

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

BRUNO XIMENES PINHO

DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PLANTAS LENHOSAS EM RESPOSTA A
GRADIENTES SUCESSIONAIS E EDÁFICOS

RECIFE

2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

BRUNO XIMENES PINHO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PLANTAS LENHOSAS EM RESPOSTA A
GRADIENTES SUCESSIONAIS E EDÁFICOS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof^o Dr. Marcelo Tabarelli

Co-orientador: Prof^o Dr. Felipe Melo

RECIFE

2014

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Pinho, Bruno Ximenes

**Diversidade funcional de plantas lenhosas em resposta a gradientes
sucessionais e edáficos/ Recife: O Autor, 2014.**

191 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Coorientador: Felipe Melo

**Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco,
Centro de Ciências Biológicas, Biologia Vegetal, 2014.**

Inclui bibliografia e anexos

**1. Árvores I. Tabarelli, Marcelo (orientador) II. Melo, Felipe
(coorientador) III. Título**

582.16

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB- 2014- 214

BRUNO XIMENES PINHO

“DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PLANTAS
LENHOSAS EM RESPOSTA A GRADIENTES
SUCESSIONAIS E EDÁFICOS”

APROVADO EM 06/06/2014

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador) – UFPE

Dr. Bráulio Almeida Santos - UFPB

Dra. Júlia Caram Sfair - UFPE

Recife- PE
2014

“Ou se tem chuva e não se tem sol,
ou se tem sol e não se tem chuva!
Ou se calça a luva e não se põe o anel,
ou se põe o anel e não se calça a luva!
Quem sobe nos ares não fica no chão,
quem fica no chão não sobe nos ares.
É uma grande pena que não se possa
estar ao mesmo tempo nos dois lugares!
Ou guardo o dinheiro e não compro o doce,
ou compro o doce e gasto o dinheiro.
Ou isto ou aquilo: ou isto ou aquilo...
e vivo escolhendo o dia inteiro!
Não sei se brinco, não sei se estudo,
se saio correndo ou fico tranqüilo.
Mas **não consegui entender ainda
qual é melhor: se é isto ou aquilo.**”

Cecília Meireles, em seu livro *Ou isto ou aquilo*

*“If a plant cannot live according to its nature, it dies;
and so a man.”*

Henry David Thoreau, em seu livro *Walden*.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	7
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	10
ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS VEGETAIS: “TRADE-OFFS” E ATRIBUTOS FUNCIONAIS	10
<i>A definição de grupos funcionais</i>	11
<i>Medidas contínuas de especialização ecológica, atributos funcionais e a performance de plantas ao longo de gradientes ambientais</i>	13
<i>Estratégias adaptativas vegetais: a teoria CSR, suas críticas e formas de aplicação</i>	18
A ORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS: NICHOS OU ESTOCASTICIDADE?.....	27
<i>Diversidade funcional e a detecção de padrões na estrutura de comunidades</i>	30
SUCESSÃO FLORESTAL SECUNDÁRIA: A REESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS	33
<i>Mudanças ambientais e funcionais ao longo da sucessão</i>	36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40
ARTIGO 1: Manuscrito a ser enviado ao periódico <i>Journal of Vegetation Science</i>	54
RESUMO.....	55
INTRODUÇÃO.....	57
MÉTODOS	60
<i>Área de Estudo</i>	60
<i>Desenho Amostral</i>	61
<i>Análise de dados</i>	65
RESULTADOS	69
<i>Inventário florístico e a estrutura da vegetação</i>	69
<i>Fatores edáficos e o gradiente ambiental ao longo da sucessão</i>	70
<i>Mudanças funcionais ao longo da sucessão</i>	71
DISCUSSÃO	73
<i>Gradientes ambientais e a estrutura da vegetação ao longo da sucessão</i>	73
<i>Mudanças funcionais ao longo da sucessão</i>	75
<i>Filtros abióticos, diferenciação de nicho e estocasticidade ao longo da sucessão</i>	77
AGRADECIMENTOS	81
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81
TABELAS	91

FIGURAS.....	95
ARTIGO 2: Manuscrito a ser enviado ao periódico <i>Functional Ecology</i>	112
RESUMO.....	113
INTRODUÇÃO.....	115
MÉTODOS	117
<i>Área de Estudo</i>	117
<i>Desenho Amostral</i>	118
<i>Análise de Dados</i>	120
RESULTADOS	121
<i>Atributos funcionais, trade-offs e estratégias ecológicas</i>	121
<i>Gradientes ambientais ao longo de uma sucessão florestal secundária</i>	122
<i>Estratégias CSR ao longo de uma sucessão florestal secundária</i>	123
DISCUSSÃO	123
<i>A consistência do método de classificação CSR</i>	123
<i>Testando os pressupostos da Teoria CSR em uma sucessão florestal secundária</i>	126
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	128
TABELAS	131
LEGENDA DAS FIGURAS	133
CONCLUSÕES	146
RESUMO	148
ABSTRACT	150
ANEXOS	152
ANEXO 1. Lista de espécies de plantas registradas em áreas de regeneração natural (RN) e florestas maduras (FM), na floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil.....	153
ANEXO 2. Média e variação de características edáficas analisadas em 26 áreas de Floresta Atlântica, na Paraíba, Nordeste do Brasil, com a definição das variáveis utilizadas nas Análises de Componentes Principais (PCA) para a definição de eixos de variação na umidade e fertilidade dos solos.	163
ANEXO 3. Valores dos atributos foliares das espécies de planta estudadas, calculados com base em indivíduos amostrados em florestas maduras e em áreas em processo de regeneração natural, ao longo de toda a paisagem de estudo, na Paraíba, Brasil. AF = Área foliar; ESP = Espessura; AEF = Área específica foliar; CMSF = Conteúdo de massa seca foliar; SUC = Suculência; DENS = Densidade.....	164

ANEXO 4. Classificação quanto ao grau de competitividade (C), tolerância a estresses (S) e ruderalismo (R) das espécies de plantas lenhosas da paisagem de estudo, na Paraíba, nordeste do Brasil. Baseado no método de Pierce et al. (2013).....	168
ANEXO 5. Normas de submissão de manuscritos ao periódico <i>Functional Ecology</i>	172
ANEXO 6. Normas de submissão de manuscritos ao periódico <i>Journal of Vegetation Science</i>	182

APRESENTAÇÃO

A despeito da importância vital na provisão de bens e serviços ambientais, florestas tropicais são continuamente degradadas e convertidas em áreas agrícolas (Gardner *et al.*, 2009; FAO, 2012). Eventualmente, algumas dessas áreas se tornam improdutivas e são abandonadas, permitindo o desenvolvimento de uma nova comunidade biológica, por meio de um processo ao qual se dá o nome de sucessão secundária (Guariguata & Ostertag, 2001). O fenômeno da sucessão ecológica é há muito tempo um tema central na ecologia, cuja compreensão deve ter diversas implicações teóricas e práticas (Clements, 1916; Odum, 1969; Chazdon, 2008). Isto porque, por envolver mudanças ambientais graduais e razoavelmente direcionais, em mútua associação com o desenvolvimento da vegetação (Odum, 1969), provê um cenário ideal para entender e prever mudanças vegetacionais ao longo de gradientes espaço-temporais (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Lohbeck *et al.*, *in press*). Além disso, a extensão de florestas secundárias, que já representa grande parte da cobertura florestal global (ITTO, 2002), deve ainda aumentar (FAO, 2012), de tal forma que entender como ocorre a regeneração florestal após distúrbios antrópicos representa um grande desafio, com o potencial de aumentar a nossa capacidade de manejo e conservação desses ecossistemas (e.g. Aide *et al.*, 2000; Sandel *et al.*, 2011).

Embora diversos estudos descrevam mudanças sucessionais, os mecanismos que determinam mudanças na dominância de espécies ao longo da sucessão raramente são revelados (Chazdon, 2008; Lohbeck *et al.*, *in press*). Para entender padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em assembleias de plantas, a associação de atributos funcionais (i.e. características morfo-fisio-fenológicas associadas ao sucesso reprodutivo vegetal; Violle *et al.*, 2007) com fatores ambientais é apontada como a abordagem mais apropriada, em contraponto a abordagens convencionais, puramente estruturais e taxonômicas (McGill *et al.*, 2006). Um dos pressupostos da ecologia funcional é que a substituição de espécies ocorre porque diferentes atributos funcionais conferem às espécies diferentes vantagens ecológicas à medida que o ambiente muda (Grime, 2001; Vile *et al.*, 2006). Variações na disponibilidade de recursos no solo (i.e. água e nutrientes), por exemplo, são enfatizadas como um dos principais determinantes de mudanças ao longo da sucessão (Odum, 1969; Bazzaz, 1979; Tilman, 1988). De fato, características edáficas parecem agir como um dos principais determinantes da distribuição de espécies de plantas em florestas tropicais (John *et al.*, 2007). No entanto, sob uma perspectiva funcional, raramente padrões como esse são examinados, de forma a compreender o que

determina variações na estrutura de comunidades vegetais ao longo de gradientes ambientais (e.g. Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Katabuchi *et al.*, 2012).

Enquanto que fatores abióticos podem definir o sucesso das espécies (Grime *et al.*, 1997; John *et al.*, 2007) e assim restringir as estratégias ecológicas em um determinado habitat (i.e. “filtro ambiental”; Weiher & Keddy, 1999), interações antagônicas tendem a limitar a similaridade funcional entre as espécies que co-ocorrem em uma comunidade (i.e. limitação de similaridade; MacArthur & Levins, 1967). Assim, esses dois processos de nicho são reconhecidos como forças opostas, que determinam a estrutura de comunidades vegetais (Kraft *et al.*, 2008). Por outro lado, alguns consideram a organização de assembleias de plantas um fenômeno altamente estocástico (Gleason, 1926) e desconsideram diferenças ecológicas entre espécies (Hubbell, 2001). O papel de processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) na organização de comunidades parece evidente (Muller-Landau *et al.*, 2002), mas a completa neutralidade desse processo (Hubbell, 2001) parece pouco provável, dada a clara associação de estratégias ecológicas vegetais (i.e. atributos funcionais) com determinadas situações ambientais (Grime *et al.*, 1997; Westoby & Wright, 2006), e o efeito de interações interespecíficas sobre padrões de distribuição e abundância de espécies (Stubbs & Wilson, 2004). A partir da comparação da diversidade funcional de comunidades com modelos nulos, tem-se inferido de forma cada vez mais acurada sobre a importância relativa de processos estocásticos e de nicho em diferentes contextos (Kraft *et al.*, 2008; Kraft & Ackerly, 2010); o que, segundo Chazdon (2008), é um dos principais desafios no estudo da dinâmica sucessional de florestas tropicais.

No único estudo a descrever mudanças sucessionais com essa perspectiva, Lohbeck *et al.* (*in press*) sugerem, em concordância com modelos teóricos (Vile *et al.*, 2006) e evidências filogenéticas (Letcher *et al.*, 2012), que no início da sucessão florestal filtros abióticos definem a dominância de um pequeno grupo de espécies funcionalmente similares, enquanto que interações entre espécies tendem a exercer um papel gradualmente mais relevante, com o avanço da sucessão. No entanto, os autores não avaliaram o papel de parâmetros ambientais nesse processo, embora atribuam esse padrão ao gradiente de luz ao longo da sucessão (Lohbeck *et al.*, *in press*). Além disso, a redução da disponibilidade de nutrientes no solo ao longo de gradientes sucessionais é um padrão amplamente proposto (Odum, 1969; Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006), e Katabuchi *et al.* (2012) demonstraram que o efeito de filtros abióticos tende

a ser mais intenso em solos menos férteis, que restringem fortemente estratégias vegetais de economia de recursos. Assim, a junção dessas afirmativas sugere que filtros abióticos devem ser intensificados com o avanço da sucessão, em contraste com o observado por Lohbeck *et al.* (*in press*) e sugerido por outros autores (e.g. Vile *et al.*, 2006).

Contribuindo para esses debates, neste trabalho nós investigamos a natureza funcional de uma sucessão secundária em uma floresta tropical, tentando entender, com base em atributos foliares associados a estratégias vegetais de economia de recursos, como fatores edáficos e diferentes processos de nicho (i.e. filtro ambiental e limitação de similaridade) influenciam a organização funcional de assembleias de plantas. De forma geral, nós hipotetizamos que mudanças na disponibilidade de recursos no solo determinam mudanças na dominância de espécies ao longo da sucessão, de acordo com suas estratégias ecofisiológicas. Adicionalmente, nós avaliamos o envolvimento de estratégias adaptativas vegetais ao longo do gradiente sucessional, testando os pressupostos da Teoria CSR, de Grime (2001), e a validade do sistema de classificação CSR para plantas lenhosas, proposto por Pierce *et al.* (2013). Nessa perspectiva, as espécies são classificadas quanto à habilidade de competir por recursos (competidor – C), de tolerar estresses ambientais (tolerante a estresses – S) e de manter populações em ambientes expostos a distúrbios frequentes (ruderal – R). Com isso, mudanças sucessionais puderam também ser compreendidas a partir de uma perspectiva adaptativa, considerando como diferentes estratégias ecológicas evoluíram em plantas e por que conjuntos específicos de atributos ocorrem de forma consistente em determinadas situações ambientais.

Desta forma, essa dissertação é composta, além da fundamentação teórica, por dois artigos. No primeiro nós abordamos mudanças contínuas em atributos foliares, bem como a ocorrência e intensidade de diferentes processos de nicho, em função do tempo de regeneração e de variáveis edáficas associadas à disponibilidade de água e nutrientes. No segundo, nós classificamos as espécies, com base no método de Pierce *et al.* (2013), quanto ao grau de competitividade, tolerância a estresses e ruderalismo, e avaliamos o envolvimento dessas estratégias no gradiente sucessional. Além disso, como o método de Pierce *et al.* (2013), assim como outros métodos de classificação CSR, nunca havia sido testado em florestas tropicais, esse segundo artigo, além de testar os pressupostos da Teoria CSR, funcionou como um teste da validade do método de classificação CSR em outros contextos geográficos e ecológicos.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS VEGETAIS: “TRADE-OFFS” E ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Com exceção de um hipotético “demônio darwiniano”, que teoricamente seria capaz de maximizar todos os aspectos associados ao seu crescimento, sobrevivência e reprodução (Law, 1979), todos os organismos enfrentam demandas conflitantes (*trade-offs*) no investimento de recursos (Kneitel & Chase, 2011). Como resposta à limitação de recursos, inúmeras histórias de vida e estratégias ecológicas evoluíram em plantas (Grime & Pierce 2012; Laughlin, 2013). Desde von Humboldt (1807), *apud* Solbrig (1994), atributos vegetais (e.g. morfológicos) começaram a ser vistos como adaptações a determinados ambientes físicos. Após Darwin (1859) postular o fenômeno da seleção natural, tem-se então assumido amplamente que características das plantas são de fato adaptativas; o que significa que, sob determinadas circunstâncias, elas devem desempenhar funções específicas que aumentam o seu crescimento, sobrevivência ou reprodução (Grime, 2001; Westoby & Wright, 2006). Há que se considerar, no entanto, que alguns atributos vegetais podem ser considerados adaptações a ambientes específicos por ocorrer de forma consistente em determinadas circunstâncias, quando na verdade estão apenas correlacionados a outros que de fato conferem sucesso à planta, como resultado de restrições físicas que limitam a evolução independente de determinadas características (Westoby *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2006; Wright *et al.* 2007), ou mesmo de processos estocásticos (Solbrig, 1994; e.g. deriva ecológica; Diamond 1975).

De qualquer forma, cada espécie é uma evidência de que o seu conjunto de atributos é ecologicamente eficiente em alguma situação ambiental (Darwin, 1859; Westoby & Wright, 2006). Basicamente, todas as espécies de plantas utilizam os mesmos recursos: luz, CO₂, água e nutrientes minerais. Diferenças ecológicas entre espécies surgem, assim, mais a partir de diferentes formas de adquirir e usar os mesmos recursos, do que do uso de recursos alternativos (Westoby *et al.*, 2002). Em um mesmo contexto ambiental, diferentes estratégias ecológicas podem ser bem sucedidas (Marks & Lechowicz, 2006; Westoby & Wright, 2006), mas o sucesso de uma espécie em diferentes contextos tende a ser limitado pela ocorrência de *trade-offs* (Grime, 2001; Poorter *et al.*, 2006; Kneitel & Chase, 2011). Por exemplo, para lidar com o déficit hídrico característico de alguns ambientes, as plantas podem exibir estratégias que variam desde simples adaptações fenológicas (e.g. deciduidade), até complexas adaptações estruturais

(e.g. redução da área foliar, suculência) e bioquímicas (e.g. metabolismo CAM) (Ting, 1971). Qualquer uma destas adaptações, no entanto, resultam inevitavelmente em uma redução do aproveitamento da incidência luminosa para a fixação de CO₂ em ambientes com alta disponibilidade de água, limitando o sucesso competitivo das espécies em outros contextos ambientais (Orians & Solbrig, 1977). A relação oposta, logicamente, é também verdadeira. O investimento em grandes áreas foliares, por exemplo, deve favorecer a competição por luz (Falster & Westoby, 2003), bem como a captura de outros recursos através da rápida produção de biomassa (Grime, 2001; Pierce *et al.*, 2013), mas limita a capacidade das plantas tolerarem ambientes sob estresse hídrico (Givnish, 1987; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). De forma semelhante, plantas que possuem adaptações para tolerar ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes (e.g. baixas taxas de crescimento, folhas pequenas, tecidos densos) tendem a ser desfavorecidas em solos férteis, onde plantas com maior capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente são mais competitivas (Grime, 2001). Assim, estes e outros *trade-offs* tendem a interagir entre si e limitar o sucesso reprodutivo das espécies, definindo a sua distribuição e abundância em diferentes contextos ambientais (e.g. Fine *et al.*, 2004).

A definição de grupos funcionais

Partindo do pressuposto de que as espécies possuem diferentes estratégias adaptativas, abordagens e medidas tradicionais, que se baseiam apenas na identidade taxonômica das espécies, são insuficientes para explicar padrões de organização de comunidades e funcionamento de ecossistemas, visto que não consideram diferenças funcionais entre as espécies (Solbrig, 1994; McGill *et al.*, 2006; Cianciaruso *et al.*, 2009; Mouchet *et al.*, 2010). Assim, para entender e prever padrões de distribuição e abundância de espécies em comunidades vegetais, espécies de plantas são, há muito tempo, classificadas em grupos funcionais (Grime, 1974; Swaine & Whitmore 1988; Poorter *et al.*, 2006; Grime & Pierce, 2012), que consistem em grupos de espécies que compartilham atributos ou estratégias ecológicas similares (Korner, 1994; Solbrig, 1994). Nesta perspectiva, duas abordagens complementares, porém essencialmente opostas, têm sido aplicadas. Uma delas consiste em tentar entender e prever, com base em grupos funcionais, características das espécies dominantes em um dado ambiente, a partir da descrição de fatores ambientais. A outra consiste em, a partir da análise de suas características morfofisiológicas, tentar prever as circunstâncias ambientais em que as espécies

devem ocorrer e tendem a ser dominantes (Solbrig, 1994). Ambas as abordagens devem favorecer o manejo de ecossistemas e a nossa capacidade preditiva frente a mudanças ambientais, mas dependem de definições acuradas das estratégias ecológicas das espécies, e do reconhecimento do valor adaptativo de cada uma em diferentes situações ambientais e ecológicas (McGill *et al.*, 2006; Westoby & Wright, 2006).

Inúmeros grupos funcionais têm sido propostos e utilizados para explicar padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies de plantas, especialmente em florestas tropicais (e.g. Finegan, 1992; Grime, 2001; Poorter *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2010). Talvez o principal e mais simples exemplo seja a classificação das espécies quanto à estratégia regenerativa, como pioneiras ou tolerantes a sombra (Swaine & Whitmore, 1988). Esta classificação, basicamente, reflete um *trade-off* entre a capacidade de crescer rapidamente sob elevada incidência luminosa (pioneiras), e de sobreviver na sombra, sob limitação de recurso (tolerantes a sombra). No entanto, embora essa classificação, em sua essência, distinga as espécies com base no requerimento de luz para germinação e crescimento, outras características (e.g. reprodutivas) são também atribuídas com frequência como particular a estes dois grupos, refletindo outros *trade-offs* (e.g. fecundidade *vs.* tolerância a estresses; Muller-Landau, 2008, 2010). Assim, espécies pioneiras são reconhecidas como plantas (1) com rápido crescimento e ciclo de vida curto (Turner, 2001; Muller-Landau, 2008), (2) que toleram herbivoria produzindo mais biomassa (Coley, 1987; Stowe *et al.*, 2000) e (3) investem na produção de um grande número de sementes com vetores não-especializados ou abióticos, que lhes conferem alta capacidade de colonização (Muller-Landau, 2008). Por outro lado, plantas tolerantes a sombra, que crescem no sub-bosque florestal, têm crescimento lento (Connell & Green, 2000) e baixa capacidade de colonização, mas têm ciclos de vida mais longos e são mais tolerantes a estresses (Muller-Landau, 2008), além de resistirem a herbivoria por meio de uma ampla gama de mecanismos de defesa físicos e químicos (Coley, 1987, 1988; Agrawal, 2006). Plantas tolerantes à sombra representam a maior parte das espécies e histórias de vida em florestas tropicais, incluindo complexos sistemas de polinização, dispersão e defesas anti-herbivoria (Swaine & Whitmore 1988; Hubbell & Foster 1992; Richards, 1996; Girão *et al.* 2007).

A classificação de espécies em grupos funcionais pode ser útil para vários fins, como forma de generalizar respostas funcionais de assembleias de plantas a diferentes situações ambientais (Craine *et al.*, 2012). No entanto, estratégias ecológicas vegetais variam

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

continuamente entre espécies (Grime, 1997; Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2007; Laughlin, 2013), de forma que, além de serem dependentes de cada contexto, classificações dicotômicas e arbitrárias (e.g. pioneiras e tolerantes) desconsideram variações dentro de cada grupo e, assim, devem subestimar variações na estrutura e composição de comunidades. No caso da classificação entre pioneiras e tolerantes, por exemplo, tem-se reconhecido que, na realidade, a vasta maioria das espécies recai entre esses dois extremos ecológicos (Poorter *et al.*, 2005). Alguns têm então proposto subdivisões desses grupos (e.g. pioneiras de ciclo de vida curto e longo; Finegan, 1992; Poorter *et al.*, 2006). De qualquer forma, variações dentro desses grupos devem existir e são desconsideradas (Mouchet *et al.*, 2010). Assim, em contraponto a abordagens taxonômicas e à definição de grupos funcionais, a mensuração de atributos funcionais com variação contínua, e relacionados a aspectos-chave de estratégias ecológicas vegetais, tem sido enfatizada como a abordagem mais apropriada para entender padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em assembleias de plantas (Westoby *et al.*, 2002; McGill *et al.*, 2006; Westoby & Wright, 2006; Laughlin, 2013).

Medidas contínuas de especialização ecológica, atributos funcionais e a performance de plantas ao longo de gradientes ambientais

Análises multivariadas entre atributos funcionais têm demonstrado padrões consistentes de correlação entre atributos funcionais, ao longo de eixos contínuos de variação entre espécies, que revelam *trade-offs* associados a múltiplas dimensões ecológicas vegetais (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2007; Laughlin, 2013). Tais dimensões consistem em conjuntos de atributos funcionais que são correlacionados entre si, mas variam independentemente de outros conjuntos, ou dimensões (Laughlin, 2013). A correlação entre atributos pode ser o resultado de dois fenômenos. Em primeiro lugar, de restrições físicas e fisiológicas que restringem a evolução independente de determinadas características. Por outro lado, pode também representar o resultado adaptativo do processo de seleção natural, favorecendo combinações específicas de atributos em determinadas circunstâncias ambientais. Neste último caso, o conjunto de atributos em questão pode ser descrito como uma dimensão da “estratégia ecológica” vegetal (Westoby *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2006; Wright *et al.*, 2007; Laughlin, 2013). A posição de cada espécie ao longo desses eixos contínuos de variação em atributos deve, então, indicar sob que condições elas tendem a ter um maior sucesso (Westoby *et al.*, 2002; Westoby & Wright, 2006).

Com base nesses pressupostos, atributos funcionais com variação contínua, associados a diferentes dimensões da estratégia ecológica vegetal, têm sido amplamente utilizados como descritores do nicho das espécies para explicar e prever padrões de distribuição e abundância de espécies ao longo de gradientes ambientais (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Sonnier *et al.*, 2012). De acordo com McGill *et al.* (2006), esta é uma abordagem que promete gerar padrões gerais e modelos preditivos na ecologia de comunidades. Por exemplo, variações na estrutura de comunidades vegetais em resposta a mudanças ambientais podem ser previstas, caso haja de fato uma relação entre atributos e o sucesso das espécies em diferentes contextos ambientais e ecológicos (Vile *et al.*, 2006; Sonnier *et al.*, 2012). Além disso, essa abordagem deve auxiliar na definição de estratégias de manejo dos ecossistemas (e.g. restauração florestal; Sandel *et al.*, 2011). Por exemplo, ações de restauração florestal, bem como de controle de espécies exóticas invasoras, podem ser planejadas de forma a favorecer ou desfavorecer determinados grupos de espécies, a partir de modificações de fatores ambientais (e.g. edáficos, adição de nutrientes e modificação da acidez no solo; Sandel *et al.*, 2011). Todavia, ambas abordagens dependem de definições acuradas das dimensões ecológicas vegetais e do valor adaptativo de diferentes estratégias ecológicas em diferentes situações ambientais (Westoby & Wright, 2006).

Algumas “dimensões ecológicas” vegetais são hoje amplamente reconhecidas como padrões consistentes, que ocorrem em diferentes contextos e estão associadas a grandes restrições evolutivas (i.e. *trade-offs*). Pelo grau de generalização, essas dimensões favorecem análises vegetacionais em diferentes escalas espaciais (e.g. globais), diferentemente de abordagens taxonômicas e de grupos funcionais, que dificultam generalizações. A dimensão ecológica vegetal mais amplamente estudada e reconhecida está relacionada à estrutura e fisiologia foliar, referida como o *espectro econômico foliar* (*sensu* Wright *et al.*, 2004). Esse espectro consiste em um contínuo, desde espécies que crescem rápido, produzindo folhas de baixo custo e com altas taxas fotossintéticas, mas que têm curto tempo de vida; até espécies que crescem lentamente e produzem folhas com um alto custo, mas que são mais resistentes a danos físicos e têm maior longevidade. Assim, este contínuo de atributos representa claramente um *trade-off* entre a capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente, e de conservar recursos em tecidos bem protegidos e duráveis (Poorter & Bongers, 2006; Donovan *et al.*, 2011).

Vários atributos foliares estão fortemente correlacionados a esse eixo de variação, de forma que representam uma única dimensão da estratégia ecológica vegetal, associada a um

único *trade-off* (Laughlin, 2013). Atributos de fácil mensuração, como a Área Específica Foliar – AEF (i.e. área foliar por massa seca), podem então descrever a posição de uma espécie ao longo deste contínuo, revelando a sua estratégia de aquisição e uso de recursos (Westoby *et al.*, 2002). Folhas que resultam de um baixo investimento de carbono e nutrientes em sua construção (i.e. alta AEF) em geral são eficientes no desenvolvimento da área foliar por biomassa investida, resultando em maiores superfícies foliares para interceptação de luz (Poorter & Bongers, 2006). O *trade-off* associado ao espectro econômico foliar fica evidente quando analisamos a correlação entre a AEF e a longevidade foliar. Esta correlação evidencia dois extremos no espaço funcional em que inexistem estratégias ecológicas. Um deles está associado a folhas com alta AEF (baixo custo) e alta longevidade, cujo desenvolvimento é inviável; enquanto que o outro reflete o baixo valor competitivo de folhas com baixa AEF (alto custo) e baixa longevidade. Entre os outros dois extremos, combinações entre essas características revelam diferentes estratégias ecológicas (Wright *et al.*, 2004; Westoby & Wright, 2006).

