇÃO.....	16
2. REVISÃO DE LITERATURA	19
2.1. Tolerância à sombra.....	19
2.2. Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira	20
2.3. Diversidade Funcional	22
2.4. Qualidade da luz.....	24
2.5. Restauração Ecológica	25
2.6. Sistemas Agroflorestais.....	26
3. HIPÓTESES	29
4. OBJETIVO GERAL.....	29
4.1. Objetivos específicos	29
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	30
5.1. Caracterização das unidades experimentais.....	32
5.2. Calculando o Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira	35
5.3. Manejos e coleta de dados	36
5.4. Medindo o crescimento das espécies.....	37
5.5. Relacionando o crescimento à disponibilidade de luz.....	39
5.6. Análises Estatísticas	42
6. RESULTADOS.....	45
6.1. Modelo de avaliação dos grupos Funcionais.....	45
6.2. Modelo de avaliação das espécies.....	48
6.3. Valores do PCLPI por grupo funcional	49
6.4. Valores do PCLPI por período de crescimento	51
6.5. Espécies do grupo <i>semiperene</i>	51
6.6. Espécies do grupo <i>pioneira</i>	55
6.7. Espécies do grupo <i>longa-vida</i>	58
6.8. PCLPI em função da taxa de crescimento relativo	60
7. DISCUSSÕES.....	61
8. CONCLUSÕES	73
9. REFERÊNCIAS	74

1. INTRODUÇÃO

A luz, além de servir como fonte de energia durante a fotossíntese, desempenha um papel importante no crescimento e desenvolvimento das plantas (YADAV et al., 2020). Sua influência neste processo desencadeia múltiplas respostas, entre elas a de germinação, alongamento do caule, fototropismo, movimento de estômatos e cloroplasto, evasão de sombra, ritmos circadianos e tempo de floração (DENG; QUAIL, 1999), desempenhando uma função fundamental nas etapas de morfogênese, biossíntese de componentes celulares e expressão genética ao longo do ciclo de vida da planta (ARENA et al., 2016).

Essa influência da luminosidade no crescimento de uma planta é evidenciada pelas relações de diâmetro e altura (WONN; O'HARA, 2001). Além de afetar o crescimento absoluto, a disponibilidade de luz também afeta padrões de alocação dentro das plantas (AMMER; HOFMANN, 2008; ANNIGHÖFER et al., 2017), de modo que espécies de árvores se desenvolvem de forma diferente sob diferentes níveis de luz (ANNIGHÖFER et al., 2017) e, sob limitação de luz, os índices de crescimento mudam (LÜPKE, 2004). Essa capacidade de alterar seu desenvolvimento em resposta às condições ambientais dinâmicas é conhecida como plasticidade do desenvolvimento e é de grande importância para o sucesso reprodutivo e a evolução das plantas (YADAV et al., 2020).

Nos sistemas agroflorestais, as sombras das árvores afetam fortemente a fisiologia da cultura cultivada; no entanto, um paradigma importante é que a redução da radiação fotossintética absorvida é, em certa medida, compensada pelo aumento da eficiência do uso da luz, reduzindo assim a diferença na produtividade primária líquida entre plantas sombreadas e não sombreadas (CHARBONNIER et al., 2017). Devido à grande heterogeneidade espacial nos sistemas agroflorestais e à falta de ferramentas adequadas, os efeitos combinados dessas variáveis raramente têm sido analisados, embora possam ajudar a entender os processos fisiológicos subjacentes à dinâmica do rendimento (CHARBONNIER et al., 2017).

Os sistemas agroflorestais (SAFs) representam uma alternativa ambiental sustentável que pode vincular a produção de alimentos saudáveis à conservação da natureza (FROUFE et al, 2020). As condições locais na agrofloresta são em grande parte determinadas pela intensidade do manejo (KOELEMEIJER et al., 2021). Especialmente as espécies sucessórias tardias são em grande parte desfavorecidas pela cobertura

reduzida do dossel, enquanto a regeneração de espécies pioneiras, que podem prosperar com perturbação e luz, é facilitada (KOELEMEIJER et al., 2021). Como as copas de plantas dos diversos estratos ocupados por essas espécies dentro dos SAFs são heterogêneas e complexas por natureza, há a necessidade de entender melhor os processos que regem a concorrência/facilitação de recursos para equilibrar a produção agrícola com benefícios ecológicos (CANNELL et al., 1996, SANCHEZ, 1995).

De alta relevância é a quantificação dos efeitos da sombra das árvores na *densidade de fluxo de fótons fotossintético absorvido* pela cultura abaixo do dossel, um dirigente chave da produtividade primária líquida do agroecossistema (GOWER; KUCHARIK; NORMAN, 1999; MONTEITH, 1972). A diminuição da *densidade de fluxo de fótons fotossintético absorvida* devido ao aumento do nível de sombra pode resultar em menor assimilação de carbono pela cultura (CHARBONNIER et al., 2013). Deste modo, modelos baseados em processos podem fornecer insights mais quantitativos e espacialmente resolvidos de como a densidade de sombra de árvores nos SAFs afeta a densidade de fluxo de fótons e a produtividade primária líquida (CHARBONNIER et al., 2013), um determinante fundamental do rendimento agrônômico (CHARBONNIER et al., 2017).

Entender a natureza da tolerância à sombra e sua base funcional é fundamental para entender o crescimento das plantas e melhorar o manejo, a restauração e a conservação das florestas tropicais, que abordam as ameaças combinadas de aquecimento global e perda de habitat (AVALOS, 2019). Contudo, a disponibilidade de luz por si só não pode prever o crescimento futuro porque a alta plasticidade de uma espécie permite que ela cresça em uma ampla gama de microambientes (OLGUIN et al., 2020). Portanto, uma característica morfológica que reflita a aclimação da planta ao meio ambiente é melhor para prever o seu crescimento (OLGUIN et al., 2020).

Em estudos anteriores, a tolerância à sombra de plantas lenhosas foi classificada resumindo subjetivamente as opiniões sobre a tolerância à sombra de espécies de silvicultores experientes, sendo que essa prática dependia de observações qualitativas de pesquisadores e, portanto, era inconsistente e difícil de categorizar as plantas em categorias únicas (FENG et al., 2018). Outra maneira muito utilizada para se buscar compreender a tolerância à sombra foi através do estudo de traços fisiológicos a nível de folha (AMEZTEGUI et al., 2017; FALSTER; DUURSMA; FITZJOHN, 2018; NIINEMETS, 2010; NTAWUHIGANAYO et al., 2020; VALLADARES et al., 2016;

VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Porém, as análises da variação dos traços fisiológicos das folhas, que determinam o equilíbrio do carbono da folha em baixa radiação, têm se mostrado pouco preditivas para este aspecto, sendo que estudos sugerem que a grande variação interespecífica na tolerância à sombra entre as árvores é controlada principalmente pela estratégia de alocação de biomassa de plantas inteiras (NTAWUHIGANAYO et al., 2020).

Uma medida simples e robusta que foi proposta para estimar a tolerância à sombra das espécies é o *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)* - do inglês *whole-plant light compensation point* -, interpolado a partir de medições de crescimento do caule em uma ampla gama de ambientes de luz (LUSK; JORGENSEN, 2013). O *PCLPI* utiliza de medidas de crescimento obtidas para estimar pontos de compensação de crescimento em luz para cada espécie (BALTZER; THOMAS, 2007b). Até o presente momento a maioria os trabalhos publicados relacionadas a essa medida foram desenvolvidos em ambientes florestais naturais e bem estabelecidos (BALTZER; THOMAS, 2007a, 2007b; LUSK; JORGENSEN, 2013; SENDALL; LUSK; REICH, 2016), carecendo ainda de pesquisas que apliquem o uso do *PCLPI* a plantios planejados, como no campo da restauração ecológica e de sistemas agroflorestais. Na presente pesquisa, buscou-se estimar a tolerância à sombra de plantas em consórcios agroflorestais através do *PCLPI* e durante sua fase juvenil, período mais vulnerável do ciclo de vida de uma árvore (ESCUADERO et al., 2017).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Tolerância à sombra

A tolerância à sombra, definida como a capacidade de sobreviver e crescer sob pouca luz, varia significativamente entre as espécies de árvores. No entanto, o papel das respostas de crescimento em baixa luminosidade na determinação da tolerância à sombra não é claro (BALTZER; THOMAS, 2007b). A capacidade de responder a mudanças na disponibilidade de recursos, como a diferenças na intensidade luminosa, é chamada de plasticidade fenotípica (OLGUIN et al, 2020). A tolerância à sombra é um fenômeno complexo, estando determinada por múltiplos caracteres funcionais que mudam ontogenicamente no espaço e no tempo, e envolve uma plasticidade considerável (AVALOS, 2019). Espera-se que, quando as plantas estão crescendo em ambientes diferentes, a plasticidade em certas características relacionadas à aquisição de recursos (ou seja, mudanças que aumentam a absorção de água, luz e nutrientes) pode ajudar a manter a estabilidade (robustez) em outras características que indicam o estado fisiológico da planta (ou seja, acúmulo de massa seca total, fotossíntese) (OLGUIN et al, 2020).

Sombra, no sentido ecológico, não é meramente uma falta de luz, mas um fenômeno multifacetado que cria novos e complexos ambientes para a dinâmica da comunidade e do ecossistema (VALLADARES et al., 2016). A tolerância à sombra, portanto, afeta a capacidade das plantas de lidar com outros fatores de estresse e moldar suas interações com os organismos circundantes (VALLADARES et al., 2016). Todas as plantas expostas à sombra otimizam a fotossíntese para se adaptar à diminuição da qualidade e quantidade de luz (GOMMERS et al., 2013). Quando sombreada, a maioria das espécies em habitats abertos expressa a síndrome de evitar a sombra, uma resposta do crescimento para escapar da sombra (GOMMERS et al., 2013).

Embora a tolerância à sombra seja frequentemente assumida como uma característica fixa das espécies, trabalhos recentes relataram mudanças relacionadas ao tamanho nas necessidades de luz relativas e absolutas nas taxas de árvores lenhosas (FALSTER; DUURSMA; FITZJOHN, 2018). As espécies que atingem tamanhos grandes podem atingir taxas de crescimento mais rápidas simplesmente porque interceptam mais luz por causa de seus caules mais altos e copas maiores. Em contraste,

o crescimento máximo foi negativamente relacionado à altura máxima da árvore (HÉRAULT et al, 2011). Esse resultado contraintuitivo pode ser explicado por que, para um dado Diâmetro da Altura do Peito, as espécies que atingem grandes alturas investem em crescimento vertical rápido ao invés de incremento de diâmetro (HÉRAULT et al, 2011).

As diferenças na tolerância à sombra no início da ontogenia das árvores são consideradas especialmente importantes como um determinante da dinâmica de regeneração de florestas tropicais (BALTZER; THOMAS, 2007b). As classificações tradicionais de tolerância à sombra das árvores fazem pouca referência ao tamanho individual. No entanto, maiores cargas respiratórias com o aumento do tamanho da muda implicam que indivíduos maiores serão menos capazes de tolerar à sombra do que indivíduos menores da mesma espécie e que pode haver mudanças entre as espécies na tolerância à sombra com o tamanho (KNEESHAW et al, 2006). Os processos sucessionais associados à tolerância à sombra podem, portanto, ser mais importantes no estágio de muda e diminuir com a ontogenia (KNEESHAW et al, 2006).

A tolerância à sombra é, desta maneira, um traço funcional contínuo e multivariado que reflete o equilíbrio dos recursos de investimento em condições limitadas de luz versus crescer mais rápido em condições de luz intensa (AVALOS, 2019). A natureza das diferenças entre as espécies ao longo do gradiente de resposta à luz, a base mecanicista para tais diferenças e o impacto de outros recursos nos padrões de resposta à luz são, portanto, questões críticas tanto do ponto de vista ecológico quanto de gestão (BALTZER; THOMAS, 2007b).

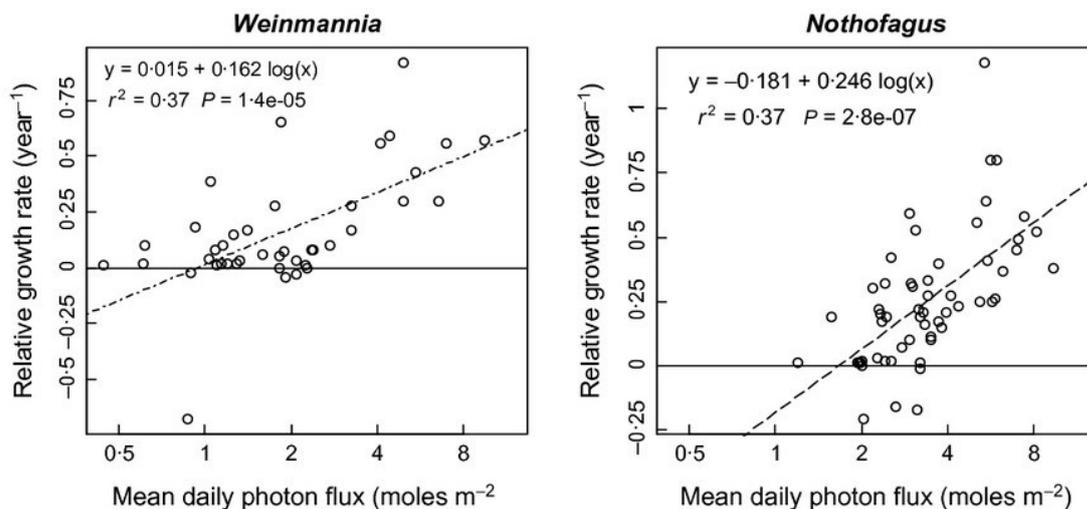
2.2. Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira

Uma medida alternativa de se mensurar tolerância à sombra é utilizar dados demográficos (FENG et al., 2018). A demografia das espécies, especialmente o crescimento e a mortalidade, é comumente usada para inferir a tolerância das espécies à sombra (Baltzer & Thomas, 2007a, 2007b; Lusk & Jorgensen, 2013). Além da taxa de mortalidade, a taxa de crescimento relativo (TCR) também é usada para medir a tolerância à sombra (FENG et al., 2018).

Proposto inicialmente por Givnish (1988), o *ponto de compensação de luz da planta inteira* seria o nível de luz no qual não há ganho líquido de carbono no nível da planta inteira. Porém, esta abordagem ignorou originalmente os custos de carbono resultantes da troca de folhas e raízes finas, sendo formulada posteriormente pelo princípio geral de que espécies consideradas como exigentes em luz requerem mais luz para atingir um crescimento positivo do que aqueles considerados tolerantes à sombra (LUSK; JORGENSEN, 2013).

Esta medida do *ponto de compensação de luz da planta inteira* pode integrar uma série de características das plantas, como taxas de mortalidade e taxa de crescimento relativo, bem como processos ecológicos (BALTZER; THOMAS, 2007b). Prevê-se que uma planta que ocorre abaixo do *ponto de compensação de luz da planta inteira*, avaliado como o intercepto x da relação entre a TCR e a luz incidente integrada ao longo de um intervalo de tempo, é incapaz de sobreviver a longo prazo, embora a mortalidade possa ser atrasada se os padrões de utilização ou armazenamento de carboidratos forem conservadores (BALTZER; THOMAS, 2007b).

Figura 1 Exemplo de cálculo do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)*. Relação da taxa de crescimento relativo do caule de duas espécies de árvores juvenis de floresta tropical de clima frio-temperado com o fluxo médio diário de fótons fotossintéticos (LUSK; JORGENSEN, 2013). *PCLPI* - Avaliado como o intercepto x da relação entre o crescimento da planta e a luz incidente, integrada ao longo de um intervalo de tempo.



Um método baseado no crescimento de determinação do *ponto de compensação de luz da planta inteira* deve ser preferível a medidas derivadas da fisiologia devido a vieses associados à aclimação à luz, uma vez que os parâmetros de troca gasosa usados devem geralmente ser feitos sob condições de luz acima do próprio ponto de compensação

(BALTZER; THOMAS, 2007b). Outra vantagem da medida baseada no crescimento é que ela é independente das medidas fisiológicas e, portanto, adequada para análises comparativas que examinam traços fisiológicos e morfológicos como correlatos do ponto de compensação (BALTZER; THOMAS, 2007b). Além disso, estudos que se basearam apenas em dados fisiológicos a nível de folha, por exemplo, encontraram pouco apoio para a hipótese de ganho de carbono, afirmando que a tolerância à sombra é consequência da alta eficiência do uso da luz, resultante de características que maximizam o ganho de carbono e minimizam as perdas de carbono em um ambiente com pouca luz (NTAWUHIGANAYO et al., 2020).

2.3. Diversidade Funcional

Duas abordagens têm sido usadas para medir as características das plantas: métodos baseados na identificação de espécies e métodos que contornam a identificação de espécies, se concentrando em características funcionais de plantas individuais (LAVOREL, 2007). Métodos baseados em táxon são necessários para examinar os padrões de características na espécie ou em outro nível taxonômico (LAVOREL, 2007). Os métodos baseados em características funcionais não requerem a diferenciação de plantas individuais para o nível de espécie e, portanto, podem ser úteis em vegetação de alta diversidade (LAVOREL, 2007). Eles também podem evitar erros de amostragem entre observadores ou ao longo do tempo em locais onde as espécies são difíceis de diferenciar (LAVOREL, 2007).

A diversidade funcional tem sido vista como a chave para prever a estabilidade, invasibilidade, captura de recursos, ciclagem de nutrientes e produtividade das comunidades (MASON et al., 2003). Em geral, estudos que abordaram conjuntamente riqueza de espécies, riqueza funcional e composição funcional sugerem que os componentes de variância para composição funcional e riqueza funcional tendem a ser maiores do que o componente de variância para riqueza de espécies em influenciar processos ecossistêmicos (DÍAZ; CABIDO, 2001).

A variação das características funcionais das plantas e as síndromes de caráter têm sido úteis para abordar muitas questões ecológicas importantes em diversas escalas, levando à demanda por métodos padronizados para medir características funcionais das

plantas com significância ecológica. Esta linha de pesquisa tem sido uma das formas mais frutíferas de entender padrões e processos ecológicos e evolutivos (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Uma abordagem simples baseada em características funcionais pode fornecer um primeiro passo significativo em direção a uma ciência mais preditiva e quantitativa, que pode ser mais avançada considerando outras características mais complexas, bem como fatores ecológicos fora do envelope de características da planta (WRIGHT et al, 2010).

Tipos de resposta funcional são grupos de espécies de plantas que respondem ao ambiente abiótico e biótico, como disponibilidade de recursos, condições climáticas ou regime de perturbação, de maneira semelhante: exemplos de classificações de tipo funcional de resposta são espécies xerofíticas versus mesofíticas, espécies de clareiras versus espécies de sub-bosque, tolerantes ao fogo versus intolerantes ao fogo, resistentes à seca ou geadas e tolerantes ao pastoreio versus intolerantes ao pastoreio (DÍAZ; CABIDO, 2001).

Algumas definições de conceitos ligados a ecologia funcional segundo Diaz & Cabido, 2001:

- **Atributos ou Traços funcionais:** as características de um organismo que são consideradas relevantes para sua resposta ao meio ambiente e/ou seus efeitos no funcionamento do ecossistema. Exemplos de características funcionais são o tamanho da folha, tenacidade e longevidade, tamanho da semente e modo de dispersão, altura e estrutura do dossel, capacidade de rebrotar e capacidade de fixação simbiótica de nitrogênio.
- **Tipo funcional:** o conjunto de organismos que compartilham respostas semelhantes ao ambiente (por exemplo, temperatura, disponibilidade de água, nutrientes, fogo e pastagem) e efeitos semelhantes no funcionamento do ecossistema (por exemplo, produtividade, ciclagem de nutrientes, inflamabilidade e resiliência).
- **Diversidade funcional:** o valor e o alcance das características funcionais dos organismos presentes em um determinado ecossistema. O valor das características refere-se à presença e abundância relativa de certos valores (ou tipos) de tamanho da folha, teor de nitrogênio, alturas do dossel, dispersão de sementes e características de dormência, fenologia vegetativa e reprodutiva etc. A gama de características refere-se à diferença entre valores extremos de características

funcionais, por exemplo, a variedade de tamanhos de folhas, alturas de dossel ou profundidades de enraizamento implantadas por diferentes plantas em um ecossistema.

- **Riqueza de espécies:** o número de espécies diferentes em um determinado sistema.
- **Componentes funcionais de diversidade:** aspectos de diversidade relacionados a características funcionais, em oposição à riqueza de espécies. Um desses componentes é a riqueza funcional, a 'distância do traço funcional', ou diferença em termos de um ou mais traços funcionalmente relevantes, entre organismos. Por razões práticas, a riqueza funcional é frequentemente medida como o número de tipos funcionais. O outro componente é a composição funcional, a presença e abundância relativa de certos traços funcionais. A composição funcional é comumente expressa como a presença de certos tipos funcionais, como leguminosas ou gramíneas. A diversidade funcional inclui esses dois componentes.

2.4. Qualidade da luz

A resposta de uma muda à luz depende significativamente da qualidade do sinal de luz, que é determinado pelo seu comprimento de onda, de modo que as plantas podem perceber uma ampla gama de comprimentos de onda no espectro solar, abrangendo de vermelho distante a UV-B (YADAV et al., 2020). As maiores variações ocorrem na região de resposta de pico de luz vermelha (600-800 nm), tendo a luz azul (400–500 nm), também, grandes variações, mas, assim como as faixas vermelhas, a maioria dessas variações se deve às condições atmosféricas locais (GOLDBERG; KLEIN, 1977). Medições pontuais comparando a composição espectral da luz solar em diferentes ângulos de elevação solar mostraram uma fração menor de luz azul e luz vermelha, e uma fração maior de luz verde (500–600 nm) no meio do dia do que no pôr do sol (SMITH, 2003).

A luz azul (B-Blue), que é detectada principalmente por criptocromos, fototropinas e outros receptores de luz azul-UV-A, afeta, por exemplo, a abertura estomática e o fototropismo da planta; na extremidade de comprimento de onda mais longo dos espectros solares visíveis, a luz vermelha (R-Red) e a luz vermelha distante

(FR-Far Red) têm funções de sinal importantes para as plantas; a razão entre vermelho e vermelho distante (R:FR) é detectada pelo sistema fitocromo e mudanças na razão R:FR podem influenciar processos fisiológicos importantes como crescimento, germinação e floração (CHIANG et al., 2019). Além disso, o FR tem um papel importante na otimização da fotossíntese mediante ação combinada do PSII e PSI, aumentando a eficácia fotossintética (ZHEN; VAN IERSEL, 2017).

Os pigmentos fotossintéticos dentro das plantas absorvem a maior parte da luz visível (vermelho e azul), enquanto a luz vermelha distante (FR) é pouco absorvida e a maior parte é transmitida ou refletida pelas folhas (PEDMALE et al., 2016). Embora a clorofila, como pigmento vegetal central da reação de luz fotossintética, absorva principalmente a luz azul e vermelha, a luz verde (G-Green) também demonstrou contribuir para a fotossíntese e ser especialmente importante em níveis mais baixos do dossel (ou seja, a chamada “sombra verde”) e em níveis mais profundos das folhas (TERASHIMA et al., 2009).