Estudos têm demonstrado que variações em atributos foliares (e.g. AEF) estão de fato associados a diferentes taxas demográficas (i.e. crescimento e sobrevivência) entre espécies (Poorter & Bongers, 2006; Poorter *et al.*, 2008). Plantas com alta AEF, por exemplo, tendem a ter altas taxas de crescimento e baixas taxas de sobrevivência (Poorter & Bongers, 2006). Por isso, Poorter & Bongers (2006) sugerem que variações associadas ao espectro econômico foliar devem refletir um *trade-off* entre crescimento e sobrevivência em toda a planta. Ainda de acordo com esses autores, o espectro econômico foliar reflete de forma contínua a dicotomia entre plantas pioneiras e tardias. Isto porque espécies pioneiras, que demandam alta intensidade luminosa para o seu crescimento, investem em folhas de baixo custo e curto tempo de vida (alta AEF), de forma que podem crescer rápido e assim se manter no topo do dossel, se antecipando na busca por luz. Por outro lado, espécies características de estágios sucessionais avançados, que se estabelecem no sub-bosque florestal, investem em um retorno seguro, com a produção de folhas bem protegidas (baixa AEF), de forma a compensar o alto custo para a produção de folhas em um ambiente com limitação de recursos (Poorter & Bongers, 2006).

A definição dos atributos mais apropriados para descrever o nicho das espécies em análises vegetacionais é um dos grandes desafios da ecologia funcional, pois esta pressupõe o conhecimento do valor adaptativo dos atributos em diferentes situações ambientais (McGill *et al.*, 2006; Westoby & Wright, 2006). Atributos foliares associados à economia de recursos têm

funcionado como bons descritores da resposta de assembleias de plantas a variações na disponibilidade de recursos (Westoby, 1998; Wilson *et al.*, 1999; Hodgson *et al.*, 2011). Historicamente, a AEF tem sido utilizada como o principal preditor da resposta de comunidades vegetais a variações na fertilidade dos solos (e.g. Westoby, 1998; Laughlin *et al.*, 2010). Espécies que ocupam ambientes ricos em recursos tendem a apresentar, em média, maior AEF (Westoby, 1998; Laughlin *et al.*, 2010; Katabuchi *et al.*, 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Isso faz sentido, tendo em vista que a AEF é reconhecida como um atributo correlacionado positivamente à taxa de crescimento relativo das espécies (Wright *et al.*, 2004; Poorter & Bongers, 2006), e espécies com altas taxas de crescimento tendem a ser favorecidas em ambientes com alta disponibilidade de recursos (Grime, 1997, 2001). Entretanto, o uso desse atributo em análises de gradientes de fertilidade pode ser problemático (Wilson *et al.*, 1999; Hodgson *et al.*, 2011).

Isto porque a AEF é o produto de dois atributos: a densidade e a espessura foliar (Witkowski & Lamont, 1991). Assim, sua interpretação pode ser confusa, uma vez que a espessura foliar tende a ser muito plástica em resposta a variações na intensidade luminosa, de tal forma que o seu extremo inferior indica uma resposta a sombra, enquanto que o extremo superior indica suculência, como uma resposta a restrições hídricas (Hodgson *et al.*, 2011). Por exemplo, em ambientes florestais com dossel denso, pode haver um aumento da AEF simplesmente devido à presença de espécies tolerantes a sombra, que têm folhas inerentemente finas, sendo que com alta densidade (Hodgson *et al.*, 2011). Isto pode talvez explicar o padrão verificado por Poorter *et al.* (2008), que observaram relações inesperadas entre a AEF e taxas de crescimento e mortalidade das espécies. Diferentemente do que é amplamente sugerido por outros estudos (Wright *et al.*, 2004; Poorter & Bongers, 2006), eles avaliaram 240 espécies de árvores em cinco florestas tropicais e verificaram que a AEF não explica variações na taxa de crescimento e está negativamente correlacionada à taxa de mortalidade das espécies. Se altas AEF realmente estão associadas a folhas de baixo custo e baixa longevidade, tipicamente observadas em espécies com altas taxas relativas de crescimento (Grime *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004), seria de se esperar uma relação positiva, e não negativa, entre a AEF e a taxa de mortalidade das espécies (Poorter *et al.*, 2008). Assim, é possível que nesse estudo folhas com alta AEF fossem também densas, sendo que com baixas espessuras (Hodgson *et al.*, 2011); o que explicaria os altos valores de AEF relacionados a menores taxas de mortalidade.

Como alternativa à AEF, o conteúdo de massa seca foliar – CMSF (massa seca/massa túrgida), intimamente correlacionado à densidade foliar (Shipley & Vu, 2002), de fácil mensuração (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) e sem nenhuma associação com a espessura foliar, tem sido indicado por alguns como o atributo mais adequado em análises de gradientes de fertilidade (Wilson *et al.*, 1999; Hodgson *et al.*, 2011). Embora o CMSF não tenha sido incluído no espectro econômico foliar proposto por Wright *et al.* (2004), está intimamente associado ao custo de produção foliar e conseqüentemente à economia de recursos, sendo em geral negativamente correlacionado à AEF (Cerabolini *et al.*, 2010; Hodgson *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Pierce *et al.*, 2013). Assim, plantas com elevados CMSF exibem estratégia conservativa, sendo caracterizadas por taxas de crescimento lentas e alta resistência a estresses ambientais, em especial o nutricional (Wilson *et al.*, 1999; Hodgson *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Isto porque, produzindo folhas densas, bem protegidas e duráveis, que em geral estão associadas a altos CMSF (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), as plantas são favorecidas em ambientes sob estresse nutricional por reterem nutrientes na biomassa e reduzirem perdas com a queda de folhas ou danos por herbívoros (Givnish, 2002; Hodgson *et al.*, 2011). De qualquer forma, para uma melhor compreensão da organização de assembleias em contextos mais complexos, envolvendo múltiplos gradientes (e.g. luz, água, nutrientes), a utilização de múltiplos atributos, incluindo a AEF e os seus componentes, CMSF e espessura, parece ser a abordagem mais apropriada (Hodgson *et al.* 2011).

A maioria dos atributos foliares é fortemente correlacionada ao espectro econômico foliar, de forma que representam uma única dimensão ecológica vegetal (Laughlin, 2013). No entanto, algumas características da folha, como a área foliar (Pierce *et al.*, 2013), não apresentam fortes correlações com esse espectro, indicando outras dimensões (Laughlin, 2013). A área foliar está positivamente relacionada à capacidade das espécies adquirirem recursos rapidamente em ambientes produtivos (Grime, 2001; Pierce *et al.*, 2013), e negativamente associada à resistência a estresses hídricos e nutricionais (Grime *et al.*, 1997; Grime, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003). Além da área foliar, a suculência foliar (conteúdo de água dividido pela área ou massa seca foliar) é também considerada um atributo de fácil mensuração e estreitamente relacionado à capacidade das plantas tolerarem estresses hídricos (Kluge & Ting, 1978; Ogburn & Edwards, 2012). Assim, múltiplos atributos foliares podem ser utilizados para descrever padrões específicos de assembleias de plantas, relacionados a variações na disponibilidade de recursos.

Além de atributos foliares, características de outros órgãos vegetais revelam outras dimensões ecológicas (Westoby *et al.*, 2002; Laughlin, 2013). Por exemplo, existe um *trade-off* evidente entre o tamanho e a quantidade de sementes produzidas, que explica de forma contínua diferenças na estratégia regenerativa das espécies (Westoby *et al.*, 2002). A produção de um grande número de sementes pequenas tende a favorecer a colonização de novos habitats, enquanto que a produção de sementes grandes está associada à tolerância a estresses (Muller-Landau, 2010; Lonnberg & Eriksson, 2013). De forma semelhante, em caules a densidade da madeira reflete um *trade-off* entre a eficiência de condutividade hidráulica e a resistência à cavitação em solos muito secos (Hacke *et al.*, 2001; Westoby & Wright, 2006). Outras características caulinares (Chave *et al.*, 2009), radiculares (Eshel & Beeckman, 2013) e da planta inteira (e.g. altura máxima; Westoby *et al.*, 2002) podem ainda refletir outros *trade-offs*.

Apesar das múltiplas dimensões ecológicas vegetais (Laughlin, 2013), atributos de diferentes dimensões parecem refletir de forma semelhante o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência em espécies de árvores em florestas tropicais (Poorter & Bongers, 2006; Poorter *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2010). Nesse sentido, Reich (2014) sugere que estratégias de economia de recursos em espécies de plantas representam um contínuo entre estratégias lentas e rápidas, comum a qualquer órgão vegetal e tipo de recurso. Desta forma, se uma espécie ocupa um extremo do espectro econômico foliar associado a altas taxas metabólicas, ela deve também possuir características associadas a estratégias de rápida aquisição e uso de recursos em outros órgãos, devido a restrições evolutivas (Reich, 2014). Assim, além de um “espectro econômico foliar”, deve haver um espectro econômico das plantas como um todo (Freschet *et al.*, 2010; Reich, 2014). De forma semelhante deve ser também o efeito das espécies sobre processos ecossistêmicos. Isto é, plantas com atributos relacionados a taxas lentas de aquisição de recursos (e.g. altos CMSF) devem contribuir para taxas lentas de processos ecossistêmicos (e.g. ciclagem de nutrientes; Garnier *et al.*, 2004) (Reich, 2014).

Estratégias adaptativas vegetais: a teoria CSR, suas críticas e formas de aplicação

Embora haja um crescente interesse em análises funcionais de plantas, raramente esta abordagem é aplicada no contexto de teorias de estratégias adaptativas, as quais tentam explicar como diferentes estratégias evoluíram e por que conjuntos específicos de atributos funcionais ocorrem de forma consistente em determinadas situações ambientais (Cerabolini *et al.*, 2010).

Tentando compreender como processos ecológicos e evolutivos moldam as estratégias ecológicas de espécies de plantas e, conseqüentemente, a estrutura de comunidades vegetais, Philip Grime propôs uma das mais antigas teorias de estratégias ecológicas adaptativas, a Teoria CSR (Grime, 1977, 2001). Segundo o autor, dois fatores externos limitam a quantidade de biomassa vegetal em qualquer habitat: estresses, que restringem a produção fotossintética das plantas a partir da limitação de recursos (i.e. luz, água e nutrientes minerais) ou de temperaturas extremas; e distúrbios, que estão associados à destruição parcial ou total de biomassa vegetal, em ocasião da atividade de herbívoros, patógenos ou do próprio homem, além de fenômenos naturais (e.g. inundações, fogo). Assim, por limitarem de diferentes formas a produção de biomassa, a interação entre estresses e distúrbios, de acordo com a teoria, definiria a pressão seletiva de um determinado habitat na evolução de estratégias ecológicas vegetais.

Com exceção de habitats expostos a distúrbios frequentes e estresses ambientais constantes, que são tidos como inviáveis ao desenvolvimento vegetal, as outras três permutações entre níveis altos e baixos de estresses e distúrbios estariam associadas à evolução de três tipos principais de estratégias ecológicas em plantas: competidoras (“C”), que dominam ambientes com alta disponibilidade de recursos e baixa intensidade de distúrbios; tolerantes a estresses (“S”, do inglês, *stress-tolerators*), que ocupam ambientes estressantes com baixo nível de distúrbio; e ruderais (“R”), que mantêm populações em áreas expostas a frequentes distúrbios, sendo que com alta disponibilidade de recursos (i.e. baixo estresse). Obviamente, estas estratégias representariam extremos da especialização evolutiva das plantas, de forma que estratégias intermediárias são também consideradas, dependendo do grau de estresses e distúrbios. No entanto, para explicar as bases teóricas da teoria CSR, é necessário primeiro descrever os *trade-offs* envolvidos na evolução dessas três estratégias extremas, de acordo com as ideias de Grime (2001).

Mesmo reconhecendo que, em cada contexto, as plantas devem exibir adaptações específicas, Grime (2001) sugere, a partir da compilação de um grande número de estudos, que espécies de plantas em cada um desses grupos (i.e. CSR) possuem conjuntos de atributos comuns, que lhes conferem respostas similares a estresses e distúrbios em diferentes ecossistemas. Por exemplo, plantas ruderais exibem de forma consistente ciclos de vida curto, com um desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado, que lhes garante a manutenção de populações em ambientes expostos a distúrbios intensos e frequentes. Assim, uma das

características relacionadas a plantas ruderais é a capacidade de rápida produção de matéria seca (Grime & Hunt, 1975), o que permite um crescimento vegetativo acelerado e maximiza a produção de um grande número de sementes. Devido a um *trade-off* entre fecundidade e sobrevivência, a produção de sementes em plantas ruderais em geral é logo seguida pela morte do indivíduo parental (i.e. reprodução “letal”; Harper, 1977). Assim, esta estratégia, característica basicamente de algumas espécies herbáceas, tende a ser favorecida apenas em ambientes intermitentemente propícios ao crescimento vegetal, onde outras estratégias são desfavorecidas por não completarem seus ciclos de vida antes da ocorrência de distúrbios (Grime, 2001).

Em comparação aos habitats ocupados por plantas ruderais, os ambientes colonizados por plantas competidoras e tolerantes a estresses são caracterizados por uma baixa intensidade de distúrbios. Apesar da semelhança, diferenças claras podem ser percebidas entre esses dois grupos, dependendo da intensidade e do tipo de estresses ambientais. Para entender isto, é importante reconhecer, em primeiro lugar, que todas as espécies, em qualquer ambiente, estão sujeitas a estresses ambientais. Estes, no entanto, podem ser de dois tipos: induzidos pela vegetação ou imposto diretamente pelo ambiente. Em ambientes produtivos, que a princípio não restringem o crescimento vegetal, características que favorecem uma rápida e constante aquisição de recursos tendem a aumentar a habilidade competitiva e definir o sucesso das espécies. Isto inclui uma série de atributos, como grandes estaturas e áreas foliares, no caso de competição por luz; e alta densidade de ramos e raízes, que permitem o preenchimento de espaços na busca por recursos. Com o adensamento da vegetação, no entanto, estresses ambientais podem também existir em ambientes produtivos, sendo que de forma localizada, causada pela depleção de recursos pela vegetação. Assim, a plasticidade morfológica, que favorece o constante ajustamento das superfícies de absorção (foliar e radicular) em função de variações espaciais na disponibilidade de recursos, é uma das principais características de plantas competidoras, que lhes permite maximizar a aquisição de recursos. Esta e outras características de plantas competidoras dependem fundamentalmente de altas taxas metabólicas e de crescimento. Embora esta seja também uma característica de plantas ruderais, plantas competidoras investem fundamentalmente na maximização do crescimento vegetativo, enquanto que ruderais tendem a encurtar o desenvolvimento vegetativo e maximizar a produção de sementes (Grime, 2001).

A estratégia de rápida e contínua aquisição de recursos, através do constante reajustamento espacial das superfícies de absorção, apresenta, no entanto, baixo valor adaptativo em ambientes sob estresses ambientais crônicos. Assim, em ambientes permanentemente improdutivos, plantas competidoras tendem a ser eliminadas e substituídas por plantas tolerantes a estresses. Os mecanismos específicos de tolerância dependem essencialmente do tipo de estresse (i.e. de luz, água ou nutrientes minerais), mas características gerais são atribuídas a este grupo, que é considerado o mais diverso em termos de formas e histórias de vida. Tais características incluem basicamente ciclos de vida longos, além de órgãos (e.g. folhas) resistentes e duráveis, com baixa plasticidade fenotípica, mas com mecanismos fisiológicos que permitem acumular reservas em períodos de alta disponibilidade de recursos. Assim, enquanto que plantas competidoras são adaptadas a ambientes com variações espaciais na disponibilidade de recursos, devido à depleção local gerada pela vegetação, plantas tolerantes são adaptadas a habitats intermitentemente favoráveis ao crescimento devido a variações temporais na disponibilidade de recursos, através da manutenção de baixas taxas metabólicas e da conservação de recursos em tecidos bem protegidos e duráveis (Grime, 2001).

Uma das principais formas de estresse, que determina a dominância de plantas tolerantes, consiste no déficit de nutrientes minerais essenciais para o desenvolvimento vegetal. De acordo com Grime (2001), isto pode ocorrer em alguns tipos de solos que são caracteristicamente inférteis, como solos ácidos (Hewitt, 1952 *apud* Grime, 2001), ou devido à retenção de nutrientes na biomassa vegetal com o desenvolvimento da vegetação, principalmente em estágios sucessionais avançados e florestas maduras, como também previsto por Odum (1969). Nestas condições, estratégias de conservação de nutrientes tendem a prevalecer, em oposição à maximização da aquisição de recursos, característica de plantas competidoras. Adaptações para a sobrevivência em ambientes sob déficit nutricional, tanto em plantas herbáceas como em árvores, envolvem reduções na estatura, área foliar e taxa de crescimento potencial, além do aumento da durabilidade foliar. Basicamente, a ideia por trás disso é de que, em ambientes em que a disponibilidade de elementos como fósforo (P) e nitrogênio (N) é limitada, a seleção natural levou à evolução de plantas que têm baixa demanda de nutrientes minerais das reservas do solo. Uma consequência da maior longevidade foliar e menor taxa de substituição de folhas em plantas que dominam habitats inférteis (i.e. tolerantes) é uma redução na taxa de ciclagem

de nutrientes e, conseqüentemente, um menor risco de perda de nutrientes por lixiviação ou pela incorporação em outros organismos (Thomas & Grigal, 1976 *apud* Grime, 2001).

Quanto às características reprodutivas, algumas distinções podem também ser feitas entre estratégias C, S e R. Como foi dito, plantas ruderais têm uma existência fugaz, devido à ocorrência frequente de distúrbios, de forma que investem em uma reprodução precoce e prolongada, seguida pela morte do indivíduo parental. Plantas competidoras, por sua vez, exibem estratégias reprodutivas que lhes permitem enfrentar a grande restrição ao estabelecimento de plântulas em habitats produtivos e com grande adensamento de indivíduos. Estas incluem a produção de um grande número de sementes em geral dispersas pelo vento, que facilitam a colonização de novos habitats. A reprodução começa relativamente cedo neste grupo e, normalmente, envolve o investimento anual de recursos para este fim. Tendo em vista que plantas competidoras tendem a dominar estágios sucessionais iniciais e intermediários em habitats produtivos e, com a progressiva depleção de recursos, tendem a ser substituídas por plantas com caráter mais conservativo (i.e. tolerantes a estresse), o alto investimento reprodutivo deste grupo em sementes dispersas pelo vento pode ser interpretado também como uma adaptação a uma existência fugaz, de forma semelhante, embora em menor grau, à de plantas ruderais. Por outro lado, em contraste com estes grupos, populações de plantas tolerantes a estresses, que apresentam ciclos de vida longos, tendem a ocupar e persistir em um mesmo habitat por muito tempo. Devido à limitação de recursos e ao alto investimento na sobrevivência, plantas tolerantes começam a reprodução relativamente tarde e apresentam atividade reprodutiva intermitente, aproveitando as raras oportunidades de disponibilidade de recursos para este fim. A baixa mortalidade parental e o investimento reprodutivo conservativo, porém contínuo durante uma longa história de vida, contribuem então para a manutenção e expansão do tamanho populacional deste grupo (Grime, 2001).

A partir da descrição destes grupos, pode-se então fazer um paralelo, para uma melhor compreensão, com os conceitos de estratégias “r” e “K” (Pianka, 1970), mais amplamente conhecidos. Esta teoria reconhece dois tipos de organismos, como polos opostos na especialização evolutiva. Estratégias “K” são característica de organismos com longa expectativa de vida e, proporcionalmente, baixo investimento de energia e recursos para reprodução. No extremo oposto, “r” estrategistas possuem ciclos de vida curtos e alto investimento reprodutivo. No entanto, hoje é amplamente reconhecido que a maioria dos

organismos recai entre esses dois extremos. Com base nisto, Grime (2001) sugere que plantas ruderais e tolerantes a estresse devem ocupar os extremos “r” e “K”, respectivamente, enquanto que plantas competidoras devem ocupar posições intermediárias.

Após descrever os mecanismos que levaram à evolução das estratégias CSR e suas características ecológicas, Grime (2001) previu o envolvimento destas estratégias em processos no nível de comunidade, como a sucessão ecológica. De acordo com o autor, a produtividade dos habitats seria o principal determinante do papel de cada estratégia ao longo da sucessão, de tal forma que dois modelos de sucessão são propostos: em ambientes produtivos e improdutivos. Segundo o autor, habitats produtivos tendem a ser dominados por plantas ruderais no início da sucessão, que são em seguida substituídas por plantas com características mais competitivas, que dominam estágios intermediários da sucessão. No entanto, o autor prevê que, com o rápido desenvolvimento da vegetação, deve haver uma gradual redução da disponibilidade de recursos, em especial de luz e de nutrientes minerais, estes últimos por serem gradualmente retidos na biomassa vegetal. Assim, plantas tolerantes a estresses, teoricamente, tendem a dominar estágios sucessionais avançados em habitats produtivos (Grime, 2001). Por outro lado, em habitats improdutivos, o papel de estratégias ruderais e competitivas é limitado, de forma que plantas tolerantes a estresses ocupam também estágios iniciais e intermediários e, devido ao crescimento lento inerente às plantas deste grupo, o desenvolvimento da vegetação ocorre de forma mais lenta (Grime, 2001).

Após ser proposta, a Teoria CSR atraiu controversa devido à dificuldade de aplicação (Westoby, 1998; Westoby *et al.*, 2002); e por causa da subsequente proposição de uma hipótese rival, a “hipótese da proporção de recursos” (do inglês, *the resource-ratio hypothesis*), de Tilman (1985). Em contraponto à visão de Grime (2001), Tilman (1988) considera que as espécies respondem a pressões ambientais sempre através do forrageamento de recursos, afirmando que a capacidade competitiva das espécies dependeria da concentração de recursos limitantes específicos. Assim, Tilman (1988) desconsidera a tolerância a estresses por meio de adaptações morfofisiológicas. No entanto, o pressuposto de que as espécies respondem a pressões ambientais sempre através da produção de estruturas extras para a aquisição de mais recursos (Tilman *et al.* 1988) é incompatível com o caráter mais conservativo das adaptações das espécies a condições estressantes (e.g. tecidos densos, mecanismos fisiológicos), como demonstrado por inúmeros estudos (e.g. Pierce *et al.* 2005; Cerabolini *et al.* 2010).

Quanto à outra crítica, referente à dificuldade de aplicação, estudos têm tentado contornar esta limitação a partir da construção de diferentes sistemas de classificação CSR, com base em análises multivariadas de atributos funcionais (Hodgson *et al.*, 1999; Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2013). Primeiramente, Grime *et al.* (1997) demonstraram, em concordância com as previsões da teoria CSR (Grime, 1979, 2001), que espécies de plantas herbáceas associadas aos tipos extremos de ambientes com diferentes permutações entre níveis altos e baixos de estresses e distúrbios, possuem de fato conjuntos específicos de atributos que definem as suas estratégias ecológicas e lhes conferem sucesso apenas em situações ambientais específicas. Com base em alguns destes atributos, Hodgson *et al.* (1999) desenvolveram um método de classificação CSR para plantas herbáceas, no qual as espécies podem ser alocadas em diferentes tipos funcionais, considerando também estratégias intermediárias entre os extremos C, S e R. A avaliação de Grime *et al.* (1997) e o método de Hodgson *et al.* (1999), no entanto, receberam críticas por terem se restrito a apenas 43 espécies de plantas herbáceas que ocorrem em ecossistemas da Inglaterra. Tentando contornar esta limitação, Cerabolini *et al.* (2010) avaliaram a consistência das relações multivariadas observadas por Grime *et al.* (1997) e a aplicabilidade do método de Hodgson *et al.* (1999), com base em 506 espécies de plantas herbáceas em outros contextos geográficos, fora da Inglaterra mas ainda restrito à Europa (base de dados do “FIFTH” - *Flora d’Italia Functional Traits Hoard*). Além de confirmar a aplicabilidade do método de Hodgson *et al.* (1999) (Cerabolini *et al.*, 2010), esta e outras (e.g. Pierce *et al.*, 2012) análises multivariadas de atributos funcionais utilizados por Hodgson *et al.* (1999) têm demonstrado a consistência das relações entre atributos observadas por Grime *et al.* (1997).

Basicamente, estas análises têm revelado de forma consistente eixos contínuos de covariação entre atributos, que formam um espaço funcional multivariado triangular (Grime *et al.*, 1997; Cerabolini *et al.* 2010; Pierce *et al.* 2012, 2013) em concordância com os *trade-offs* associados ao triângulo de estratégias CSR, previsto por Grime (2001). Dois eixos principais de variação foram observados nessas análises, os quais concordam com padrões de correlação entre atributos funcionais globalmente reconhecidos: um associado ao espectro econômico, tanto foliar (Wright *et al.*, 2004) como das plantas como um todo (Díaz *et al.*, 2004; Freschet *et al.*, 2012), considerado um reflexo do *trade-off* entre a capacidade de aquisição e conservação de recursos; e outro associado ao tamanho das plantas (e.g. altura do dossel) e de órgãos

específicos [e.g. área e massa seca foliar (Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2013)]. Assim, três grupos funcionais extremos delimitam o espaço funcional triangular observado nessas análises multivariadas: (i) plantas altas, com folhas grandes, que ocupam posições intermediárias do espectro econômico, bem como apresentam investimento reprodutivo intermediário (C); (ii) plantas pequenas, com folhas pequenas, floração infrequente e economia foliar conservativa, e.g. alto CMSF e baixa AEF (S); e (iii) plantas pequenas e com folhas pequenas, sendo que com economia foliar altamente aquisitiva e desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado (R) (Grime *et al.*, 1997; Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2012, 2013).

A partir da mensuração de atributos funcionais, o método de Hodgson *et al.* (1999) tem sido aplicado em uma ampla gama de situações ecológicas, funcionando para entender processos no nível de comunidade e de ecossistemas, como a sucessão, sendo que ainda em contextos geográficos restritos a ecossistemas europeus (e.g. Caccianiga *et al.*, 2006; Navas *et al.*, 2010). No entanto, alguns problemas e limitações são evidentes no método de Hodgson *et al.* (1999) (Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2013). O mais evidente é a sua limitação de aplicação a plantas herbáceas, em especial por categorizar todas as espécies com mais de um metro na mesma classe de altura. Além disso, o método utiliza outras classes nominais, ao invés de mensurações contínuas, como de início e extensão da floração, que são aplicáveis apenas a ecossistemas específicos do hemisfério norte (Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2013). Talvez por conta da limitação de classes de altura, resultados contrastantes foram observados quando o método foi extrapolado para outras formas de vida (e.g. árvores). Por exemplo, enquanto que Caccianiga *et al.* (2006), analisando apenas plantas herbáceas, observaram ao longo de um gradiente sucessional uma tendência de substituição de plantas ruderais por plantas tolerantes a estresses, que dominaram estágios sucessionais avançados; Navas *et al.* (2010), utilizando o método com pequenas modificações para descrever mudanças sucessionais incluindo espécies arbóreas, observaram distribuições e abundâncias muito limitadas de plantas tolerantes a estresse, com a dominância de plantas mais competidoras no final do gradiente sucessional, em conflito com os pressupostos da teoria CSR (Grime, 2001).

Tendo em vista que espécies de plantas arbóreas dominam inúmeros tipos vegetacionais em diferentes contextos geográficos, fica então evidente a necessidade de construção de um método de classificação CSR aplicável a diferentes formas de vida e a diferentes contextos geográficos e ecológicos, permitindo análises mais generalizadas e em escalas espaciais mais

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

amplas. Foi este o objetivo de Pierce *et al.* (2013), os quais desenvolveram um método de classificação CSR aplicável a qualquer planta vascular, com base apenas em atributos foliares de fácil mensuração e com padrões de covariação amplamente reconhecidos (e.g. espectro econômico foliar; Wright *et al.*, 2004). Basicamente, os autores perceberam, a partir de outros estudos (Cerabolini *et al.*, 2010; Pierce *et al.*, 2012), que o mesmo espaço funcional triangular, que evidencia os *trade-offs* associados às estratégias CSR, é formado quando apenas poucos atributos, relacionados a aspectos ecológicos cruciais para a distinção dessas estratégias (e.g. taxa de crescimento relativo), são incluídos em análises multivariadas. Desta forma, Pierce *et al.* (2013) evidenciaram dois eixos principais de variação em atributos funcionais: um formado pelo espectro econômico foliar (AEF em um extremo e CMSF no outro), e outro que é explicado por variações no tamanho das folhas (i.e. área e massa seca foliar). Os dois extremos do primeiro eixo (i.e. espectro econômico foliar) representam estratégias ruderais e de tolerância a estresse, enquanto que plantas competidoras ocupam posições intermediárias deste eixo e se distinguem em outro eixo de variação, pelas suas folhas maiores (Pierce *et al.*, 2013).

Após definir esse padrão de variação em atributos funcionais, incluindo tanto espécies herbáceas como arbóreas, o método de classificação proposto por Pierce *et al.* (2013) foi elaborado com base em análises matemáticas complexas, que permitiram a definição de um percentual de estratégias C, S e R para cada espécie, de acordo com a posição ocupada no triângulo delimitado pelos atributos no espaço funcional multivariado. Assim, diferentemente de métodos que definem grupos funcionais que representam estratégias CSR intermediárias (e.g. Hodgson *et al.*, 1999), o método de Pierce *et al.* (2013) permite a classificação de qualquer espécie de planta vascular de forma contínua, com base apenas em atributos de fácil mensuração, o que favorece análises globais que podem quantificar, comparar e prever variações na estrutura de comunidades vegetais com base em estratégias ecológicas adaptativas. No entanto, algumas ressalvas foram feitas pelos autores. A principal delas consiste no fato do sistema de classificação ter sido calibrado com base apenas em espécies que ocorrem em ecossistemas da Itália. Como o método foi construído com base em eixos de variação amplamente reconhecidos (e.g. espectro econômico foliar; Wright *et al.*, 2004), é provável que ele seja também amplamente aplicável. No entanto, é possível que a grande variação dos atributos em outros ecossistemas (e.g. florestas tropicais) distorça a dimensão das relações multivariadas observadas, modificando os extremos do espaço funcional; ou mesmo que os

trade-offs associados às estratégias CSR não sejam evidentes em outros contextos (Pierce *et al.*, 2013), com a ocorrência de plantas com combinações de atributos inesperadas (e.g. grandes áreas foliares com espectro econômico foliar extremo). Assim, diante do seu potencial, como forma de entender e prever processos vegetacionais em diferentes escalas espaço-temporais, com base em teorias de estratégias adaptativas vegetais, o método de classificação de espécies de plantas vasculares em tipos funcionais CSR deve ser testado quanto à sua validade e aplicabilidade em diferentes contextos ecológicos (Pierce *et al.*, 2013).

A ORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS: PROCESSOS DE NICHOS OU ESTOCASTICIDADE?

Para explicar como assembleias de plantas são organizadas, permitindo a coexistência de um grande número de espécies em florestas tropicais, várias teorias têm sido propostas (Chesson, 2000; Leigh *et al.*, 2004). Estas, basicamente, procuram entender os fatores que controlam a distribuição e abundância das espécies em comunidades vegetais, e podem ser divididas em dois grupos principais, segundo Kraft *et al.* (2008): aquelas que consideram o papel de diferenças nas estratégias ecológicas das espécies (MacArthur & Levins 1967; Weiher & Keddy, 1999; Chesson, 2000; Chase & Leibold, 2003), e aquelas que se baseiam apenas em processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão, deriva ecológica) e assumem a equivalência ecológica entre indivíduos de um mesmo nível trófico (Hubbell, 1979, 2001).

A ideia de que diferenças ecológicas permitem a coexistência de espécies parte do pressuposto de que, se os atributos das espécies são de fato adaptativos, elas devem ter sucessos diferentes em diferentes situações ambientais (Darwin, 1859; Weiher & Keddy, 1999; Grime, 2001; Westoby & Wright, 2006), devido à ocorrência de *trade-offs* na evolução de estratégias vegetais (Grime & Pierce 2012). Assim, a grande variação espaço-temporal de condições ambientais em florestas tropicais (e.g. Rolim *et al.*, 2001) deve prover oportunidades para o estabelecimento de diferentes estratégias ecológicas (Grubb, 1977). Por exemplo, o gradiente de luz do dossel ao sub-bosque de uma floresta, bem como variações horizontais na incidência luminosa, deve favorecer a coexistência de espécies com diferentes requerimentos de luz para o crescimento (Terborgh, 1985; Poorter *et al.*, 2006). Outros *trade-offs* e fatores ambientais devem ampliar a complexidade, permitindo a coexistência de um maior número de espécies. John *et al.* (2007), por exemplo, sugerem que a distribuição de espécies de plantas em florestas tropicais pode ser explicada por variações na disponibilidade de nutrientes e saturação de alumínio nos

solos. De fato, o particionamento de nicho entre espécies em função de propriedades edáficas é reconhecido há muito tempo (e.g. Bazzaz, 1979; Tilman, 1988; Chapin *et al.*, 1986; Grime, 2001). No entanto, a heterogeneidade ambiental parece não ser suficiente para explicar a coexistência do vasto número de espécies com grandes diferenças filogenéticas em florestas tropicais (Leigh *et al.*, 2004).

Além da especialização a diferentes microhabitats, diferenças na susceptibilidade a herbívoros e patógenos especialistas devem também permitir a coexistência de espécies, a partir de mecanismos de controle denso-dependente (Janzen, 1970; Connell, 1971). Isto porque os herbívoros também enfrentam *trade-offs* na seleção de plantas hospedeiras (Becerra, 2007), de tal forma que a co-ocorrência de plantas com mecanismos de defesa semelhantes deve favorecer populações de herbívoros especialistas, que então limitam a co-ocorrência de plantas similares, favorecendo o estabelecimento de outras espécies e assim a diversificação de comunidades vegetais (Janzen, 1970; Webb & Peart, 1999; Becerra, 2007). Como a susceptibilidade a herbívoros e patógenos tem um forte componente filogenético (Gilbert & Webb 2007), e plantas mais próximas filogeneticamente tendem a compartilhar estratégias ecológicas mais similares (e.g. Chave *et al.* 2006), isto deve, também, favorecer o aumento e a manutenção da diversidade filogenética e funcional de comunidades vegetais. Teoricamente a competição interespecífica também pode gerar padrões similares de diversificação, visto que a co-ocorrência de espécies com grande sobreposição de nicho tende a ser limitada (MacArthur & Levins, 1967; Stubbs & Wilson, 2004), de acordo com o princípio da exclusão competitiva (Hardin, 1960).

Em resumo, dois processos de nicho têm sido sugeridos por diversos autores (e.g. Kraft *et al.*, 2008; Kraft & Ackerly, 2010; Paine *et al.*, 2011; Lohbeck *et al.*, *in press*) como forças opostas na estruturação de comunidades vegetais: filtros ambientais (Weiher & Keddy, 1995; Zobel, 1997; Cornwell *et al.*, 2006; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010) e a limitação de similaridade, ou diferenciação de nicho entre espécies (MacArthur & Levins 1967; Stubbs & Wilson, 2004). Essas abordagens determinísticas consideram que existem regras de montagem de comunidades, que determinam a estrutura e composição local de assembleias a partir de um *pool* regional de espécies (Weiher & Keddy, 1999). A proposição de filtros ambientais como um mecanismo determinístico considera que os indivíduos que compõem uma comunidade se limitam àqueles que apresentam atributos funcionais que lhes permitem alcançar um determinado local (i.e. filtro de dispersão) e se estabelecer sob determinadas condições ambientais (i.e. filtros abióticos)

(Weiher & Keddy, 1999; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). A hipótese de diferenciação de nicho entre espécies, por sua vez, sugere que a co-ocorrência de espécies com estratégias ecológicas similares tende a ser limitada por relações antagônicas (MacArthur & Levins, 1967).

Em contraponto a abordagens determinísticas, Stephen Hubbell propôs uma teoria bem distinta para explicar a coexistência de espécies em comunidades vegetais: a Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell, 2001). Nesta teoria, o autor considera todos os indivíduos de uma comunidade, em um mesmo nível trófico, ecologicamente equivalentes. Assim, afirma que processos estocásticos de extinção, especiação e dispersão devem explicar padrões de riqueza e dominância de espécies em comunidades vegetais. A proposição desta teoria parte, por exemplo, da percepção de que, diante da grande riqueza de espécies em florestas tropicais (até 250 árvores com DAP > 10 cm em apenas um hectare; Leigh *et al.* 1999, 2004) e da prevalência de limitação de dispersão em espécies de plantas (Hubbell, 1979; Dalling *et al.*, 2002; Muller-Landau *et al.*, 2002), é improvável a associação de cada espécie em florestas tropicais com nichos específicos (Hubbell, 1979, 2001).

A proposição da teoria neutra suscitou um intenso debate fundamentado na seguinte questão: a distribuição e abundância de espécies em comunidades vegetais é determinada por processos determinísticos ou estocásticos? (Gewin, 2006; Chase, 2014). Esta é uma questão antiga e intensamente estudada, embora ainda muito controversa (Gewin, 2006). Diversos posicionamentos a favor (e.g. Rosindell *et al.*, 2012) e contra (e.g. Clark, 2012) a Teoria Neutra podem ser encontrados na literatura (Gewin, 2006). Críticas negativas incluem o fato da teoria não ter nenhum valor preditivo de mudanças na estrutura de comunidades (Gewin, 2006; Clark, 2012). Por outro lado, embora a completa neutralidade na organização de assembleias pareça pouco provável, dada a clara associação de estratégias ecológicas vegetais (i.e. atributos funcionais) com determinadas situações ambientais (Grime, 2001; Westoby & Wright, 2006), a ocorrência de processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) em comunidades vegetais é aparentemente inegável (Hubbell, 1979; Dalling *et al.*, 2002; Muller-Landau *et al.*, 2002; Chazdon, 2008; Kraft & Ackerly, 2010). Assim, alguns sugerem que diferentes processos de nicho e estocásticos podem desempenhar papéis simultâneos na organização de assembleias de plantas (Chazdon, 2008; Cornwell & Ackerly, 2009), e que a importância relativa de cada processo deve variar ao longo de gradientes ambientais (Mason *et al.*, 2013; Lohbeck *et al.*, *in press*) e em função da escala espacial analisada (Kraft & Ackerly, 2010; Chase, 2014). Logo,

abordagens que consideram processos estocásticos e determinísticos parecem ser mais apropriadas para entender padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em assembleias de plantas (Gewin, 2006; Cornwell & Ackerly, 2009).

Independentemente da validade das proposições de Hubbell (2001) e do papel de processos estocásticos na organização de comunidades vegetais, a Teoria Neutra tem funcionado como modelo nulo para testar a ocorrência de processos de nicho na estruturação de comunidades (Gewin, 2006; Rosindell *et al.*, 2012; e.g. Kraft *et al.*, 2008; Kraft & Ackerly, 2010; Katabuchi *et al.*, 2012). Ainda assim, apesar da relevância e do longo tempo de estudo, a importância relativa de diferentes processos estocásticos e de nicho na organização de comunidades, em diferentes contextos ambientais, permanece incerta (Chazdon, 2008; Kraft & Ackerly, 2010). Entretanto, avanços na ecologia funcional têm permitido inferir de forma cada vez mais acurada sobre o papel desses processos, com base em padrões de diversidade filogenética e funcional (Kraft & Ackerly, 2010; Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2013).

Diversidade funcional e a detecção de padrões na estrutura de comunidades

A ideia da Teoria Neutra fundamentada em processos estocásticos na organização de assembleias pressupõe a equivalência ecológica entre indivíduos em um mesmo nível trófico (Hubbell, 2001). Logo, padrões de co-ocorrência de espécies em comunidades devem ser aleatórios em relação aos atributos funcionais das espécies (Kraft *et al.*, 2008; Kraft & Ackerly, 2010). Com base nesse pressuposto, a distribuição de atributos funcionais em comunidades vegetais (i.e. diversidade funcional) tem sido confrontada com distribuições geradas ao acaso (i.e. neutralidade) a partir dos atributos do conjunto regional de espécies, como forma de evidenciar a ocorrência e intensidade de diferentes processos de nicho, i.e. filtros ambientais e limitação de similaridade (e.g. Kraft *et al.*, 2008; Kraft & Ackerly, 2010; Paine *et al.*, 2011; Katabuchi *et al.*, 2012; Raavel *et al.*, 2012). Embora diversos índices sejam propostos para a mensuração de diferentes aspectos da composição funcional de comunidades (Mouchet *et al.*, 2010), a ideia por trás da detecção de processos de nicho é basicamente a mesma. Se fatores abióticos restringem as estratégias ecológicas que podem obter sucesso em um determinado local, caracterizando a ocorrência de filtros ambientais, espera-se que as espécies que co-ocorrem sejam mais similares entre si e, logo, o intervalo e a variância dos valores de determinados atributos funcionais seja mais restrito do que o esperado ao acaso. Por outro lado,

se relações antagônicas limitam a ocorrência de espécies similares, as espécies que co-ocorrem devem ter estratégias mais divergentes, com distribuição no espaço funcional mais uniforme (i.e. mais equável) do que o esperado ao acaso (Kraft *et al.*, 2008; Paine *et al.*, 2011).

Nesta perspectiva, o sentido e a intensidade do desvio em relação ao acaso, em geral calculado com base no “tamanho do efeito padronizado” (do inglês, *standard effect size* – SES), pode ser utilizado como base para inferir sobre o papel de diferentes processos ecológicos na estruturação de comunidades (e.g. Katabuchi *et al.*, 2012; Raavel *et al.*, 2012). Esta abordagem segue a mesma lógica de análises filogenéticas, que mensuram a convergência ou divergência filogenética entre as espécies de uma comunidade com base em comparações com modelos nulos. No entanto, caso atributos não sejam filogeneticamente conservados, padrões de convergência filogenética podem estar associados a padrões de divergência funcional entre espécies, ou vice-versa (Kraft & Ackerly, 2010). Além disso, em relação a análises filogenéticas, abordagens funcionais tendem a ser muito mais sensíveis à detecção de processos de nicho na estruturação de comunidades, e podem identificar características ecológicas das espécies que influenciam sua ocorrência e abundância (Baraloto *et al.*, 2012).

Inúmeros índices de diversidade funcional têm sido propostos para mensurar diferentes aspectos da composição funcional de comunidades. Basicamente, estes podem ser divididos em três categorias: riqueza, divergência e equabilidade funcional. Enquanto que índices de riqueza medem o espaço funcional preenchido pelas espécies em uma comunidade, os demais (i.e. divergência e equabilidade) medem como esse espaço é preenchido, considerando a abundância relativa das espécies. Valores elevados de divergência funcional, por exemplo, indicam altas abundâncias nos extremos da distribuição de atributos em uma comunidade (Mouchet *et al.*, 2010; Schleuter *et al.*, 2010). Alguns índices, no entanto, medem ao mesmo tempo riqueza e divergência funcional (Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2013). Por exemplo, recentemente Laliberté & Legendre (2010) propuseram a utilização de um índice de “dispersão funcional” (“*Fdis*”, do inglês, *functional dispersion*) para a análise da organização de comunidades. O *Fdis* se assemelha muito, matematicamente, ao coeficiente Rao (Rao, 1982; Laliberté & Legendre 2010; Mason *et al.*, 2013), tradicionalmente mais utilizado na ecologia de comunidades (e.g. de Belo *et al.*, 2010; Ricotta & Moretti, 2011). O índice consiste, basicamente, na distância média das espécies para um centroide calculado com base no espaço funcional multidimensional de uma comunidade, ponderada com base na abundância relativa de cada espécie (Laliberté &

Legendre, 2010). Assim como outros índices que medem tanto riqueza quanto divergência funcional (veja em Mason *et al.*, 2013), o *Fdis* deve aumentar em casos em que a complementariedade de nicho, ou limitação de similaridade entre espécies determina a probabilidade de ocorrência (associada a riqueza funcional) ou a abundância relativa das espécies (relacionada a divergência funcional). Por outro lado, deve ser menor do que o esperado ao acaso, quando filtros ambientais agem como os principais determinantes da ocorrência ou abundância relativa das espécies (Laliberté & Legendre, 2010; Mason *et al.*, 2013).

Para uma análise mais detalhada de padrões de organização de comunidades vegetais, é amplamente sugerido o uso de um conjunto de métricas que possam descrever diferentes facetas da composição funcional das comunidades (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010). Ricotta & Moretti (2011), por exemplo, sugerem o uso do coeficiente Rao junto à média ponderada de cada atributo numa comunidade (“CWM”, do inglês, *community weight mean*). De acordo com os autores, a utilização dessas medidas em conjunto representa uma abordagem apropriada na análise funcional de comunidades porque estas descrevem aspectos relevantes e complementares da estrutura de comunidades. Enquanto que o CWM de cada atributo pode ser utilizado para sintetizar mudanças nas médias dos atributos nas comunidades, em função da seleção ambiental de determinadas estratégias ecológicas, o coeficiente Rao (ou *Fdis*; Laliberté & Legendre, 2010; Mason *et al.*, 2013) pode descrever padrões de convergência e divergência funcional a partir da comparação com modelos nulos (Ricotta & Moretti, 2011).

Independentemente do índice utilizado, filtros ambientais são evidentes em diversas comunidades vegetais, onde a associação de espécies com habitats específicos, como diferentes tipos de solo (e.g. John *et al.*, 2007), pode ser explicada por atributos funcionais (e.g. Katabuchi *et al.*, 2012). Entretanto, os estudos empíricos que demonstram a ocorrência de filtros ambientais a partir de uma perspectiva funcional raramente analisam o papel de parâmetros ambientais (Katabuchi *et al.*, 2012). A inclusão de fatores abióticos na análise de filtros ambientais, no entanto, é necessária para se elucidar o papel de atributos funcionais na estruturação de comunidades vegetais (McGill *et al.*, 2006), estabelecendo a relação precisa entre os fatores que promovem o filtro ambiental e a distribuição de atributos funcionais nas comunidades (e.g. Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Katabuchi *et al.*, 2012). Em um raro exemplo, Katabuchi *et al.* (2012) avaliaram, em uma floresta tropical, o papel de fatores edáficos como filtros abióticos na organização de assembleias de plantas, com base em atributos de diferentes dimensões

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

ecológicas vegetais (e.g. AEF, densidade da madeira, tamanho de sementes). Os autores verificaram uma consistente restrição das estratégias ecológicas das espécies em comunidades locais, em função do tipo de solo. Solos menos férteis foram em geral mais restritivos, em especial para atributos relacionados à economia de recursos (e.g. AEF; Katabuchi *et al.*, 2012). O papel de fatores edáficos, no entanto, foi avaliado por Katabuchi *et al.* (2012) apenas de forma categórica, com a definição de poucas categorias de tipos de solo. Lebrija-Trejos *et al.* (2010), por outro lado, avaliaram de forma contínua, em uma floresta seca, o papel da disponibilidade de água no solo e de condições ambientais (e.g. temperatura), e detectaram fortes efeitos de filtros ambientais. Por exemplo, comunidades com solos mais secos e expostos a temperaturas extremas foram dominadas por plantas com estratégias mais conservativas (e.g. altos CMSF; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010).

SUCESSÃO FLORESTAL SECUNDÁRIA: A REESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES VEGETAIS

Florestas tropicais, consideradas os ecossistemas mais ricos em espécies do planeta (Laurance *et al.*, 2002; Leigh *et al.*, 2004), são constantemente degradadas e convertidas em áreas produtivas (e.g. cultivos agrícolas, pastagens; Gardner *et al.*, 2009; FAO, 2012). Eventualmente, algumas dessas áreas são abandonadas, devido a fatores como a redução da produtividade agrícola. Nestas áreas, ocorre um processo de recolonização, definido como sucessão florestal secundária, em que o ambiente físico e a estrutura de comunidades vegetais mudam em mútua associação ao longo do tempo (Clements, 1916; Odum, 1969; Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). Por representar a organização de comunidades vegetais em ação (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010) e teoricamente envolver mudanças ambientais (e.g. edáficas) razoavelmente direcionais (Odum, 1969), o fenômeno da sucessão representa um cenário ideal para testar teorias acerca dos processos ecológicos que determinam mudanças na estrutura de assembleias de plantas ao longo de gradientes ambientais (Lohbeck *et al.*, *in press*). Além disso, tendo em vista a importância como fonte de recursos e serviços ambientais, bem como o acelerado aumento da extensão de florestas secundárias (FAO, 2012), entender como ocorre a regeneração florestal após distúrbios antrópicos representa um grande desafio, com o potencial de aumentar a nossa capacidade de manejo e conservação desses ecossistemas (Guariguata & Ostertag, 2001; e.g. Aide *et al.*, 2000; Sandel *et al.*, 2011).

Desde que Clements (1916) reconheceu a sucessão ecológica como uma “lei universal”, comum a todos os ecossistemas, o fenômeno se tornou um tema central na teoria ecológica (Odum, 1969; McIntosh, 1981; Finegan, 1984; Vile *et al.*, 2006). Devido ao longo tempo de estudo, muito já se sabe a respeito do processo de sucessão em florestas tropicais, mas diferentes percepções desse fenômeno e observações contrastantes podem ser encontradas na literatura (Finegan, 1984; Chazdon, 2008). Tais observações aparentemente conflitantes se devem, em parte, a especificidades de cada contexto, que dificultam generalizações a respeito do caminho e do ritmo de mudanças sucessionais (Guariguata & Ostertag, 2001). Vários fatores são reconhecidos como determinantes do processo sucessional, em especial o tipo e a intensidade do uso anterior do solo, a proximidade de fontes externas de propágulos (i.e. remanescentes florestais) e a fertilidade dos solos (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008).

Clements (1916) já previa que, com exceção de áreas em condições ambientais extremas, qualquer área desprovida de vegetação deve dar origem a uma nova comunidade. De fato, condições ambientais (e.g. edáficas) extremas podem limitar o processo sucessional, de forma que áreas com histórico de uso mais intenso tendem a apresentar uma sucessão mais lenta, com menor acumulação de espécies e biomassa ao longo do tempo, assim como menor similaridade florística em relação a áreas conservadas (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). Isto se deve, em parte, ao fato de que áreas com histórico de uso mais intenso tendem a apresentar modificações mais severas em propriedades do solo. Tais modificações quase sempre envolvem a compactação e a redução da porosidade do solo (Guariguata & Ostertag, 2001), o que acarreta uma menor disponibilidade de água para a vegetação regenerante. Quanto às modificações químicas no solo, Guariguata & Ostertag (2001) sugerem que o impacto do uso do solo tende a variar muito, de forma que é mais difícil fazer generalizações sobre a direção dessas mudanças. Uma das mudanças mais evidentes e óbvias é a perda de matéria orgânica após o corte e queima da vegetação, que por sua vez pode reduzir a capacidade dos solos reterem água (Guariguata & Ostertag, 2001). Por outro lado, vários estudos demonstram aumentos na disponibilidade de nutrientes minerais em áreas recém abandonadas, em comparação a florestas maduras. Isto ocorre, especialmente, em áreas utilizadas para cultivos agrícolas que envolvem o uso de fertilizantes, e tende a favorecer um rápido desenvolvimento da vegetação (Odum, 1969; Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008).

Além de condições ambientais e da disponibilidade de recursos no solo, o caminho e o ritmo sucessional tende a ser definido pela disponibilidade de sementes para colonização (Guariguata & Ostertag, 2001). A regeneração florestal depende, principalmente, de duas fontes de propágulos: o banco de sementes e a dispersão a partir de remanescentes florestais. Em áreas submetidas a atividades produtivas por longos períodos, especialmente aquelas que envolvem a queima da vegetação, o banco de sementes tende a ser depauperado, de forma que a dispersão de sementes de remanescentes florestais se torna a principal fonte de regenerantes (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). No entanto, em paisagens fortemente antropizadas, a dispersão de sementes para áreas em processo de regeneração pode ser limitada pela distância de remanescentes ou pela ausência de agentes dispersores de sementes (Guariguata & Ostertag, 2001; Melo *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2012). Assim, as espécies que colonizam florestas secundárias podem representar um pequeno sub-grupo (e.g. plantas com sementes pequenas) capaz de vencer barreiras de dispersão (Costa *et al.*, 2012), resultando em assembleias de plantas taxonômica e funcionalmente empobrecidas (e.g. Melo *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2008).

Apesar das especificidades de cada contexto, alguns padrões gerais parecem emergir de revisões sobre o processo de sucessão secundária em florestas tropicais, realizadas por Brown & Lugo (1990), Guariguata & Ostertag (2001) e Chazdon (2008). O principal deles é a tendência de rápido aumento da complexidade estrutural de florestas secundárias, que normalmente em pouco tempo (~ 20 anos) já apresentam estrutura (i.e. área basal, altura, densidade) similar ao padrão observado em florestas maduras. De forma semelhante, a riqueza de espécies, que com frequência está intimamente correlacionada à densidade de indivíduos (Chazdon, 2008), também aumenta gradualmente ao longo de gradientes sucessionais, tendendo a atingir rapidamente (~ 30 anos) valores equiparáveis a florestas maduras. Por outro lado, a composição de espécies dura um longo tempo para se tornar, e em alguns casos nunca se torna similar à de florestas maduras (Brown & Lugo, 1990; Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). Entender o que determina este padrão de mudanças sucessionais na composição de espécies é difícil, pois isso depende fortemente da interrelação entre inúmeros fatores, como o tipo e a intensidade do uso do solo anterior, e a disponibilidade de sementes para colonização (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). Além disso, como a maioria dos estudos sucessionais trabalham com cronosequência espaciais, a substituição de tempo por espaço torna difícil avaliar a convergência na composição de florestas secundárias em relação a florestas

maduras, devido a variações no histórico e heterogeneidade ambiental de cada local. Em alguns casos, por exemplo, a seleção de áreas para uso agrícola pode ser enviesada, quanto à geomorfologia ou tipo de solo, o que dificulta comparações entre florestas secundárias e florestas maduras (Chazdon, 2008).

Embora diversos estudos descrevam mudanças sucessionais e sugiram padrões gerais, os mecanismos que determinam a substituição de espécies e, conseqüentemente, mudanças na composição de comunidades ao longo da sucessão, raramente são revelados com precisão, o que dificulta generalizações a respeito desse processo (Finegan, 1984; Chazdon, 2008). Para isso, a associação da composição funcional de comunidades com fatores ambientais parece ser a abordagem mais apropriada, em contraponto a abordagens convencionais, puramente estruturais e taxonômicas, ou baseadas em poucos grupos funcionais (McGill *et al.*, 2006; Vile *et al.*, 2006).

Mudanças ambientais e funcionais ao longo da sucessão

Um dos pressupostos da ecologia funcional é que mudanças na dominância de espécies, ao longo da sucessão e de outros gradientes ambientais, ocorrem porque, à medida que o ambiente muda, diferentes atributos funcionais conferem às espécies diferentes vantagens ecológicas (Grime, 2001; Vile *et al.*, 2006). Mudanças ambientais ao longo da sucessão ocorrem em decorrência do próprio desenvolvimento da vegetação, como definido por Odum (1969), que considera a sucessão um processo “controlado pela comunidade”, ainda que fazendo a ressalva que o ambiente físico determina o padrão e as taxas de mudanças, além de definir os limites de desenvolvimento da vegetação (Odum, 1969). Tais mudanças são complexas, envolvendo múltiplos gradientes na disponibilidade de diferentes recursos (e.g. luz, água, nutrientes) em cima e abaixo do solo, que determinam fortes mudanças na composição das comunidades (Odum, 1969; Bazzaz, 1979; Guariguata & Ostertag, 2001; Vile *et al.*, 2006; Chazdon, 2008). Funcionalmente, no entanto, estas mudanças são em geral abordadas a partir da definição de alguns poucos grupos funcionais arbitrários (e.g. pioneiras de ciclo de vida curto e longo; tolerantes a sombra) (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008), o que dificulta descrições e generalizações a respeito dos processos que determinam mudanças em assembleias de plantas ao longo de gradientes sucessionais.

Mudanças sucessionais na composição de espécies e formas de vida são, com frequência, atribuídas ao gradiente de luz ao longo da sucessão (Chazdon, 2008; Lohbeck *et al.*, *in press*),

visto que a disponibilidade de luz afeta significativamente o estabelecimento e o crescimento vegetal (Denslow, 1987, *apud* Guariguata & Ostertag, 2001). No início da sucessão, uma grande quantidade de luz atinge o solo (Bazzaz, 1979), favorecendo a germinação de plantas herbáceas e pioneiras de ciclo de vida curto (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008), que crescem rapidamente sob alta intensidade luminosa (Swaine & Whitmore, 1988). Há que se considerar, no entanto, que as espécies que ocorrem em uma comunidade são aquelas que já passaram por um filtro de dispersão (Melo *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2012), o que pode também explicar a alta dominância de plantas pioneiras em áreas recém abandonadas, visto que este grupo de espécies apresenta, também, maior capacidade de colonização, com a produção de um grande número de sementes dispersas por vetores não-especializados ou abióticos (Muller-Landau, 2008).