2.5. Restauração Ecológica

A restauração ecológica é o processo de auxílio ao restabelecimento de um ecossistema que foi degradado, danificado ou destruído (SER, 2004). O termo restauração ecológica é abrangente e engloba outros conceitos, tais como: recuperação; restauração; reabilitação; recomposição; e reflorestamento (SAMPAIO et al., 2021). A maioria das ferramentas de restauração disponíveis não são adaptadas para combinar a conservação da natureza e meios de subsistência econômicos como critérios para alocar diferentes modalidades de restauração (CARVALHO RIBEIRO et al., 2020).

Devido a numerosas barreiras, a recuperação de áreas varia consideravelmente entre os locais. A realização de estudos-piloto em pequena escala para identificar possíveis preocupações e testar métodos de restauração ativos antes de implementar grandes projetos de restauração em escala são cruciais (HOLL, 2017). Contudo, líderes empresariais e políticos entraram na onda do plantio de árvores, e várias organizações sem fins lucrativos e governos em todo o mundo iniciaram iniciativas para plantar bilhões ou até trilhões de árvores por uma série de razões sociais, ecológicas e estéticas (HOLL & BRANCALION, 2020).

Muitos projetos de plantio de árvores bem-sucedidos exigem um compromisso de vários anos com a manutenção das árvores, monitorando se as metas do projeto foram alcançadas e fornecendo financiamento para ações corretivas, já que, em sua maioria, as árvores plantadas não sobrevivem (HOLL & BRANCALION, 2020). Embora os aspectos positivos do plantio de árvores e arbustos não possam ser negligenciados, autores argumentam o benefício que a incorporação de técnicas de nucleação traz para a restauração de florestas tropicais (ROJAS-BOTERO et al, 2020). Essas estratégias (de nucleação) são baseadas na teoria proposta por Yarranton e Morrison (1974), em que arbustos e árvores pioneiros facilitam o recrutamento de outras espécies por meio de melhores condições de microhabitat e dispersão de sementes.

A nucleação aplicada é uma estratégia de restauração promissora que pode acelerar a recuperação da floresta em um grau semelhante à restauração de plantios em área total (ZAHAWI et al., 2013), sendo uma opção atraente porque simula os processos sucessionais naturais para auxiliar na recolonização de plantas lenhosas (CORBIN & HOLL, 2012), além de ser mais barata do que o reflorestamento padrão, o que é um de seus benefícios, em vez de ser um obstáculo à restauração (HOLL & ZAHAWI, 2018). É uma estratégia adequada para restaurar pastagens abandonadas, pois pode superar a limitação de sementes e de locais e promover a recuperação da diversidade estrutural, funcional e de espécies (ROJAS-BOTERO et al, 2020) recriando microhabitats, o que facilita a sucessão ecológica (PIAIA et al, 2020).

A nucleação aplicada requer uma maior compreensão dos processos ecológicos (PIAIA et al, 2020). Contudo, há carência de conhecimento científico e formação de recursos humanos para sua aplicação no Brasil (SANSEVERO et al., 2018). Ao compreender a trajetória sucessional de locais sob nucleação aplicada, podemos melhorar a eficiência ecológica dessas estratégias com uma relação de custo-efetividade maior, possibilitando ganhos de escala (PIAIA et al, 2020). No entanto, há pouco conhecimento sobre a interação da nucleação com características da planta e seus efeitos na diversidade funcional (ROJAS-BOTERO et al, 2020).

2.6. Sistemas Agroflorestais

O conceito de Sistemas Agroflorestais (SAFs) não é novo. Novo é o termo para designar um conjunto de práticas e sistemas de uso da terra já tradicionais em regiões

tropicais e subtropicais (PENEIREIRO et al., 2015). Agrofloresta é um nome genérico para sistemas de uso da terra onde espécies lenhosas perenes como árvores, arbustos, palmeiras, bambus etc., são deliberadamente utilizadas nas mesmas unidades de área com culturas agrícolas e/ou animais, num determinado arranjo espacial e temporal (MICCOLIS et al., 2016). Outra definição, do Centro Internacional de Pesquisa Agroflorestal (ICRAF), é que SAFs são “sistemas baseados na dinâmica, na ecologia e na gestão dos recursos naturais que, por meio da integração de árvores na propriedade e na paisagem agrícola, diversificam e sustentam a produção com maiores benefícios sociais, econômicos e ambientais para todos aqueles que usam o solo em diversas escalas” (MICCOLIS et al., 2016).

Particularmente há em voga uma corrente de práticas agroflorestais que preconiza o plantio em alta densidade e com alta diversidade de espécies, combinado com frequentes cortes seletivos e acúmulo sobre o solo de parte significativa da biomassa vegetal, chamado *Agricultura Sintrópica*. Segundo o idealizador deste conceito, GÖTSCH (1997), na sintropia considera-se a vida no planeta como uma só, sendo um macroorganismo cujo metabolismo gira num balanço energético positivo, em processos que vão do simples para o complexo. Deste modo, a agricultura sintrópica tem como alicerce uma rede de princípios, estando todos interconectados. Alguns destes princípios são: a maximização da fotossíntese através de podas e manejos, a otimização da sucessão natural, solo coberto, geração de biomassa de forma eficiente etc (REBELLO, 2018). Para isso, e para que sua execução seja bem-sucedida, dois princípios chaves e norteadores para se planejar um SAF precisam estar bem definidos: o de sucessão natural e estratificação.

- **Sucessão natural:** “Numa floresta, quando uma clareira se forma, seu solo traz a herança da diversidade de árvores que ali estavam antes, depositadas em um banco de sementes. As espécies colonizadoras, pioneiras, secundárias e clímax tendem a crescer juntas, embora em velocidades diferentes, fazendo parte de um mesmo ‘Sistema Ecológico’. As colonizadoras têm vida muito curta e têm a função de servir como uma espécie de placenta protetora. Sob sua proteção, as pioneiras crescem mais depressa que as secundárias e estas que as climácicas. Entre as secundárias, existem as secundárias iniciais, que crescem mais depressa e tem vida mais curta do que as secundárias médias e estas que as

secundárias tardias. A placenta vai criando as condições que as pioneiras precisam, as pioneiras para as secundárias e estas para as climácicas, que são as que crescem mais lentamente e tem vida mais longa.” (NETO et al., 2016).

- **Estratificação:** “A estratificação é um processo que ocorre ao mesmo tempo que a sucessão, no qual os organismos florestais se estruturam em andares, em cada fase e em cada degrau da sucessão natural, para em conjunto captar a energia do sol com maior perfeição. O estrato de uma planta é o andar que sua copa ocupa no organismo florestal no qual se origina, quando o organismo florestal atinge a fase da sucessão vegetal a que ela pertence. Por exemplo, se uma árvore é do estrato alto e do estágio clímax, ela ocupará, no organismo florestal da qual se origina, o andar alto, quando a sucessão da floresta atingir o estágio clímax. Se a árvore for uma secundária do estrato médio, ela ocupará o andar médio, quando o organismo florestal atingir o estágio secundário da sucessão natural” (NETO et al., 2016).

Portanto, a agricultura sintrópica é baseada em sistemas de plantio de alta densidade, em arranjos estratificados e impulsionados pela dinâmica da sucessão natural das espécies (REBELLO, 2018). Resultados fornecem evidências empíricas de que um sistema agroflorestal biodiverso é a melhor opção para aumentar a biodiversidade e serviços ecossistêmicos em áreas degradadas onde sistemas de produção baseados no manejo sustentável de recursos naturais são permitidos por lei (SANTOS et al, 2019).

Os sistemas agroflorestais (SAFs) são uma estratégia para as comunidades rurais gerenciarem as mudanças ambientais por meio de contribuições na agrobiodiversidade, diversidade de meios de subsistência e disponibilidade de mão de obra e estabilidade econômica (KRISHNAMURTHY et al, 2019). Acima de tudo, a modalidade de SAFs visa atender às demandas dos pequenos agricultores e trazer a restauração florestal como fonte potencial de diversificação econômica para os pequenos proprietários, integrando a recuperação ambiental de APPs e RL com a produção de alimentos (CARVALHO RIBEIRO et al., 2020).

3. HIPÓTESES

H1: A luminosidade tem efeito linear positivo sobre a taxa de crescimento relativo (TCR) no crescimento inicial de espécies de diferentes longevidades úteis para Sistemas Agroflorestais.

H2: Há uma diferença do efeito da luminosidade sobre a TCR no crescimento inicial das espécies entre estações do ano.

H3: O ponto de compensação de luz da planta inteira (PCLPI) é diferente entre os três grupos funcionais de longevidade avaliados.

H4: A capacidade de tolerar à sombra é inversamente proporcional a velocidade de crescimento das plantas.

4. OBJETIVO GERAL

Estudar como a demanda de luz pode ditar o estabelecimento e desenvolvimento inicial de espécies de diferentes longevidades e níveis de tolerância à sombra em consórcios de restauração agroflorestal.

4.1. Objetivos específicos

- I. Estimar e quantificar a tolerância à sombra de plantas através do “*ponto de compensação de luz da planta inteira (PCLPI)*”;
- II. Avaliar a relação da estação do ano com a qualidade do crescimento inicial das plantas;
- III. Avaliar se a tolerância à sombra explica o desempenho inicial de plantas em consórcios agroflorestais;

5. MATERIAL E MÉTODOS

Para dar subsídio a esta e outras pesquisas do Laboratório de Ecologia Aplicada (LEAp) da UFSC, foi implantado um experimento de campo na propriedade rural Alto da Serra, localizada no município de Rio do Sul – SC, com coordenadas SC (27° 10' 59,42" S; 49°39' 35,58" O). Segundo a classificação climática de Köppen, a área situa-se numa sub-região de clima sub-tropical constantemente úmido, sem estação seca, com verão quente - Cfa. Temperatura média anual de 19,3°C, com precipitação média anual de 1529 mm, a formação florestal ombrófila densa em zona de ecótono com ombrófila mista. Historicamente o uso da terra se dava pelo cultivo de monocultura de *Eucalyptus sp.* e, posteriormente, por criação pecuária. O solo na área experimental é classificado como Cambissolo (EMBRAPA - Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos, 2006).

O experimento, implantado em novembro de 2020, contou com o plantio em núcleos de consórcios agroflorestais que combinam três ou duas espécies de diferentes longevidades em um mesmo ponto de plantio e, ainda, núcleos de plantio solteiros de árvores longevas. Cada núcleo de plantio é considerado uma *Unidade Experimental*, classificada em tri, bi ou mono cultivo (três, duas ou uma espécie respectivamente). A longevidade potencial da planta para uso em Sistemas Agroflorestais (SAFs) e capacidade de tolerância à sombra foram atributos funcionais utilizados para a escolha das espécies. Deste modo, cada espécie foi categorizada em um grupo funcional que se baseou na longevidade potencial de uso da planta nestes sistemas, descritos como: grupo *Semiperene* (espécies com uso potencial de até 3 anos), grupo *pioneira* (espécies com uso potencial de até 20 anos) e grupo *longa-vida* (espécies com ciclo de vida maior que 20 anos).

Com “uso potencial” se quer dizer o tempo útil que a espécie exerce até cumprir sua função estabelecida no sistema, o que significa que após o tempo estipulado a espécie poder ser retirada do SAF, mesmo que seu ciclo de vida não tenha terminado. Além das espécies dos grupos funcionais, realizamos a semeadura direta em toda área experimental de uma espécie de adubação verde anual, *Crotalaria ochroleuca*, poucos dias antes do plantio das demais plantas. A semeadura desta espécie foi feita para melhor atender estratégias de manejo e tomadas de decisão dentro do experimento. A grande maioria das mudas das espécies utilizadas foram produzidas na própria propriedade rural Alto da Serra, com sementes obtidas de diferentes matrizes. As mudas selecionadas para o plantio

foram padronizadas de acordo com o tamanho e idade da planta para cada espécie utilizada.

Figura 2 Foto aérea da localização da área experimental na fazenda Alto da Serra, Rio do Sul, Santa Catarina. Linha Vermelha = área total (0,1 ha).



Figura 3 Foto aérea do momento da escavação dos núcleos de plantio agroflorestal (unidades amostrais)



A diversidade de cultivos (tri, bi e mono cultivo) e a semeadura da espécie de adubação verde proporcionaram ao sistema diferentes níveis de interceptação de luz. Esse aspecto, juntamente com os manejos/podas realizados no experimento, forneceram o gradiente de luminosidade utilizado como fator preditor para estimar o *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)*, atributo mensurado para avaliação do

desempenho das espécies em resposta aos diferentes níveis de luz. Utilizamos 30 espécies de plantas entre herbáceas, arbustivas e arbóreas, sendo 10 espécies para cada grupo funcional estabelecido, conforme descrito na **tabela 1**. Para compor o grupo *longa-vida*, foram selecionadas espécies arbóreas tolerantes à sombra e que se caracterizam por serem espécies demandantes de sombra para seu estabelecimento e desenvolvimento inicial. A maioria das espécies do grupo *Semiperene* são herbáceas e algumas arbustivas. Já o grupo *pioneira* é composto por espécies arbóreas e uma única arvoretta. As espécies destes dois grupos são demandantes de luz.

Tabela 1 – Espécies vegetais distribuídas em 10 composições de tri cultivos e por grupo funcional de longevidade potencial de uso nos SAFs.

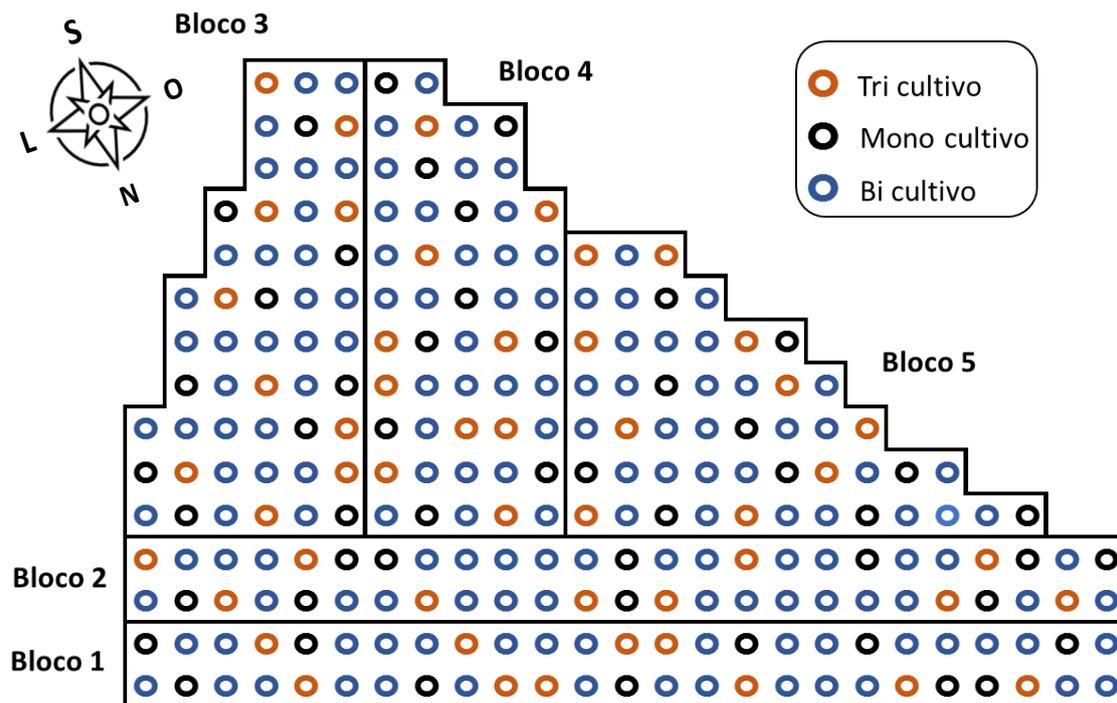
COMP. TRICUL.	SEMIPERENE (<3anos)	PIONEIRA (>3anos)	LONGA-VIDA (>20anos)
C 1	Mandioca (<i>Manihot esculenta</i>)	Inga-anão (<i>Inga vulpina</i>)	Achachairu (<i>Garcinia humilis</i>)
C 2	Boldo-baiano (<i>Plectranthus barbatus</i>)	Timbaúva (<i>Enterolobium contortisiliquum</i>)	Araça-alazão (<i>Eugenia multicostata</i>)
C 3	Manjericão (<i>Ocimum basilicum</i>)	Boldo-alumã (<i>Vernonia condensata</i>)	Bacupari (<i>Garcinia gardneriana</i>)
C 4	Muricato (<i>Solanum muricatum</i>)	Bracatinga C. Mourão (<i>Mimosa flocculosa</i>)	Cambucá (<i>Plinia edulis</i>)
C 5	Pfafia (<i>Pfaffia glomerata</i>)	Dedaleiro (<i>Lafoensia pacari</i>)	Gabiroba-crespa (<i>Campomanesia reitziana</i>)
C 6	Cana-de-açúcar (<i>Saccharum officinarum</i>)	Bracatinga (<i>Mimosa scabrella</i>)	Imbuia (<i>Ocotea porosa</i>)
C 7	Fisalis (<i>Physalis pubescens</i>)	Amora miura (<i>Morus nigra</i>)	Palmito (<i>Euterpe edulis</i>)
C 8	Rami (<i>Boehmeria nivea</i>)	Inga-feijão (<i>Inga marginata</i>)	Pau-óleo (<i>Copaifera trapezifolia</i>)
C 9	Cheiro-de-anis (<i>Ocimum selloi</i>)	Tucaneira (<i>Citharexylum myrianthum</i>)	Sassafrás (<i>Ocotea odorifera</i>)
C 10	Guandu (<i>Cajanus cajan</i>)	Sabugueiro (<i>Sambucus nigra</i>)	Uvaia (<i>Eugenia pyriformis</i>)

5.1. Caracterização das unidades experimentais

O experimento foi implantado em uma área de aproximadamente 0,1 ha, caracterizada por sua localização na face norte do terreno. Devido ao tamanho da área experimental e variações da qualidade do solo, utilizamos um delineamento em Blocos Completos Casualizados com cinco níveis de bloqueamento, conforme a **figura 4**. Os tratamentos experimentais dizem respeito as diferentes combinações funcionais de plantio (combinações dos grupos funcionais em tri, bi e mono cultivos), totalizando 5

tratamentos. Os tratamentos contaram com 10 replicações em cada bloco, mantendo a *composição funcional* (grupo funcional combinado) e variando apenas a *espécie* consorciada (vide **tabela 1**). Assim utilizou-se de *composições aninhadas nos blocos*. Para cada bloco foi realizada a padronização do tamanho e idade das mudas utilizadas por espécie.

Figura 4 Distribuição dos tratamentos (composições funcionais) em Blocos Completos Casualizados.



Cada unidade experimental foi feita de maneira manual, utilizando uma cavadeira articulada, em um espaçamento de 2 m x 2 m com 50 cm de diâmetro e 30 cm de profundidade. Em cada unidade experimental foi aplicado 20 l de cama de farelo de esterco de bovino de leite, 200 g de calcário e 200 g de cinza. Dois dias antes do plantio das espécies dos consórcios fizemos uma semeadura a lanço de uma espécie de adubação verde anual, *C. ochroleuca*, em toda a área experimental. Além de cumprir funções de cobertura, a adubação verde também proporcionou o gradiente de sombra inicial sobre os consórcios do sistema. Após o plantio das espécies, cobrimos o solo de cada unidade experimental com uma cobertura de casca de arroz. As espécies de cada categoria funcional foram distribuídas nos tratamentos em conformidade com os pontos cardeais, ficando assim estabelecido: espécies da categoria *longa-vida* ao sul, espécies do grupo *pioneira* ao norte e dois indivíduos da espécie do grupo funcional *Semiperene* em disposição leste-oeste, conforme a **figura 5**.

Figura 5 Ilustração dos 5 tratamentos experimentais - núcleos agroflorestais: tri cultivo e seus desdobramentos.

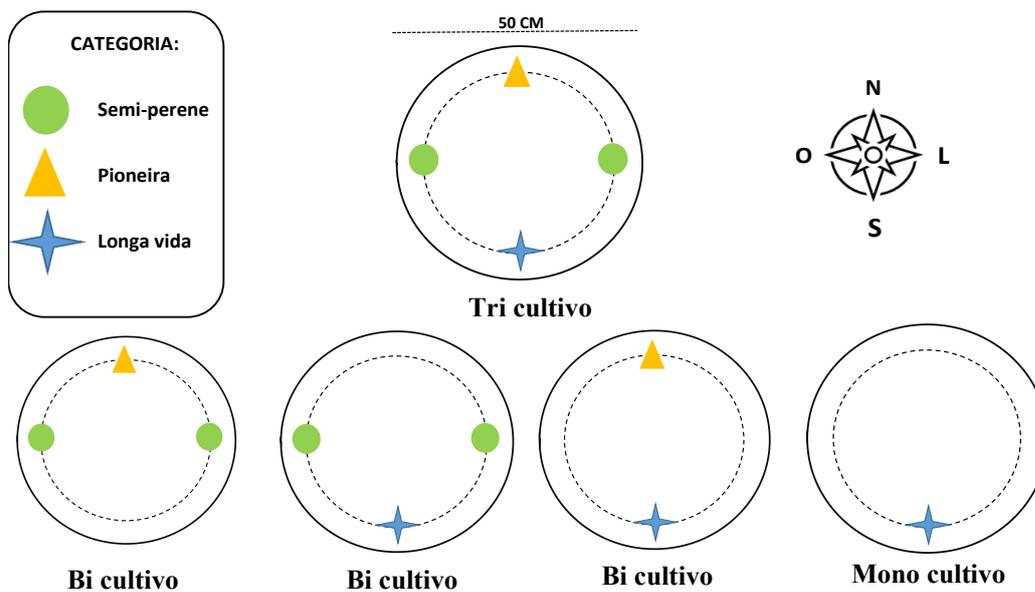


Figura 6 Exemplos de duas unidades experimentais de cultivos mistos. A **esquerda** um tri cultivo com Timbaúva ao norte (superior da imagem), Boldo-baiano em leste e oeste e Araçá-alazão ao sul (inferior da imagem). A **direita** um bi cultivo com pfaíia em leste e oeste e gabiroba-crespa ao sul (inferior da imagem).