De qualquer forma, com a progressiva formação de um dossel denso, a quantidade de luz que chega ao solo tende a diminuir ao longo da sucessão, de forma que essas plantas, que demandam alta incidência luminosa para germinação e crescimento, não conseguem se estabelecer sob o dossel. Com a morte de árvores pioneiras de ciclo de vida curto, plantas pioneiras com ciclo de vida mais longos tendem a dominar o dossel e, com o adensamento da vegetação e a brusca redução da disponibilidade de luz, são então gradualmente substituídas por plantas tolerantes a sombra, que têm ciclos de vida longos e dominam o dossel em estágios sucessionais avançados e florestas maduras (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008). No entanto, a abertura de clareiras, que é comum em florestas tropicais (e.g. Rolim *et al.*, 2001), permite o estabelecimento de plantas pioneiras em florestas maduras. Isto, somado à maior complexidade estrutural da vegetação, que determina uma maior heterogeneidade ambiental quanto à disponibilidade de luz, é muitas vezes reconhecido como um dos determinantes da maior riqueza de espécies (Chazdon, 2008), bem como de uma maior diversidade de estratégias vegetais de aquisição e uso de recursos (Lohbeck *et al.*, *in press*) em florestas maduras, em comparação a estágios sucessionais iniciais.

Por outro lado, alguns enfatizam o papel da disponibilidade de recursos no solo como um dos principais determinantes de mudanças sucessionais (Odum, 1969; Bazzaz, 1979; Tilman, 1988; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Eugene Odum, em seu clássico artigo “A estratégia de desenvolvimento de um ecossistema” (Odum, 1969), afirma que, com o desenvolvimento da vegetação, nutrientes minerais tendem a ser acumulados na biomassa, reduzindo a disponibilidade no solo. Este padrão foi enfatizado repetidas vezes posteriormente (Inouye *et*

al., 1987; Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006), embora alguns notem também aumentos na disponibilidade de nutrientes ao longo da sucessão secundária de florestas tropicais (Guariguata & Ostertag, 2001). À medida que a vegetação se desenvolve, a quantidade de nutrientes no solo deve ser sempre um balanço entre (1) o armazenamento de nutrientes na biomassa, (2) a decomposição de biomassa vegetal, que devolve nutrientes ao solo, e (3) a lixiviação de nutrientes (Odum, 1969; Guariguata & Ostertag, 2001). Segundo Odum (1969), a diminuição gradual da disponibilidade de nutrientes no solo, devido à retenção na biomassa, deve determinar fortes mudanças em características ecológicas das espécies dominantes ao longo da sucessão, bem como em processos ecossistêmicos, como a ciclagem de nutrientes. A direcionalidade desse processo, ainda de acordo com Odum (1969), ocorre com o favorecimento de espécies com mecanismos de retenção de nutrientes na biomassa, como maior longevidade foliar, que assim reduzem a perda de nutrientes no sistema por lixiviação ou pela incorporação na biomassa de outros organismos (i.e. baixa ciclagem e lixiviação de nutrientes). Essa é a mesma ideia proposta por Grime (2001), que sugere que plantas tolerantes a estresses nutricionais, com estratégias de conservação de nutrientes, devem dominar estágios sucessionais avançados. Além disso, Grime (2001) sugere que, em ambientes altamente improdutivos, plantas tolerantes, que crescem lentamente e têm longos ciclos de vida, devem também dominar estágios sucessionais iniciais, a despeito da alta incidência luminosa. Isso, além de revelar uma importância preponderante de variações na disponibilidade de recursos no solo, deve também explicar processos de sucessão truncados, com baixas taxas de acumulação de espécies e biomassa ao longo do tempo (Grime, 2001).

Vile *et al.* (2006), considerando a diminuição de luz e nutrientes no solo ao longo da sucessão, afirmam com base em modelos teóricos que a longevidade foliar deve aumentar, enquanto que a AEF média das comunidades deve diminuir ao longo da sucessão. De fato, em diferentes contextos ecológicos, tendências de aumento da abundância de espécies com estratégias mais conservativas, de tolerância a estresses (e.g. longevidade foliar, densidade da madeira) são reveladas (Reich *et al.*, 1992; Muller-Landau, 2004; Caccianiga *et al.*, 2006; Navas *et al.*, 2010). Isto deve, então, refletir de forma contínua a progressiva substituição de plantas pioneiras por plantas tolerantes ao longo da sucessão (Guariguata & Ostertag, 2001; Chazdon, 2008), visto que o espectro econômico foliar, de acordo com Poorter & Bongers (2006), reflete continuamente a dicotomia entre esses dois grupos funcionais.

Os modelos sucessionais até então descritos, a começar por Clements (1916) e Odum (1969), consideram a sucessão um fenômeno altamente ordenado, governado por mudanças ambientais. No entanto, em contraponto a percepções determinísticas, alguns consideram a sucessão um processo altamente estocástico (Gleason, 1926, *apud* Chazdon, 2008). Segundo Chazdon (2008), entender a importância relativa de processos determinísticos e estocásticos, em diferentes contextos, é um dos maiores desafios no estudo da dinâmica sucessional de florestas tropicais. Lohbeck *et al.* (*in press*), no único trabalho a descrever mudanças sucessionais em uma floresta tropical com essa perspectiva, sugerem que filtros abióticos restringem estratégias de economia de recursos no início da sucessão e, com o desenvolvimento estrutural da vegetação, a complementariedade de nicho entre espécies se torna o processo ecológico mais determinante da dominância das espécies em estágios sucessionais avançados e florestas maduras. Os autores atribuíram tal mudança ao gradiente de luz ao longo da sucessão, embora não tenham quantificado esse processo (Lohbeck *et al.*, *in press*).

De fato, quando a luz é o principal recurso limitante, diferenças em estratégias de aquisição e uso de recursos devem favorecer a co-ocorrência de espécies em uma comunidade (Mason *et al.*, 2013), de forma que ambientes com alta limitação na disponibilidade de luz tendem a estar associados a uma maior diversidade funcional de estratégias de economia de recursos (Mouchet *et al.*, 2010). Por outro lado, Mason *et al.* (2013) consideram que, quando recursos no solo são os principais limitantes, espécies com estratégias de economia de recursos mais similares tendem a co-ocorrer. Isto por que, em ambientes com baixa disponibilidade de recursos no solo, o sucesso das espécies deve ser determinado, principalmente, por atributos que conferem uma maior capacidade de retenção dos recursos limitantes, e, devido às baixas taxas de crescimento típicas de espécies com essa característica (Grime, 2001), o papel de processos competitivos entre espécies deve ser reduzido (Mason *et al.*, 2013).

Katabuchi *et al.* (2012), em concordância com essas proposições, demonstraram que em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes (i.e. baixa fertilidade) o conjunto de estratégias de aquisição e uso de recursos nas comunidades tende a ser muito mais restrito. Assim, se a disponibilidade de nutrientes no solo tende de fato a reduzir ao longo da sucessão, e tal mudança representa um dos principais determinantes de mudanças sucessionais (Odum, 1969; Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006), é de se esperar que atributos associados à economia de recursos, como aqueles relacionados ao espectro econômico foliar, sejam na verdade mais

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

similares entre as espécies que co-ocorrem em estágios avançados e florestas maduras, em contradição com o padrão observado por Lohbeck *et al.* (*in press*).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agrawal, A.A. Macroevolution of plant defense strategies. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 2, p. 103–109. 2006.

Aide, T.M.; Zimmerman, J.K.; Pascarella, J.B.; Rivera, L.; Marcano-Veja, H. Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. **Restoration Ecology**, v. 8, n. 4, p. 328–338. 2000.

Baraloto, C.; Hardy, O.J.; Paine, C.E.T; Dexter, K.G.; Cruaud, C.; Dunning, L.T., Gonzalez, M-A.; Molino, J-F.; Sabatier, D.; Savolainen, V. & Chave, J. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 690-701. 2012.

Bazzaz, F.A. The physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, p. 351–371. 1979.

Becerra, J.X. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 104, p. 7483-7488. 2007.

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

Butterfield, B.J. & Suding, K.N. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 9-17. 2013.

Caccianiga, M.; Luzzaro, A.; Pierce, S.; Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. **Oikos**, v. 112, p. 10–20. 2006.

Cerabolini, B.; Brusa, G.; Ceriani, R.M.; De Andreis, R.; Luzzaro, A. & Pierce, S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? **Plant Ecology**, v. 210, p. 253–261. 2010.

Chase, J.M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 2, p. 319-322. 2014.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G. & Zanne, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, p. 351-366. 2009.

Chave, J.; Muller-Landau, H.; Baker, T.; Easdale, T.; ter Steege, H. & Webb, C.O. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. **Ecological Applications**, v. 16, p. 2356-2367. 2006.

Chazdon, R. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. In: Carson, W.P. & Schnitzer, S.A. (Eds) **Tropical Forest Community Ecology**, p. 384-408. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 2008.

Chesson, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 343–366. 2000.

Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A. & Batalha, M.A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 093-103. 2009.

Clark, J.S. The coherence problem with the Unified Neutral Theory of Biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 4, 198-202. 2012.

Clements, F.E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institute, Washington, D.C., USA. 1916.

Coley, P.D. Effects of Plant-Growth Rate and Leaf Lifetime on the Amount and Type of Anti-Herbivore Defense. **Oecologia**, v. 74, n. 4, p. 531–536. 1988.

Coley, P.D. Patronos en las defensas de las plantas: porqué los herbívoros prefieren ciertas especies. **Revista de Biología Tropical**, v. 35, p. 151-164. 1987.

Connell, J.L.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, J. & Gradwell, G. R (Eds.). **Dynamics of populations**. p. 298-312. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Netherlands. 1971.

Connell, J.H. & Green, P.T. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. **Ecology**, v. 81, p. 568–584. 2000.

Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; Ter Steege, H.; Morgan, H.D.; Van Der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.G. & Poorter, H. A

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335–380. 2003.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109–126. 2009.

Cornwell, W.K.; Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. **Ecology**, v. 87, p. 1465–1471. 2006.

Costa, J.B.P.; Melo, F.P.L.; Santos, B.A. & Tabarelli, M. Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration. **Acta Oecologica**, v. 39, p. 61-66. 2012.

Dalling, J.W.; Muller-Landau H.C.; Wright, S.J.; Hubbell, S.P. Role of dispersal in the recruitment limitation of Neotropical plant species. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 714-727. 2002.

Darwin, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life**. John Murray, London. 1859.

De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Marins da Silva, P., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity Conservation**, v. 19, p. 2873–2893. 2010.

Diaz, S.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Cabido, M.; Cornelissen, J.H.C.; Jalili, A. et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, p. 295–304. 2004.

Donovan, L.A.; Maherali, H.; Caruso, C.M.; Huber, H. & de Kroon, H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, p. 88-95. 2011.

Eshel, A. & Beeckman, T. *Plant roots: the hidden half*. CRC Press. 2013.

Fahrig, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487–515. 2003.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Falster, D.S. & Westoby, M. Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception? **New Phytologist**, v. 158, p. 509–525. 2003.

FAO (Food And Agriculture Organization Of The United Nations). **State of the World's Forest**. FAO, Rome, Italy. 2009.

Fine, P.V.A.; Mesones, I. & Coley, P.D. Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. **Science**, v. 305, p. 663-665. 2004.

Finegan, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Tema 1. V curso internacional sobre silvicultura y manejo de bosques tropicales. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Finegan, B. Forest succession. **Nature**, v. 312, p. 109-114. 1984.

Freschet, G.T.; Aerts, R. & Cornelissen, H.C. A plant economics spectrum of litter decomposability. **Functional Ecology**, v. 26, 56–65. 2012.

Freschet, G.T.; Cornelissen, J.H.C.; Van Logtestijn, R.S.P. & Aerts, R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 362-373. 2010.

Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R.L., Ewers, R., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecological Letters**, v. 12, p. 561-582. 2009.

Garnier, E.; Cortez, J.; Bille`s, G.; Navas, M.-L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C. & Toussaint, J.-P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, p. 2630–2637. 2004.

Gewin, V. 2006. Beyond Neutrality—Ecology Finds Its Niche. **PLoS Biology**, v. 4, n. 8, e278.

Gilbert, G.S. & Webb, C.O. Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 104, p. 4979–4983. 2007.

Girão, L.C.; Lopes, A.V.; Tabarelli, M. & Bruna, E.M. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS One*, **2**, n. e908. 2007.

Givnish, T.J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. **Silva Fennica**, v. 36, p. 703–743. 2002.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Givnish, T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, v. 106, p. 131-160. 1987.

Gleason, H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p. 7–26. 1926.

Grime, J.P. & Hunt, R. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. **Journal of Ecology**, v. 63, p. 393-422. 1975.

Grime, J.P. & Pierce, S. **The evolutionary strategies that shape ecosystems**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 2012.

Grime, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, v. 111, p. 1169–1194. 1977.

Grime, J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester. 2001.

Grime, J.P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, p. 26–31. 1974.

Grime, J.P.; Thompson, K.; Hunt, R.; Hodgson, J.G.; Cornelissen, J.H.C. et al. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**, v. 79, p. 259–281. 1997.

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

Guariguata, R.M. & Ostertag, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185–206. 2001.

Hacke, U.G.; Sperry, J. S; Pockman, W.T.; Davis, S.D. & McCulloh, K.A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, p. 457-461. 2001.

Hardin, G. Competitive exclusion principle. **Science**, v. 131, p. 1292–1297. 1960.

Harper, J.L. **The population biology of plants**. Academic press, London. 1977.

Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Espuny, L., Royo Pla, F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? **Annals of Botany**, v. 108, p. 1337–1345. 2011.

Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. **Oikos**, v. 85, p. 282–294. 1999.

Hubbell, S.P. & Foster, R.B. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. **Oikos**, v. 63, p. 48–61. 1992.

Hubbell, S.P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. University Press, Princeton. 2001.

Hubbell, S.P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science**, v. 203, p. 1299–1309. 1979.

Inouye, R.S., Huntly, N.J., Tilman, D., Tester, J.R., Stillwell, M. & Zinnel, K.C. Old-field succession on a Minnesota sand plain. **Ecology**, v. 68, p. 12–26. 1987.

ITTO (International Tropical Timber Organization). ITTO Guidelines for the Restoration, Management and Rehabilitation of Degraded and Secondary Tropical Forests. In: **ITTO Policy Development Series**, v. 13. ITTO, Yokohama, Japan. 2002.

Janzen, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, v. 104, p. 501–528. 1970.

John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 104, p. 864–869. 2007.

Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 643–651. 2012.

Kluge, M. & Ting, I.P. **Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation**. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 1978.

Kneitel, J.M. & Chase, J.M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, p. 69–80. 2004.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Korner, Ch. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (Eds.) **Biodiversity and Ecosystem Function**. Springer Study Edition, Berlin, p. 117-140. 1994.

Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, v. 80, p. 401–422. 2010.

Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. **Science**, v. 322, p. 580–582. 2008.

Laliberté, E. & Legendre, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 2099–3005. 2010.

Laughlin, D.C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 186–193. 2013.

Laughlin, D.C., Leppert, J.J., Moore, M.M., Sieg, C.H. A multi-trait test of the leaf–height–seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. **Functional Ecology**, v. 24, p. 493–501. 2010.

Laurance, W. F.; Lovejoy, T. E.; Vasconcelos, H. L.; Bruna, E. M.; Didham, R. K.; Stouffer, P. C.; Gascon, C.; Bierregaard, R. O.; Laurance, S. G. & Sampaio, E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605–618. 2002.

Law, R. Optimal life histories under age-specific predation. **The American Naturalist**, v. 114, p. 399-417. 1979.

Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, p. 386–398. 2010.

Leigh, E.G., Davidar, P., Dick, C.W., Puyravaud, J.P., Terborgh, J., ter Steege, H. & Wright, S.J. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, v. 36, p. 447–473. 2004.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M., Tabarelli, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. **17**, p. 287-296. 2011.

Lohbeck, M.; Poorter, L.; Martínez-Ramos, M.; Rodriguez-Velázquez, J.; van Breugel, M. & Bongers, F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. **Functional Ecology**, *in press*. doi: 10.1111/1365-2435.12240.

Lönnberg, K. & Eriksson, O. Rules of the seed size game: contests between large seeded and small-seeded species. **Oikos**, v. 122, p. 1080-1084. 2013.

MacArthur, R.H. & Levins, R. Limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377–385. 1967.

Marks, C.O. & Lechowicz, M.J. Alternative Designs and the Evolution of Functional Diversity. **The American Naturalist**, v. 167, p. 55-66. 2006.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, p. 794–806. 2013.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, p. 112–118. 2005.

McGill, B.J., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 178–185. 2006.

McIntosh, R.P. Succession and Ecological Theory. In: West, D.C.; Shugart, H.H.; Botkin, D.B. **Forest Succession: Concepts and Application**. Springer Advanced Texts in Life Sciences. p. 10-23. 1981.

Melo, F.P.L., Dirzo, R. & Tabarelli, M. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 132, p. 50–60. 2006.

Melo, F.P.L.; Lemire, D. & Tabarelli, M. Extirpation of large seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. **Ecoscience**, v. 14, p. 124–129. 2007.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, 867-876. 2010.

Muller-Landau, H. C. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, p. 4242-4247. 2010.

Muller-Landau, H.C. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. **Biotropica**, v. 36, p. 20–32. 2004.

Muller-Landau, H.C.; Wright, S.J.; Calderón, O. & Foster, R.B. Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case studies from a tropical forest. In Levey, D.J.; Silva, W.R. & Galzerri, M. (Eds.). **Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation**. p. 1-17. CABI, Wallingford, England. 2002.

Murcia, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Tree**, v. 10, p. 58–62. 1995.

Navas, M.-L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. **Plant Biology**, v. 12, p. 183–196. 2010.

Odum, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262–270. 1969.

Ogburn, R. & Edwards, E. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, p. 1533-1542. 2012.

Orians, G.H. & Solbrig, O.T. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. **American Naturalist**, v. 111, p. 677-690. 1977.

Paine, T.C.E.; Baraloto, C.; Chave, J. & Hérault, B. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. **Oikos**, v. 120, p. 720–727. 2011.

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

Pianka, E.R. On r- and K-selection. **The American Naturalist**, v. 104, p. 592-597. 1970.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B.E.L. Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. **Annals of Botany**, v. 109, p. 1047–1053. 2012.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. **Functional Ecology**, v. 27, p. 1002–1010. 2013.

Pierce, S., Vianelli, A. & Cerabolini, B. From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. **Functional Ecology**, v. 19, p. 763–776. 2005.

Pollock, L.J., Morris, W.K. & Vesk, P.A. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model. **Ecography**, v. 35, p. 716–725. 2012.

Poorter, L. & Bongers, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, p. 1733–1743. 2006.

Poorter, L., Bongers, L. & Bongers, F. Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, p. 1289–1301. 2006.

Poorter, L., Paz, H., Wright, S.J., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from 5 neotropical forests. **Ecology**, v. 89, p. 1908–1920. 2008.

Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J. & Woll, H. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 256–267. 2005.

Raevel, V., Violle, C. & Munoz, F. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. **Oikos**, v. 121, p. 1761–1770. 2012.

Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E. & Siittonen, M. The Fragmented Atlantic Forest of Brazil: Size, Shape, and Distribution of Forest Fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 385–403. 1998.

Rao, C.R. Diversity and dissimilarity coefficients—a unified approach. **Theoretical Population Biology**, v. 21, p. 24–43. 1982.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Reich, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275-301. 2014.

Reich, P.B., Walters, M.B., and Ellsworth, D.S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, p. 365–392. 1992.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141-1153. 2009.

Richards, P.W. **The tropical rain forest - an ecological study**. Cambridge University Press, Cambridge. 575p. 1996

Ricotta, C. & Moretti, M. CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, p. 181–188. 2011.

Rolim, S.G.; do Couto, H.T.Z.; de Jesus, R.M. Fluctuaciones Temporales en la composicion Floristica del Bosque Tropical Atlantico. **Biotropica**, v. 33, n. 1, p. 12-22. 2001.

Sandel, B., Corbin, J.D. & Krupa, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, **2**, 1-16. 2011.

Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P. & Tabarelli, M. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, p. 249-260. 2008.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. A user’s guide to functional diversity indices. **Ecological Monographs**, v. 80, p. 469-484. 2010.

Shipley, B. & Vu, T-T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. **New Phytologist**, v. 153, p. 359–364. 2002.

Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72-74. 2000.

Solbrig, O.T. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (Eds.) **Biodiversity and Ecosystem Function**. Springer Study Edition, Berlin, p. 97-116. 1994.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Stowe, K.A.; Marquis, R.J.; Hochwender, C.G. & Simms, E.L. The evolutionary Ecology of tolerance to consumer damage. **Annual Review of Ecology & Systematics**, v. 31, p. 565–595. 2000.

Stubbs, W.J. & Wilson, J.B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 557–567. 2004.

Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, v. 75, p. 81–86. 1988.

Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Girão, L.C., Peres, C.A. & Lopes, A.V. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, p. 1654–1663. 2010.

Tabarelli, M., Aguiar-Neto, A.V., Grillo, A.A.S. & Santos, A.M.M. Fragmentação e perda de habitat na floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. In: Siqueira-Filho, J.A. & Leme, E.M.C. **Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste: Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias** (Eds), pp. 80-99. Estúdio Editorial Andrea Jacobsson Ltda., Rio de Janeiro. 2006.

Tabarelli, M.; Lopes, A.V. & Peres, C.A. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, v. 40, n. 6, p. 657–661. 2008.

Terborgh, J. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. **The American Naturalist**, v. 126, p. 760-776. 1985.

Tilman, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities**. Princeton University Press, Princeton. 1988.

Tilman, D. The resource-ratio hypothesis of plant succession. **The American Naturalist**, v. 125, n. 6, p. 827-852. 1985.

Ting, I.P. Monotropic CO₂ fixation and crassulacean acid metabolism. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. & Slayter, R.O. (Eds.) **Photosynthesis and photorespiration**. Wiley Interscience, New York, p. 169-185. 1971.

Turner, I.M. 2001. **The ecology of trees in the tropical rain forest**. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Vile, D., Shipley, B. & Garnier, E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. **Ecology**, v. 87, p. 504–517. 2006.

Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, p. 2290–2301. 2008.

Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, p. 882–892. 2007.

von Humboldt, A. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemalde der Tropenlander. Cotta, tubingen. 1807.

Webb, C.O. & Peart, D.R. Seedling density dependence promotes coexistence in Bornean rain forest trees. **Ecology**, v. 80, p. 2006–2017. 1999.

Weiherr, E. & Keddy, P.A. **Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1999.

Westoby, M. & Wright, I. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 261–268. 2006.

Westoby, M. A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v. 199, p. 213–227. 1998.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v. 33, p. 125–159. 2002.

Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist**, v. 143, p. 155–162. 1999.

Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, p. 486–493. 1991.

Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M. & Wright, S.J. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. **Annals of Botany**, v. 99, p. 1003-1015. 2007.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

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

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

Zobel, M. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 12, p. 266–269. 1997.

Artigo 1

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Journal of Vegetation Science*

Trait-based plant community functional assembly along a tropical forest secondary succession: the role of edaphic factors

Bruno X. Pinho, Simon Pierce, Felipe P.L. de Melo & Marcelo Tabarelli

Pinho, B.X. (Corresponding author, bxpinho@hotmail.com): Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rêgo s/n°, 50670-901 Recife-PE, Brazil.

Pierce, S. (simon.pierce@unimi.it): Department of Agricultural and Environmental Sciences (DiSAA), University of Milan, Via G. Celoria 2, I-20133 Milan, Italy.

Melo, F.P.L. (felipe.plmelo@ufpe.br) & **Tabarelli, M.** (mtrelli@ufpe.br): Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof Moraes Rego, s/n°, 50670-901. Recife – PE, Brazil.

Abstract

Questions: Succession is a central issue of ecological theory, but little is known about what drives changes in species dominance and what is the role played by different community assembly processes (i.e. habitat filtering and limiting similarity) along the tropical forest secondary succession. We tested whether variation in soil factors related to resource availability can define the strength of different assembly processes and explain successional changes by imposing differential successions for different plant economic strategies.

Location: Atlantic forest, northeastern Brazil.

Methods: We sampled all trees (DBH > 1 cm) within 11 plots (300m²) in old-growth forests and 15 along a chronosequence (3 to 35-years) of forest regeneration following slash-and-burn agriculture. After quantifying species-mean for five leaf traits, we calculated the community weight mean of each trait and the functional multivariate dispersion (Fdis) for each community. We used a null-model approach to detect the strength of habitat filtering and limiting

similarity (i.e. effect sizes). To understand community assembly, we relate these metrics to forest age and axes of variation in edaphic factors related to resource availability.

Results: Along succession, a strong reduction of nutrient availability and pH led to a progressive restriction of ecological strategies (Fdis) and dominance of species with conservative strategies (i.e. higher LDMC). Water availability did not impose restriction to plant establishment, despite the strong variation of traits related to water economy. We discuss other possible explanations for this and other unexpected variations in functional traits (e.g. SLA). Compared to a null model, functional dispersion was higher in the earlier successional stages, which is consistent with the concept of limiting similarity. On the other hand, while intermediate stages often did not differ from a random expectation, co-occurring species in old-growth forests, with acidic and infertile soils, were more ecological similar than expected by chance, suggesting a strong effect of soil as an environmental determinant of habitat filtering. We discuss possible explanations to these patterns in the light of coexistence theory.

Conclusion: We demonstrated that soil nutrient availability and pH strongly define trait-based patterns of species coexistence and dominance along tropical forest secondary succession.

Key-words: Atlantic forest; Coexistence theory; Habitat filtering; Functional dispersion; Functional traits; Leaf economic spectrum; Limiting similarity; Null-models, Soil resource availability.

Introdução

Com exceção de um hipotético “demônio darwiniano” (Law 1979), todos os organismos enfrentam demandas conflitantes (*trade-offs*) no investimento de recursos para o crescimento, sobrevivência e reprodução (Kneitel & Chase 2004; Grime & Pierce 2012). A íntima e consistente correlação entre atributos funcionais (i.e. características morfo-fisio-fenológicas, associadas ao sucesso reprodutivo; Violle et al. 2007) evidencia alguns destes *trade-offs* em plantas, indicando restrições evolutivas e diferentes formas de lidar com a limitação de recursos (Wright et al. 2007; Laughlin et al. 2013). Por exemplo, de acordo com o “espectro econômico foliar” (*sensu* Wright et al. 2004), espécies de plantas estão ordenadas de forma consistente ao longo de um contínuo de atributos foliares, que reflete um *trade-off* entre a capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente, produzindo estruturas efêmeras de baixo custo; e de conservar recursos em tecidos de alto custo, sendo que bem protegidos e duráveis (i.e. crescimento *vs.* sobrevivência; Poorter & Bongers 2006; Donovan et al. 2011).

Teoricamente, toda espécie representa uma evidência de que o seu conjunto de atributos é eficiente em alguma situação ambiental (Westoby & Wright 2006). A posição de uma espécie ao longo de um contínuo de atributos deve, então, indicar sob que condições ela tende a ter um maior sucesso (Grime et al. 1997; Westoby et al. 2002). De fato, espécies de plantas em florestas tropicais tendem a apresentar distribuição não aleatória ao longo de gradientes ambientais (e.g. edáficos; John et al. 2007), e atributos funcionais parecem explicar o sucesso das espécies em diferentes contextos (Lebrija-Trejos et al. 2010; Katabuchi et al. 2012). Por exemplo, em habitats produtivos, plantas com capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente tendem a ser favorecidas, enquanto que plantas com estratégias mais conservativas (e.g. baixas taxas metabólicas, tecidos densos) em geral dominam ambientes improdutivos (Grime 2001).

Enquanto filtros ambientais podem impor restrições ao estabelecimento vegetal, levando à convergência funcional de comunidades vegetais (Weiher & Keddy 1999; Cornwell et al.