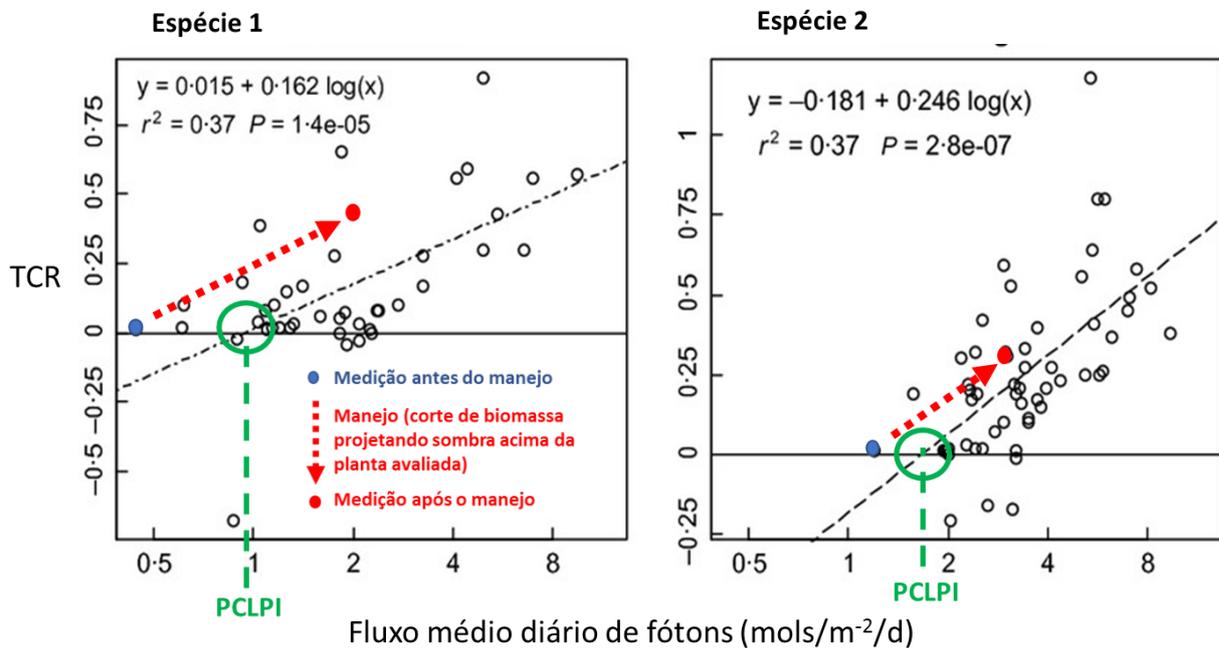
Figura 7 Imagens do momento inicial do plantio das mudas (imagem superior) e o momento posterior com o desenvolvimento pleno da espécie *Crotalária ochroleuca* (imagem inferior).



5.2. Calculando o Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira

O *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)* foi avaliado como o intercepto x da relação entre a *Taxa de Crescimento Relativo* e a *densidade média diária de fluxo de fótons* ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente integrada ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies. Através da equação da reta obtida do resultado da análise de regressão, foi estimado o valor de “ x ” (luminosidade) do momento em que “ y ” (TCR) é zero, encontrando assim o valor do PCLPI. Ou seja, por meio desta medida, foi mensurado o valor do nível de luz no qual a planta cessa seu crescimento, atingindo uma estagnação em seu desenvolvimento ($y=0$). Deste modo, podemos estimar a demanda de luz de uma planta e o quanto de sombra ela tolera.

Figura 8 Gráfico hipotético da resposta da taxa de crescimento relativo (TCR) ao aumento do fluxo médio diário de fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de duas espécies após a entrada de mais luz no sistema devido ao manejo experimental. **PCLPI** - *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira*. Adaptado de LUSK & JORGENSEN (2013).

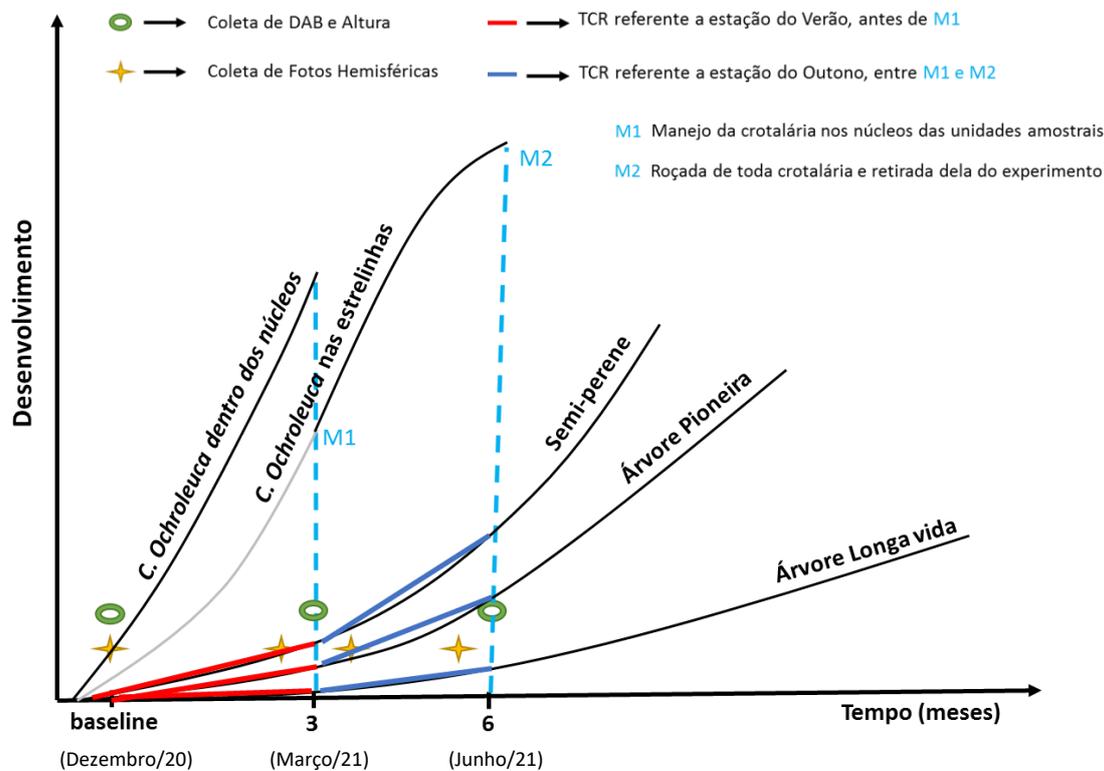


5.3. Manejos e coleta de dados

A fim de estimar a demanda de luz das espécies através do PCLPI, foram realizadas roçadas periódicas de modo a gerar um gradiente de sombreamento ao longo do tempo e assim avaliarmos a resposta do desempenho das mudas à entrada de mais luz no experimento. Foram reproduzidas desta maneira práticas de agrofloreiros que, através de podas e roçadas nos *Sistemas Agrofloreais*, buscam manejar a “luz” dos SAFs e otimizar os processos de desenvolvimento das plantas. Ao todo foram feitos acompanhamentos durante os 7 primeiros meses iniciais de desenvolvimento das mudas. Todos os manejos foram precedidos de coletas de dados de luminosidade e de medidas para mensurar o crescimento das plantas, sendo feito mais uma coleta de luminosidade após a realização de cada manejo. A primeira coleta de dados (*baseline*) ocorreu no início de dezembro de 2020, aproximadamente 20 dias após o plantio das mudas, momento em que as plantas apresentavam um bom estabelecimento inicial. A segunda coleta de dados se deu em março de 2021, quando foi realizado o 1º manejo da espécie de adubação verde, retirando os indivíduos de *C. ocheroleuca* que cresceram dentro dos núcleos de plantio, e permanecendo apenas os indivíduos das entrelinhas. Posteriormente, em junho do

mesmo ano, foi realizado o 2º manejo da adubação verde, retirando totalmente a espécie anual do sistema e realizando a terceira coleta de dados do experimento. O primeiro intervalo de tempo, de dezembro a março de 2021, foi caracterizado pelas condições típicas da estação de Verão, enquanto o segundo intervalo, de março a junho, com as condições de Outono. A **figura 8** ilustra o modelo teórico de desenvolvimento das espécies, juntamente com os momentos de manejos e coletas de dados experimentais.

Figura 9 Gráfico ilustrando o modelo teórico de desenvolvimento esperado das espécies de cada grupo funcional e os momentos de roçada e coleta de dados (diâmetro da altura da base “DAB”, altura e luminosidade) com o passar do tempo. *Semiperene* = grupo funcional com espécies de longevidade potencial de até 3 anos; *Árvore Pioneira* = grupo funcional com espécies de longevidade potencial de até 20 anos; *Árvore Longa vida* = grupo funcional com árvores lenhosas com longevidade potencial acima de 20 anos; *TCR* – Taxa de Crescimento Relativo.



5.4. Medindo o crescimento das espécies

O desenvolvimento inicial foi avaliado mediante a coleta de dados de *diâmetro da altura da base (DAB)* e *altura* das plantas. Através do DAB calculamos a *Área Basal* do caule para cada espécie. Com a informação da mudança de altura e da área basal do caule ao longo do tempo foi possível estimar a *taxa de crescimento relativo* de cada planta juvenil (BALTZER; THOMAS, 2007b). O DAB das espécies foi coletado com um paquímetro digital ao nível do solo. A altura foi medida com uma régua ou trena métrica,

em que a altura da planta foi considerada como a distância mais curta entre o tecido fotossintético mais alto (incluindo as inflorescências) e o nível do solo (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A taxa de crescimento relativo (TCR) das espécies foi estimada através da fórmula:

$$\frac{(\ln(l_f \times \pi(d_f/2)^2) - (\ln(l_i \times \pi(d_i/2)^2))}{t_f - t_i}$$

onde l_i e l_f são as alturas inicial e final, e d_i e d_f são diâmetro da altura da base (DAB) inicial e final das plantas no período inicial (t_i) e final (t_f) de coletas (adaptado LUSK & JORGENSEN, 2013). O crescimento em altura por si só pode ser altamente variável e por isso o uso de parâmetros de diâmetro e altura no cálculo do crescimento fornece uma medida de taxa de crescimento mais robusta (BALTZER; THOMAS, 2007b). Além disso, diâmetro basal² x altura foi usado como um valor aproximado e não destrutivo para a biomassa da planta inteira, haja vista que os dois demonstram ser altamente relacionados (KOHYAMA, 1991). Sendo DAB² linearmente relacionado com a biomassa, teremos algo muito próximo de uma $TCR_{biomassa}$ (BALTZER; THOMAS, 2007b; KOHYAMA; HOTTA, 1990).

Figura 10 Coleta de dados do Diâmetro da Altura da Base (imagem superior) com um paquímetro e de Altura das plantas (imagem inferior) com uma trena métrica.





5.5. Relacionando o crescimento à disponibilidade de luz

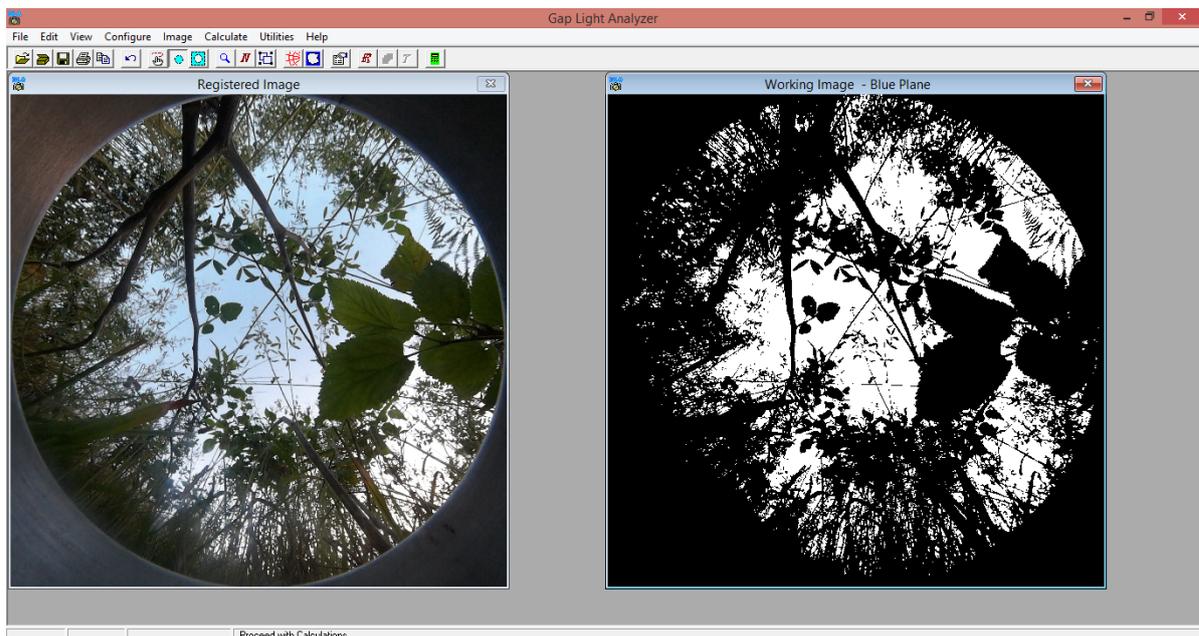
O nível de luz incidente sobre as espécies foi obtido por meio coletas de índice de área foliar (IAF) feitos através de fotos hemisféricas (câmera olho de peixe – 180°). Para realização das fotos, a câmera foi posicionada acima de cada planta, de maneira que coletamos o nível de luz incidente sobre a espécie selecionada. As imagens capturadas foram processadas usando o programa Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0 (FRAZER, CANHAM & LERTZMAN, 1999) que nos forneceu as informações de *densidade de fluxo médio diário de fótons (mols/ m²/ d)* incidente sobre cada planta. A partir destes dados, relacionamos o crescimento dos indivíduos com a disponibilidade de luz para estimar o *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)* (LUSK; JORGENSEN, 2013).

Figura 11 Captura de imagens pela câmera olho de peixe (fish-eyes) 180°. Para registro da imagem, a câmera foi posicionada imediatamente acima de cada planta. Foto da direita ilustra um exemplo de imagem capturada acima do dossel de uma planta.



As imagens foram registradas por meio de uma câmera Kodak PIXPRO SP360, sendo que no momento de cada foto a câmera foi orientada para o norte magnético e nivelada através do aplicativo da câmera vinculado a um aparelho celular. O processamento da imagem olho de peixe através do GLA segue alguns passos para configuração da imagem. Foram fornecidas ao software informações do período do ano em que foram feitas as coletas das imagens, além de coordenadas geográficas, dados climáticos e topográficos do local em que foi conduzido o experimento. O GLA possui um modelo de radiação solar que leva em conta as influências da topografia e padrões sazonais de nebulosidade, métodos espaciais para extrair dados de transmissão de feixe e distribuição de frequência solar, uma variedade de utilitários autônomos que permitem ao usuário explorar, extrair e exibir fração de lacuna, abertura de dossel, área foliar específica e informações de transmissão de luz na área aberta, além de contar com um conjunto de ferramentas de processamento e configuração de imagem (FRAZER, CANHAM & LERTZMAN 1999).

Figura 12 Exemplo de análises de imagens no software *Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0* para o cálculo da Densidade do Fluxo Médio Diário de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente sobre cada planta.



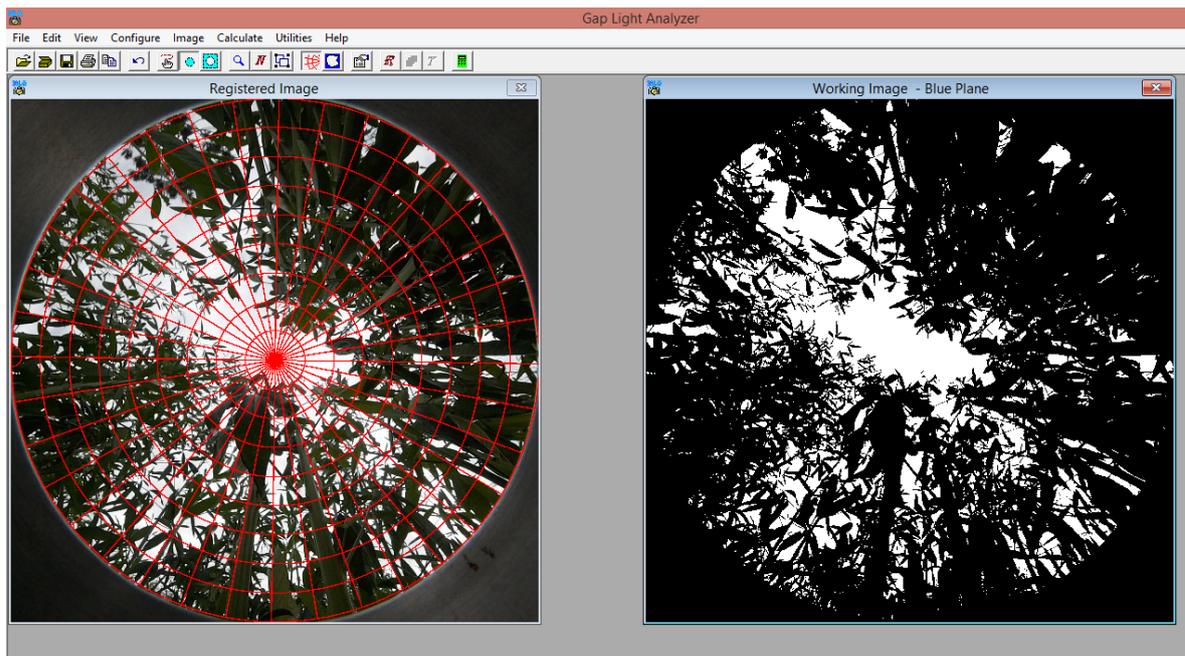


Figura 13 Calculando a Estrutura de Dossel e a Densidade de Fluxo de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) acima de cada planta pelo GLA.

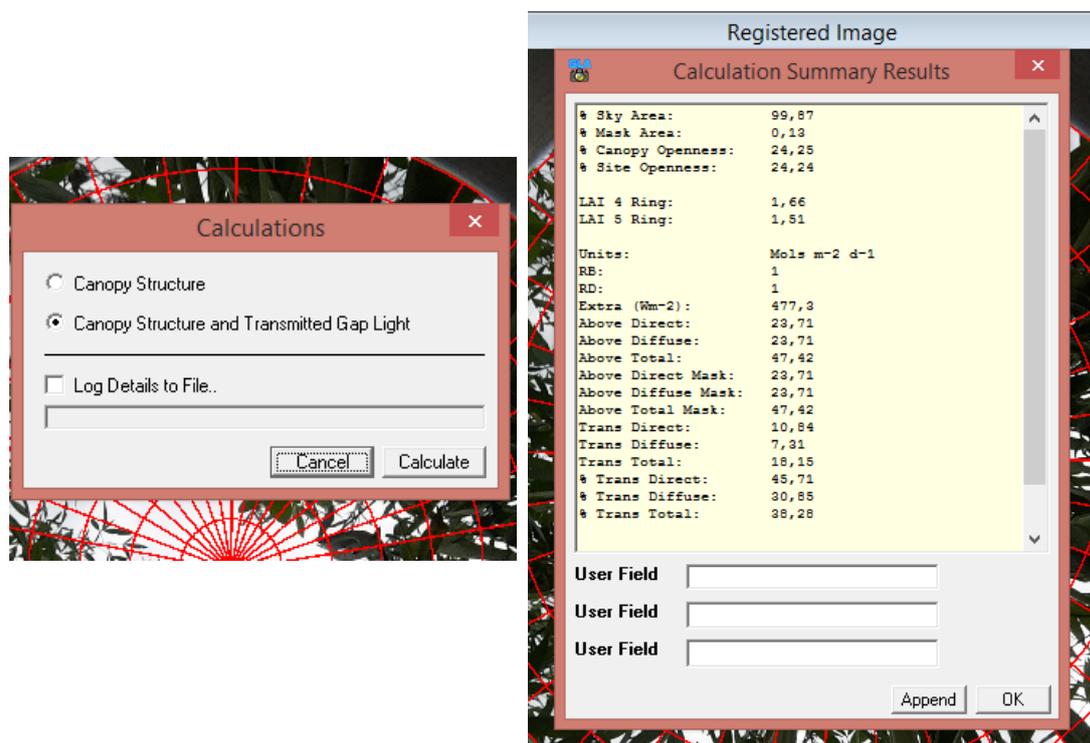
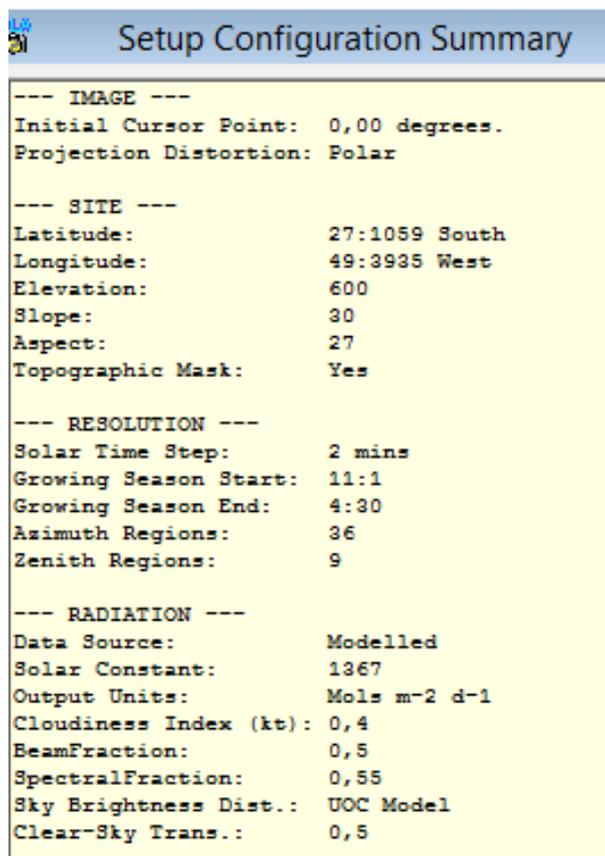


Tabela 2 Dados fornecidos ao software *GLA* sobre as condições de clima e topografia do local do experimento para o cálculo da Densidade de Fluxo Médio Diário de Fótons ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente sobre cada planta.



```

Setup Configuration Summary

--- IMAGE ---
Initial Cursor Point:  0,00 degrees.
Projection Distortion: Polar

--- SITE ---
Latitude:              27:1059 South
Longitude:             49:3935 West
Elevation:             600
Slope:                 30
Aspect:                27
Topographic Mask:     Yes

--- RESOLUTION ---
Solar Time Step:      2 mins
Growing Season Start: 11:1
Growing Season End:   4:30
Azimuth Regions:     36
Zenith Regions:       9

--- RADIATION ---
Data Source:          Modelled
Solar Constant:       1367
Output Units:         Mols m-2 d-1
Cloudiness Index (kt): 0,4
BeamFraction:         0,5
SpectralFraction:     0,55
Sky Brightness Dist.: UOC Model
Clear-Sky Trans.:     0,5

```

5.6. Análises Estatísticas

As análises estatísticas foram todas feitas utilizando o software R (R TEAM CORE, 2022). Para se estimar o PCLPI foram feitas análises de regressão através de *modelos lineares* e *modelos lineares de efeito mistos* do pacote *nlme* (PINHEIRO; BATES, 2022). Os modelos lineares de efeito mistos só foram utilizados como alternativa aos modelos lineares quando, por estes, não foi possível se detectar um efeito significativo da luminosidade, servindo como um refinamento e separando os possíveis fatores aleatórios. Para poder estimar o coeficiente de determinação (r^2) dos modelos de efeitos mistos utilizamos o pacote *piecewiseSEM* (LEFCHECK; JONATAN, 2016). Como variável preditora se utilizou a informação da *densidade de fluxo médio diário de fótons* ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) incidente sobre a planta e como variável resposta a *taxa de crescimento relativo* das espécies durante o período de avaliação de desenvolvimento das plantas. Foi utilizado dois modelos para o cálculo do PCLPI: um modelo que avaliou o efeito da luminosidade sobre a TCR, e um segundo modelo alternativo que também avaliou o efeito da

luminosidade sobre a TCR, porém, considerando a interação do fator *estação do ano*, justamente para testar a nossa segunda hipótese de que há uma diferença no efeito da luminosidade sobre a TCR no crescimento inicial das plantas entre as estações do ano. Deste modo, neste segundo modelo foi avaliado a relação das duas variáveis com base na interação do fator *estações do ano*, tendo em vista que o experimento foi conduzido em uma região do Brasil com estações do ano bem definidas e que as coletas de dados ocorreram em períodos que coincidiram com as estações do verão e a do outono.