2006), interações antagônicas tendem a limitar a co-ocorrência de espécies com estratégias similares (MacArthur & Levins 1967; Stubbs & Wilson 2004). Assim, esses dois processos de nicho são amplamente reconhecidos como forças opostas, que determinam a distribuição e abundância das espécies em comunidades vegetais (Kraft et al. 2008). Por outro lado, processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) têm também reconhecido papel na organização de assembleias (Hubbell 1979, 2001; Chazdon 2008). Essa última perspectiva pressupõe que padrões de co-ocorrência de espécies em comunidades devem ser aleatórios, enquanto que a proposição de processos de nicho pressupõe padrões preditivos (convergência e divergência) em relação aos atributos funcionais das espécies. Logo, com base na comparação de padrões de diversidade funcional com modelos nulos, tem-se inferido sobre a importância relativa de processos estocásticos e de nicho (Kraft et al. 2008) em diferentes contextos; o que, apesar do longo tempo de estudo, permanece controverso (Chazdon 2008; Kraft & Ackerly 2010).

O processo de sucessão secundária pode ser interpretado como a organização de assembleias de plantas após distúrbios (Lebrija-Trejos et al. 2010), envolvendo mudanças ambientais (e.g. edáficas) em mútua associação com a regeneração da vegetação (Odum 1969). Assim, provê um cenário ideal para entender os processos que determinam mudanças na estrutura de comunidades vegetais ao longo de gradientes ambientais (Lohbeck et al. *in press*). Além das implicações teóricas, a compreensão do processo de sucessão deve também ter implicações para o manejo e conservação de florestas secundárias (e.g. Aide et al. 2000; Sandel et al. 2011), que são importantes fontes de bens e serviços ambientais, e representam grande parte da cobertura florestal global, ainda tendendo a se expandir (Gardner et al. 2009; FAO 2012). No entanto, embora diversos estudos descrevam mudanças sucessionais, os mecanismos que determinam a substituição de espécies e mudanças na estrutura de assembleias de plantas ao longo da sucessão raramente são acessados (Chazdon 2008; e.g. Lohbeck et al. *in press*).

Teoricamente, a substituição de espécies ocorre porque diferentes conjuntos de atributos conferem às espécies sucessos diferenciais à medida que o ambiente muda (Vile et al. 2006). A disponibilidade de recursos no solo, por exemplo, é enfatizada como um dos principais determinantes do processo sucessional (Bazzaz 1979; Tilman 1988; Grime 2001). Ao longo da sucessão, a disponibilidade de nutrientes minerais tende a ser reduzida, devido ao acúmulo na biomassa vegetal (Odum 1969; Garnier et al. 2004). Em solos menos férteis, o efeito de filtros ambientais deve ser mais intenso, restringindo estratégias de economia de recursos (Katabuchi et al. 2012). A junção dessas duas afirmativas sugere que filtros abióticos devem ser mais intensos em estágios sucessionais avançados. No entanto, evidências funcionais recentes (Lohbeck et al. *in press*), em concordância com modelos teóricos (Grubb 1977; Vile et al. 2006) e evidências filogenéticas (Letcher et al. 2012), sugerem que filtros abióticos restringem estratégias de economia de recursos em estágios sucessionais iniciais e, com o desenvolvimento da vegetação, a complementaridade de nicho entre espécies deve ter um papel preponderante.

Contribuindo para este debate, neste artigo nós investigamos a natureza funcional de uma sucessão secundária em uma floresta tropical, tentando entender, com base em características ecofisiológicas das espécies, como fatores edáficos definem a dominância de espécies e o papel de diferentes processos ecológicos (i.e. filtros ambientais e limitação de similaridade). Mais especificamente, testamos as seguintes hipóteses: (1) ao longo da sucessão, a disponibilidade de nutrientes minerais no solo tende a ser reduzida, enquanto que a capacidade de retenção de água nos solos deve ser maior em estágios sucessionais avançados; (2) espécies com estratégias mais conservativas tendem a dominar comunidades com baixa disponibilidade de recursos no solo, enquanto que espécies com características mais aquisitivas são favorecidas em solos ricos em recursos; e (3) com o avanço da regeneração e adensamento da vegetação, processos competitivos passam a ter um papel mais proeminente na organização das comunidades, promovendo uma maior divergência funcional em estágios sucessionais tardios.

Métodos

ÁREA DE ESTUDO

Localizada no Estado da Paraíba, a paisagem de estudo (Fig. 1) integra o Corredor de Biodiversidade do Nordeste, região da Floresta Atlântica brasileira localizada na zona costeira entre os estados da Bahia e do Rio Grande do Norte. Consiste num espaço geográfico estrategicamente definido e destinado à conservação de biodiversidade em escala regional, permitindo o diálogo e a integração das ações de diversos atores (AMANE 2012). Mais especificamente, a paisagem está inserida no Centro de Endemismo Pernambuco (Silva & Casteleti 2003), região que, devido ao isolamento geográfico do Rio São Francisco, possui flora distinta daquela ao sul desta barreira, sendo mais similar à flora amazônica (Santos et al. 2007). Reconhecida como a porção da Floresta Atlântica brasileira mais degradada, menos conhecida e menos protegida (Silva & Casteletti 2003), a região é considerada, em diferentes escalas espaciais, prioritária para conservação (Rodrigues et al. 2004; Paglia et al. 2004).

Em escala local, a paisagem de estudo (Fig. 1) abrange uma cobertura florestal remanescente com cerca de 12.000 hectares, sendo classificada como uma área de extrema importância para conservação de biodiversidade (Fig. 2; MMA 2002), além de também abranger diversas áreas prioritárias para restauração florestal (Pacto pela restauração da Mata Atlântica 2011). Isto porque, devido ao seu longo histórico de fragmentação florestal, decorrente da introdução de culturas agrícolas, hoje são observados nesta paisagem apenas pequenos remanescentes florestais (~ 1 ha a 1.000 ha), além de inúmeras áreas em processo de regeneração natural após o abandono de atividades produtivas, em meio a uma matriz extremamente hostil de cultivo de cana-de-açúcar (Fig. 1). Esta configuração da paisagem se assemelha ao padrão geral da região (Ranta et al. 1998) e tem reconhecido efeito deletério sobre a biodiversidade, a partir do comprometimento de processos ecológicos (e.g. dispersão de sementes; Melo et al. 2006; Costa et al. 2012) essenciais para a manutenção de ecossistemas

florestais. Como resultado, assembleias de plantas na Floresta Atlântica nordestina tendem a apresentar um empobrecimento taxonômico e funcional (Santos et al. 2008; Lôbo et al. 2011).

A área de estudo (Fig. 1) é formada por terrenos planos ou suavemente ondulados, com altitudes inferiores a 230 metros. A paisagem é composta principalmente por Argissolos e Latossolos, e, em menor proporção, por Neossolos e Espodosolos, com precipitação anual entre 1.300 e 1.700 mm e média de três meses secos (< 60 mm/mês) por ano— normalmente entre os meses de outubro e dezembro. A vegetação remanescente é classificada em duas fisionomias: Floresta Estacional Semidecidual e Área de Tensão Ecológica (IBGE 2008). De forma peculiar, manchas de Cerrado, localmente conhecidas como “tabuleiros”, ocorrem adjacentes a áreas de floresta (Fig. 1), sugerindo um forte efeito de filtros ambientais (e.g. fatores edáficos) na estruturação das comunidades. As áreas em processo de regeneração florestal seguem caminhos sucessionais aparentemente de difícil predição, com sucessão às vezes truncada e com elementos ambientais e biológicos de áreas de Tabuleiro (CEPAN 2012). Compreender o que limita ou determina mudanças sucessionais nesta paisagem é, desta forma, um desafio com grande potencial para a definição de estratégias de manejo e conservação.

DESENHO AMOSTRAL

Inventário florístico e edáfico

Para testar as nossas hipóteses, selecionamos 15 áreas em processo de regeneração natural, com histórico de uso semelhante (cana-de-açúcar) e abandonadas em diferentes períodos (3 a 30 anos); e 11 áreas controle de floresta madura (Fig. 1), formando assim uma cronosequência espacial para a análise de mudanças sucessionais na paisagem. O tempo de abandono de cada área em regeneração foi determinado através de pesquisas com moradores locais, e, na seleção das áreas amostrais, foram evitadas aquelas com históricos de uso duvidosos ou com outros históricos de perturbação (e.g. fogo). Em cada área, a vegetação foi amostrada em três transectos paralelos, distantes 10 m entre si, de 2 x 50 m (300 m²; baseado

em *Gentry transect*, *apud* Letcher & Chazdon 2009). Em cada transecto, todas as plantas com diâmetro à altura do peito (*DAP*) > 1 cm foram identificadas. A flora da região já é bem caracterizada (Oliveira & Filho 1993; CEPAN 2012), com amostras de espécies incorporadas à coleção do Herbário UFP – Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco. Foram também coletadas amostras compostas de solo, na camada superficial (20 cm), em três sub-parcelas intercaladas a cada 25 metros ao longo de cada transecto. As amostras foram encaminhadas a laboratórios especializados, onde foram analisados diversos parâmetros físicos e químicos, associados à disponibilidade de água e nutrientes no solo.

Seleção de atributos funcionais

Nós utilizamos apenas atributos foliares de fácil mensuração, mas que são amplamente reconhecidos como bons descritores da resposta de assembleias de plantas a variações na disponibilidade de recursos no solo (Wilson *et al.* 1999; Hodgson *et al.* 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013); gradiente que nós hipotetizamos como o principal determinante de mudanças funcionais ao longo da sucessão. A Área Específica Foliar (*AEF*, área foliar por unidade de massa seca) é um importante descritor da posição de uma espécie no espectro econômico foliar (Wright *et al.* 2004). Valores elevados indicam estratégias ecológicas associadas a altas taxas de crescimento (Poorter & Bongers 2006; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), o que teoricamente favorece a competição em ambientes com alta disponibilidade de recursos (Grime *et al.* 1997; Pierce *et al.* 2013). Historicamente, este atributo tem sido utilizado como o principal preditor da resposta de comunidades vegetais a variações na fertilidade de solos (e.g. Westoby 1998; Laughlin *et al.* 2010). Entretanto, a *AEF* é o produto de dois atributos: a densidade e a espessura foliar (Witkowski & Lamont 1991). Assim, sua interpretação pode ser confusa, uma vez que a espessura foliar tende a ser muito plástica em resposta a variações na intensidade luminosa, de tal forma que o seu extremo inferior indica uma resposta a sombra,

enquanto que o extremo superior indica suculência, como uma resposta a restrições hídricas (Hodgson et al. 2011).

Como alternativa, o Conteúdo de Massa Seca Foliar (*CMSF*; massa seca/massa túrgida) tem sido indicado como o atributo mais adequado em análises de gradientes de fertilidade (Wilson et al. 1999; Hodgson et al. 2011). Plantas com elevados *CMSF* exibem estratégia conservativa, sendo caracterizadas por taxas de crescimento lentas e alta resistência a estresses ambientais, em especial nutricional (Hodgson et al. 2011; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). De qualquer forma, para uma melhor compreensão da organização de assembleias em contextos mais complexos, envolvendo múltiplos gradientes (e.g. luz, água, nutrientes), a utilização de múltiplos atributos, incluindo a *AEF* e os seus componentes, *CMSF* e espessura, parece ser a abordagem mais apropriada (Hodgson et al. 2011). Assim, nós analisamos aqui cinco atributos. Além da *AEF*, *CMSF* e espessura, incluímos a área foliar, que também determina o custo de produção foliar (Niinemets et al. 2007), com folhas menores indicando uma redução do requerimento e da perda de água (Givnish 1987), além de uma maior resistência a estresses nutricionais e distúrbios (Cornelissen et al. 2003); e a suculência (conteúdo de água por unidade de área foliar; Kluge & Ting 1978), associada à capacidade das plantas resistirem a estresses hídricos (Ogburn & Edwards 2012).

Mensuração de atributos funcionais

Embora valores médios de atributos foliares mudem ao longo da transição entre estágios ontogenéticos, o *rank* entre espécies tende a se manter consistente (Kitagima & Poorter 2010). Assim, nós realizamos mensurações dos atributos foliares em indivíduos jovens (1 a 2 metros de altura; *DAP* < 10 cm), visando calcular valores médios representativos de cada espécie amostrada no inventário florístico. Apenas cerca de 70% das espécies identificadas nas áreas amostrais tiveram seus atributos aferidos, devido à dificuldade de encontrar indivíduos jovens de algumas espécies raras. Além das espécies raras, quatro espécies abundantes na paisagem

(*Eugenia umbelliflora*, *Guapira opposita*, *Guapira laxa*, *Myrcia bergiana*) também não foram amostradas devido a dificuldades de encontrar indivíduos na classe ontogenética definida, ou de distinção de outras espécies do mesmo gênero. As demais 129 espécies tiveram de dois a 23 indivíduos amostrados na paisagem, totalizando 1.012 registros. Além do critério ontogenético, foram selecionados indivíduos sem grandes marcas de herbivoria ou outros danos físicos, preferencialmente sob exposição luminosa, de acordo com as recomendações de protocolos de amostragem de atributos funcionais (Cornelissen et al. 2003; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Em cada indivíduo, um ramo foi selecionado com base na presença de folhas totalmente expandidas e sem grandes danos. O extremo do ramo cortado foi envolto com algodão umedecido e os ramos em seguida foram acondicionados em sacos plásticos e em bolsas térmicas, de forma a evitar a desidratação das folhas no caminho até a base de campo (Cornelissen *et al.* 2003). Dentre as folhas sem danos e totalmente expandidas de cada ramo, foi então selecionada aquela aparentemente mais vigorosa (mais nova e maior) para a mensuração dos atributos. As folhas foram dispostas em água, entre papéis toalhas, e mantidas em ambiente refrigerado (~4°C) por 24h (Ryser et al. 2008). Com as folhas totalmente túrgidas, as espécies puderam então ser comparadas, visto que, caso contrário, diferenças em atributos funcionais (e.g. área foliar e massa fresca) poderiam ser atribuídas meramente a diferenças ambientais no momento da coleta (Garnier et al. 2001).

Para a mensuração dos atributos, foi retirado o pecíolo de cada folha e o folíolo foi considerado como unidade amostral em espécies com folhas compostas (e.g. Wright et al. 2007; Kraft & Ackerly 2010; Lebrija-Trejos et al. 2010). A área foliar foi mensurada com base em fotografias, no software Imaje J (Abramoff *et al.* 2004). Com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, a espessura foi mensurada no ponto central do comprimento de cada folha, evitando sempre a nervura central. Após calcular o peso fresco das folhas totalmente túrgidas, estas foram colocadas em estufa a 60°C por cinco dias, para a aferição do peso seco.

Com base nos valores de área foliar, massa fresca e massa seca das folhas, os demais atributos (*AEF*, *CMSF* e suculência) foram então calculados.

ANÁLISE DE DADOS

Análise multivariada de fatores edáficos

Tendo em vista a multidimensionalidade e grande variação nos parâmetros edáficos avaliados (Anexo 2), estes foram uniformizados (“*ranging*”, i.e. 0 a 1) e submetidos a análises multivariadas, de forma a identificar os seus principais eixos de variação e avaliar os fatores mais determinantes da composição das comunidades. Após identificar os principais eixos de variação entre as unidades amostrais e eliminar variáveis com alto grau de correlação, a partir de uma Análise de Componentes Principais (PCA), realizamos uma Análise de Correspondência Canônica (CCA; McCune & Grace 2002) para associar a composição de espécies das comunidades com características do solo, e assim identificar os parâmetros edáficos que mais explicam variações na composição florística das comunidades. O teste de Monte Carlo (ter Braak & Prentice 1988), com 1000 permutações, foi utilizado para verificarmos a significância dos primeiros eixos da ordenação.

Visando a definição de eixos únicos de variação na umidade e fertilidade dos solos das áreas amostrais, os fatores edáficos foram enquadrados em dois grupos: parâmetros físicos (e.g. umidade, densidade), associados à disponibilidade de água no solo; e químicos (e.g. capacidade de troca catiônica – *CTC*, *pH*, *P* e *K*), relacionados à fertilidade dos solos (Anexo 2). Cada um desses grupos foi então submetido a uma PCA, com a posterior definição dos eixos de variação de umidade e fertilidade, utilizados como descritores de variações na disponibilidade de recursos nos solos, conforme realizado por outros autores (e.g. John et al. 2007; Toledo et al. 2011). Feito isto, foram também realizadas análises de regressão linear para entender como esses eixos, e assim a umidade e fertilidade dos solos, variam ao longo do gradiente sucessional. Além disso, algumas variáveis edáficas específicas, com reconhecida relevância em análises

vegetacionais, foram analisadas isoladamente ao longo desse gradiente. Todas as análises multivariadas foram realizadas no software Fitopac (Shepherd 2010).

Mudanças na estrutura da vegetação ao longo da sucessão

Antes de analisar as mudanças funcionais ao longo da sucessão, foram analisados fatores estruturais da vegetação, como a composição e a riqueza de espécies. A composição de espécies foi comparada entre diferentes classes de tempo de regeneração, a partir da análise de similaridade entre as unidades amostrais. Para isso, foi aplicado o Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS; Clarke & Gorley 2001) para ordenar as comunidades baseado em uma matriz de dissimilaridade de Distância Euclidiana. Para verificar se o tempo de regeneração explica diferenças na composição de espécies das comunidades, as diferentes classes de tempo de regeneração (< 5 anos, 10 a 20 anos, 20 a 30 anos e florestas maduras) foram comparadas a partir de um teste de ANOSIM, com o auxílio do software PRIMER 5.0 (Clarke & Gorley 2001). Além disso, para verificar mudanças contínuas na composição de espécies ao longo da sucessão, nós avaliamos como a média de similaridade florística em relação a florestas maduras varia em função do tempo de abandono das áreas em regeneração. Além da composição de espécies, variações na riqueza de espécies e densidade de indivíduos foram avaliadas ao longo do gradiente sucessional. A relação entre a frequência (i.e. número de parcelas em que a espécie ocorre) e a abundância das espécies foi também avaliada, visando compreender se a alta abundância de algumas espécies pode ser explicada por grandes aglomerados em uma mesma área, como indicativo de filtro ambiental ou limitação de dispersão, ou pela capacidade de ocorrer em diferentes partes da paisagem.

Mudanças funcionais e a organização de assembleias ao longo do gradiente sucessional

Para uma real compreensão de mudanças funcionais ao longo de gradientes ambientais, um conjunto de medidas deve ser utilizado para analisar diferentes facetas da diversidade funcional de comunidades (Mason et al. 2005, 2013; Mouchet et al. 2010). Ricotta & Moretti

(2011) sugerem o cálculo da média ponderada de cada atributo (“*CWM*”, do inglês, *community weight mean*; Lavorel et al. 2008) e do coeficiente Rao (Rao, 1982), que segundo eles devem descrever aspectos relevantes e complementares da composição funcional de comunidades. Enquanto que o *CWM* indica a seleção ambiental de determinadas estratégias ecológicas, a partir de mudanças na média dos atributos; o coeficiente Rao pode descrever padrões de convergência e divergência funcional a partir da comparação com modelos nulos (Ricotta & Moretti, 2011). Em íntima concordância com o proposto por Ricotta & Moretti (2011), aqui nós avaliamos, em cada comunidade, o *CWM* de cada atributo e a dispersão funcional (“*Fdis*”, do inglês, *functional dispersion*; Laliberté & Legendre, 2010), que matematicamente se assemelha muito ao coeficiente Rao (Laliberté & Legendre, 2010; Mason et al., 2013). O *Fdis* consiste basicamente na distância média das espécies para um centróide calculado com base no espaço funcional multidimensional de uma comunidade, ponderada com base na abundância relativa das espécies (Laliberté & Legendre 2010).

Com base no desvio deste índice em relação ao esperado ao acaso, podemos inferir sobre como diferentes processos ecológicos moldam a estrutura de comunidades. Se filtros abióticos são os principais determinantes na formação de assembleias de plantas, é de se esperar que as espécies sejam mais similares entre si (Zobel 1997), com dispersão funcional menor do que o esperado ao acaso. Por outro lado, se interações antagônicas limitam a similaridade funcional entre as espécies de uma comunidade (Hardin 1960; MacArthur & Levins 1967), a distribuição de atributos no espaço funcional tende a ser mais uniforme, com dispersão funcional maior que o esperado ao acaso (Laliberté & Legendre 2010; Mason et al. 2013). Assim, para avaliar o papel de diferentes processos ecológicos (i.e. filtros ambientais e limitação de similaridade) ao longo do gradiente sucessional analisado, nós calculamos a dispersão funcional de cada unidade amostral e comparamos o valor observado com comunidades geradas ao acaso (100 repetições), a partir de um algoritmo que mantém a abundância relativa global de cada espécie, bem como

o número de indivíduos por parcela, sendo que aleatorizando a identidade e abundância relativa das espécies em cada comunidade local (Gotelli & Entsminger 2001). Devido à sua alta correlação com outros atributos (e.g. *CMSF*, espessura), a *AEF* não foi incluída no cálculo do *Fdis*, de forma a evitar dar um peso maior a determinadas características foliares. Para definir o desvio de cada valor de *Fdis* observado em relação ao esperado ao acaso, calculamos o “efeito de tamanho padronizado” (do inglês, *Standard Effect Size – SES*), da seguinte forma:

$$SES = (I_{obs} - I_{nulo})/I_{dpnulo},$$

onde I_{obs} representa o valor observado, enquanto que I_{nulo} e I_{dpnulo} consistem, respectivamente, na média e no desvio padrão das comunidades geradas aleatoriamente (Gotelli & Entsminger 2001). Assim, o “*SES*” do “*Fdis*” (*SESFdis*) indica a direção e magnitude da variação dos valores observados em relação ao acaso (e.g. Raavel et al. 2012). Valores mais negativos tendem a ser indicativos de filtros abióticos, enquanto que valores positivos indicam a limitação de similaridade entre as espécies que compõem uma comunidade. Foram considerados diferentes do esperado ao acaso os valores de *Fdis* nos dois extremos (5%) da distribuição dos valores de *Fdis* observados nas 100 comunidades geradas aleatoriamente. Todas as análises aqui descritas foram realizadas no software R (R Development Core Team 2009), com o pacote “*FD*” (Laliberté & Legendre 2010).

Após calcular o *SESFdis* e a média ponderada de cada atributo em cada comunidade, foram aplicadas regressões lineares entre estes valores e o tempo de regeneração, umidade (PCA1) e fertilidade (PCA1) de cada área amostral, de forma a entender como se dá a organização funcional das comunidades ao longo do gradiente sucessional analisado. Adicionalmente, os valores de *SESFdis* foram incluídos na CCA entre fatores edáficos e a composição florística das comunidades, para entender como características específicas do solo determinam o papel de filtros ambientais e da limitação de similaridade na organização das comunidades. Nas regressões lineares envolvendo como variável explicativa o tempo de

regeneração, as áreas controle de floresta madura foram incluídas apenas como valores de referência, visto que a sua inclusão nas análises poderiam distorcer os resultados, devido à discrepância do tempo de regeneração em relação às demais áreas.

Resultados

Inventário florístico e a estrutura da vegetação

Foram registrados 3.361 indivíduos e identificadas 194 espécies de árvores e arbustos nas áreas amostrais. Dentre as espécies identificadas, 39 foram observadas apenas em áreas em processo de regeneração, enquanto que 105 foram exclusivas de florestas maduras e apenas 50 espécies foram compartilhadas entre esses dois grupos. Apesar da alta riqueza, tanto as áreas em regeneração quanto as florestas maduras apresentaram alta dominância por poucas espécies, visto que 10 espécies, em cada um desses ambientes, corresponderam a cerca de 50% dos indivíduos registrados, com um grande número de espécies raras (Fig. 3). As espécies mais abundantes foram também aquelas mais frequentes nas unidades amostrais (Fig. 4), de forma que as altas abundâncias não podem ser explicadas por grandes aglomerados co-específicos em uma mesma comunidade, mas sim pela capacidade de ocorrer em diferentes partes da paisagem.

As áreas em processo de regeneração natural, mesmo quando classificadas em diferentes grupos de acordo com o tempo desde o abandono, apresentaram composição de espécies significativamente diferente das áreas de floresta madura (Fig. 5; Tabela 1). As diferenças florísticas mais acentuadas foram observadas no estágio inicial da sucessão (< 5 anos), que diferiu tanto de florestas maduras quanto de estágios intermediários (10 – 20 anos) e avançados (20 – 30) da sucessão (Fig. 5; Tabela 1). Essas áreas, em estágio inicial de regeneração, foram compostas por no máximo quatro espécies, e, em conjunto, somam apenas seis espécies, o que explica a similaridade florística entre as áreas nesse estágio, e a alta dissimilaridade florística em relação às demais áreas amostradas (Fig. 5; Tabela 1). Apesar da diferença florística de todos os estágios sucessionais em comparação a florestas maduras, nós observamos um

aumento gradual da similaridade florística em relação a estas áreas, em função do tempo de regeneração (Fig. 6). De forma semelhante, a riqueza de espécies e a densidade de indivíduos apresentaram fortes tendências de aumento ao longo do gradiente sucessional, atingindo com 30 anos valores similares ao observado em florestas maduras (Fig. 7).

Fatores edáficos e o gradiente ambiental ao longo da sucessão

A partir da PCA realizada com base nos parâmetros edáficos de cada unidade amostral, pudemos perceber que fatores químicos, associados à fertilidade dos solos, são os que mais variam entre as comunidades (Fig. 8). O percentual de variância acumulado nos dois primeiros eixos foi de 69%, estando acima do esperado de acordo com o modelo *broken stick* (46%). O primeiro eixo, que explicou 37,8% da variação entre as comunidades, foi fortemente correlacionado com a *CTC* (-0,89), o *pH* (0,81), a saturação de alumínio (0,78) e a densidade do solo (0,77); enquanto que o segundo eixo (30,1%) foi correlacionado principalmente com a soma de bases (0,79) e a concentração de potássio (0,76).

O diagrama de ordenação da CCA revelou um gradiente relacionado à fertilidade dos solos no primeiro eixo, que explica variações na composição de espécies entre as comunidades ao longo da sucessão (Fig. 9). As variáveis edáficas mais fortemente correlacionadas a esse eixo foram a disponibilidade de fósforo (0,76) e o *pH* (0,7) (Tabela 2), sendo a composição de espécies em florestas maduras e estágios mais avançados da regeneração explicada pela baixa fertilidade e elevada acidez dos solos (Fig. 9). Embora o percentual de variância acumulada no primeiro eixo (12%) tenha sido menor do que o esperado de acordo com o modelo *broken stick* (22%), o teste de Monte Carlo foi significativo ($p = 0,039$), demonstrando que a variação capturada neste eixo é diferente do esperado ao acaso. Os demais eixos da CCA, no entanto, não foram significativamente diferentes do esperado ao acaso, de acordo com este mesmo teste.

A análise dos componentes principais das variáveis físicas e químicas, analisadas separadamente, permitiu a definição de eixos descritores de variações na umidade e fertilidade

dos solos, respectivamente (Figs 10 e 11). O eixo 1 da PCA aplicada com base em variáveis físicas explicou 44% da variação nos dados. As principais variáveis correlacionadas a este eixo foram a densidade do solo (-0,85) e a umidade a 15 atm (0,82) (Fig. 10; Tabela 3). Por sua vez, o primeiro eixo da PCA realizada com base em variáveis químicas também se demonstrou um bom descritor de variações na fertilidade dos solos, visto que explicou 52% da variação entre as comunidades. As variáveis mais fortemente correlacionadas a este eixo foram a saturação de alumínio (-0,93), o *pH* (0,91) e a disponibilidade de fósforo (0,76) (Fig. 11; Tabela 3). Assim, a partir da análise da correlação de variáveis com o primeiro eixo de cada PCA (Tabela 3), podemos considerar que o eixo 1 da PCA umidade (Fig. 10) reflete um gradiente de solos densos para solos mais porosos e úmidos, enquanto que o primeiro eixo da PCA fertilidade (Fig. 11) descreve um gradiente de solos ácidos, com elevada saturação de alumínio e baixa disponibilidade de macronutrientes, até solos mais alcalinos, com alta disponibilidade de nutrientes minerais.

A partir da análise dos fatores edáficos, tanto isoladamente (Fig. 12) quanto do primeiro eixo de cada PCA (Fig. 13), ao longo do gradiente sucessional, fica evidente o perfil das mudanças ambientais que ocorrem durante a sucessão. Enquanto que aspectos físicos, associados à disponibilidade de água nos solos, parecem se comportar de forma imprevisível, há uma clara redução na fertilidade e aumento na acidez dos solos com o avanço da regeneração, a despeito dos maiores valores de *CTC* em estágios mais avançados.