Os modelos foram testados sequencialmente, utilizando primeiramente o modelo que avaliou a influência da luminosidade durante os 7 primeiros meses de crescimento das plantas (abrangendo verão e outono), sendo este o primeiro modelo citado. Quando o resultado do modelo apresentou uma influência significativa e positiva da luminosidade sobre a TCR, foi calculado o valor de PCLPI correspondente a esses 7 primeiros meses de crescimento. Caso a influência da luminosidade não tenha sido significativa durante este período, passou-se para o segundo modelo, avaliando o efeito da luminosidade sobre a TCR em cada estação do ano separadamente e calculando o valor do PCLPI correspondente a cada uma delas (verão e outono), quando possível. O PCLPI só pôde ser calculado quando foi detectado um efeito significativo e positivo da luminosidade sobre a TCR, de modo que seja viável que se encontre o intercepto da reta do modelo testado que corresponderá ao PCLPI, conforme o seu conceito já descrito.

Utilizamos o *critério de informação de akaike (AIC)* como métrica para estimar a qualidade e simplicidade dos modelos estatísticos utilizados, de modo que o modelo que apresentou menor valor de *AIC* foi o selecionado para uso. Os modelos de regressão foram aplicados tanto para todo o conjunto de espécies dos grupos funcionais quanto para cada espécie individualmente, sendo que o cálculo do PCLPI através da equação da reta foi realizado apenas para os modelos que apresentaram uma relação significativa entre a variável preditora e a variável resposta. Para os modelos *lineares de efeito mistos* aplicados para os grupos funcionais, utilizamos como fatores aleatórios as variáveis *blocos*, *tratamentos* e *espécies*. Já para os modelos aplicados a nível de espécie utilizamos como fatores aleatório *blocos* e *tratamentos*.

Para cada modelo testado foram também realizadas análises exploratórias dos resíduos para averiguar se estes não violavam os pressupostos. Para isso foi utilizado a função *qqnorm* e o *Teste de Shapiro-Wilk* para avaliação de normalidade e a função *plot* para a avaliação da homoscedasticidade dos dados. Para geração dos gráficos dos

resultados dos modelos de regressão linear utilizamos o pacote *ggplot2* (H. WICKHAM, 2016)

Tabela 3 Modelos de regressão linear para realização dos testes de hipóteses

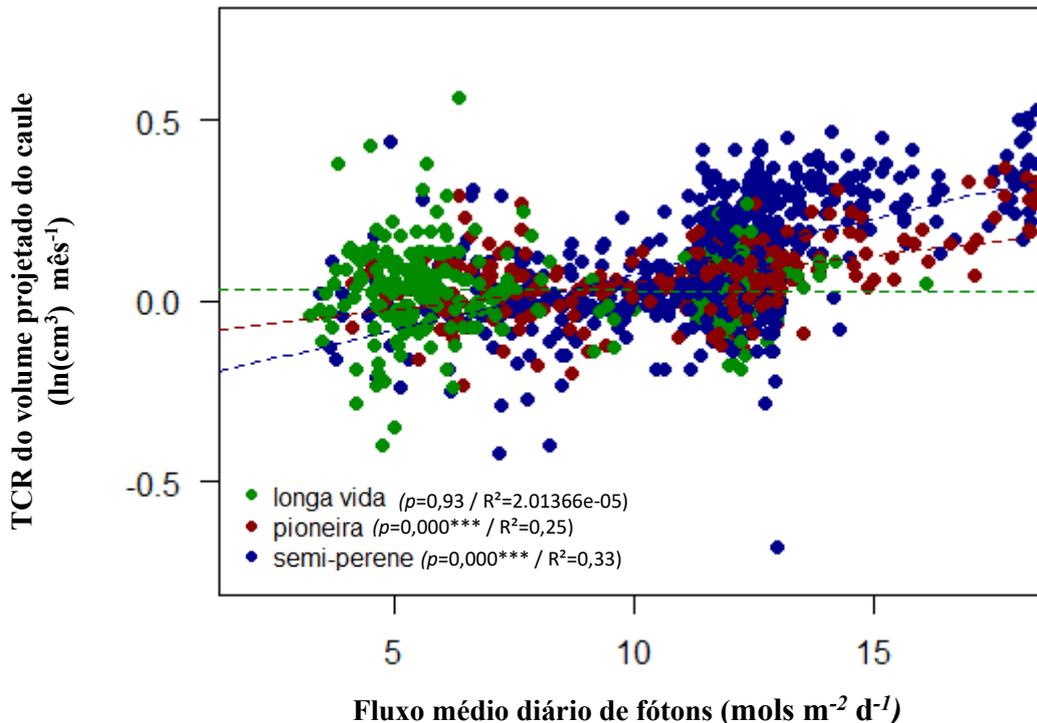
Hipótese	Variável Preditora	Variável Resposta	Fator de interação	Fatores Aleatórios
1 ^a	Fluxo médio diário de fótons	Taxa de crescimento relativo	-	Blocos + Tratamento + Espécies
2 ^a	Fluxo médio diário de fótons	Taxa de crescimento relativo	Estação do Ano	Blocos + Tratamento + Espécies
3 ^a	Grupos Funcionais	PCLPI	-	-
4 ^a	Taxa de crescimento relativo	PCLPI	-	-

6. RESULTADOS

6.1. Modelo de avaliação dos grupos Funcionais

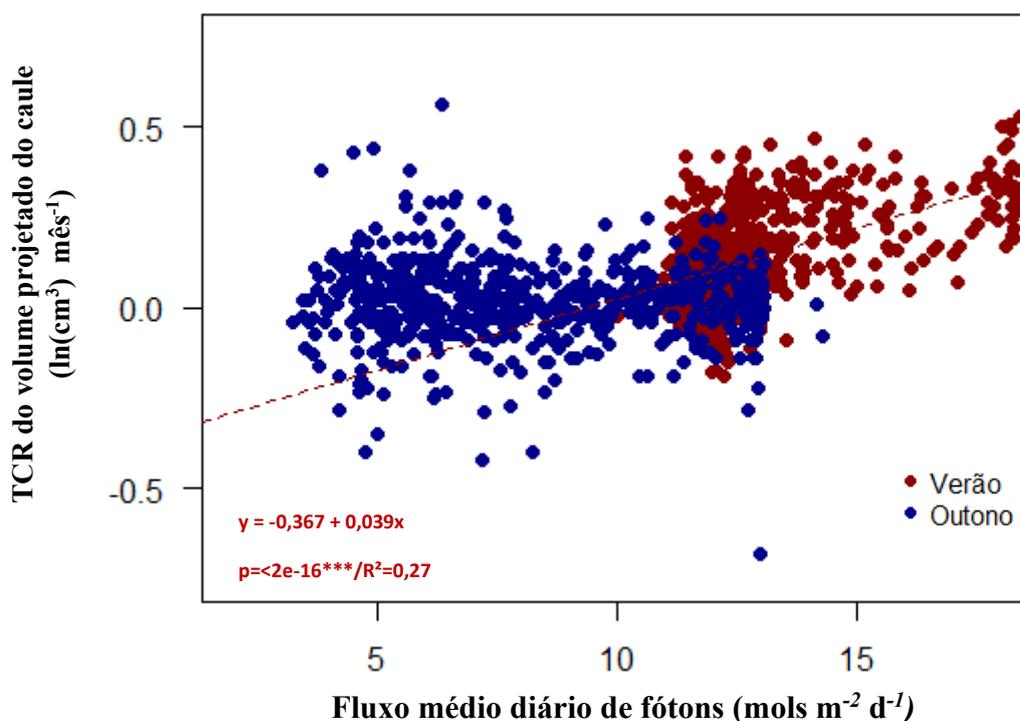
Os primeiros modelos testados, levando em consideração o conjunto de espécies por grupo funcional, demonstraram haver um efeito significativo e positivo do fluxo médio diário de fótons (luminosidade) sobre a taxa de crescimento relativo das espécies dos grupos *semiperene* ($p=0,000$) e *pioneira* ($p=0,000$). O que significa dizer que as espécies destes dois grupos tiveram seu crescimento favorecido pelo aumento da disponibilidade da luz, de modo que a luminosidade explicou 33 e 25% da variação deste crescimento para cada grupo respectivamente. As taxas relativas do conjunto de espécies do grupo *longa-vida* não foram significativamente relacionadas com a disponibilidade de luz ($p=0,93$), o que demonstra baixa influência deste fator sobre a variação do crescimento das espécies deste grupo. Vide **figura 14**.

Figura 14 Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies dos três grupos funcionais avaliados. *Semiperene* - espécies com uso potencial de até 3 anos; *pioneira* - espécies com uso potencial de até 20 anos; *longa-vida* - espécies com ciclo de vida maior que 20 anos. ($p < 0.1$; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$; $R^2 = \text{Coeficiente de determinação}$).



Na avaliação dos modelos que testavam a interação da relação luminosidade e taxa de crescimento relativo com o fator estação do ano para o conjunto de 30 espécies, constatou-se que houve uma diferença do comportamento do efeito da luminosidade sobre a TCR entre as estações do ano. A relação da luminosidade com o crescimento das espécies só se demonstrou significativo durante a estação do verão 2020/2021, de modo que, no outono, não houve uma influência significativa ($p < 0,05$) da densidade de fluxo de fótons sobre a TCR (**figura 15**). Durante o verão, a disponibilidade de luz explicou 27% da variação do crescimento de todas as espécies avaliadas.

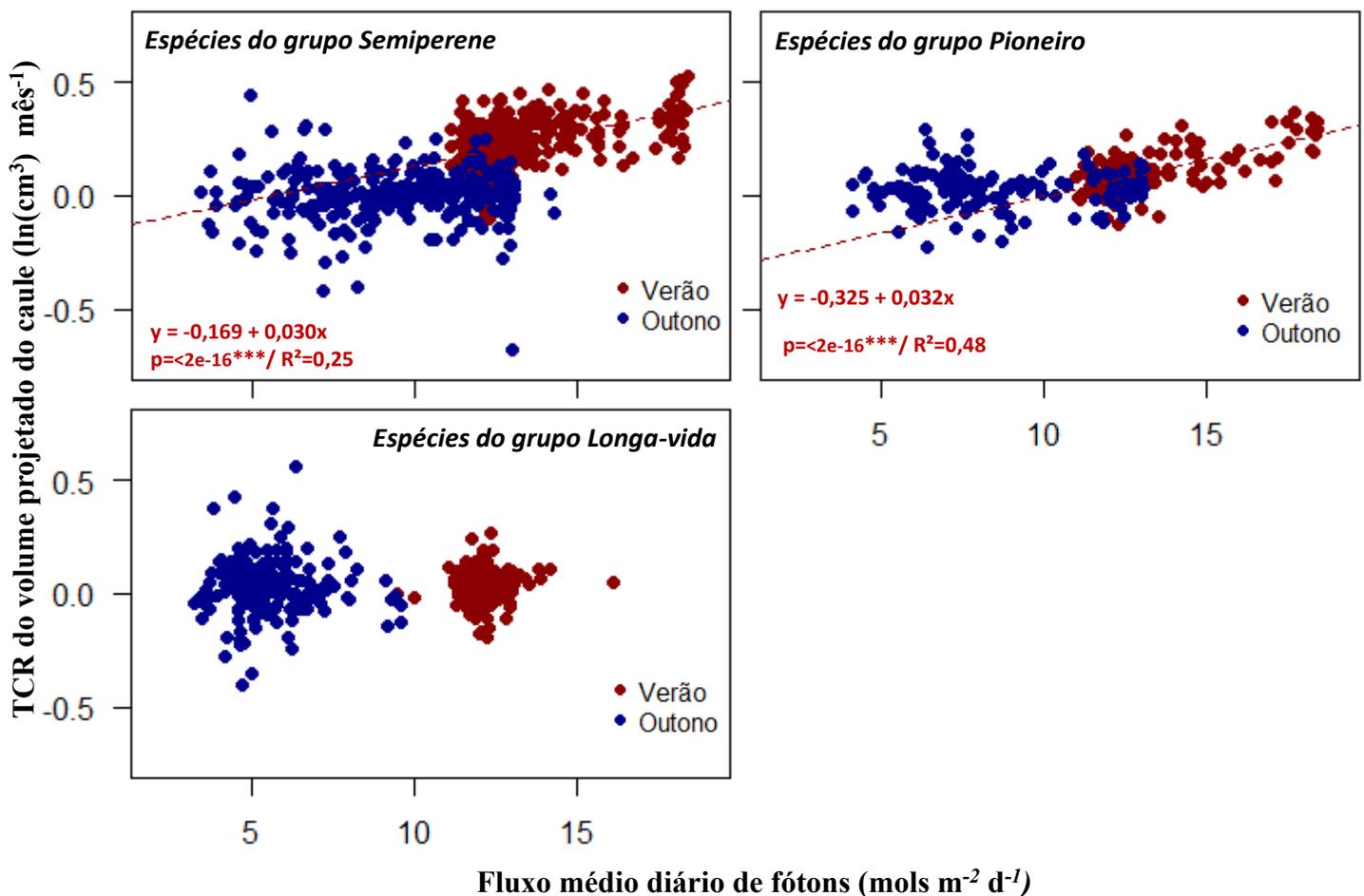
Figura 15 Gráfico de dispersão da relação entre a *taxa de crescimento relativo* (TCR) e a *luminosidade* (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento dos 650 indivíduos das 30 espécies de plantas avaliadas, levando-se em consideração a interação do fator *estação do ano* (*verão e outono*). Valores da equação da reta, p-valor e R^2 referem-se ao verão. ($p < 0,1$; $< 0,05^*$; $< 0,01^{**}$; $< 0,001^{***}$; R^2 =Coeficiente de determinação).



Quando avaliado a interação da estação do ano para os três grupos funcionais separadamente, encontrou-se o mesmo padrão do resultado acima demonstrado. O verão teve uma influência significativa no favorecimento da luminosidade no aumento da TCR das espécies. Contudo, novamente, os valores significativos só foram detectados para dois dos três grupos funcionais avaliados. Além disso, não foi observada uma influência significativa significativa, no que abrange os grupos funcionais, da luminosidade sobre a TCR durante a estação de outono, conforme demonstra a **figura 16**. Os valores de p nos modelos que avaliaram a interação dentro de cada estação do ano não foi maior do que

0,05 para o grupo longa vida durante o verão e para os três grupos funcionais durante o outono. Para os grupos semiperene e pioneira, durante o verão, a *densidade de fluxo diário de fótons* explicou 25 e 48% da variação do crescimento das espécies destes grupos, respectivamente.

Figura 16 Gráfico de dispersão da relação entre a *taxa de crescimento relativo* (TCR) e a *luminosidade* (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies dos 3 grupos funcionais com a interação do fator *estação do ano* (*verão e outono*). Valores da equação da reta, p-valor e R² referem-se ao verão. (p<0.1 . ; <0,05*; <0.01**; <0.001***; R²=Coeficiente de determinação).



Este resultado evidencia que há uma influência da estação do ano (verão ou outono) na qualidade da luz incidente sobre as plantas, sendo o verão a principal estação de crescimento da maioria das espécies. Os modelos que avaliaram os grupos semiperene e pioneiro apresentaram uma influência significativa da luminosidade sobre o crescimento das espécies durante a principal estação de crescimento (verão), de modo que as espécies destes dois grupos em fase juvenil apresentaram um ganho positivo em seu crescimento com o aumento da luminosidade ambiente. Contudo, o modelo linear que

avaliou o grupo longa-vida não apresentou uma relação significativa da luminosidade com o crescimento para nenhuma estação do ano.

O resultado reitera a importância da estação do Verão para o estabelecimento e desenvolvimento inicial, nesta região onde o experimento foi implantado, de espécies de rápido crescimento, com diferentes longevidades e hábitos de crescimento, como é o caso das espécies do grupo semiperene e pioneira. Porém, esta é uma abordagem a um nível macro, em que foi avaliado um conjunto de 10 espécies pertencentes a cada um dos três grupos funcionais avaliados e com uma característica em comum para as espécies selecionadas para cada um deles: a longevidade potencial produtiva. O que nos permite inferências a um nível mais generalista, com base neste atributo funcional em comum, e não apenas a um nível taxonômico, como é o da espécie. Os resultados em resposta da disponibilidade de luz ambiente, juntamente com a tolerância à sombra por espécie, serão apresentados a seguir.

6.2. Modelo de avaliação das espécies

Avaliando individualmente o desempenho das espécies de cada grupo funcional, foi possível encontrar um efeito significativo da disponibilidade de luz sobre a TCR para 18 espécies das 30 espécies avaliadas e, conseqüentemente, calcular o PCLPI para cada uma delas. Destas, 10 espécies são do grupo *semiperene*, 6 do grupo *pioneira* e 2 do grupo *longa-vida*. Destas 18 espécies, em dois casos só foi possível detectar uma influência significativa da disponibilidade luz com a sua variação de crescimento durante a estação do verão. Deste modo, o PCLPI destes duas espécies se referem a este período somente. Para as demais espécies foi possível se estimar o valor de PCLPI para o período todo de desenvolvimento inicial avaliado (verão e outono, aproximadamente 7 meses) e ainda, em alguns casos, também foi possível estimar o PCLPI para o verão e em dois casos para o outono, conforme consta na **tabela 4**.

As espécies *Inga marginata*, *Inga vulpina*, *Lafoensia pacari*, *Vernonia condensata* do grupo pioneiras e as espécies *Copaifera trapezifolia*, *Eugenia multcostata*, *Eugenia pyriformis*, *Euterpe edulis*, *Garcinia gardneriana*, *Garcinia humilis*, *Ocotea porosa*, *Plinia edulis* do grupo longa-vida foram as espécies em que não foi detectado um efeito significativo ($p < 0,05$) da luminosidade sobre a TCR em nenhum dos modelos testados. Por não ter sido detectado um efeito positivo (a luminosidade favorecendo o aumento da

TCR destas espécies ao longo do tempo), não foi possível estimar os valores de PCLPI. Todas as demais espécies tiveram seu crescimento favorecido ao longo do tempo pelo aumento da luminosidade incidente.

Tabela 4 Valores do Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI) de 18 espécies úteis em núcleos experimentais de restauração agroflorestal em campo em Rio do Sul, SC.

Grupo funcional	Nome comum	Nome científico	Hábito	Período avaliado	PCLPI (mols m ⁻² d ⁻¹)
Semiperene	boldo-baiano	<i>Plectranthus barbatus</i>	Arbusto	Todo	7,9
Semiperene	cana-de-açúcar	<i>Saccharum officinarum</i>	Herbácea	Todo	6,7
Semiperene	cheiro-de-anis	<i>Ocimum selloi</i>	Herbácea	Todo	5,2
Semiperene	fisalis	<i>Physalis pubescens</i>	Herbácea	Todo	9,2
Semiperene	guandu	<i>Cajanus cajan</i>	Arbusto	Todo	11,7
Semiperene	mandioca	<i>Manihot esculenta</i>	Herbácea	Todo	9,9
Semiperene	manjeriçã	<i>Ocimum basilicum</i>	Herbácea	Todo	7,3
Semiperene	muricato	<i>Solanum muricatum</i>	Arbusto	Todo	6,7
Semiperene	pfafia	<i>Pfaffia glomerata</i>	Herbácea	Todo	8,2
Semiperene	rami	<i>Boehmeria nivea</i>	Herbácea	Todo	7,3
Pioneira	amora-preta	<i>Morus nigra</i>	Árvore	Todo	6,9
Pioneira	bracatinga-de-Campo-Mourão	<i>Mimosa flocculosa</i>	Árvore	Todo	11
Pioneira	bracatinga	<i>Mimosa scabrella</i>	Árvore	Todo	9
Pioneira	sabugueiro	<i>Sambucus nigra</i>	Árvore	Todo	8,5
Pioneira	tucaneira	<i>Citharexylum myrianthum</i>	Árvore	Todo	8,4
Longa-vida	gabirola	<i>Campomanesia reitziana</i>	Árvore	Todo	4,7
Semiperene	boldo-baiano	<i>Plectranthus barbatus</i>	Arbusto	Verão	3,5
Semiperene	cana-de-açúcar	<i>Saccharum officinarum</i>	Herbácea	Verão	7,3
Semiperene	guandu	<i>Cajanus cajan</i>	Arbusto	Verão	-0,3
Semiperene	manjeriçã	<i>Ocimum basilicum</i>	Herbácea	Verão	-0,05
Pioneira	bracatinga-de-Campo-Mourão	<i>Mimosa flocculosa</i>	Árvore	Verão	-1,9
Pioneira	timbaúva	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Árvore	Verão	8,3
Pioneira	tucaneira	<i>Citharexylum myrianthum</i>	Árvore	Verão	10,8
Longa-vida	canela-sassafrás	<i>Ocotea odorifera</i>	Árvore	Verão	11,6
Semiperene	boldo-baiano	<i>Plectranthus barbatus</i>	Arbusto	Outono	8,1
Semiperene	manjeriçã	<i>Ocimum basilicum</i>	Herbácea	Outono	7,3

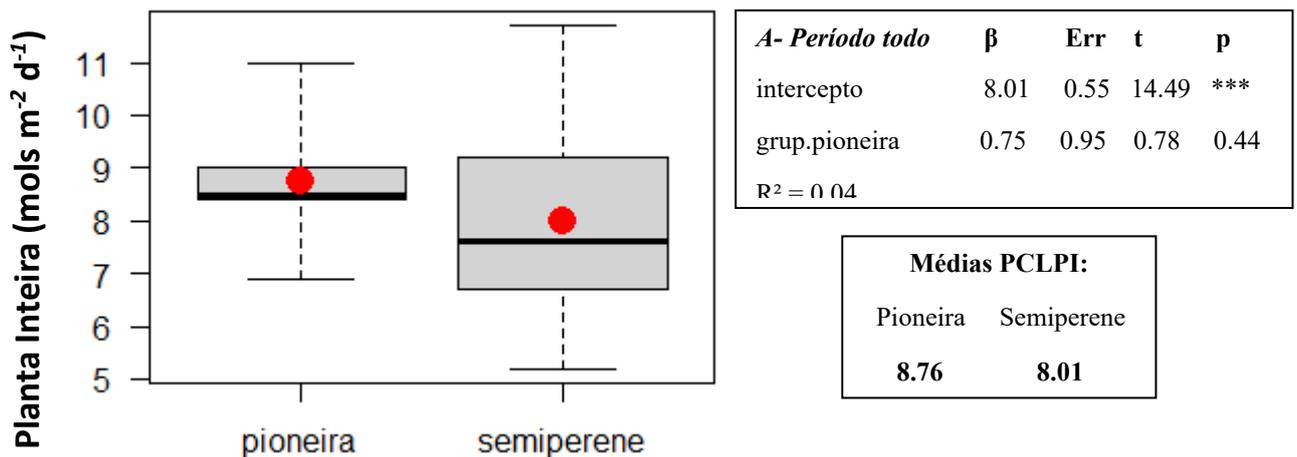
6.3. Valores do PCLPI por grupo funcional

Os pontos de compensação da planta inteira estimados não diferiram significativamente entre os grupos funcionais, tanto na avaliação do PCLPI para o período *todo* quanto levando em consideração apenas a estação do *verão* (Figura 17). Não foi possível realizar uma avaliação das diferenças das médias de PCLPI por grupo funcional

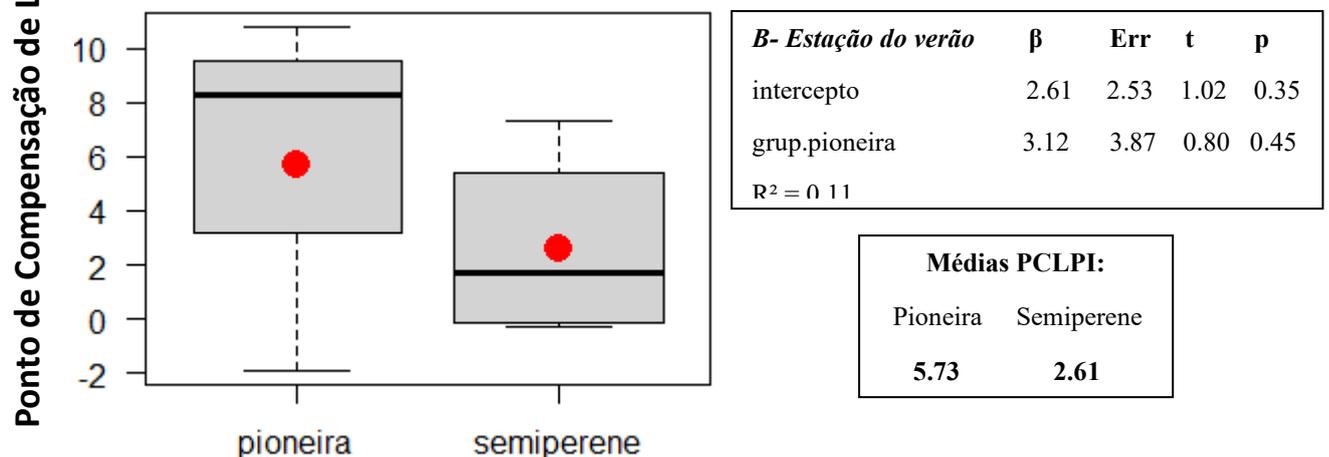
na estação do outono, haja vista em que só houveram valores de PCLPI nesta situação para espécies do mesmo grupo. Nestes modelos citados a cima, só foi possível incluímos os grupos semiperene e pioneira para avaliação das médias, tendo em vista que estes foram os únicos grupos com um número mínimo de observações por espécie possíveis para realização dos cálculos, já que para o grupo *longa-vida* só foi possível estimar o valor de PCLPI para uma única espécie em cada período de avaliação, não havendo PCLPI para espécies deste grupo durante o outono.