Mudanças funcionais ao longo da sucessão

Foi observada grande variação nos atributos funcionais das espécies (Tabela 4), o que revela estratégias ecológicas bastante distintas na flora da paisagem de estudo. Em resposta às mudanças edáficas graduais observadas, diferentes estratégias ecofisiológicas foram sucessivamente selecionadas ao longo do gradiente sucessional (Fig. 14). Com o avanço da regeneração, plantas com características mais conservativas (i.e. altos *CMSF*) foram

progressivamente selecionadas (Fig. 14), acompanhando a redução da fertilidade do solo (Fig. 15). No entanto, intrigantemente, a *AEF*, associada à rápida aquisição de recursos em ambientes produtivos e em geral negativamente correlacionada ao *CMSF* (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Pierce et al. 2013), também apresentou uma forte tendência de aumento com o tempo de regeneração (Fig. 14), embora isto não tenha sido explicado por variações na fertilidade dos solos (Fig. 15). Atributos foliares relacionados à capacidade de estocar água e resistir a estresses hídricos (espessura e suculência) foram mais proeminentes em estágios sucessionais iniciais, apresentando forte tendência de redução com o avanço da regeneração (Fig. 14). No entanto, tais mudanças não foram explicadas por fatores edáficos associados à disponibilidade de água (Fig. 15). Quanto à área foliar, nenhuma relação foi observada com o tempo de regeneração (Fig. 14) e fatores edáficos (Fig. 15).

Considerando o espaço funcional multidimensional das comunidades, tanto os valores de diversidade funcional (i.e. *Fdis*) quanto do seu desvio em relação ao esperado ao acaso (*SESFdis*) apresentaram forte tendência de redução ao longo da sucessão (Fig. 16), à medida que a fertilidade dos solos foi reduzida (Fig. 17). Características edáficas associadas à disponibilidade de água, no entanto, aparentemente não representaram restrições ao estabelecimento vegetal, visto que não influenciaram a composição florística (Fig. 9) nem a diversidade funcional das comunidades (Fig. 17), variando de forma aleatória ao longo da sucessão (Fig. 13). Todas as comunidades amostradas em florestas maduras, além três áreas em estágio sucessional intermediário, apresentaram diversidade funcional significativamente menor do que o esperado ao acaso. Por outro lado, comunidades em estágio sucessional inicial (< 5 anos) tiveram maior dispersão no espaço funcional do que o esperado. As demais áreas em regeneração, no entanto, não tiveram desvio significativo em relação ao esperado ao acaso.

Discussão

Este é um dos primeiros estudos a avaliar mudanças funcionais contínuas em assembleias de plantas ao longo do processo de sucessão secundária de uma floresta tropical úmida. Nós demonstramos que, ao longo do gradiente sucessional, mudanças ambientais direcionais e preditivas ocorrem gradualmente e concomitantemente ao desenvolvimento da vegetação, levando à substituição de espécies de acordo com suas características ecofisiológicas. Mais especificamente, nossos resultados sugerem que: (1) com o desenvolvimento da vegetação, o *pH* e a disponibilidade de nutrientes minerais no solo tendem a diminuir ao longo da sucessão, determinando variações na composição florística e funcional das comunidades; (2) plantas com características foliares mais conservativas (maiores *CMSF*) tendem a ser selecionadas em ambientes com alta acidez e baixa disponibilidade de nutrientes no solo, a despeito da variação inesperada da *AEF*, que deve refletir um gradiente de luz e provê importantes reflexões sobre os atributos mais apropriados para análises de gradientes ambientais; e (3) provavelmente como resultado de interações antagônicas, a diferenciação de nicho entre espécies é o principal determinante da estrutura das comunidades no início da sucessão, enquanto que, com a redução gradual da disponibilidade de recursos e aumento da acidez do solo, filtros abióticos se tornam progressivamente mais proeminentes, promovendo a dominância de espécies com estratégias mais conservativas em estágios sucessionais avançados.

Gradientes ambientais e a estrutura da vegetação ao longo da sucessão

O padrão de redução da disponibilidade de nutrientes no solo ao longo da sucessão (Figs 12 e 13) já era previsto pelos clássicos postulados de Odum (1969) sobre o fenômeno da sucessão ecológica. De acordo com ele e conforme ratificado por outros autores (Inouye et al. 1987; Grime 2001; Garnier et al. 2004), nutrientes minerais tendem a se acumular na biomassa vegetal com o aumento da densidade de indivíduos, reduzindo a disponibilidade no solo. Assim, Odum (1969) considera que mudanças ambientais (e.g. edáficas) promovidas pela vegetação

levariam à substituição de espécies ao longo do tempo. De fato, a redução da disponibilidade de nutrientes, junto ao aumento da saturação de alumínio e da acidez do solo (Figs 12 e 13), ocorreu concomitantemente ao desenvolvimento estrutural da vegetação ao longo da sucessão (Fig. 7), e explicou variações na composição florística das comunidades (Fig. 9).

De acordo com o observado em outras florestas tropicais, o ritmo e a trajetória de mudanças sucessionais dependem do histórico de uso de cada área, que determina as condições ambientais (e.g. disponibilidade de recursos no solo) e, em escala de paisagem, a disponibilidade de fontes de propágulos (i.e. remanescentes florestais; Chazdon 2008). Exceto em condições ambientais extremas (e.g. baixa fertilidade do solo; Moran et al. 2000), em geral a estrutura de comunidades vegetais (e.g. riqueza e densidade) se desenvolve rapidamente, enquanto que a composição de espécies dura um longo tempo, ou nunca se torna similar ao observado em florestas maduras (Guariguata & Ostertag 2001; Chazdon 2008). Este padrão se demonstra ainda mais consistente, visto que aqui nós observamos, em uma paisagem altamente fragmentada e com histórico de uso associado ao cultivo de cana-de-açúcar, que com apenas 30 anos após o abandono as florestas secundárias já apresentam riqueza de espécies e densidade de indivíduos equiparável à média de florestas maduras (Fig. 7), enquanto que a composição das comunidades, mesmo em estágios sucessionais avançados (30 anos), se demonstrou ainda distinta (Fig. 5; Tabela 1), embora gradualmente mais similar (Fig. 6), à de florestas maduras.

A associação da distribuição de espécies de plantas com fatores ambientais é amplamente sugerida como causa de variações na composição e estrutura de comunidades vegetais ao longo de gradientes ambientais (Grime et al., 1997, Grime, 2001; John et al. 2007). John et al. (2007), em íntima concordância com os nossos resultados (Fig. 9; Tabela 2), demonstraram que a distribuição de espécies de plantas em florestas tropicais é determinada por variações na disponibilidade de nutrientes e saturação de alumínio nos solos, de forma que áreas sob condições edáficas similares tendem a ter alta similaridade florística. Embora associações como

esta, entre espécies e habitats específicos, sejam reportadas na literatura e sugeridas como uma das explicações para a coexistência de espécies em florestas tropicais (Chesson 2000; Leigh et al. 2004), raramente os mecanismos que levam à substituição de espécies ao longo de gradientes ambientais são revelados. Para isto, uma abordagem funcional, em contraponto a uma visão puramente estrutural e taxonômica, parece ser mais apropriada (McGill et al. 2006).

Mudanças funcionais ao longo da sucessão

Com base em atributos foliares, nós demonstramos que a substituição de espécies ao longo da sucessão pode ser explicada pela seleção de plantas com diferentes estratégias ecofisiológicas. Além da composição florística, as mudanças observadas na composição funcional das comunidades (Fig. 14) foram também explicadas por fatores edáficos (Fig. 15). Espécies com baixos *CMSF* foram, com a redução da fertilidade e aumento da acidez dos solos, progressivamente substituídas por plantas com características foliares mais conservativas (Fig. 15), que dominaram estágios sucessionais avançados e florestas maduras (Fig. 14), como também observado em outros contextos ecológicos (e.g. Caccianiga et al. 2006; Navas et al. 2010). De fato, o *CMSF* é reconhecido como um atributo estreitamente relacionado à capacidade das plantas tolerarem estresses ambientais, em especial nutricional. Produzindo folhas densas, bem protegidas e duráveis, que em geral estão associadas a altos *CMSF* (Wright et al. 2004; Pérez-Harguindeguy et al. 2013), as plantas são favorecidas em ambientes sob estresse nutricional, por reterem nutrientes na biomassa e reduzirem perdas com a queda de folhas ou danos por herbívoros (Givnish 2002; Hogdson et al. 2011).

Por outro lado, de forma inesperada e intrigante, a AEF, que em geral está negativamente correlacionada ao *CMSF*, sendo um atributo associado a altas taxas metabólicas (Wright et al. 2004) e estratégias de rápida aquisição de recursos em ambientes produtivos (Pierce et al. 2013) e estágios sucessionais iniciais (Vile et al. 2006; Navas et al. 2010), também apresentou uma forte tendência de aumento em função do tempo de regeneração (Fig. 14); embora não tenha

tido nenhuma relação com a fertilidade dos solos (Fig. 15). Como a *AEF* varia em função de dois atributos, a espessura e a densidade foliar (Witkowski & Lamont 1991), sua resposta a gradientes ambientais pode ser complexa (Hodgson et al. 2011). Por exemplo, em ambientes florestais com dossel denso, pode haver um aumento na *AEF* devido à presença de espécies tolerantes a sombra, que têm folhas inerentemente finas, sendo que com altos valores de *CMSF* (Hodgson et al. 2011). Como a espessura, que não apresenta nenhuma relação com a fertilidade dos solos mas sim com a intensidade luminosa (Hodgson et al. 2011), apresentou uma forte tendência de redução com o tempo de regeneração (Fig. 14), é de se esperar que o aumento da *AEF* seja uma resposta ao gradiente de luz ao longo da sucessão. Outros estudos também detectaram o mesmo padrão de variação na *AEF* e no *CMSF* (e.g. Hodgson et al. 2011; Sonnier et al. 2012), sugerindo que o *CMSF* é realmente o atributo mais apropriado como preditor da resposta de assembleias de plantas a gradientes de fertilidade, como proposto por Hodgson et al. (2011), em contraponto ao tradicional uso da *AEF* (e.g. Westoby 1998; Laughlin et al. 2010).

Atributos associados à capacidade de estocar água e resistir a estresses hídricos (espessura e suculência) apresentaram uma forte tendência de redução ao longo da sucessão (Fig. 14), mas isto não foi explicado por variações na disponibilidade de água nos solos (Fig. 15). Apesar disso, considerando que ambientes mais abertos, em estágios iniciais da sucessão, tendem a sofrer maiores flutuações temporais em condições ambientais (e.g. temperatura) e na disponibilidade de recursos (e.g. água; Bazzaz 1979), é possível que tais características, além de refletirem variações na intensidade luminosa, no caso da espessura, representem adaptações a um ambiente com variações temporais mais pronunciadas. Quanto à área foliar, que em geral está associada à resistência a estresses hídricos e nutricionais (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), nenhuma variação foi observada em função do tempo de regeneração (Fig. 14) e de fatores edáficos (Fig. 15). No entanto, comunidades no início da sucessão (< 5 anos) foram dominadas por plantas com grandes áreas foliares (e.g. *Cecropia* sp.; Fig. 14). Embora alguns sugiram que

florestas maduras são dominadas por plantas com folhas simples e grandes (e.g. Lebrija-Trejos et al. 2010), que assim reduzem o auto-sombreamento e favorecem a competição por luz (Falster & Westoby 2003), também é amplamente sugerido que, em ambientes produtivos, o investimento na produção de grandes áreas foliares deve favorecer a competição por recursos, por permitir uma rápida produção de biomassa para a antecipação na busca por recursos (Grime 2001; Pierce et al. 2013). Isso deve, então, explicar a dominância de plantas com folhas grandes no início da sucessão, com maior disponibilidade de recursos (Figs 12 e 16).

Recentemente, Reich (2014) sugeriu que o espectro econômico foliar pode ser expandido para qualquer órgão vegetal, refletindo um contínuo entre estratégias lentas e rápidas de aquisição e processamento de qualquer tipo de recurso. De fato, atributos foliares parecem refletir o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência (Poorter & Bongers 2006). No entanto, a AEF, tradicionalmente associada a altas taxas de crescimento (Wright et al. 2004; Poorter & Bongers 2006), não explicou variações na taxa de crescimento e foi negativamente correlacionada a taxas de mortalidade de árvores em cinco florestas tropicais (Poorter et al. 2008). Assim, a despeito do aumento da AEF, explicado por variações na espessura e no CMSF (Fig. 14; Hodgson et al. 2011), o aumento do CMSF (Fig. 14) deve refletir um contínuo entre estratégias de rápida aquisição de recursos em estágios sucessionais iniciais, até estratégias mais lentas, que garantem a sobrevivência e persistência em ambientes sob limitação de recursos no final da sucessão, como sugerido por outros autores (e.g. Odum, 1969; Grime 2001).

Filtros abióticos, diferenciação de nicho e estocasticidade ao longo da sucessão

Comunidades em estágios iniciais da sucessão (< 5 anos) foram compostas por espécies com estratégias de economia de recursos mais divergentes do que o esperado ao acaso, em acordo com o conceito de limitação de similaridade (Cornwell & Ackerly 2009). Este padrão pode ter sido gerado por competição direta (e.g. Stubbs & Wilson 2004), mas também por processos denso-dependentes. Por exemplo, a susceptibilidade a herbívoros e patógenos tem

um forte componente filogenético (Gilbert & Webb 2007), e plantas mais relacionadas filogeneticamente tendem a compartilhar estratégias ecológicas mais similares (e.g. Chave et al. 2006). Assim, a presença de plantas com estratégias similares pode ser limitada por favorecer populações de inimigos naturais (Becerra 2007), que sofrem grandes surtos em estágios sucessionais iniciais. Outra possível explicação para o padrão observado é que diferentes estratégias de economia de recursos podem gerar sucessos similares entre as espécies (Marks & Lechowicz 2006). Por exemplo, nos estágios iniciais da sucessão, espécies como *Cecropia* sp., com grande área foliar, co-ocorreram com espécies com áreas foliares pequenas, como *Andira fraxinifolia* e *Solanum paludosum* (Anexo 2), o que pode ter gerado a alta divergência funcional observada nessas comunidades (Fig. 16). Enquanto que áreas foliares grandes favorecem a competição por recursos em ambientes produtivos (Grime, 2001; Pierce et al. 2013), como no início da sucessão (Fig. 13), áreas foliares pequenas tendem a minimizar o requerimento e a perda de água (Givnish 1987), o que também deve favorecer as espécies em ambientes com grande flutuação temporal na disponibilidade de recursos, como é comum em estágios sucessionais iniciais (Bazzaz 1979).

Em contraste com o padrão observado em estágios iniciais, florestas maduras, além de três comunidades em estágio sucessional intermediário, foram compostas por espécies com estratégias mais similares do que o esperado ao acaso, sugerindo a ocorrência de filtros ambientais (Weiher & Keddy 1999; Cornwell et al. 2006). Embora a composição funcional das demais comunidades não tenha diferido do acaso, a restrição gradual do conjunto de estratégias ecológicas nas comunidades (i.e. diversidade funcional; Fig. 16) sugere que o papel de filtros abióticos tende a ser intensificado com o avanço da regeneração, em função da redução gradual da fertilidade e aumento da acidez do solo (Fig. 17). Este padrão está em desacordo com postulados teóricos (Vile et al. 2006) e evidências funcionais (Lohbeck et al. *in press*) e filogenéticas (Letcher *et al.*, 2012) de que processos competitivos tendem a ser intensificados

ao longo da sucessão; mas converge com a ideia de que, em ambientes com alta limitação de recursos e condições ambientais extremas, o efeito de filtros ambientais tende a ser mais intenso (Weiher & Keddy 1999; e.g. Lebrija-Trejos et al. 2010; Katabuchi et al. 2012).

Lohbeck et al. (*in press*), no primeiro trabalho a investigar com essa perspectiva mudanças sucessionais em uma floresta tropical, sugerem, com base em atributos associados ao espectro econômico foliar e em contraste com os nossos resultados, que filtros abióticos são mais relevantes em estágios sucessionais iniciais, e a complementaridade de nicho se torna mais proeminente com o avanço da sucessão. Os autores atribuem essa mudança ao gradiente de luz ao longo da sucessão, que deve promover uma maior heterogeneidade de nichos com o desenvolvimento da complexidade estrutural da vegetação. No entanto, os autores apenas especularam esse processo, sem mensurar o papel de fatores ambientais. Aqui, nós demonstramos que a disponibilidade de recursos no solo age como um forte determinante de mudanças sucessionais (Fig. 14), como há muito tempo especulado (Bazzaz 1979; Grime 2001), restringindo estratégias de aquisição e uso de recursos ao longo da sucessão (Fig. 16).

Vale considerar, no entanto, que aqui nós avaliamos apenas uma dimensão da estratégia ecológica vegetal, associada à economia de recursos. Contudo, variações em estratégias vegetais ao longo da sucessão são também esperadas em um segundo eixo de especialização ecológica, associado ao nicho regenerativo das espécies, e.g. tamanho da semente (Westoby et al. 2002). Por exemplo, Ravel et al. (2012), em concordância com os nossos resultados, também observaram, ao longo de uma sucessão primária, a convergência de estratégias associadas à economia de recursos. Estratégias reprodutivas e regenerativas, por outro lado, foram mais divergentes em estágios sucessionais avançados (Ravel et al. 2012). De fato, diferenças no nicho regenerativo permitem a coexistência de espécies com estratégias de aquisição e uso de recursos similares em florestas tropicais (Leigh et al. 2004). Isto deve explicar a coexistência de um grande número de espécies (Fig. 7) com estratégias de economia

de recursos similares (Fig. 16) em florestas maduras, visto que estas abrangem a maior parte das histórias de vida vegetal, incluindo plantas com complexos sistemas de polinização e dispersão de sementes (Swaine & Whitmore 1988; Hubbell & Foster 1992; Girão et al. 2007).

Tendo em vista a configuração fragmentada da paisagem de estudo (Fig. 1), estratégias de regeneração, como o tipo de dispersão e atributos (e.g. tamanho) das sementes, devem de fato determinar a ocorrência das espécies em diferentes contextos da paisagem, como tipicamente observado na região estudada (Melo et al. 2006; Costa et al. 2012) e em outros contextos geográficos (Chazdon 2008). Outras dimensões da estratégia ecológica vegetal (i.e. *trade-offs*) podem também modular o padrão de coexistência das espécies ao longo da sucessão. Por exemplo, atributos relacionados à defesa contra herbívoros podem interagir com outros relacionados estritamente à economia de recursos, gerando padrões complexos de distribuição e coexistência de espécies (e.g. Fine et al. 2004). Em alguns casos, processos de nicho (i.e. filtro ambiental e limitação de similaridade) podem também agir de forma diferente sobre diferentes dimensões ecológicas vegetais, gerando padrões aparentemente neutros (Kraft et al. 2007), como observado aqui em estágios sucessionais intermediários. Assim, para uma compreensão mais detalhada do papel de fatores estocásticos e de diferentes processos de nicho na organização de assembleias de plantas, outros aspectos do nicho das espécies, em especial aqueles relacionados a estratégias regenerativas e radiculares, devem ser acessados.

De qualquer forma, nossos resultados sugerem que fatores edáficos definem as estratégias ecofisiológicas que dominam as comunidades ao longo da sucessão (Fig. 14) e determinam o papel de diferentes processos ecológicos na organização de assembleias de plantas (Fig. 17). Diferenças no estabelecimento de plântulas e/ou na mortalidade das plantas, que não são aleatórias em relação aos atributos das espécies, devem ter gerado o padrão observado, como também detectado em vários contextos ecológicos (e.g. Kraft et al. 2008; Lebrija-Trejos et al. 2010; Katabuchi et al. 2012). Embora a composição funcional da maior parte das comunidades

em estágios sucessionais intermediários e avançados não tenha diferido significativamente do acaso, a associação do nicho das espécies com habitats específicos sugere que diferenças ecológicas são de fato relevantes para a coexistência de espécies em florestas tropicais (Cheeson 2000; Kraft et al. 2008) e determinam a substituição de espécies ao longo da sucessão florestal. Assim, uma visão puramente neutra (Hubbell 2001) parece não ser suficiente para explicar a coexistência de espécies em florestas tropicais, embora o papel de processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) na organização de assembleias de plantas não possa ser negado.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste – CEPAN, à Usina Miriri Alimentos e Bioenergia S/A, à Universidade Federal de Pernambuco – UFPE e à Reserva Biológica de Guaribas pelo apoio logístico; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pelo financiamento da pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramoff, M.D., Magelhaes, P.J. & Ram, S.J. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* 11: 36–42.
- Associação para a Proteção da Mata Atlântica do Nordeste – AMANE. 2012. *Mapa do Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do Nordeste*. PDA/MMA, Recife.
- Baraloto, C., Paine, C.E.T., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A.-M., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J.-C., Chave, J. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13: 1338–1347.
- Bazzaz, F.A. 1979. Physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351–371.
- Becerra, J.X. 2007. The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 7483-7488.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. 2006 The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112: 10–20.

Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste – CEPAN. 2012. Determinação do potencial de regeneração natural de áreas degradadas na região do corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba. Recife, PE.

Chave, J., Muller-Landau, H., Baker, T., Easdale, T., ter Steege, H., Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356-2367

Chazdon, R. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. *Tropical Forest Community Ecology* (Eds W.P. Carson & S.A. Schnitzer), pp. 384-408. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

Clark, K.R. & Gorley, R. N. 2001. Software PRIMER v. 5. Plymouth, PRIMER-E. UK.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W. & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D. 2009. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.

Costa, J.B.P., Melo, F.P.L., Santos, B.A. & Tabarelli, M. 2012. Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration. *Acta Oecologica* 39: 61-66.

Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, London.

Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.

Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H. & de Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 88-95.

Falster, D.S. & Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509–525.

Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109–114.

Fine, P.V.A.; Mesones, I. & Coley, P.D. 2004. Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science* 305: 663–665.

Garnier, E., Cortez, J., Bille`s, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688–695.

Gilbert, G.S. & Webb, C.O. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 4979–4983.

Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M. & Bruna, E.M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS One* 2: n. e908.

Givnish, T.J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131–160.

Givnish, T.J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703–743.

Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* 129: 281–291.

Grime, J.P. & Grime, S. 2012. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Grime, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259–281.

Guariguata, R.M., Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.

Hardin, G. 1960. Competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.

- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Royo Pla, F. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108: 1337–1345.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, 63, 48–61.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. University Press, Princeton.
- Inouye, R.S., Huntly, N.J., Tilman, D., Tester, J.R., Stillwell, M. & Zinnel, K.C. 1987. Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology* 68: 12–26.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE. 2008. *Mapa da área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006*. IBGE, Rio de Janeiro.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 864– 869.
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 100: 643–651.
- Kitajima, K. & Poorter, L. 2010. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist* 186: 708–721.
- Kluge, M. & Ting, I.P. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.

- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist* 170: 271-283.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322: 580-582.
- Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 2099-3005.
- Laughlin, D.C., Leppert, J.J., Moore, M.M., Sieg, C.H. 2010. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. *Functional Ecology* 24: 493-501.
- Laughlin, D.C. 2013. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology* 102: 186-193.
- Law, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predation. *The American Naturalist* 114: 399-417.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386-398.
- Leigh, E.G., Davidar, P., Dick, C.W., Puyravaud, J.P., Terborgh, J., ter Steege, H. & Wright, S.J. (2004) Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36: 447-473.
- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M., Tabarelli, M. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17: 287-296.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M.; Rodriguez-Velázquez, J., van Breugel, M. & Bongers, F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, in press. doi: 10.1111/1365-2435.12240.

MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.

Marks, C.O. & Lechowicz, M.J. 2006. Alternative Designs and the Evolution of Functional Diversity. *The American Naturalist* 167: 55-66.

Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Development in Plant and Soil Sciences* 45: 683-702.

Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794–806.

Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.

McCune, B. & Grace, J.B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MJM Press, Oregon.

McGill, B.J., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.

Melo, F.P.L., Dirzo, R. & Tabarelli, M. 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132: 50–60.

Ministério do Meio Ambiente – MMA. 2002. Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Ministério do Meio Ambiente/SBF, Brasília.

Moran, E.F., Brondizio, E., Tucker, J.M., da Silva-Fosberg, M.C., McCracken, S. & Falesi, I. 2000. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. *Forest Ecology and Management* 139: 93–108.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.

Navas, M.-L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. 2010. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology* 12: 183–196.

Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., Valladares, F. 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany* 100: 283–303.

Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.

Ogburn, R. & Edwards, E. 2012. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell and Environment* 35: 1533–1542.

Oliveira-Filho, A.T. & Carvalho, D.A. 1993. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. *Revista Brasileira de Botânica* 16: 115–130.

Pacto pela Restauração da Mata Atlântica. 2011. Mapa de áreas potenciais para restauração florestal. ESALQ/USP, São Paulo.

Paglia, A., Paese, A., Bedê, L., Fonseca, M., Pinto, L.P. & Machado, R.B. 2004. Lacunas de conservação e áreas insubstituíveis para vertebrados ameaçados da Mata Atlântica. *Anais do IV Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação. Volume II – Seminários*, pp. 39–50. Fundação o Boticário de Proteção à Natureza e Rede Nacional Pró Unidades de Conservação, Curitiba.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M., Castellanos, A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21–30.

Pérez-Harguindeguy, N. et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B. 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology* 27: 1002–1010.

Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565–588.

Pôrto, K., Almeida-Cortez, J. & Tabarelli, M. (2005) *Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*. Ministério do Meio Ambiente – MMA/SBF, Brasília.

R Development Core Team. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Raevel, V., Violle, C., Munoz, F. 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* 121: 1761-1770.

Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Joensuu, E. & Siittonen, M. 1998. The Fragmented Atlantic Forest of Brazil: Size, Shape, and Distribution of Forest Fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.

Reich, P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275-301.

Ricotta, C & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181-188.

Rodrigues, A.S.L., Akcakaya, H.R., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Chanson, J.S., Fishpool, L.D.C., Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann M., Marquet P.A., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller R.W., Watts M.E.J., Yan X. (2004) Global gap analysis: priority regions for expanding the global protected-area network. *BioScience* 54: 1092-1100.

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

Ryser, P., Bernardi, J. & Merla, A. 2008. Determination of leaf fresh mass after storage between moist paper towels: constraints and reliability of the method. *Journal of Experimental Botany* 59: 2461-2467.

Sandel, B., Corbin, J.D. & Krupa, M. 2011. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. *Ecosphere* 2: 1-16.

Santos, A.M.M., Cavalcanti, D.R., da Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in northeastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34: 437-446.

Santos, B.A., Peres, C.A., Oliveira, M.A., Grillo, A., Alves-Costa, C.P. & Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141: 249-260.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80: 469-484.

- Shepherd, G.J. 2010. *FITOPAC 2.1*. Departamento de Botânica/UNICAMP, São Paulo.
- Shipley, B. & Vu, T-T. 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist* 153: 359–364.
- Silva, J.M.C & Casteleti, C.H.M. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends and outlook* (Eds C. Galindo-Leal & I. de G. Câmara). Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington.
- Sonnier, G., Navas, M-L., Fayolle, A. & Shipley, B. 2012. Quantifying trait selection driving community assembly: a test in herbaceous plant communities under contrasted land use regimes. *Oikos* 121: 1103-1111.
- Stubbs, W.J. & Wilson, J.B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557–567.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81–86.
- Tabarelli, M., Aguiar-Neto, A.V., Grillo, A.A.S. & Santos, A.M.M. 2006. Fragmentação e perda de habitat na floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste: Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias* (Eds J.A. Siqueira-Filho & E.M.C. Leme), pp. 80-99. Estúdio Editorial Andrea Jacobsson Ltda., Rio de Janeiro.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-313.
- Toledo, M., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Balcázar, J., Chuvina, J., Leño, C., Licona, J.C. & Poorter, L. 2011. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology* 100: 253-163.
- Vile, D., Shipley, B. & Garnier, E. 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87: 504–517.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.

- Weiher, E. & Keddy, P.A. 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Westoby, M. & Wright, I. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261–268.
- Westoby, M. 1998. A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review in Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486–493.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M. & Wright, S.J. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany* 99: 1003-1015.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266–269.