Figura 17 Separação das médias do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)* das espécies por grupo funcional através de modelos lineares. A fórmula teve como dados os valores de PCLPI das espécies em função do grupo funcional. *Gráfico A*: valores médios de PCLPI para o período *todo* de avaliação (verão e outono). *Gráfico B*: Valores médios de PCLPI para estação do *verão*. *Semiperene* - espécies com uso potencial de até 3 anos; *pioneira* - espécies com uso potencial de até 20 anos. *Ponto vermelho* = médias dos valores de PCLPI por grupo funcional. *Linha horizontal em destaque* = mediana. *Linhas verticais tracejadas (bigodes)* = quartis. ($p < 0.1$. ; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$; *grup.pioneira*= grupo funcional pioneira; β = parâmetro estimado de PCLPI (mols m⁻² d⁻¹); *Err*= erro padrão; *t*= t-valor).

A- Período todo de desenvolvimento (verão e outono)



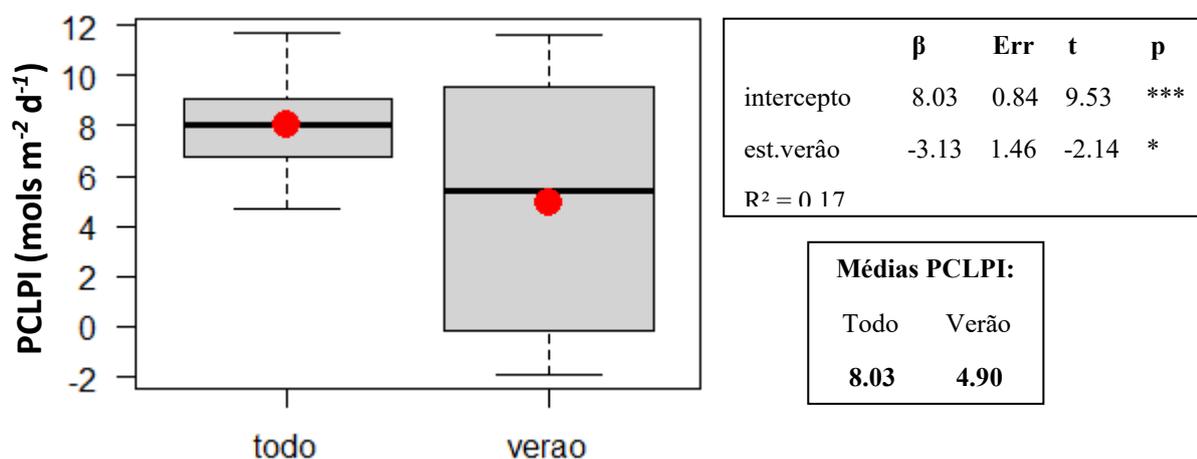
B- Verão



6.4. Valores do PCLPI por período de crescimento

Quando comparado os períodos de crescimento das espécies, foi identificado que houve uma diferença significativa dos valores médios do ponto de compensação da planta inteira entre o período todo de avaliação (verão e outono) e a estação do verão, de modo que os valores de PCLPI estimados foram em média maiores quando considerado as duas estações de avaliação juntas (**figura 18**). Novamente não foi possível se incluir nesta avaliação os valores de PCLPI da estação do outono, haja vista que, para este período do ano, para apenas duas espécies pertencentes ao mesmo grupo funcional foi possível se estimar o valor de PCLPI. Os resultados indicam que, durante o período do verão, as espécies tendem a apresentar uma maior tolerância à sombra (menor valor do PCLPI), conseguindo manter um crescimento positivo mesmo em ambientes mais sombreados.

Figura 18 Separação das médias do *Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira (PCLPI)* das espécies por período de desenvolvimento através de modelos lineares. A fórmula teve como dados os valores de PCLPI das espécies em função do período de crescimento. *Todo*: valores médios de PCLPI para o período *todo* de avaliação (verão e outono). *Verão*: valores médios de PCLPI para estação do *verão*. *Ponto vermelho* = médias dos valores de PCLPI. *Linha horizontal em destaque* = mediana. *Linhas verticais tracejadas (bigodes)* = quartis. ($p < 0.1$. ; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$; *est.verão*= período inicial de desenvolvimento das espécies correspondente a estação do verão; β = parâmetro estimado de PCLPI ($\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$); *Err*= erro padrão; *t*= t-valor).

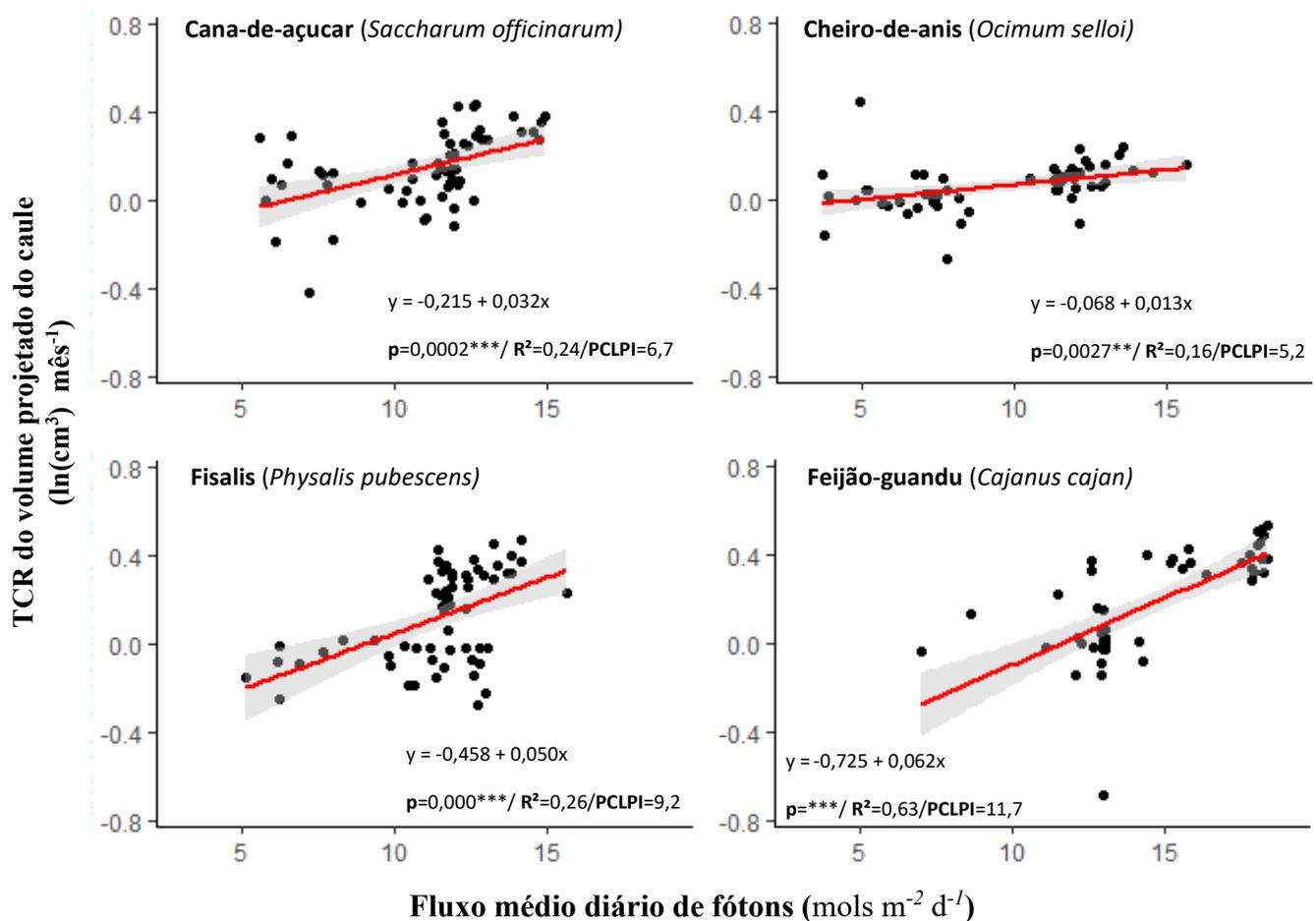


6.5. Espécies do grupo *semiperene*

Todas as 10 espécies do grupo *semiperene* tiveram seu crescimento favorecido a partir do aumento da luminosidade ambiente, demonstrando serem espécies demandantes de luz para o seu desenvolvimento inicial, com valor médio de PCLPI de $8,01 \text{ mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Os valores de PCLPI foram estimados para o período *todo* de avaliação (*verão e outono*) para as 10 espécies deste grupo, além de que para 4 espécies também foi possível se

estimar o valor de PCLPI apenas para a estação do *verão* e para outras duas espécies deste grupo também para a estação do *outono*. Os pontos de compensação de luz da planta inteira variaram de 5,2 a 11,7 $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$ durante o período *todo* de avaliação (**figura 19**) e de -0,3 a 7,3 $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$ durante o *verão* e 7,3 e 8,1 $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$ para as duas espécies com valores no outono (**figura 20**). A espécie *Ocimum selloi* foi a espécie mais tolerante à sombra (5,2 $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) e a espécie *Cajanus cajan* a espécie mais demandante de luz para ter um aumento em seu crescimento (11,7 $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$), considerando o período *todo* avaliado.

Figura 19 Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento (verão e outono) das 10 espécies do grupo *semiperene*. ($p < 0.1$; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$); R^2 = Coeficiente de determinação; PCLPI=Ponto de Compensação de luz da Planta Inteira ($\text{mols/m}^2/\text{d}$) calculado a partir do intercepto x quando $y = 0$. Faixa acinzentada = intervalo de confiança.



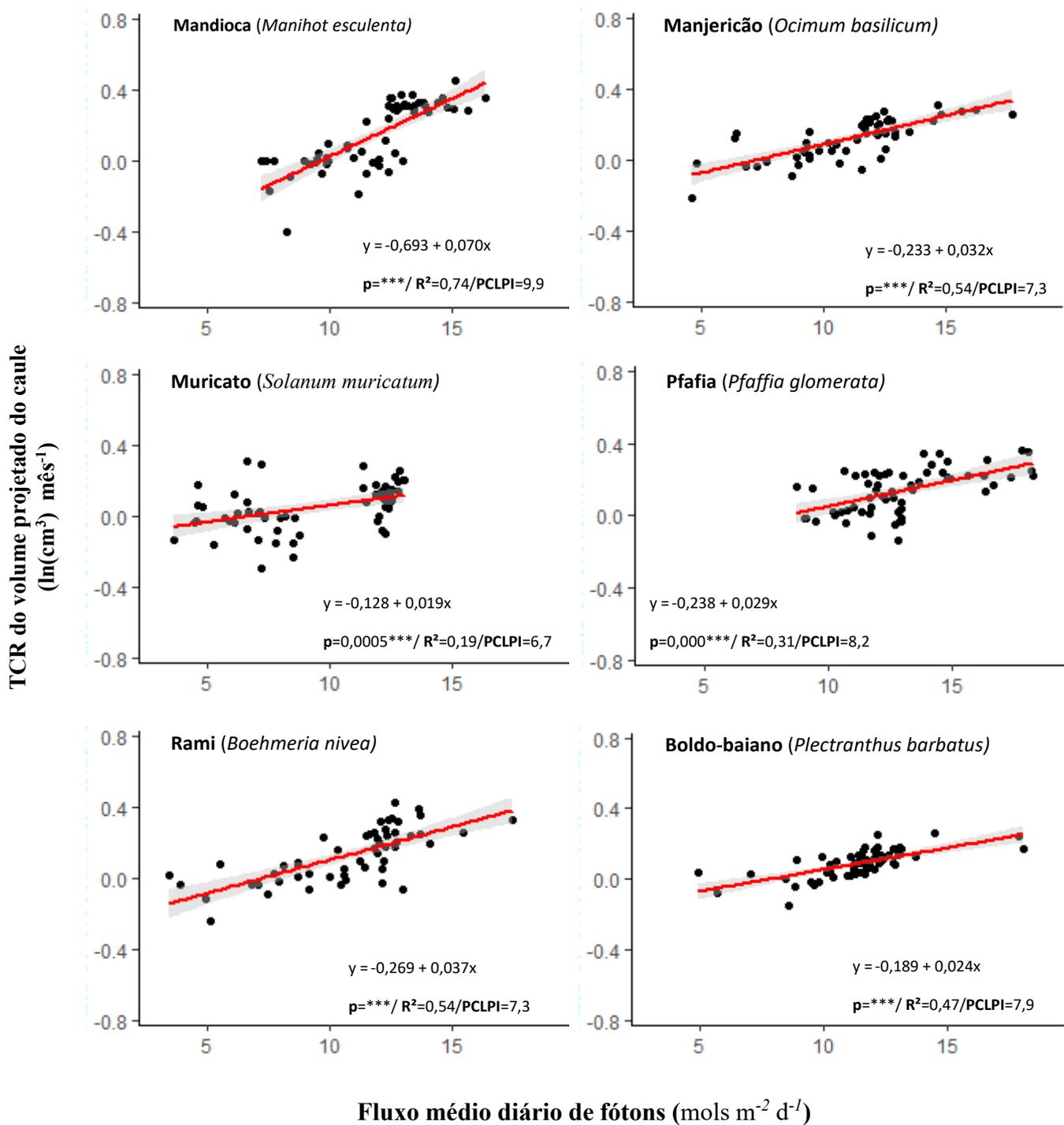
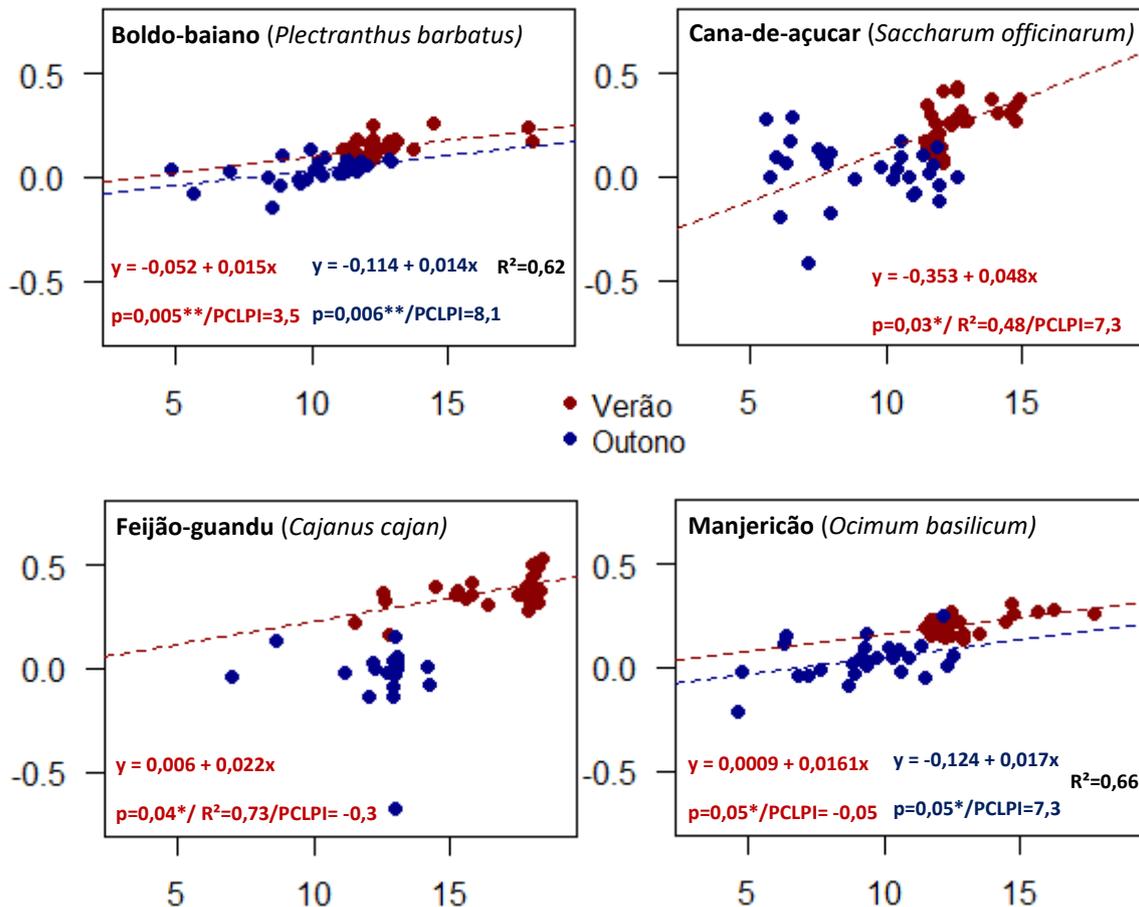


Figura 20 Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) considerando o fator de interação estação do ano (verão e outono) de 4 espécies do grupo *semiperene*. Valores da equação da reta, p-valor, R^2 e PCLPI em vermelho referem-se a estação do verão e valores em azul referem-se a estação do outono. ($p < 0.1$. ; $< 0,05^*$; $< 0,01^{**}$;

<0.001***); R^2 = Coeficiente de determinação; PCLPI=*Ponto de Compensação de luz da Planta Inteira* (mols/m²/d) calculado a partir do intercepto x quando y = 0.



Os valores da *densidade do fluxo médio diário de fótons* dos modelos que consideraram o período *todo* de desenvolvimento (verão e outono) explicaram de 16 a 74% da variação do crescimento das 10 espécies do grupo *semiperene*. Alternativamente, nos modelos que incluíram o fator *estação do ano* separadamente, os valores da *densidade do fluxo médio diário de fótons* explicaram de 48 a 73% da variação do crescimento de 4 das 10 espécies do grupo *semiperene*, em que foi possível se estimar os valores do PCLPI por estação do ano separadamente. Os gráficos demonstram, através do comportamento dos indivíduos de cada espécie e os resultados da inclinação da reta dos modelos, que as espécies do grupo *semiperene* apresentaram uma alta resposta biológica ao aumento da disponibilidade da luz ambiente. Apesar de tolerarem certo nível de sombreamento durante este período inicial de desenvolvimento, a abertura de dosséis com o aumento da incidência de luz nestas espécies de ciclo curto de vida favorecem seu crescimento.

6.6. Espécies do grupo *pioneira*

As espécies do grupo pioneira também tiveram seu crescimento favorecido a partir do aumento da luminosidade ambiente, de modo que estas espécies tiveram em média o maior valor de PCLPI calculado entre os grupos funcionais avaliados ($8,76 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), demonstrando serem espécies demandantes de luz para o seu desenvolvimento inicial e as mais intolerantes à sombra (**figura 21**), apesar de não terem diferido estatisticamente em média do grupo semiperene. Para as espécies do grupo *pioneiras*, só foi possível estimar o PCLPI de 6 das 10 espécies pertencentes a este grupo. Destas, para 5 espécies no foi possível se estimar o valor de PCLPI para o decorrer dos 7 meses de avaliação (verão e outono) e para uma espécie soemnte durante a estação do verão.

Durante todo o período inicial dos 7 meses de desenvolvimento das espécies, a espécie *Morus nigra* foi a espécie deste grupo que apresentou maior tolerância à sombra ($6,9 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), e a espécie *Mimosa flocculosa* a mais demandante de luz ($11 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) para obter um aumento em seu crescimento. A espécie *Enterolobium contortisiliquum* apresentou uma diferença significativa da influência da luminosidade sobre a TCR entre as estações do ano, de modo que, novamente, só foi detectado efeito significativo da disponibilidade de luz sobre a TCR durante a estação do verão, tendo seu crescimento favorecido pelo aumento da luminosidade neste período, e não sendo constatado efeito significativo na estação do outono ou durante o período das duas estações (verão e outono). Além desta, para outras duas espécies também foi possível se estimar o valor de PCLPI durante o verão, conforme a **figura 22**, sendo que, para nenhuma das 10 espécies deste grupo, foi possível se calcular o valor do PCLPI referente a estação do outono.

Figura 21 Gráfico de dispersão da relação entre a *taxa de crescimento relativo* (TCR) e a *luminosidade* (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento de 5 espécies do grupo pioneiras. ($p < 0.1$. ; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$); R^2 =Coeficiente de determinação; PCLPI= *Ponto de*

Compensação de luz da Planta Inteira (mols m⁻² d⁻¹) calculado a partir do intercepto x quando y = 0. Faixa acinzentada = intervalo de confiança.

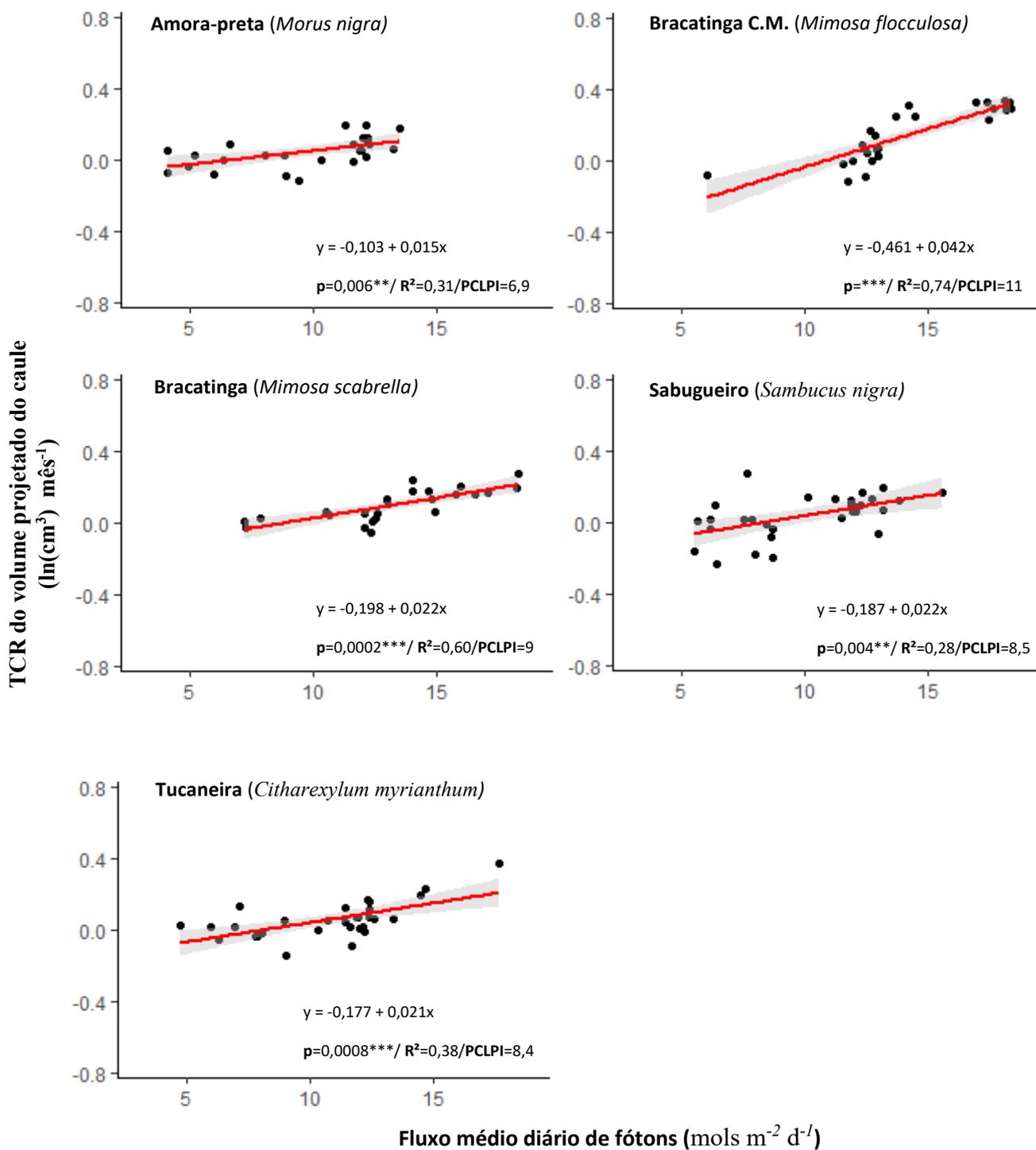
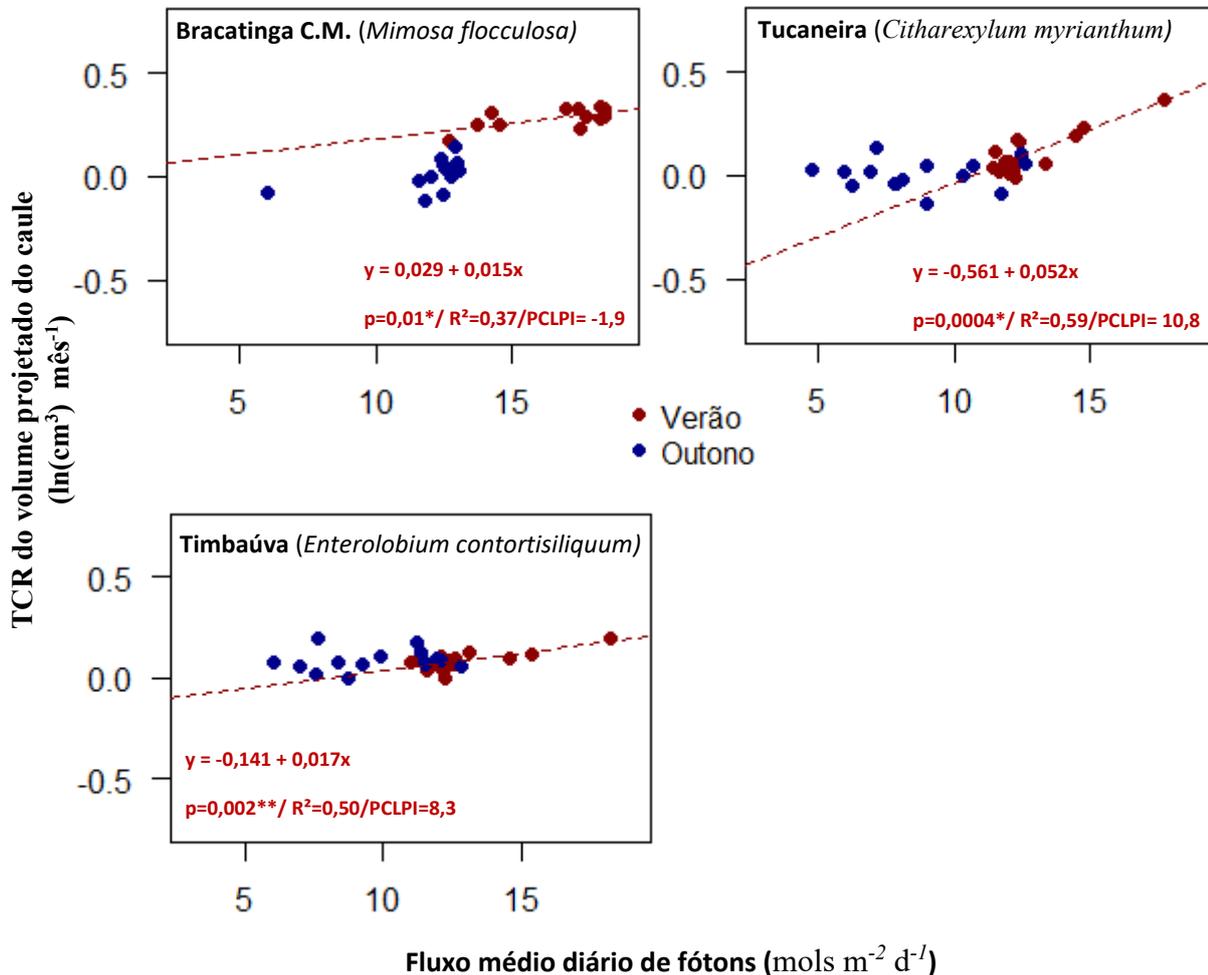


Figura 22 Gráficos de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) considerando o fator de interação *estação do ano* (verão e outono) de 3 espécies do grupo *pioneira*. Valores da equação da reta, p-valor, R² e PCLPI em vermelho referem-se a estação do verão. (p<0.1 ; <0,05*; <0.01**; <0.001***; R²= Coeficiente de determinação; PCLPI=Ponto de Compensação de luz da Planta Inteira (mols/m²/d) calculado a partir do intercepto x quando y = 0).



Os valores da *densidade do fluxo médio diário de fótons* dos modelos que consideraram o período *todo* de desenvolvimento (verão e outono) explicaram de 28 a 74% da variação do crescimento de 5 das 10 espécies do grupo *pioneira*. Alternativamente, nos modelos que incluíram o fator *estação do ano* separadamente, os valores da *densidade do fluxo médio diário de fótons* explicaram de 37 a 59% da variação do crescimento de 3 das 10 espécies do grupo *pioneira*, em que foi possível se estimar os valores do PCLPI por estação do ano separadamente.

6.7. Espécies do grupo *longa-vida*

Também foi possível detectar um efeito significativo da luminosidade sobre a TCR das espécies do grupo longa-vida, porém apenas para 3 das 10 espécies deste grupo. A espécie *Campomanesia reitziana* apresentou uma relação significativa da disponibilidade de luz sobre sua taxa de crescimento ($p=0,0372$) durante os 7 primeiros meses iniciais de desenvolvimento, apresentando um ponto de compensação de luz de $4,7 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, de modo que esta espécie demonstrou ser a espécie mais tolerante à sombra de todas as espécies avaliadas na pesquisa (**figura 23**). As espécies *Ocotea odorífera* e *Eugenia pyriformis* também apresentaram uma influência significativa da luminosidade sobre seu crescimento, porém, para ambas, este efeito só foi detectado durante a estação do verão. A primeira teve seu crescimento favorecido pelo aumento da disponibilidade de luz neste período do ano ($p=0,059$), apresentando um valor de PCLPI de $11,60 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Contudo, a segunda teve um efeito contrário, seu crescimento foi diminuído com o aumento da disponibilidade de luz ($p=0,034$). Por este motivo (efeito negativo da luminosidade sobre a TCR) não foi possível se estimar o ponto de compensação de luz da espécie *Eugenia pyriformis* (**figura 24**).

Figura 23 Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (densidade de fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento da espécie *Campomanesia reitziana* do grupo longa-vida. ($p < 0.1$; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$); R^2 =Coeficiente de determinação; PCLPI= Ponto de Compensação de luz da Planta Inteira ($\text{mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) calculado a partir do intercepto x quando $y = 0$. Faixa acinzentada = intervalo de confiança.

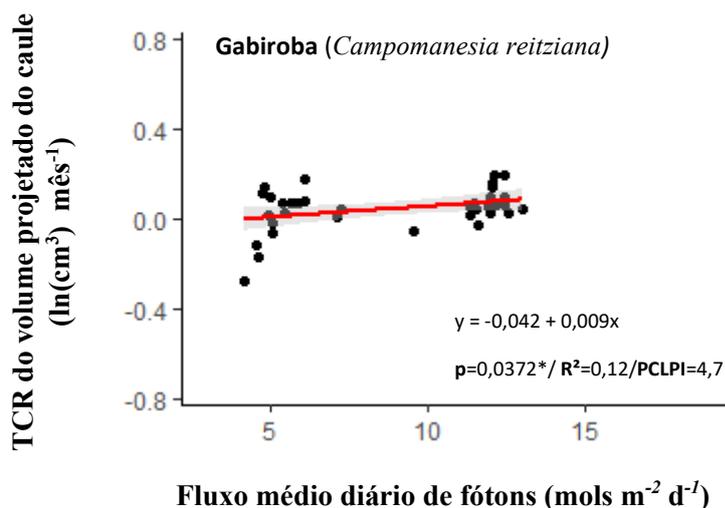
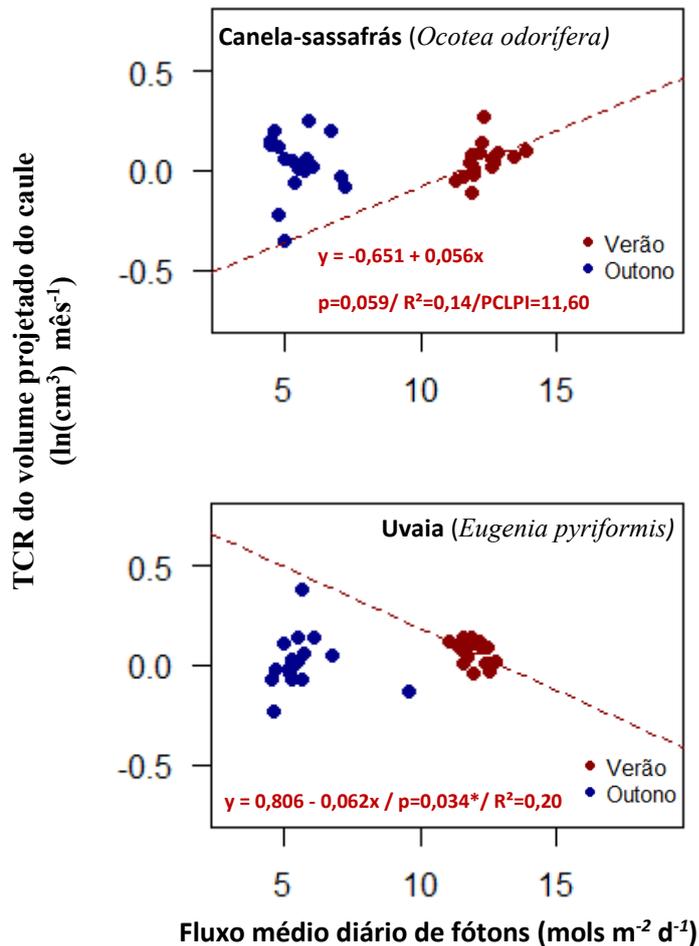


Figura 24 Gráfico de dispersão da relação entre a taxa de crescimento relativo (TCR) e a luminosidade (fluxo médio diário de fótons) ao longo dos 7 primeiros meses de desenvolvimento das espécies *Euterpe*

edulis e *Ocotea odorifera* com a interação do fator *estação do ano* (verão e outono). Valores da equação da reta, p-valor, R² e PCLPI em vermelho referem-se a estação do verão. (p<0.1 . ; <0,05*; <0.01**; <0.001***; R²=Coeficiente de determinação; PCLPI=Ponto de Compensação de luz da Planta Inteira (mols m⁻² d⁻¹) calculado a partir do intercepto x quando y = 0).



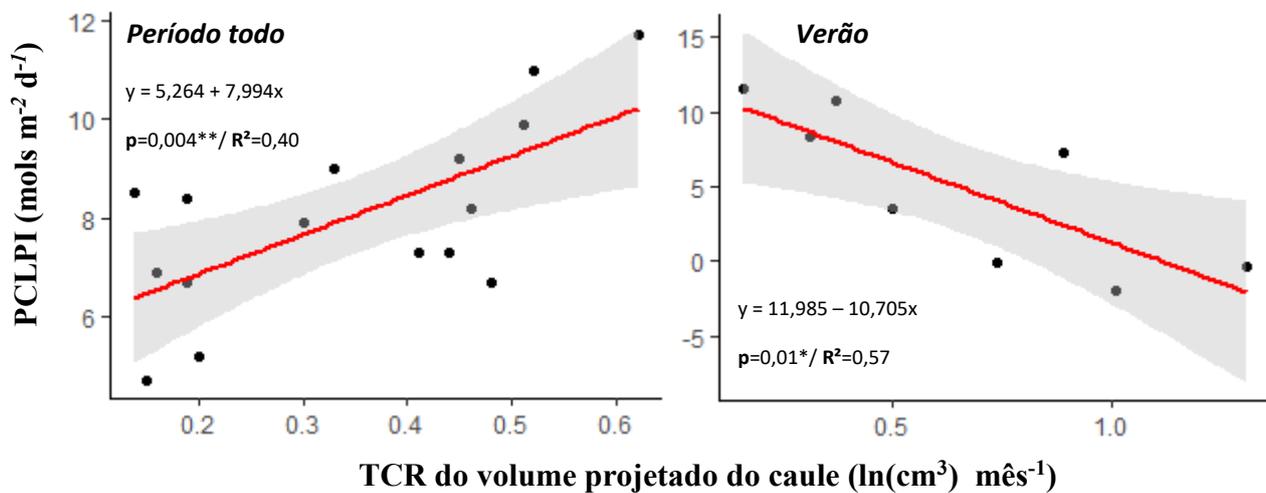
Nos modelos das espécies do grupo *longa-vida*, os valores da *densidade de fluxo médio diário de fótons* explicaram 12% da variação do crescimento da espécie *Campomanesia reitziana* durante as duas estações de crescimento (verão e outono) e 14 e 20% da variação do crescimento das espécies *Ocotea odorifera* e *Eugenia pyriformis*, durante a estação do verão, respectivamente. Isso demonstra que uma alta porcentagem de outros fatores podem ter influenciado na variação deste crescimento. O fato de ter havido uma baixa variação de luminosidade incidente sobre essas espécies durante o verão, atrelado ao lento crescimento delas, pode ter influenciado nos baixos valores de coeficiente de determinação encontrados nestes modelos, assim como na baixa resposta biológica obtida (valores menores de TCR). Este resultado diferiu dos resultados dos

demais grupos funcionais, em que a variação de luminosidade durante as estações do ano foi maior e em que as espécies são de rápido crescimento.

6.8. PCLPI em função da taxa de crescimento relativo

A taxa de crescimento do volume projetado do caule se demonstrou um bom preditor da variação do ponto de compensação de luz da planta inteira das espécies. Quando avaliado o período todo de desenvolvimento (verão e outono) os valores da TCR explicaram 40% da variação do ponto de compensação de luz da planta inteira, de modo que, para que a planta cresça mais, é necessário a incidência de mais luz. Avaliando o segundo cenário, levando-se em consideração o crescimento das plantas apenas durante a estação do verão, o comportamento encontrado o inverso: quanto mais luz, menor foi o crescimento das espécies, de modo que os valores da TCR neste caso explicaram 57% da variação dos valores do ponto de compensação de luz da planta inteira (**figura 25**).

Figura 25 Gráfico de dispersão da relação entre o ponto de compensação de luz da planta inteira (PCLPI $\text{mols m}^{-2} \text{d}^{-1}$) e a taxa de crescimento relativo do volume projetado do caule ($\text{TCR}_{\text{volumeProjetado}} \ln(\text{cm}^3) \text{mês}^{-1}$) em dois períodos de desenvolvimento das espécies: *período todo* (verão e outono) e *verão* (somente estação do verão). ($p < 0.1$. ; $< 0,05^*$; $< 0.01^{**}$; $< 0.001^{***}$; $R^2 =$ Coeficiente de determinação; *Faixa acinzentada* = intervalo de confiança).



7. DISCUSSÕES

A longevidade potencial produtiva da planta, a priori, não se demonstrou ser um bom preditor para se estimar tolerância à sombra. Além de não ser possível estimar o PCLPI da maioria das espécies pertencentes ao grupo longa-vida, os modelos que avaliaram a diferença estatística entre as médias de PCLPI por grupo funcional apresentaram baixo poder de determinação. O fato das espécies do grupo longa-vida serem espécies longevas com lento crescimento pode explicar o porquê de não ter sido possível se estimar os valores de PCLPI destas espécies. A coleta de dados do experimento foi conduzida em um curto período de tempo (7 meses), de tal maneira que, possivelmente, por este motivo não foi possível se detectar a curva ideal de crescimento das espécies do grupo *longa-vida*, e deste modo determinar o nível de luz no qual o crescimento destas espécies seria nulo (Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira).

Este estudo demonstra que espécies de diferentes longevidades apresentam uma curva ideal de crescimento, de modo que essa curva ideal está diretamente ligada, e responde, à disponibilidade de luz do ambiente no qual a planta está inserida. Este comportamento é corroborado por outras pesquisas que dizem que, em vista da disponibilidade de luz, os requisitos das espécies seguem uma curva ideal, o que significa que mais luz não necessariamente melhora o desempenho de cada espécie (ANNIGHÖFER, 2018). Do mesmo modo, uma alta intensidade de luz pode também ser um estresse para as plantas e até causar danos a órgãos fotossintéticos, o que pode ser igualmente verdadeiro para mudanças bruscas no ambiente de luz de fenótipos aclimatados a níveis mais baixos de luz (LARCHER, 2001). Isso pode explicar o porquê que, para algumas espécies do grupo longa-vida, não foi possível estimar essa curva ideal de crescimento e, conseqüentemente, calcular seu PCLPI. Estas espécies apresentam seu ponto ideal de crescimento a níveis mais baixos de luminosidade, o que não foi contemplado pelas condições em que elas estavam expostas.

Por se tratar de uma espécie mais intolerante à luz, o seu PCLPI, assim como uma resposta linear positiva da luminosidade sobre a TCR, devem ocorrer em faixas menores de *densidade de fluxo de fótons* do que a encontrado na presente pesquisa. Não existindo, com isso, uma “janela” de luminosidade em que fosse possível detectar a curva ideal de desenvolvimento destas espécies. De modo que, para se estimar o valor de PCLPI para

espécies que apresentam intolerância à luz, novos estudos precisam ser desenvolvidos em condições que contemplem um maior gradiente de luminosidade, tendo em vista a variação dos valores ideais de luminosidade para seu crescimento, além das peculiaridades do ciclo de desenvolvimento que uma planta pode apresentar diante desse estímulo ambiente.

Uma possível justificativa para a baixa predição à sombra (figura XX) destas categorias funcionais pautadas pela longevidade, é o fato de que, dentro destas categorias, as espécies do mesmo grupo apresentam variações na capacidade de tolerar à sombra, principalmente as espécies do grupo *semipenerene* e *pioneira*. Pois espécies que apresentam um mesmo limiar de ciclo potencial produtivo de vida podem divergir no tipo e intensidade de resposta à variação da disponibilidade de luz. Os valores estimados de PCLPI permitiu mensurar a tolerância à sombra destas espécies em seu ciclo inicial de desenvolvimento, fase crítica para seu estabelecimento. Mudanças de estratégia ao longo da ontogenia (*desenvolvimento*) têm sido observadas em várias espécies de árvores, principalmente devido à tendência de se maximizar o crescimento durante a fase de mudas, que constitui o período mais vulnerável do ciclo de vida de uma árvore (ESCUDEIRO et al., 2017).

Os resultados obtidos indicam não haver diferenças estatística nas médias de tolerância à sombra entre os grupos funcionais *semiperene* e *pioneira*. Apesar disso, as espécies pioneiras tiveram maior valor médio de PCLPI ($8,76 \text{ mols m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), esse resultado pode ser atribuído à estratégia de vida dessas plantas, que são conhecidas por seu rápido crescimento e colonização de ambientes abertos com alta disponibilidade de luz. Essas características são vantajosas em ambientes onde a competição por luz é menor. Por outro lado, as espécies do grupo *semiperene* possuem adaptações que lhes permitem sobreviver e competir em ambientes mais sombreados. Essas plantas têm a capacidade de aproveitar eficientemente a luz disponível e realizar processos fotossintéticos mesmo em condições de menor luminosidade.

Esses resultados corroboram com estudos anteriores que discutem a tolerância à sombra em diferentes espécies vegetais. Por exemplo, um estudo realizado por Smith et al. (2018) analisou a resposta de diferentes espécies arbóreas à disponibilidade de luz e concluiu que espécies pioneiras tendem a apresentar menor tolerância à sombra em comparação com espécies de longa-vida. Outro estudo relevante é o de Johnson e Smith (2019), que investigaram os mecanismos adaptativos das plantas para sobreviver em

ambientes sombreados. Os autores destacam que plantas longevas são capazes de otimizar a eficiência fotossintética e a alocação de recursos para se adaptarem às condições de baixa luminosidade. Este estudo vem ao encontro ao nosso resultado em que a espécie que apresentou maior tolerância à sombra foi uma espécie de ciclo de vida longo.