TABELA 1. Resultados do teste ANOSIM (R) comparando a composição de espécies de plantas entre comunidades em diferentes classes de tempo de regeneração, na Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

	Reg. Inicial	Reg. Intermediária	Reg. Avançada
Reg. Intermediária	0.452*		
Reg. Avançada	1*	-0.148	
Floresta madura	1**	0.812**	0.725**

TABELA 2. Correlação entre variáveis edáficas e o primeiro eixo da Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre a composição florística e fatores edáficos das 26 unidades amostrais, na Paraíba, Brasil.

Variáveis	Eixo 1
Densidade aparente (Dap)	-0.355
Densidade Real (Dr)	-0.254
Argila	-0.092
Umidade residual	0.298
Umidade (15 Atm)	0.271
Fósforo (P)	-0.766
pH	-0.704
Potássio (K)	-0.469
Soma de bases (S)	-0.269
Capacidade de Troca Catiônica (CTC)	0.492
Saturação de Alumínio (m)	0.540
Matéria orgânica	0.125

TABELA 3. Correlação entre variáveis edáficas e o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais (PCA) de fatores edáficos associados à fertilidade e à umidade do solo das 26 unidades amostrais, na Paraíba, Brasil.

Variáveis	PCA 1 Fertilidade	PCA 1 umidade
Fósforo (P)	0.7551	-
pH	0.9095	-
Potássio (K)	0.6874	-
Soma de bases (S)	0.6644	-
Capacidade de Troca Catiônica (CTC)	-0.6075	-
Saturação de Alumínio (m)	-0.9313	-
matéria orgânica	-0.3239	-
Densidade aparente (Dap)	-	-0.8576
Densidade Real (Dr)	-	-0.7193
Areia grossa	-	-0.031
Argila	-	0.582
Umidade residual	-	0.6355
Umidade (15 Atm)	-	0.818

TABELA 4. Variação nos atributos foliares entre todos os indivíduos (intraespecífica) e espécies (interespecífica) de plantas amostradas em 26 áreas de Floresta Atlântica, no Nordeste do Brasil.

Atributo	Unidade	Variação intraespecífica	Variação interespecífica
Área Foliar (AF)	mm ²	111 - 86.478	168,8 - 60.689
Área Específica Foliar (AEF)	m ² /kg	2,37 - 58,43	4,39 - 46,76
Conteúdo de Massa Seca Foliar (CMSF)	mg/g	113,02 - 805,26	216,36 - 549,87
Espessura (ESP)	mm	0,02 - 0,85	0,02 - 0,65
Suculência (SUC)	mg/cm ²	2,9 - 56,8	4,07 - 36,43

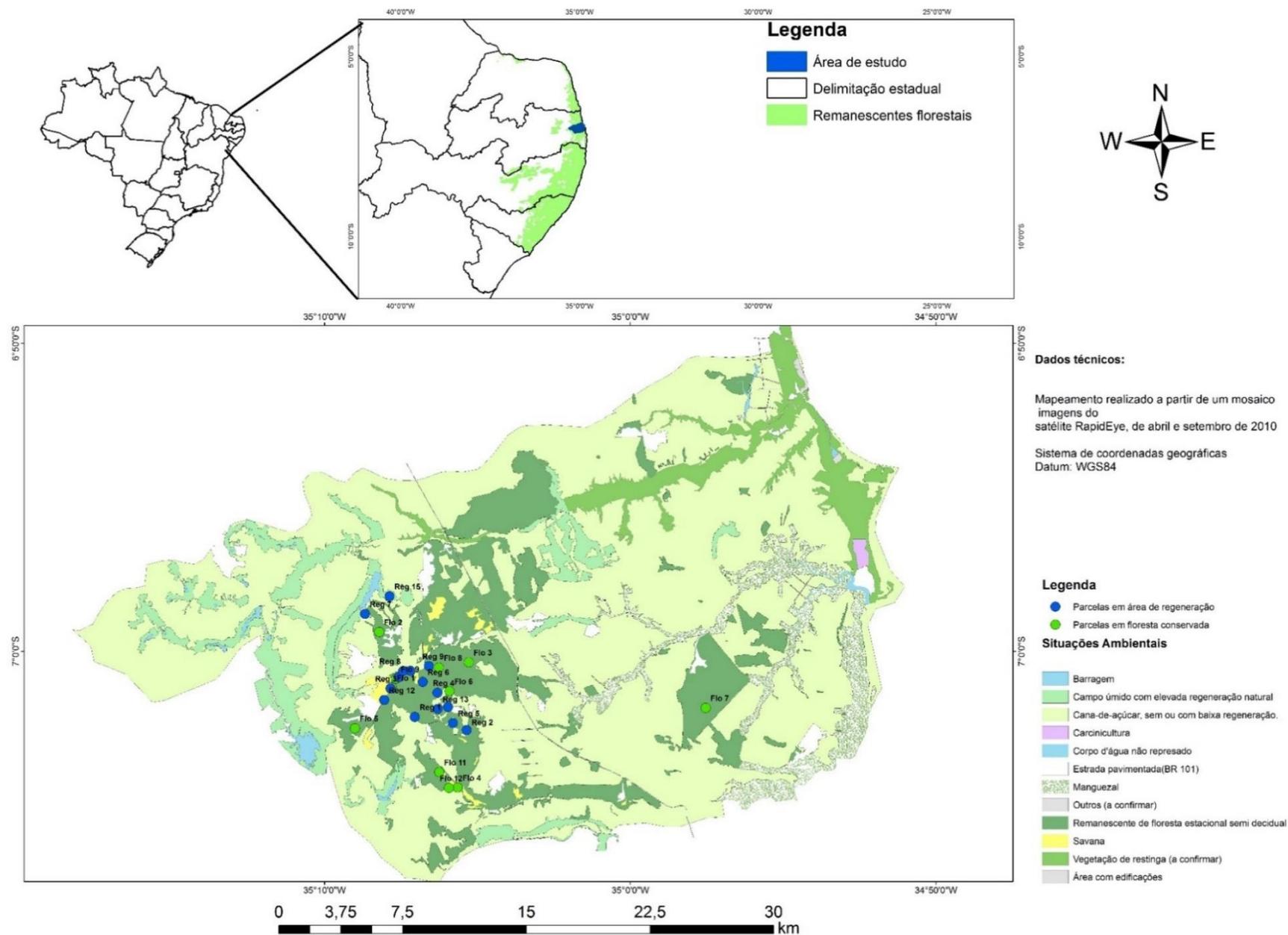


FIGURA 1. Paisagem de estudo, com a localização das unidades amostrais e descrição das formas de uso do solo, na Paraíba, Brasil.

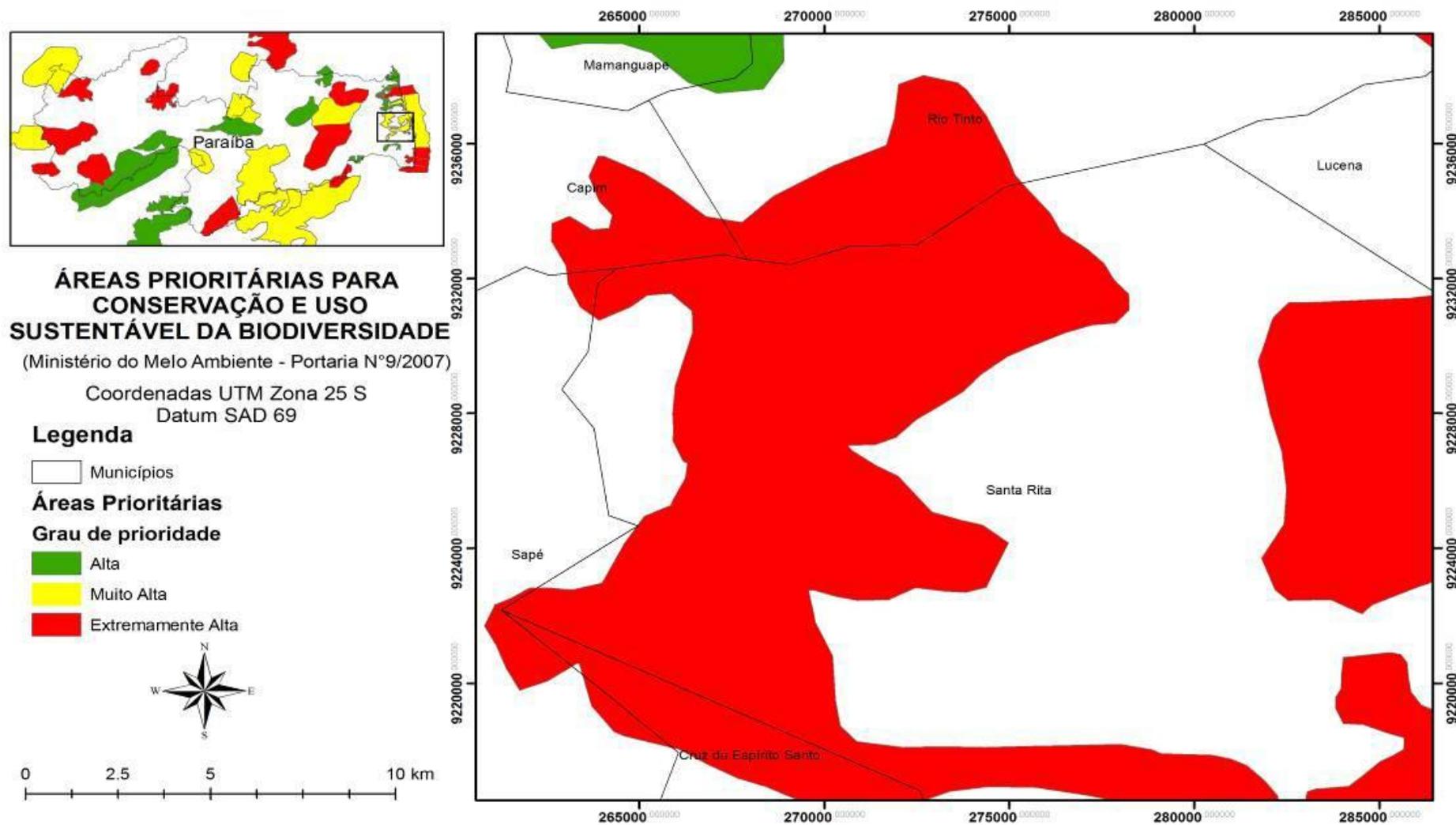


FIGURA 2. Áreas prioritárias para a conservação de biodiversidade na paisagem de estudo, Paraíba, Brasil. Fonte: MMA, 2002.

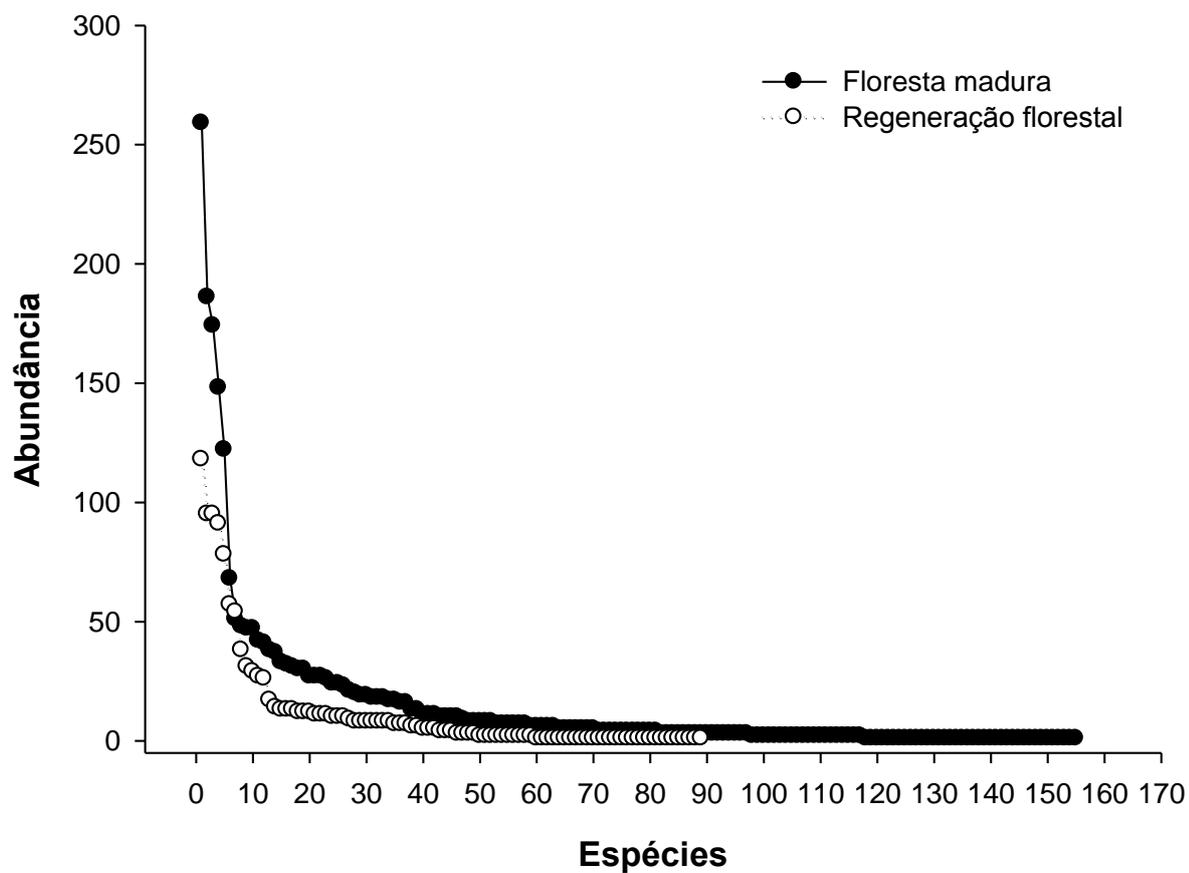


FIGURA 3. Curva de abundância acumulativa das espécies registradas em florestas maduras e áreas em processo de regeneração natural na paisagem de estudo, na Floresta Atlântica do nordeste do Brasil.

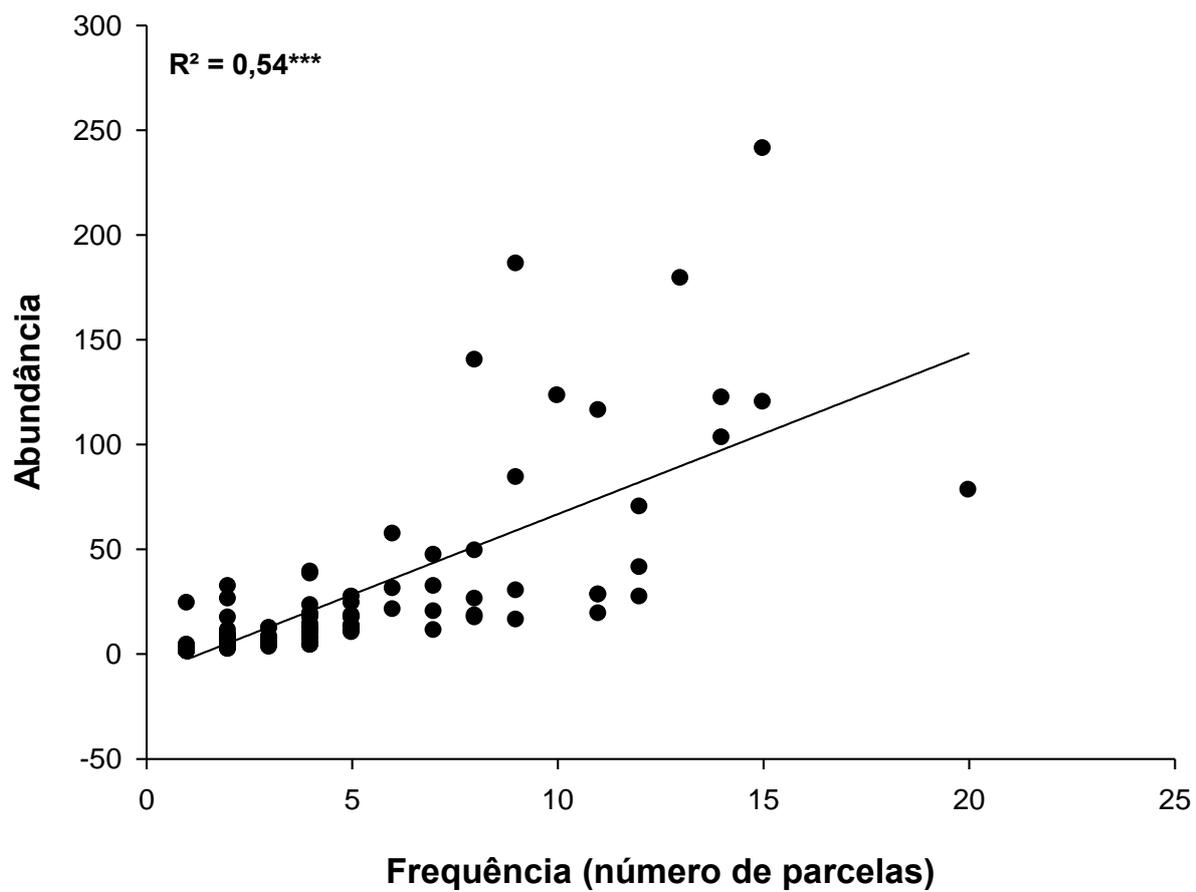


FIGURA 4. Relação entre a abundância e a frequência de ocorrência das espécies nas unidades amostrais, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil. *** $p < 0,001$

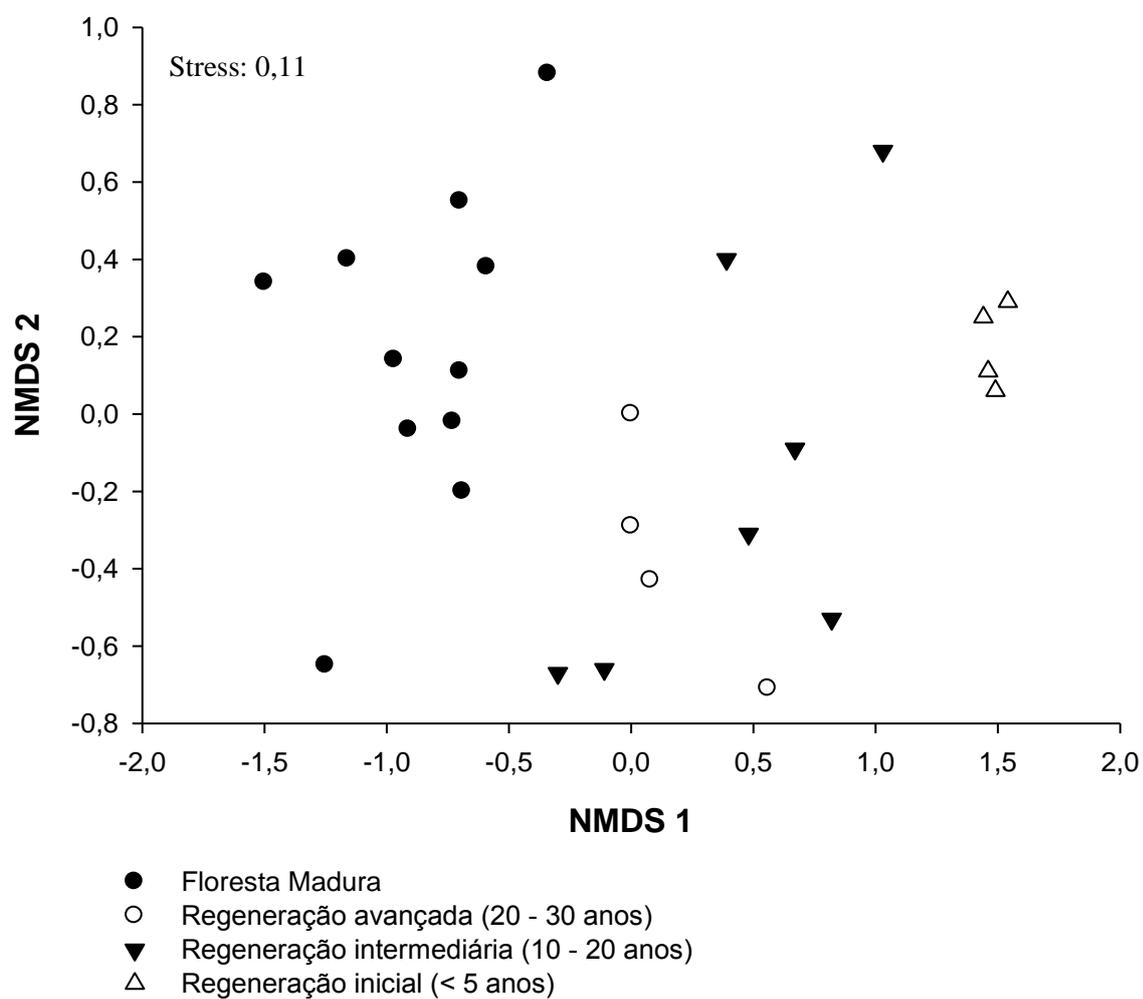


FIGURA 5. Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da comunidade de plantas em áreas com diferentes idades de regeneração, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil.

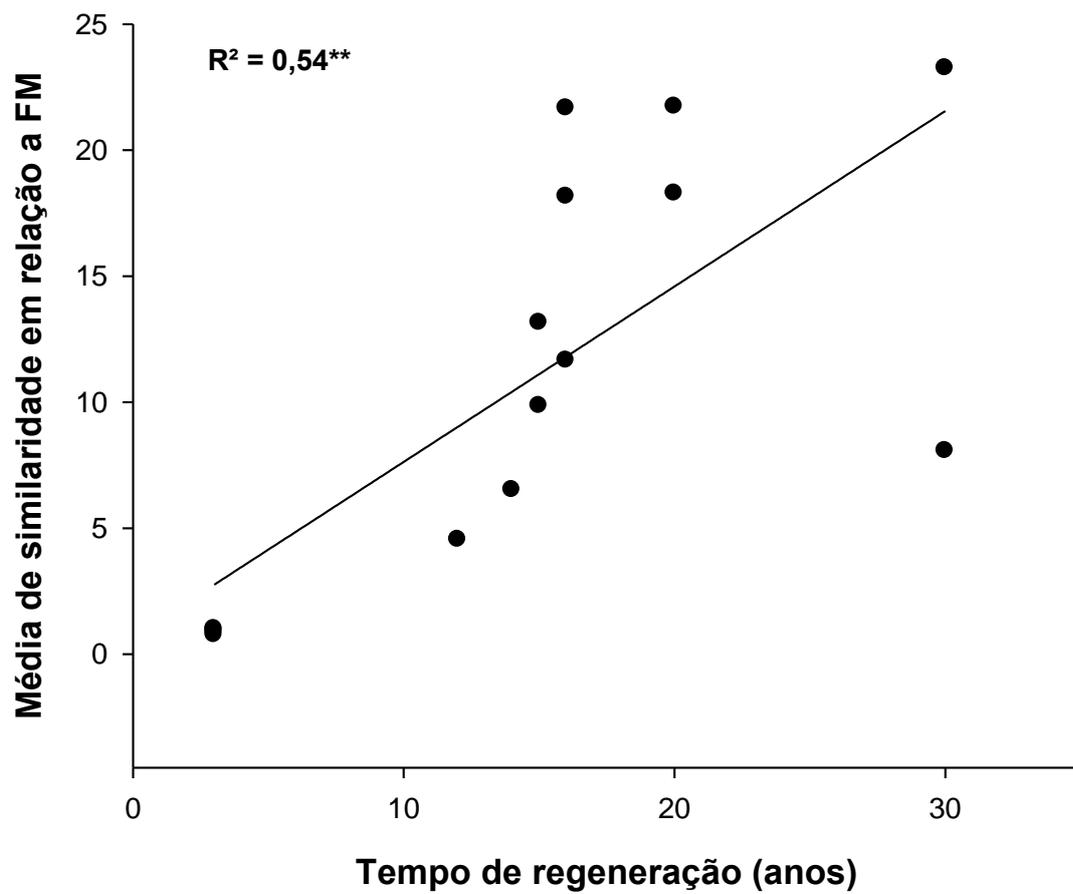


FIGURA 6. Média de similaridade florística de áreas em regeneração natural em relação a florestas maduras, em função do tempo de regeneração, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil.

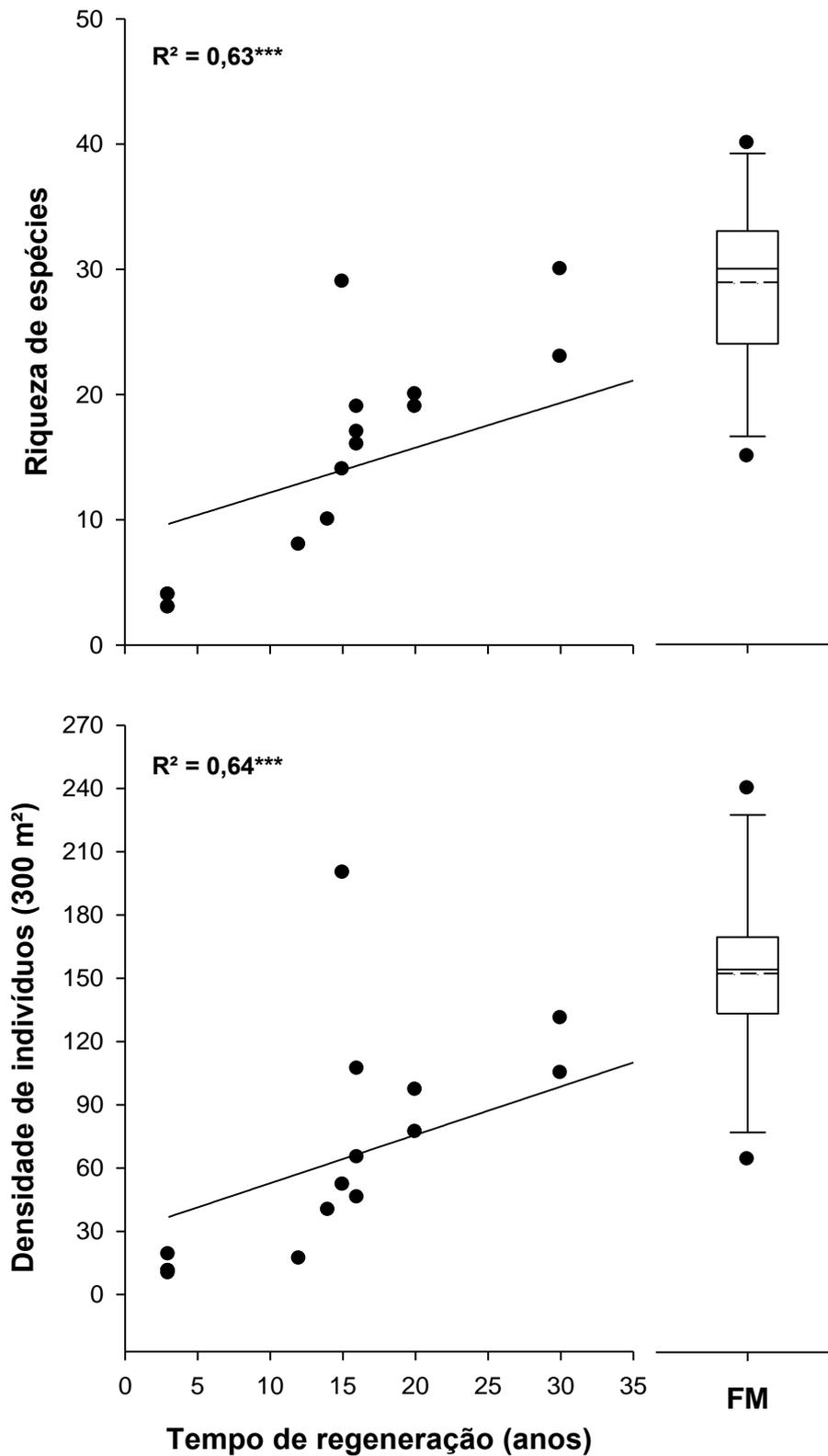


FIGURA 7. Regressão linear entre o tempo de regeneração e a (a) riqueza de espécies e (b) densidade de indivíduos das unidades amostrais, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil. FM = Floresta madura. *** $p < 0,001$. Os extremos da caixa indicam o 25° e o 75° percentis e as barras de erro indicam o 10° e o 90° percentis. Linha sólida indica a mediana e linha tracejada a média.