Um estudo conduzido por Kitajima (1994) analisou as estratégias de crescimento de plantas em diferentes níveis de disponibilidade de luz em florestas tropicais. Os resultados mostraram que as espécies de longa vida, mesmo que sejam menos especializadas para ambientes abertos, têm a capacidade de ajustar seu crescimento e fisiologia em resposta às variações na disponibilidade de luz. Essas plantas apresentam uma taxa de crescimento mais lenta, maior eficiência na utilização de luz, maior alocação de recursos para raízes e maior capacidade de sobrevivência em condições de baixa luminosidade.

Um estudo conduzido por Johnson et al. (2020) investigou a relação entre a tolerância à sombra e os traços funcionais das plantas. Os autores examinaram diferentes características morfológicas e fisiológicas de espécies arbóreas e constataram que a altura máxima alcançada pela planta estava positivamente relacionada à tolerância à sombra. Essa relação indica que plantas de maior porte tendem a ser mais tolerantes à sombra devido à sua capacidade de competir por luz em ambientes sombreados. Outro estudo interessante é o de Wang et al. (2017), que analisou a influência da tolerância à sombra no desempenho de regenerantes arbóreas em diferentes níveis de luz. Os resultados indicaram que espécies com maior tolerância à sombra apresentaram maior sobrevivência e crescimento em ambientes sombreados, evidenciando a importância dessa característica para a sobrevivência e estabelecimento de plantas em condições de menor disponibilidade de luz.

No contexto da longevidade das plantas, um estudo conduzido por Kobe et al. (2013) investigou a relação entre a longevidade e a tolerância à sombra em espécies arbóreas. Os pesquisadores observaram que espécies de longa vida tendem a apresentar maior capacidade de suportar níveis mais baixos de luz e competir efetivamente em ambientes sombreados. Essa adaptação permite que essas plantas sobrevivam e persistam por períodos mais longos, mesmo em condições de menor disponibilidade de luz.

É importante ressaltar que a tolerância à sombra não é uma característica estática e pode ser influenciada por fatores ambientais, como a disponibilidade de recursos além

da luz. Um estudo realizado por Valladares et al. (2016) aborda a plasticidade fenotípica das plantas em resposta à variação na disponibilidade de luz e outros recursos. Os autores destacam a importância da plasticidade fenotípica na capacidade das plantas de se adaptarem a diferentes condições ambientais, incluindo ambientes sombreados. Essa plasticidade permite que as plantas ajustem seus traços e estratégias de crescimento de acordo com a disponibilidade de luz, otimizando seu desempenho em diferentes contextos.

No entanto, é importante ressaltar que a tolerância à sombra não é uma característica binária, mas sim um espectro contínuo. Mesmo dentro de um grupo funcional, pode haver variações individuais na tolerância à sombra, resultantes de diferenças genéticas, plasticidade fenotípica e interações complexas com o ambiente. Além disso, é válido destacar que a tolerância à sombra não é o único fator determinante para o sucesso das plantas em ambientes sombreados. Outros traços funcionais, como a capacidade de competir por nutrientes e água, podem influenciar a capacidade de sobrevivência e crescimento das plantas em condições de menor disponibilidade de luz. Estudos como os de Wright et al. (2010) e Poorter et al. (2019) enfatizam a importância da integração de múltiplos traços funcionais para uma compreensão mais abrangente da ecologia das plantas em relação à tolerância à sombra.

Crescimento x tolerância à sombra

Ao contrário do encontrado em relação a longevidade potencial produtiva das plantas, a taxa de crescimento relativo das espécies se demonstrou ser um bom preditor da tolerância à sombra. De modo que, quanto maior é a demanda de luz (maior intolerância à sombra), mais rápido será o crescimento da planta. Ou seja, para espécies intolerantes à sombra (maiores valores de PCLPI), quanto mais luz mais rápido será seu crescimento. O inverso também é verdadeiro. Espécies mais tolerantes à sombra (menores valores de PCLPI) tendem a ter um lento crescimento. Neste caso mais luz não necessariamente irá aumentar seu crescimento, podendo inclusive ter um efeito prejudicial a estas plantas.

Quando foi avaliado a resposta do PCLPI das espécies em relação ao seu crescimento apenas durante a estação do verão, constatou-se que durante este período do ano as espécies apresentaram um comportamento inverso do que foi descrito anteriormente: espécies mais tolerantes à sombra tiveram um crescimento mais rápido do

que as espécies intolerantes à sombra. Isto contraria o que se espera do comportamento de plantas expostas a condições naturais. Uma possível explicação para esta resposta é que, durante boa parte do período do verão, a espécie de adubação verde, *Chrotalaria ochroleuca*, havia cobrido todo o experimento, de modo a superar em altura as demais espécies, e a sombrear de maneira densa todas as plantas. Neste cenário de intenso sombreamento, as espécies mais tolerantes à sombra, por possuírem melhores estratégias de sobrevivência à essas condições, apresentaram maiores taxas de crescimento.

De maneira geral, mudas juvenis de espécies exigentes em luz tendem a ter um desenvolvimento mais sobressalente em relação a espécies tolerantes à sombra na maioria dos ambientes de luz, porém, em ambientes de baixa luminosidade, esta vantagem tende a não ser a mesma (LUSK et al., 2011). A taxa de crescimento relativo de espécies tolerantes à sombra em baixa luminosidade é considerado maior do que o de espécies intolerantes, devido à sua tolerância em ambientes com luz limitada (SENDALL; LUSK; REICH, 2016). Em qualquer momento do processo sucessional, ter maior altura confere a planta vantagem competitiva pelo acesso prévio à luz, no entanto, a altura incorre em custos de investimentos anteriores em hastes e estruturas de suporte, em custos de manutenção contínua para as hastes e vasculatura, assim como em desvantagens no transporte de água (WESTOBY et al, 2002).

Outro estudo relevante de Valladares et al. (2008), que analisou as estratégias funcionais de plantas em relação à tolerância à sombra, destaca que a tolerância à sombra não é apenas uma função do tempo de vida, mas também da plasticidade fenotípica das plantas. As espécies de longa vida têm maior capacidade de ajustar seu crescimento e desenvolvimento em resposta às condições ambientais, permitindo-lhes sobreviver e competir efetivamente em ambientes sombreados. Por outro lado, as espécies de ciclo curto, mesmo que possam ter uma taxa de crescimento mais rápida, podem ter uma menor capacidade de ajuste fenotípico e menor tolerância à sombra devido à sua menor longevidade e menor capacidade de armazenamento de recursos.

Essas adaptações permitem que as espécies de longa vida sejam capazes de sobreviver e competir efetivamente em ambientes sombreados, mesmo sem apresentar taxas de crescimento tão rápidas quanto as espécies de ciclo curto. Estudos demonstram que espécies de ciclo de vida menor que 60 anos crescem mais rápido que espécies mais longevas com a mesma idade (JOHNSON & ABRAMS, 2009). Estas espécies menos longevas, por sua vez, são menos tolerantes à sombra (EASDALE ET AL., 2007). O

mesmo padrão já foi evidenciado em outros estudos, de modo que existe um trade-off entre demanda de luz e o ciclo de vida de árvores de florestas tropicais, sendo estas duas características inversamente proporcionais (POORTER ET AL., 2008).

Qualidade da irradiação solar

A estação do ano apresentou ser um fator relevante no favorecimento da luminosidade sobre o crescimento das espécies avaliadas. Um ponto que pode explicar esse fenômeno é a influência latitudinal do município onde foi conduzida a pesquisa, especificamente devido a um conjunto de condições climáticas e geográficas na qual o experimento se encontrava submetido. Estudos demonstram existir maiores valores de irradiação solar e fotoperíodo durante os meses que correspondem à primavera e verão do que no período de outono e inverno para diferentes regiões do Brasil, havendo uma influência direta da latitude nas variáveis climáticas (BALDISERA, 2018).

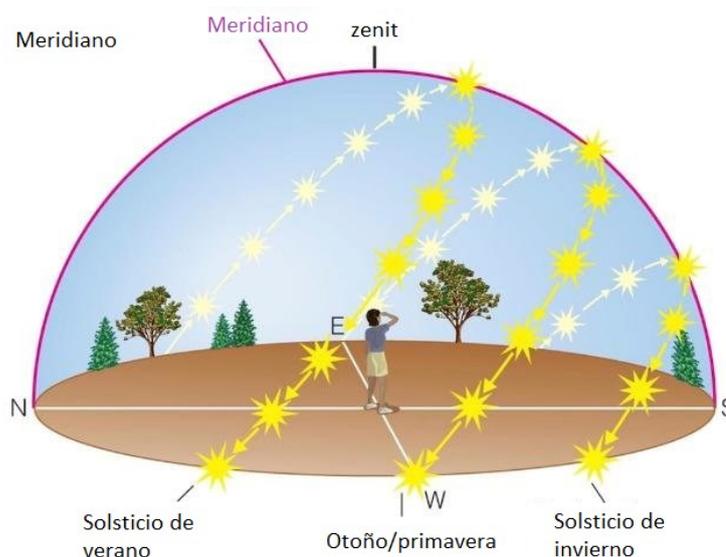
A qualidade espectral da luz do dia não é a mesma em todos os lugares, nem a taxa de mudança na qualidade espectral é a mesma em todos os locais (GOLDBERG; KLEIN, 1977). Mudanças naturais no fotoperíodo, quantidade e qualidade da luz desempenham um papel fundamental na sinalização das plantas, permitindo o ajuste diário e sazonal do crescimento e desenvolvimento delas (CHIANG et al., 2019), de modo que as plantas desenvolveram ao longo do tempo respostas adaptativas para detectar e interpretar mudanças na quantidade, qualidade e direcionalidade da luz (PEDMALE et al., 2016). Investigações que correlacionam os requisitos de qualidade de luz de mudas de árvores de diferentes latitudes e a disponibilidade natural desses comprimentos de onda devido a fatores geográficos, anuais, e mudanças diurnas indicam uma adaptação ecotípica de populações de árvores à qualidade e dinâmica de luz espectral específica em seu local de origem (CHIANG et al., 2019).

O município de Rio do Sul, Santa Catarina, apresenta a nível de Brasil uma alta latitude. Isto acarreta maiores valores no ângulo de elevação solar durante os meses do verão do que no outono, o que por consequência faz com que os verões tenham maior radiação solar e fotoperíodo do que durante o outono nesta localidade. Em um ângulo de elevação solar inferior a 20°, as condições climáticas têm um efeito significativo nas proporções de luz azul (B) e vermelha (R), enquanto a proporção de luz verde (G) é quase constante (CHIANG et al., 2019).

Além disso, o outono e o inverno em Rio do Sul são muito chuvosos, apresentando alto índice de nebulosidade. Smith (2003) quantificou o efeito das condições meteorológicas na qualidade da luz em ângulos de elevação solar elevados e mostrou que as nuvens e a cobertura de poeira têm um pequeno efeito sobre os espectros de luz, afetando principalmente a luz nas faixas azul e vermelha. Este fenômeno apresenta um comportamento similar a composição da luz solar que ocorre ao reluzir sobre a copa de uma planta (CHIANG et al., 2019).

Em uma baixa elevação solar, a proporção da luz vermelha para vermelho distante (R:FR) flutua entre 0,8 em condições nubladas e 1,3 em dias ensolarados (CHIANG et al., 2019). Esse aspecto, da influência das condições climáticas e geográficas sobre a qualidade da irradiação da luz, pode ser uma evidência do porquê das diferenças encontradas nas taxas de crescimento relativo das espécies quando sobre a influência da luminosidade nestas duas estações do ano, verão e outono. Muitas vezes, dependendo do clima a que pertence, é preciso se pensar mais nas mudanças que a floresta (ou a agrofloresta) naturalmente realiza ao longo do ano do que numa taxa estática de porcentagem de sombreamento designada para uma espécie de tal vegetação (MICCOLIS et al., 2016).

Figura 26 Imagem ilustrativa do movimento aparente do sol ao redor da Terra e a mudança de sua angulação nos solstícios e equinócios durante o decorrer do ano. Fonte: <https://www.heliosfera.com/coordenadas-y-carta-solar/>



Durante os primeiros dias e meses de desenvolvimento das mudas, a espécie anual *C. ochroleuca* se destacou com um rápido crescimento, se sobressaindo rapidamente em altura perante as demais. Diante deste cenário, as espécies dos grupos funcionais

rapidamente ficaram sob seu dossel, sendo sombreadas. Este fator pode ter estimulado o crescimento das espécies dos grupos semiperene e pioneira, de modo a evitarem a sombra. Este processo foi observado durante a estação do verão, o que pode ser mais uma evidência do porquê de ser detectado uma diferença na influência da luminosidade sobre o crescimento das plantas entre estações do ano.

A luz é um dos fatores ambientais mais críticos na sobrevivência das espécies florestais, pois afeta as estratégias de sucessão e crescimento (OLGUIN et al, 2020). Debaixo de um dossel, há reduções simultâneas na luz vermelha (baixo R:FR) e azul, e as plantas demandantes de luz têm a capacidade de detectar e evitar o sombreamento através da detecção destes dois comprimentos de onda (PEDMALE et al., 2016). Por outro lado, espécies tolerantes à sombra maximizam a eficiência do uso da luz na sombra, enquanto as espécies intolerantes tentam escapar da sombra através do crescimento vertical do caule (NTAWUHIGANAYO et al., 2020).

Em plantas que demandam a luz solar, uma dessas respostas adaptativas é a capacidade de sentir e evitar o sombreamento das plantas vizinhas (PEDMALE et al., 2016). Durante este processo, os recursos energéticos são realocados dos órgãos de armazenamento para permitir o rápido alongamento de caules e pecíolos (folhas), permitindo que uma planta sombreada supere suas vizinhas (PEDMALE et al., 2016).

Contudo, durante a estação do verão foram encontrados valores negativos de PCLPI para espécies dos grupos semiperene e pioneira. Este resultado pode estar atrelado as altas temperaturas constatadas durante esta estação do ano. Muito calor pode acarretar no aquecimento das folhas da plantas e uma consequente alta evapotranspiração, o que pode ter influência na planta, inibindo seu desenvolvimento e acionando outros mecanismos de compensação da mesma. Foi demonstrado que a qualidade da luz pode interagir com outros fatores ambientais, como a temperatura, onde temperaturas mais altas mostraram reduzir o efeito promotor de crescimento da luz vermelho distante (FR) sobre determinadas espécies (CHIANG et al., 2018).

Porém, mais pesquisas devem ser desenvolvidas neste campo de modo a melhor elucidar a questão e termos evidências mais claras através do cálculo do PCLPI, estimando a tolerância à sombra de um leque mais amplo de espécies de diferentes ciclos de vida e necessidades luminosas. Compreender o papel da variação da qualidade da luz nas plantas é um fator crucial para prever o efeito das temperaturas atualmente crescentes,

especialmente em áreas marginais, como aquelas próximas aos limites da faixa latitudinal das árvores (CHIANG et al., 2019).

Manejos

A possibilidade de se conseguir estimar valores mínimos que uma planta ou que um grupo funcional necessita para seu desenvolvimento inicial através do cálculo do *PCLPI* tem aplicações diretas na eficiência do estabelecimento de plantios de restauração ecológica, além de poder servir como um instrumento de maior precisão para podas e roçadas dos manejos realizados em sistemas agroflorestais. Pois, assim como nas florestas, em que a manipulação do regime de luz é uma das principais ferramentas disponíveis para controlar o desenvolvimento florestal (ANNIGHÖFER, 2018), as podas agroflorestais são essenciais para se maximizar o crescimento de árvores, mudas ou sementes abaixo do dossel de árvores maiores, acelerando assim a sucessão natural do sistema (REBELLO, 2018).

Sabendo quais valores de *densidade de fluxo de fótons* o dossel ou a copa de uma árvore intercepta, podemos estimar parâmetros dos níveis de manejos (roçadas, podas, raleio) a serem realizados em um SAF com base na incidência luminosa mínima (*PCLPI*) que a espécie sob este mesmo dossel necessita. Estas são possíveis aplicações e desdobramentos desta metodologia que podem auxiliar no aperfeiçoamento destas práticas tão importantes na condução deste sistema. Podas periódicas nos SAFs replicam e potencializam os processos de renovação que ocorrem naturalmente pelo vento, raios, inundação e intervenção de outras espécies (formigas, cupins, besouro serra-pau etc.) e podemos com isso acelerar alguns destes processos respeitando o ciclo e estrato de cada planta e observando o momento de sucessão ecológica do sistema como um todo (MICCOLIS et al., 2016).

Basicamente, toda perturbação muda o regime de luz no piso florestal (BIGELOW; NORTH; SALK, 2011) e, portanto, a disponibilidade de recursos para a regeneração de árvores (ANNIGHÖFER et al., 2019). A variedade em se tolerar estas diferentes condições, representado pela faixa de estágios sucessionais iniciais até os finais, é benéfica para se manter a diversidade de espécies de árvores em todos os estandes (ANNIGHÖFER et al., 2019). Tal gradiente de condições pode ser alcançado diversificando regimes silviculturais e usando abordagens de regeneração que imitam uma série de intensidades de perturbação (ANNIGHÖFER et al., 2019) ou manejos.

Do mesmo modo, no âmbito da restauração ecológica maiores sucessos de plantios podem ser promovidos utilizando-se essa metodologia para estimar os valores mínimos da necessidade luminosa das espécies. Através do cálculo e sistematização desta informação, pode-se tornar mais eficiente o plantio de mudas, sabendo-se qual o nível de luz determinada espécie necessita em sua fase juvenil e diminuindo os índices de mortalidade e insucessos em seu estabelecimento inicial. A maioria dos projetos de restauração ecológica estabelece metas de quantas árvores plantar, ao invés de quantas sobrevivem ao longo do tempo ou, mais importante, se os benefícios desejados são alcançados, resultando em grandes gastos e em esforços de plantio de árvores que falharam (HOLL & BRANCALION, 2020).

Em um projeto de reflorestamento no Sri Lanka, cerca de US \$ 13 milhões foram gastos para plantar árvores de mangue após o tsunami do Oceano Índico em 2004, mas durante o monitoramento de 23 locais de plantio de restauração após cinco ou mais anos de implantação, descobriu que mais de 75% dos locais tinham menos que 10% de sobrevivência de árvores devido ao mau planejamento do projeto e à falta de manutenção das mudas (KODIKARA et al, 2017).

Os projetos de restauração podem ter objetivos ecológicos amplos e complexos que requerem medidas distintas e integrativas para avaliar o desenvolvimento e o sucesso da restauração; no entanto, a maioria dos estudos geralmente avalia parâmetros estruturais e de composição de espécies, com menos ênfase nos processos ecológicos e de funcionamento (ROSENFELD & MÜLLER, 2019). A falta de análises rigorosas sobre os principais componentes e motivadores dos custos de restauração limita o desenvolvimento de alternativas para reduzir custos e a seleção dos métodos mais econômicos para atingir as metas de restauração (BRANCALION et al, 2019).

Estratos

Para o bom planejamento e eficiência de um sistema agroflorestal (SAF) é necessário conhecer qual estrato cada espécie ocupa, o que se reflete em saber qual a necessidade que uma espécie tem de receber luz solar em sua idade adulta, quando estabelece-se em determinado “andar” dentro da floresta (ou agrofloresta) (MICCOLIS et al., 2016) e tem condições ideais para seu pleno desenvolvimento (floração e frutificação). Quando diferentes espécies de diferentes estratos são combinadas, otimiza-se a ocupação do espaço e permite-se o melhor aproveitamento dos recursos (água, luz,

nutrientes e organismos “companheiros”, como fungos e bactérias benéficos), sendo possível, assim, ter mais sucesso no estabelecimento dos SAFs (MICCOLIS et al., 2016).

Portanto, esta é uma informação relevante e de grande utilidade para a seleção de espécies, planejamento de plantios ecológicos e implementação de sistemas agroflorestais com base em categorias de estratificação. Entretanto, essa “categorização” se baseia na maioria das vezes em observações de agrofloresteiros ou praticantes experientes e não sendo, por isso, algo trivial, de fácil identificação por praticantes iniciantes. Além de que muitas espécies ainda não foram contempladas nestas categorias. O uso do *PCLPI* como metodologia para estimar o quanto uma planta tolera à sombra nos permite aperfeiçoar este tipo de classificação, aplicando-o ao planejamento de SAF’s e fornecendo mais precisão para se saber qual estrato determinada espécie pode pertencer durante seu ciclo de vida, mediante a quantificação de sua necessidade luminosa.

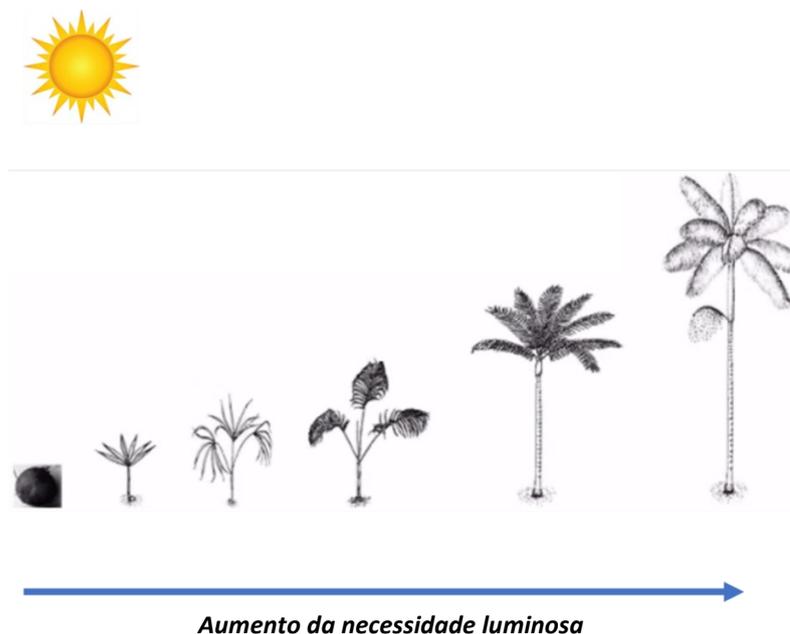
Contudo, a possibilidade de uma planta tolerar certo nível de sombra não necessariamente quer dizer que esta espécie se encontra em sua condição ideal de desenvolvimento, ou seja, que ela esteja ocupando o seu estrato agroflorestal. Em outros casos, um ambiente sombreado será justamente o local onde determinada espécie encontra esse pleno desenvolvimento. O Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira nos fornece o valor da densidade de fluxo médio diário de fótons no qual a planta não cresce, e com isso podemos estimar o mínimo de luz que a planta tolera, sem que alcance a mortalidade (BALTZER; THOMAS, 2007b). Faz-se importante ter essa distinção em mente quando utilizamos essa metodologia, a fim de que ela possa ser melhor associada a aplicações em um sistema agroflorestal.

Nas condições da presente pesquisa, essa metodologia foi utilizada em diferentes ciclos de vida de espécies de diferentes longevidades, principalmente na fase juvenil de espécies de árvores potenciais para uso em SAF’s e projetos de restauração. Essa fase é de grande importância para o estabelecimento inicial destas espécies, mas que não necessariamente condiz com a sua necessidade morfofisiológica em fase adulta, no qual é indicado pelo *estrato* que esta ocupa. Apesar disso, a informação fornecida pelo *PCLPI* neste estágio de desenvolvimento não deixa de ser importante, inclusive trazendo aplicações diretas para o planejamento de SAF’s, haja vista também que um plantio sucessional não diz respeito apenas a fase adulta de uma planta. Durante todos os intensos manejos praticados em um SAF, seu sistema é renovado e diferentes gradientes de luminosidade são promovidos pela abertura de dosséis presentes nesta dinâmica.

Conhecer qual é a necessidade mínima de luz que uma planta necessita ou tolera durante seu ciclo de vida é importante para se saber o tempo apropriado para se realizar determinado manejo, de modo que não se perca esse período ótimo de desenvolvimento de uma planta ou que ela não sobreviva devido a um possível excesso de sombreamento.

É necessário que se realize estudos com aplicações do PCLPI em períodos mais longos de desenvolvimento destas espécies, de modo que outras fases de seus ciclos de vida sejam contempladas. Assim, mais inferências podem ser trazidas a respeito do comportamento da planta, sem se tratar apenas de um pequeno “recorte” temporal de seu ciclo. Afinal, uma mesma espécie ao longo do seu desenvolvimento ontogenético pode apresentar diferentes comportamentos em resposta à luminosidade ambiente (LUSK, 2004; LUSK et al., 2011), e essa nem sempre é uma informação acessível. O crescimento de espécies tolerantes à sombra, por exemplo, sofre maiores declínios em seu processo ontogenético do que espécies demandadoras de luz, assim como estas necessitam de mais luz para alcançarem um crescimento líquido positivo do que espécies tolerantes à sombra (BALTZER; THOMAS, 2007b; LUSK, 2004).

Figura 27 Imagem que ilustra um exemplo da mudança da necessidade luminosa durante o desenvolvimento ontogenético de uma espécie de “meia sombra” - *Euterpe edulis*.



8. CONCLUSÕES

Na presente pesquisa foi possível estimar a tolerância à sombra de 18 espécies úteis para sistemas agroflorestais (durante sua fase juvenil de desenvolvimento) através da metodologia do Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira. Demonstrando ser uma metodologia útil, simples, de fácil aplicação e que independe de traços fisiológicos como, por exemplo, a nível de folha. Apesar disso, a longevidade potencial produtiva da planta elencada através dos grupos funcionais demonstrou não ser um bom preditor de tolerância à sombra. Por isso, deve-se estudar quais outros preditores podem ser úteis para se estimar os valores de PCLPI, como, por exemplo, área foliar específica ou outras categorias utilizadas por agrofloresteiros. Conhecimentos populares já demonstram que há uma variação na capacidade de se tolerar a sombra entre espécies da categoria semiperene e pioneira, o que pode justificar porque os grupos funcionais elencados não foram bons preditores. Em contrapartida, o volume do caule projetado (taxa de crescimento relativo) das espécies se demonstrou um bom preditor da tolerância à sombra. De modo que a relação crescimento/tolerância à sombra é inversamente proporcional: quanto mais rápido é o crescimento de uma espécie, menor será sua tolerância à sombra e mais luz esta espécie necessitará para que cresça rapidamente. Foi possível se estimar a tolerância à sombra de mais espécies como ervas e arbustos do que espécies arbóreas, possivelmente pelo seu menor ciclo de vida. De modo que para a maioria das espécies longevas (ciclo de vida maior que 20 anos) não foi possível se estimar os valores de PCLPI. Os resultados sugerem que se recomende que as medições para se estimar tolerância à sombra de espécies vegetais através da metodologia do Ponto de Compensação de Luz da Planta Inteira sejam feitas por períodos superiores a uma estação do ano. Sendo, o ideal, que sejam realizadas durante 1 ano inteiro ou, no mínimo, por duas estações.

9. REFERÊNCIAS

- AGRICULTURA EM FOCO. **Cana-de-açúcar (Saccharum officinarum) cont.** Disponível em: <http://agriculturainfoco.blogspot.com/p/cana-de-acucar-saccharum-officinarum.html>. Acesso em: 20 set. 2022.
- AMEZTEGUI, A. et al. Shade tolerance and the functional trait: demography relationship in temperate and boreal forests. **Functional Ecology**, v. 31, n. 4, p. 821–830, 1 abr. 2017.
- AMMER, C.; HOFMANN, R. **Biomass partitioning of beech seedlings under the canopy of spruce** **Die Biomassenverteilung junger Buchen unter Fichtenaltholzschirm.** [s.l: s.n.]. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/255879940>>.
- ANNIGHÖFER, P. et al. Disentangling juvenile growth strategies of three shade-tolerant temperate forest tree species responding to a light gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 391, p. 115–126, 1 maio 2017.
- ANNIGHÖFER, P. Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. **Forest Ecology and Management**, v. 415–416, p. 139–147, 1 maio 2018.
- ANNIGHÖFER, P. et al. Silvicultural implications from analyzing light induced height growth development of eight North American juvenile tree species in mixed-conifer forests. **Forestry**, v. 92, n. 5, p. 616–626, 12 dez. 2019.
- ARENA, C. et al. The effect of light quality on growth, photosynthesis, leaf anatomy and volatile isoprenoids of a monoterpene-emitting herbaceous species (*Solanum lycopersicum* L.) and an isoprene-emitting tree (*Platanus orientalis* L.). **Environmental and Experimental Botany**, v. 130, p. 122–132, 1 out. 2016.
- AVALOS, G. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. **Revista de Biologia Tropical**, v. 67, n. 2, p. S53–S77, 2019.
- BALDISERA, R. S. Influencia das variáveis climáticas - declinação solar, fotoperíodo e irradiação no topo da atmosfera, em regiões agricultáveis do Brasil. **Revista de Ciências Agroambientais**, v. 15, n. 2, p. 108–115, 28 maio 2018.
- BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. **Oecologia**, v. 153, n. 2, p. 209–223, ago. 2007a.
- BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1208–1221, nov. 2007b.
- BIGELOW, S. W.; NORTH, M. P.; SALK, C. F. Using light to predict fuels-reduction and group-selection effects on succession in Sierran mixed-conifer forest. <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1139/x11-120>, v. 41, n. 10, p. 2051–2063, out. 2011.
- BRANCALION ET AL, PEDRO H.S., PAULA MELI, JULIO R.C. TYMUS, FELIPE E .B. LENTI, RUBENS M. BENINI, ANA PAULA M. SILVA, INGO ISERNHAGEN, K

AREN D. HOLL, What makes ecosystem restoration expensive? A systematic cost assessment of projects in Brazil, **Biological Conservation**, Volume 240, 2019, 108274, ISSN N 0006-3207, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108274>.

CARVALHO RIBEIRO, S. M. et al. A spatially explicit index for mapping Forest Restoration Vocation (FRV) at the landscape scale: Application in the Rio Doce basin, Brazil. **Science of The Total Environment**, v. 744, p. 140647, 20 nov. 2020.

CHARBONNIER, F. et al. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 181, p. 152–169, 15 nov. 2013.

CHARBONNIER, F. et al. Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 8, p. 1592–1608, 1 ago. 2017.

CHIANG, C. et al. Day Extension with Far-Red Light Enhances Growth of Subalpine Fir (*Abies lasiocarpa* (Hooker) Nuttall) Seedlings. **Forests** 2018, Vol. 9, Page 175, v. 9, n. 4, p. 175, 29 mar. 2018.

CHIANG, C. et al. Latitude and Weather Influences on Sun Light Quality and the Relationship to Tree Growth. **Forests** 2019, Vol. 10, Page 610, v. 10, n. 8, p. 610, 24 jul. 2019.

CHIANUCCI, F.; MACEK. *hemispher: an R package for fisheye canopy image analysis | Canopy photography*. (n.d.). Retrieved October 3, 2022, from <https://canopyphotography.wordpress.com/2022/04/05/hemispher-an-r-package-for-fisheye-canopy-image-analysis%ef%bf%bc/>

CANNELL, M. ,VAN NOORDWIJK , M., ONG, C., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. **Agrofor.Syst.** 34(1),27–31

CORBIN, JEFFREY D. & HOLL, KAREN D. Applied nucleation as a forest restoration strategy, **Forest Ecology and Management**, Volume 265, 2012, Pages 37-46, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.013>.

DENG, X. W.; QUAIL, P. H. Signalling in light-controlled development. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, v. 10, n. 2, p. 121–129, 1 abr. 1999.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, 1 nov. 2001.

T. A. EASDALE, ET AL. “Tree Life Histories in a Montane Subtropical Forest: Species Differ Independently by Shade-Tolerance, Turnover Rate and Substrate Preference.” **Journal of Ecology**, vol. 95, no. 6, 2007, pp. 1234–49. *JSTOR*, <http://www.jstor.org/stable/4496076>.

ELISÉE BAHATI NTAUWUHIGANAYO, FÉLICIEN K UWIZEYE, ETIENNE ZIBERA, MIRINDI E DUSENGE, CAMILLE ZIEGLER, BONAVENTURE NTIRUGULIRWA, DONAT NSABIMANA, GÖRAN WALLIN, JOHAN UDDLING, Traits controlling shade tolerance in tropical montane trees, **Tree Physiology**, Volume

40, Issue 2, February 2020, Pages 183–197, <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1093/treephys/tpz119>

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisas de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2^a ed. – Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI, 2006.

ESCUADERO, A. et al. Ontogenetic changes in crown architecture and leaf arrangement: effects on light capture efficiency in three tree species differing in leaf longevity. **Ecological Research**, v. 32, n. 4, p. 595–602, 1 jul. 2017.

FALSTER, D. S.; DUURSMA, R. A.; FITZJOHN, R. G. How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, n. 29, p. E6789–E6798, 17 jul. 2018.

FENG, J. et al. Comparing shade tolerance measures of woody forest species. **PeerJ**, v. 2018, n. 10, 2018.

FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging Software to Extract Canopy Structure and Gap Light Transmission Indices from True-colour Fisheye Photographs, **Users Manual and Program Documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

FROUFE, L.C.M., SCHWIDERKE, D.K., CASTILHANO, A.C. ET AL. Nutrient cycling from leaf litter in multistrata successional agroforestry systems and natural regeneration at Brazilian Atlantic Rainforest Biome. **Agroforest Syst** **94**, 159–171 (2020). <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10457-019-00377-5>

GIVNISH TJ (1988) Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. **Aust J Plant Physiol** 15:63–92.

GOLDBERG, B.; KLEIN, W. H. Variations in the spectral distribution of daylight at various geographical locations on the earth's surface. **Solar Energy**, v. 19, n. 1, p. 3–13, 1 jan. 1977.

GOMMERS, C. M. M. et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option. **Trends in plant science**, v. 18, n. 2, p. 65–71, fev. 2013.

GÖTSCH, E. **Homem e Natureza Cultura na Agricultura**. Recife: [s.n.].

GOWER, S. T.; KUCHARIK, C. J.; NORMAN, J. M. Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. **Remote Sensing of Environment**, v. 70, n. 1, p. 29–51, 1 out. 1999.

HÉRAULT B, ET AL. (2011) Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. **J Ecol** **99**:1431–1440.

HOLL, D. KAREN (2017) Research Directions in Tropical Forest Restoration, **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 102 (2), 237-250, (1 de agosto de 2017)

HOLL, KAREN D., A BRANCALION, PEDRO H. S. Tree planting is not a simple solution 2020. 10.1126/science.aba8232 – **Science** 580-581

HOLL, K.D. AND ZAHAWI, R.A. (2018), Applied nucleation is a straightforward, cost-effective forest restoration approach: reply to Ramírez-Soto et al. (2018). **Restor Ecol**, 26: 618-619. <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1111/rec.12701>

H. WICKHAM. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag New York, 2016.

JOHNSON, S. E., & ABRAMS, M. D. (2009). *Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States*. **Tree Physiology**, 29(11), 1317–1328. doi:10.1093/treephys/tpp068

JOHNSON, D. M., & SMITH, W. K. (2019). Functional implications of light-growth relationships: from plant responses to ecosystems. **Trends in Plant Science**, 24(4), 308-317.

JOHNSON, D. M., DOMEK, J. C., & SMITH, W. K. (2020). Consequences of shade tolerance for tree performance: linking structure to functioning. **Tree Physiology**, 40(10), 1307-1321.

JOSÉ FERNANDO DOS SANTOS REBELLO. **Princípios de Agricultura Sintrópica segundo Ernst Götsch**. [s.l: s.n.].

KITAJIMA, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 **tropical trees**. *Oecologia*, 98(3-4), 419-428

KOBE, R. K., PACALA, S. W., SILANDER JR, J. A., & CANHAM, C. D. (2010). Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. **Ecological Society of America**, 91(12), 3253-3257.

KOBE, R. K., LEPCZYK, C. A., & IYER, M. (2013). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. **Oikos**, 122(3), 409-416.

KODIKARA, K.A.S., MUKHERJEE, N., JAYATISSA, L.P., DAHDOUH-GUEBAS, F. AND KOEDAM, N. (2017), Have mangrove restoration projects worked? An in-depth study in Sri Lanka. **Restor Ecol**, 25: 705-716. <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1111/rec.12492>

KOELEMEIJER, I. A. et al. Management intensity and landscape configuration affect the potential for woody plant regeneration in coffee agroforestry. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 313, p. 107384, 15 jun. 2021.

KOHYAMA, T. (1991) A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. **Functional Ecology**, 5, 83 – 90.

KOHYAMA, T. & HOTTA, M. (1990) Significance of allometry in tropical saplings. **Functional Ecology**, 4, 515 – 521.

KNEESHAW DD, KOBE RK, COATES KD, MESSIER C (2006) Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. **J Ecol** 94:471–480

KRISHNAMURTHY, L., KRISHNAMURTHY, P.K., RAJAGOPAL, I. ET AL. Can agroforestry systems thrive in the drylands? Characteristics of successful agroforestry systems in the arid and semi-arid regions of Latin America. **Agroforest Syst** **93**, 503–513 (2019). <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10457-017-0143-0>

KUNSTLER G, ET AL.(2016) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature** **529**:204–207.

LARCHER, W., 2001. Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt; 77 Tabellen, 8 Boxen, 6., Neubearb. Aufl. Ulmer, Stuttgart. UTB 8074: **Botanik, Agrar- und Forstwissenschaften, Ökologie, Geographie.**

LAVOREL, SANDRA; GRIGULIS, KARL; MCINTYRE, SUE; WILLIAMS, NICK S. G.; GARDEN, DENYS; DORROUGH, JOSH; BERMAN, SANDRA; QUÉTIER, FABIEN; THÉBAULT, AURÉLIE; BONIS, ANNE. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! **Functional Ecology**, [S.L.], p. 134-147, 22 nov. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>.

LEFCHECK, JONATHAN S. (2016) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. **Methods in Ecology and Evolution**. 7(5): 573-579. DOI:10.1111/2041-210X.12512

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas. **Nova Odessa: Instituto Plantarum**, 554p. 2008.

LÜPKE, B. v. 2004. Regeneration of beech-oak-mixed stands in Central Europe under continuous cover management. In: Improvement and Silviculture of Beech, Proceedings from the 7th **International Beech Symposium**. IUFRO Research Group, Tehran, Iran: 128–134.

LUSK, C. H. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. **Functional Ecology**, v. 18, n. 6, p. 820–828, 1 dez. 2004.

LUSK, C. H. et al. Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. **Annals of Botany**, v. 108, n. 3, p. 419–428, 1 set. 2011.

LUSK, C. H., PÉREZ-MILLAQUEO, M., & PIPER, F. I. (2011). Shade tolerance, biomass allocation and photosynthetic acclimation in seedlings of a Chilean rainforest relict. **Trees**, 25(5), 935-946

LUSK, C. H.; JORGENSEN, M. A. The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. **Functional Ecology**, v. 27, n. 6, p. 1286–1294, 2013.

MASON, N. W. H. et al. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 4, p. 571–578, 1 ago. 2003.

MICCOLIS, A. et al. **Restauração ecológica com Sistemas Agroflorestais - como conciliar conservação com produção opções para cerrado e caatinga guia técnico.** [s.l: s.n.].

MONTEITH, J. L. Solar Radiation and Productivity in Tropical Ecosystems. **The Journal of Applied Ecology**, v. 9, n. 3, p. 747, dez. 1972.

NETO, N. E. C. et al. **Agroflorestando o mundo de Facão Trator**. [s.l.] Cooperafloresta, 2016.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693–714, 2010.

NTAWUHIGANAYO, E. B. et al. Traits controlling shade tolerance in tropical montane trees. **Tree Physiology**, v. 40, n. 2, p. 183–197, 17 fev. 2020.

OLGUIN, FLAVIA Y.; MORETTI, ANA PAULA; PINAZO, MARTÍN; GORTARI, FERMÍN; BAHIMA, JOSÉ VERA; GRACIANO, CORINA. Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabrlea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest, **Forest Ecology and Management**, Volume 460, 2020, 117867, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>.

PEDMALE, U. V. et al. Cryptochromes Interact Directly with PIFs to Control Plant Growth in Limiting Blue Light. **Cell**, v. 164, n. 1–2, p. 233–245, 14 jan. 2016.

PENEIREIRO, F. M. et al. **Apostila do educador agroflorestal - Introdução aos Sistemas Agroflorestais**. [s.l: s.n.].

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

PIAIA, BRUNA BALESTRIN; ROVEDDER, ANA PAULA MOREIRA; PROCKNOW, DJONEY; CAMARGO, BETINA; GAZZOLA, MATHEUS DEGRANDI; CRODA, JESSICA PUHL; STEFANELLO, MAUREEN DE MORAES; Natural regeneration as an indicator of ecological restoration by applied nucleation and passive restoration, **Ecological Engineering**, Volume 157, 2020, 105991, ISSN 0925-8574, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105991>

PINHEIRO J, BATES D, R Core Team (2022). **_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_**. R package version 3.1-157, <<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.

POORTER, L., ROZENDAAL, D. M., BONGERS, F., DE ALMEIDA-CORTEZ, J. S., ALMEYDA ZAMBRANO, A. M., ÁLVAREZ, F. S., ... & CHAZDON, R. L. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature Ecology & Evolution**, 3(6), 928-934.

POORTER, LOURENS, ET AL. “Architecture of 54 Moist-Forest Tree Species: Traits, Trade-Offs, and Functional Groups.” **Ecology**, vol. 87, no. 5, 2006, pp. 1289–301. *JSTOR*, <http://www.jstor.org/stable/20069069>. Accessed 9 Mar. 2023.

R CORE TEAM (2022). R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

ROJAS-BOTERO, SANDRA; SOLORZA-BEJARANO, JAIRO; KOLLMANN, JOHANNES; TEIXEIRA, LEONARDO H.. Nucleation increases understory species and functional diversity in early tropical forest restoration, **Ecological Engineering**, Volume 158, 2020, 106031, ISSN 0925-8574, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106031>.

ROSENFELD, M.F. AND MÜLLER, S.C. (2019), Assessing ecosystem functioning in forests undergoing restoration. **Restor Ecol**, 27: 158-167. <https://doi-org.ez46.periodicos.capes.gov.br/10.1111/rec.12828>

SAMPAIO, A. B., RIBEIRO, K. T., VIEIRA, D. M., & DA SILVA, D. C. B. (2021). *Guia de Restauração ecológica para Gestores de Unidades de Conservação*. **Instituto Chico Mendes**. P. 1-68.

SANCHEZ, P.A., 1995. Science in agroforestry. **Agrofor.Syst**.30 (1–2),5–55.

SANSEVERO, J.B.B., ALONSO, J.M., BOOTH, M.C., BUENO, M.M., CARVALHO, L.S., CLEMENTE, N., FOESCH, M.D.S., MATEUS, F.A. AND VALCARCEL, R. (2018), On the teaching of ecological restoration in Brazil: an analysis of postgraduate courses. **Restor Ecol**, 26: 997-1004. <https://doi.org/10.1111/rec.12662>

SANTOS, PEDRO ZANETTI FREIRE; CROUZEILLES, RENATO; SANSEVERO, JERÔNIMO BOELSUMS BARRETO; Can agroforestry systems enhance biodiversity and ecosystem service provision in agricultural landscapes? A meta-analysis for the Brazilian Atlantic Forest, **Forest Ecology and Management**, Volume 433, 2019, Pages 140-145, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.064>.

SENDALL, K. M.; LUSK, C. H.; REICH, P. B. Trade-offs in juvenile growth potential vs. shade tolerance among subtropical rain forest trees on soils of contrasting fertility. **Functional Ecology**, v. 30, n. 6, p. 845–855, 1 jun. 2016.

SOCIEDADE INTERNACIONAL PARA A RESTAURAÇÃO ECOLÓGICA E GRUPO DE TRABALHO SOBRE CIÊNCIA E POLÍTICA (2004) Princípios da SER International sobre a restauração ecológica. **Sociedade Internacional para a Restauração Ecológica**, Tuscon, Arizona. www.ser.org

SMITH, H. Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.002405>, v. 33, n. 1, p. 481–518, 28 nov. 2003.

SMITH, A. P., SMITH, A. R., & JAKUBOWSKI, A. R. (2018). Light competition among overstory trees, understory illumination, and the transmission of light through foliage in four temperate forest ecoregions. **Canadian Journal of Forest Research**, 48(5), 497-508.

TERASHIMA, I. et al. Green Light Drives Leaf Photosynthesis More Efficiently than Red Light in Strong White Light: Revisiting the Enigmatic Question of Why Leaves are Green. **Plant and Cell Physiology**, v. 50, n. 4, p. 684–697, 1 abr. 2009.

VALLADARES, F. et al. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>, v. 9, n. 3, p. 237–251, 3 maio 2016.

- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. **Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 2008.
- WANG, B., LIN, Y., ZHANG, J., PAN, C., ZHANG, W., LIU, X., & XU, M. (2017). Shade tolerance and the functional trait covariance of regeneration herbs in a subtropical forest of China. **Scientific Reports**, 7(1), 1-12.
- WESTOBY M, FALSTER DS, MOLES AT, VESK P, WRIGHT IJ. Ecological plant strategies: Some major dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst.* 2002; 33: 125–159
- WONN, H. T.; O'HARA, K. L. Height:Diameter Ratios and Stability Relationships for Four Northern Rocky Mountain Tree Species. **WJAF**, v. 16, n. 2, p. 2001, 2001.
- WRIGHT SJ, ET AL. (2010) Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology** 91:3664–3674
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., WESTOBY, M., ACKERLY, D. D., BARUCH, Z., BONGERS, F., ... & CAVENDER-BARES, J. (2010). The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428(6985), 821-827.
- YADAV, A. et al. Light signaling and UV-B-mediated plant growth regulation. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 62, n. 9, p. 1270–1292, 1 set. 2020.
- YARRANTON, G. A., AND R. G. MORRISON. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. **Journal of Ecology**, vol. 62, no. 2, 1974, pp. 417–428. *JSTOR*, www.jstor.org/stable/2258988. Accessed 20 Jan. 2021
- ZAHAWI, R.A., HOLL, K.D., COLE, R.J. AND REID, J.L. (2013), Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. **J Appl Ecol**, 50: 88-96. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12014>
- ZHEN, S.; VAN IERSEL, M. W. Far-red light is needed for efficient photochemistry and photosynthesis. **Journal of Plant Physiology**, v. 209, p. 115–122, 1 fev. 2017.