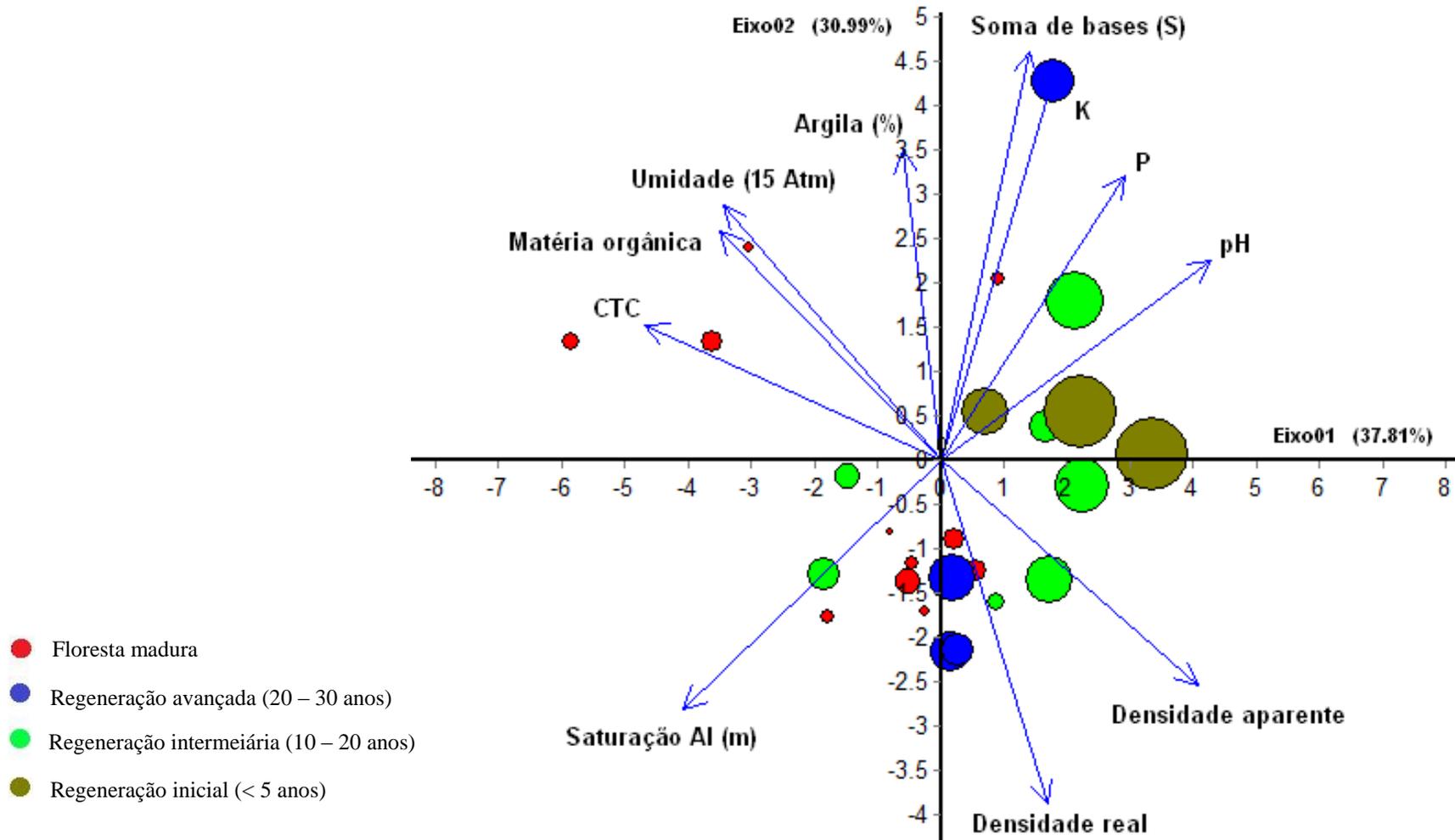


FIGURA 8. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) dos fatores edáficos analisados nas 26 áreas amostrais, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil. Variações no tamanho indicam variações na diversidade funcional (Fdis) das comunidades.

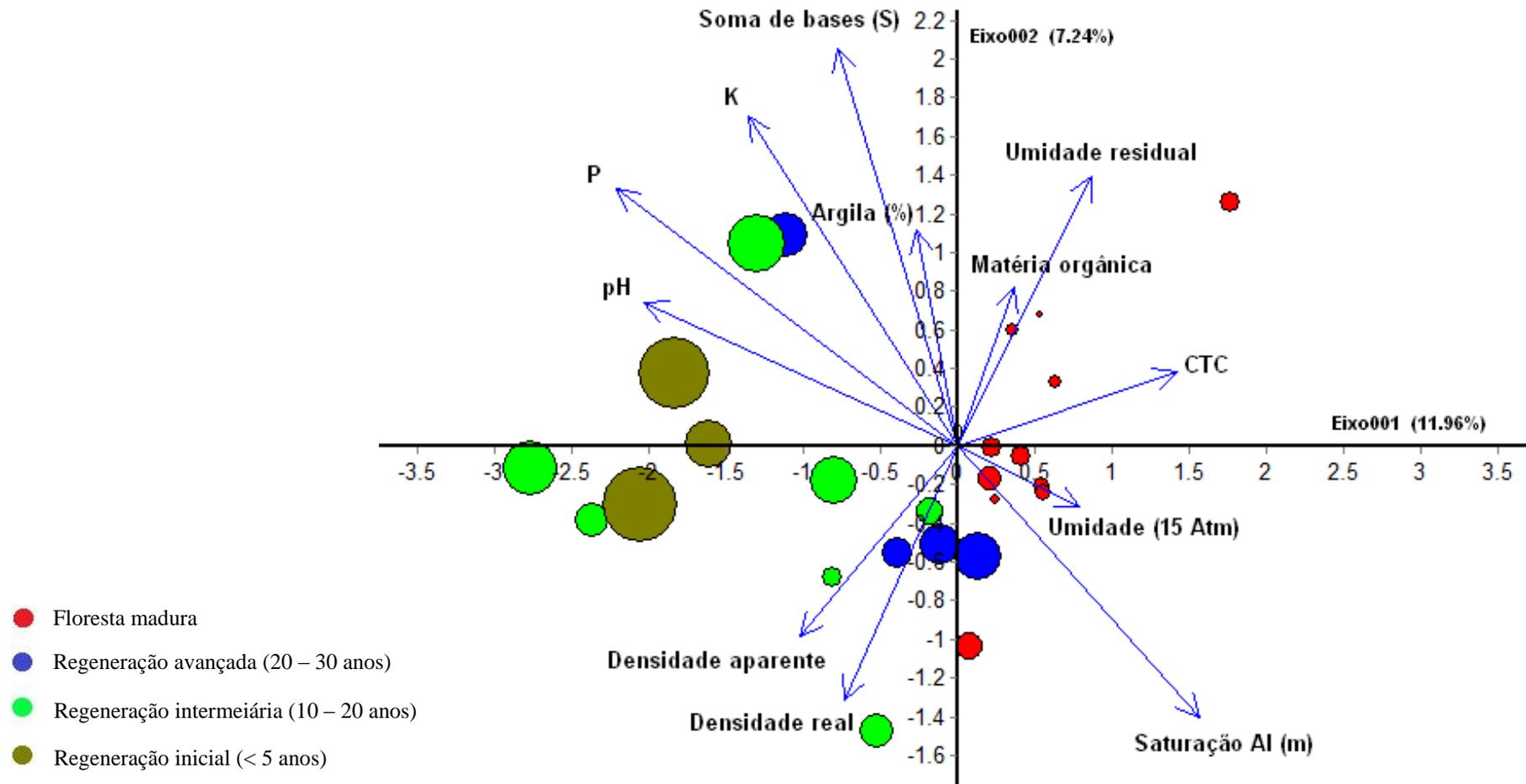


FIGURA 9. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre a composição florística e fatores edáficos das 26 unidades amostrais, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil. Variações no tamanho indicam variações na diversidade funcional (Fdis) das comunidades.

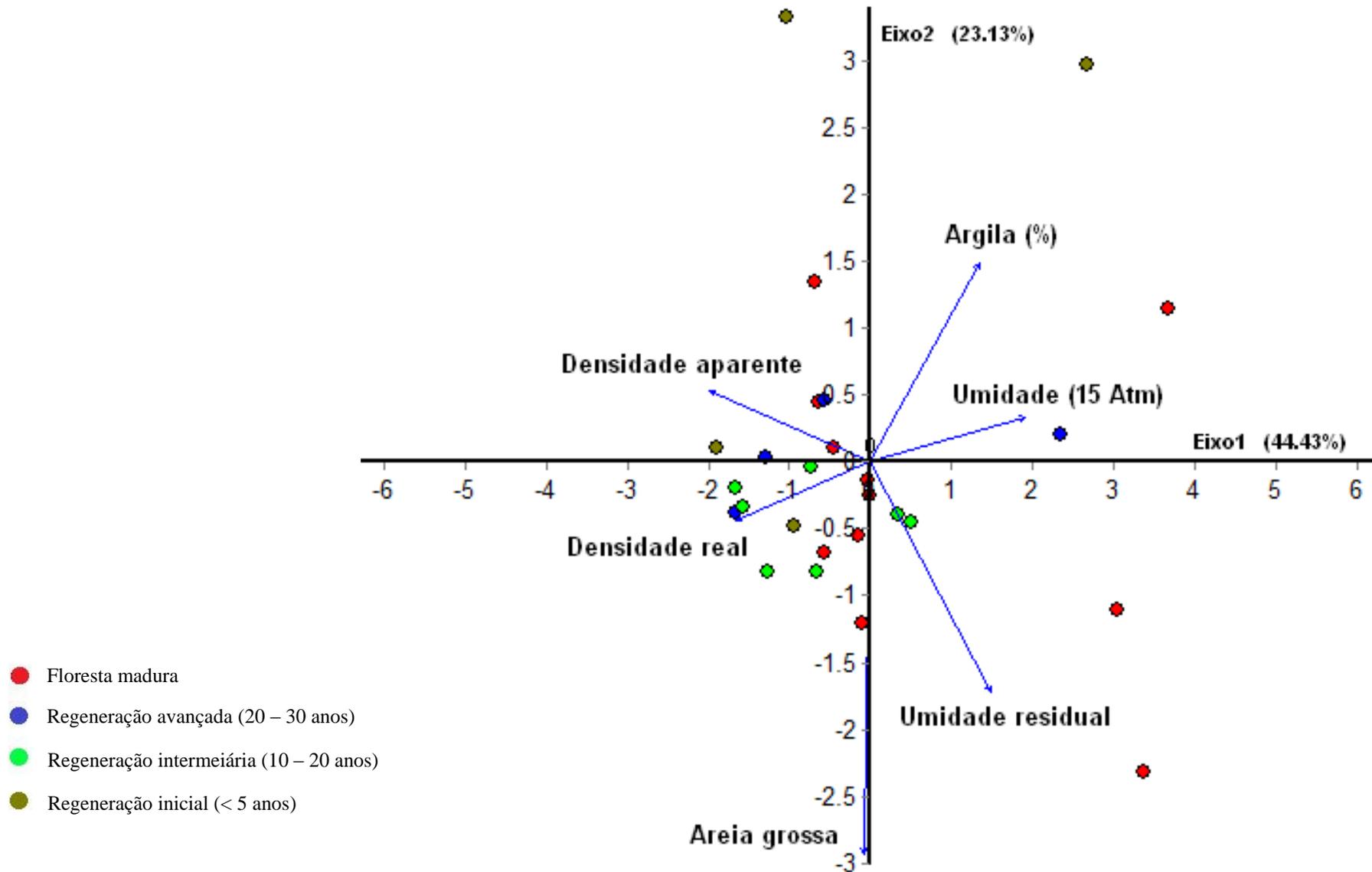


FIGURA 10. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de características físicas, associadas à umidade dos solos das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas na Paraíba, Brasil.

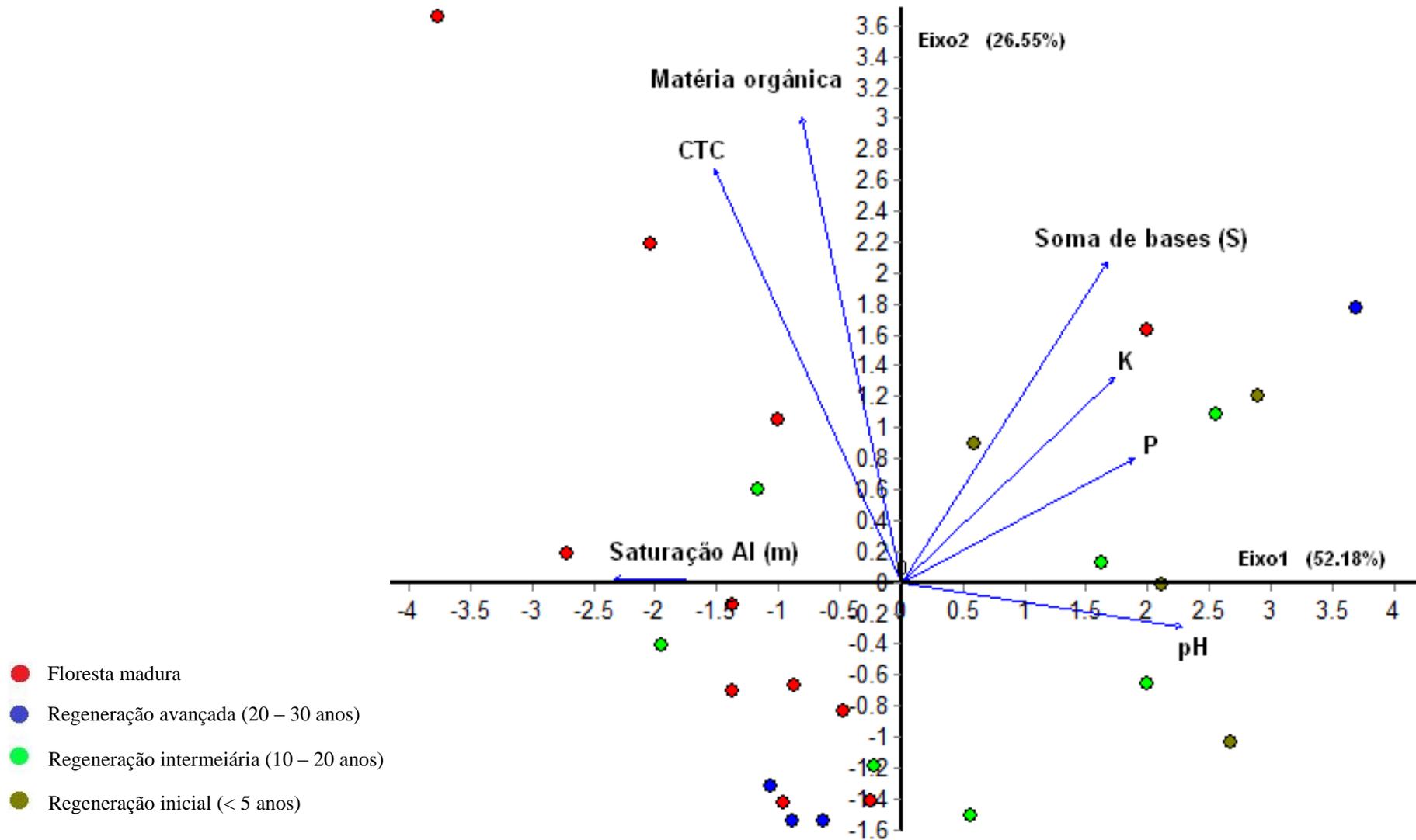


FIGURA 11. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de características químicas, associadas à fertilidade dos solos das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas na Paraíba, Brasil. Cores denotam a classe de tempo de regeneração das comunidades.

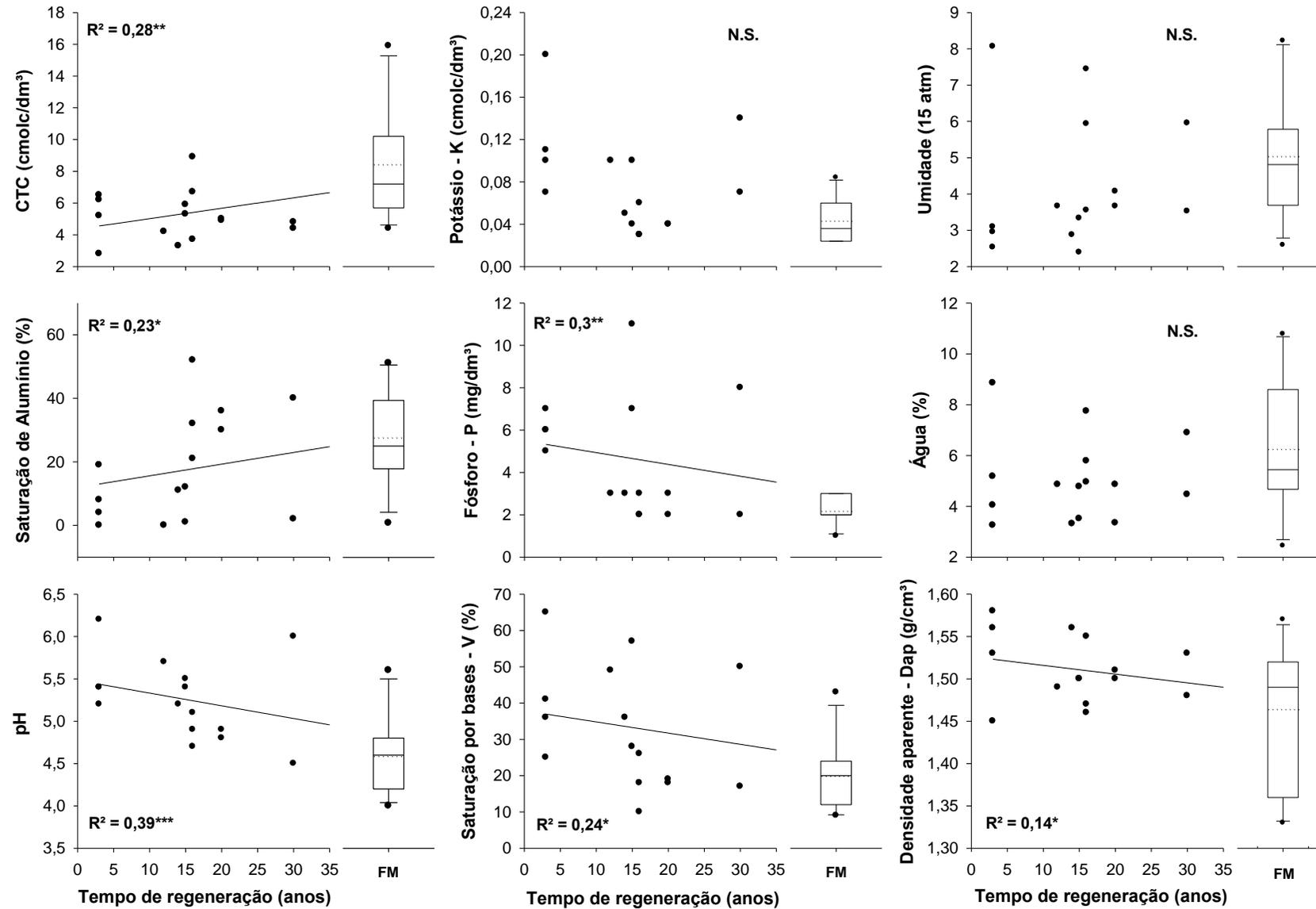


FIGURA 12. Variações de características edáficas em função do tempo de regeneração das 26 áreas amostrais, na Floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil. CTC = Capacidade de Troca Catiônica. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. N.S. – não significativo. Os extremos da caixa indicam o 25° e o 75° percentis e as barras de erro indicam o 10° e o 90° percentis. Linha sólida indica a mediana e linha tracejada a média.

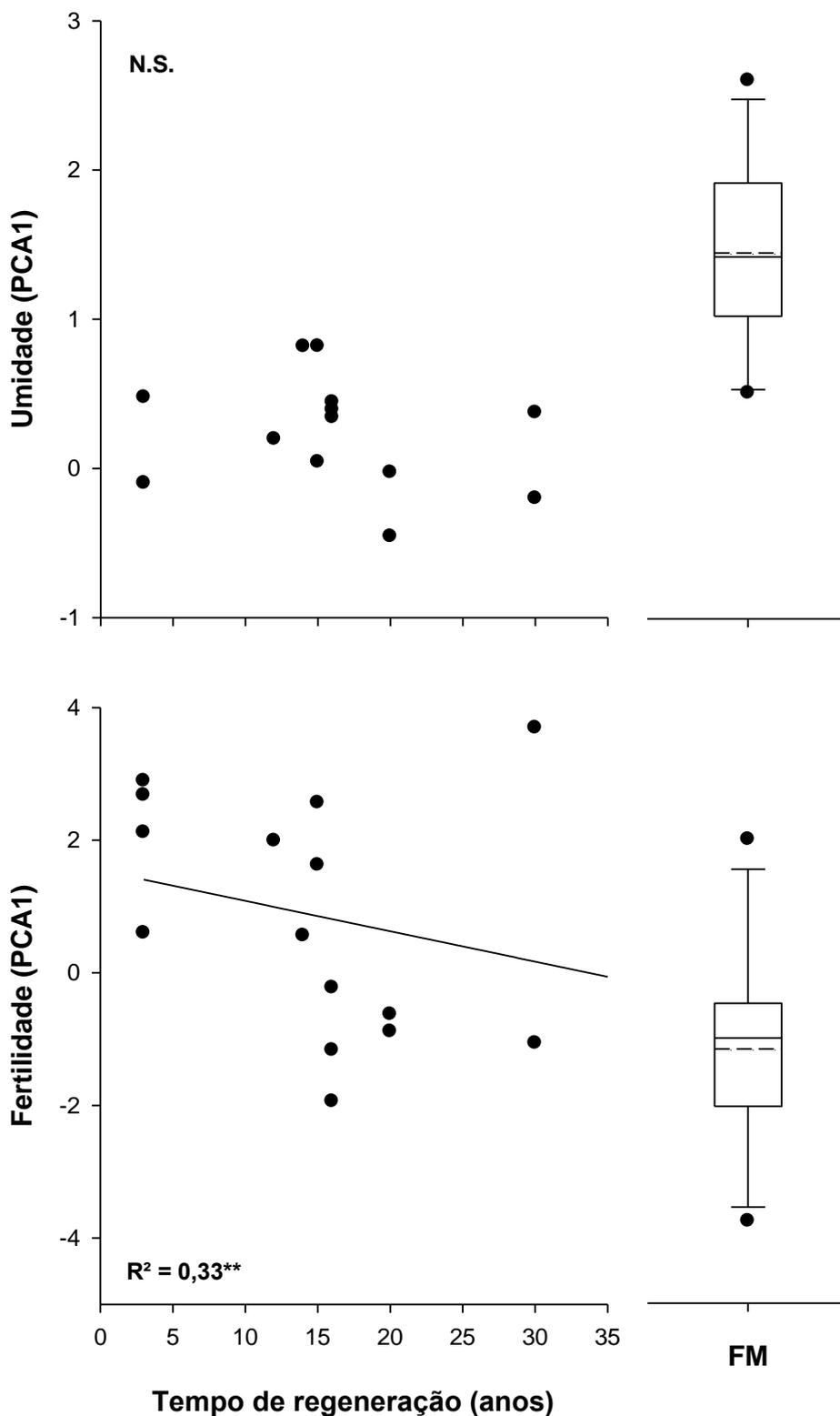


FIGURA 13. Análise de regressão linear entre o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais (PCA) de características físicas (umidade) e químicas (fertilidade) dos solos e o tempo de regeneração das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas, na Paraíba, Brasil. FM = Floresta madura. ** $p < 0,01$. N.S. – não significativo. Os extremos da caixa indicam o 25° e o 75° percentis e as barras de erro indicam o 10° e o 90° percentis. Linha sólida indica a mediana e linha tracejada a média.

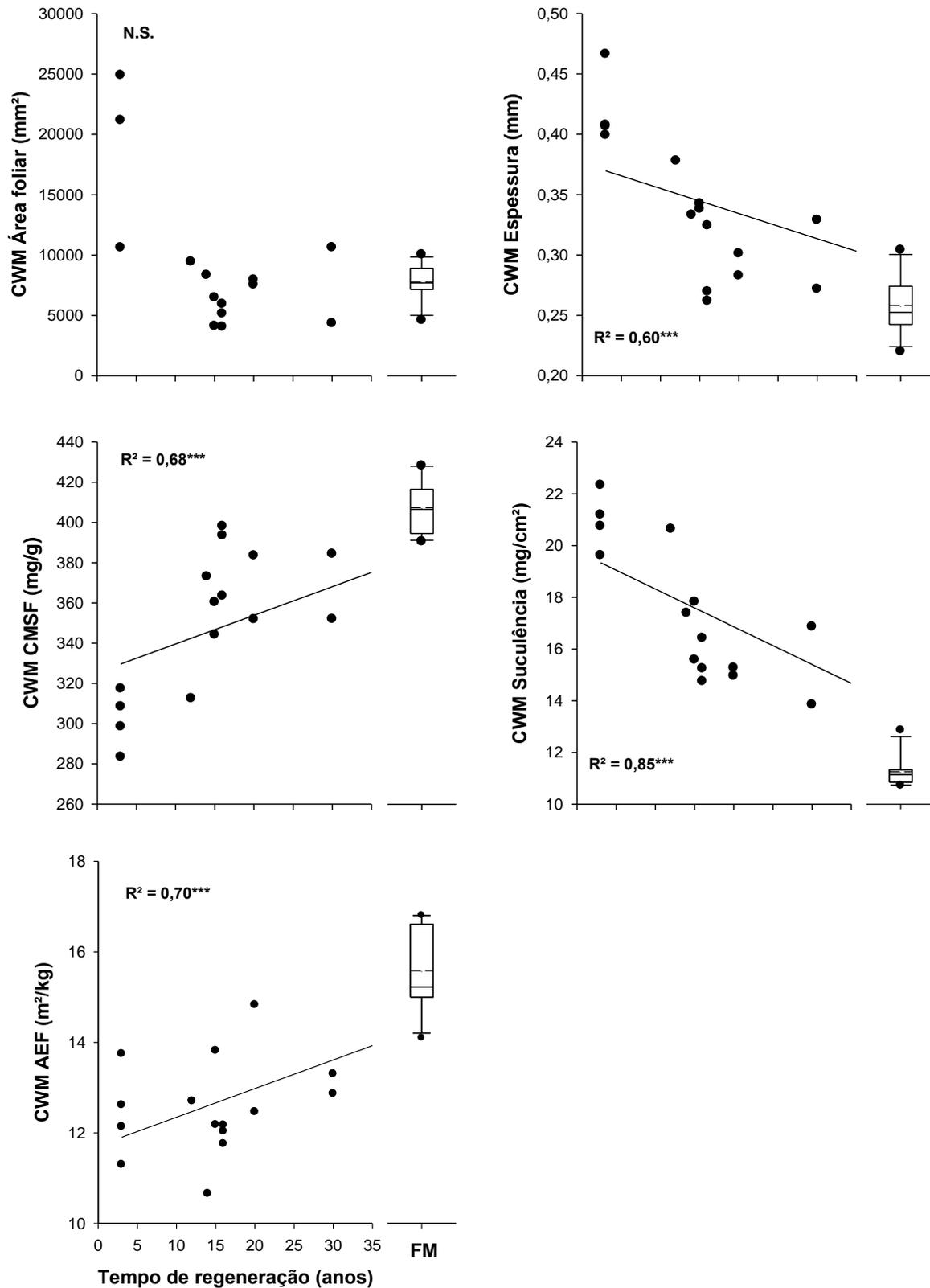


FIGURA 14. Análise de regressão linear entre a média ponderada dos atributos analisados em cada comunidade (do inglês, Community Weight Mean – CWM) e o tempo de regeneração das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas, na Paraíba, Brasil. AEF = Área Específica Foliar; CMSF = Conteúdo de Massa Seca Foliar; FM = Floresta madura. *** $p < 0,001$. N.S. – não significativo. Os extremos da caixa indicam o 25° e o 75° percentis e as barras de erro indicam o 10° e o 90° percentis. Linha sólida indica a mediana e linha tracejada a média.

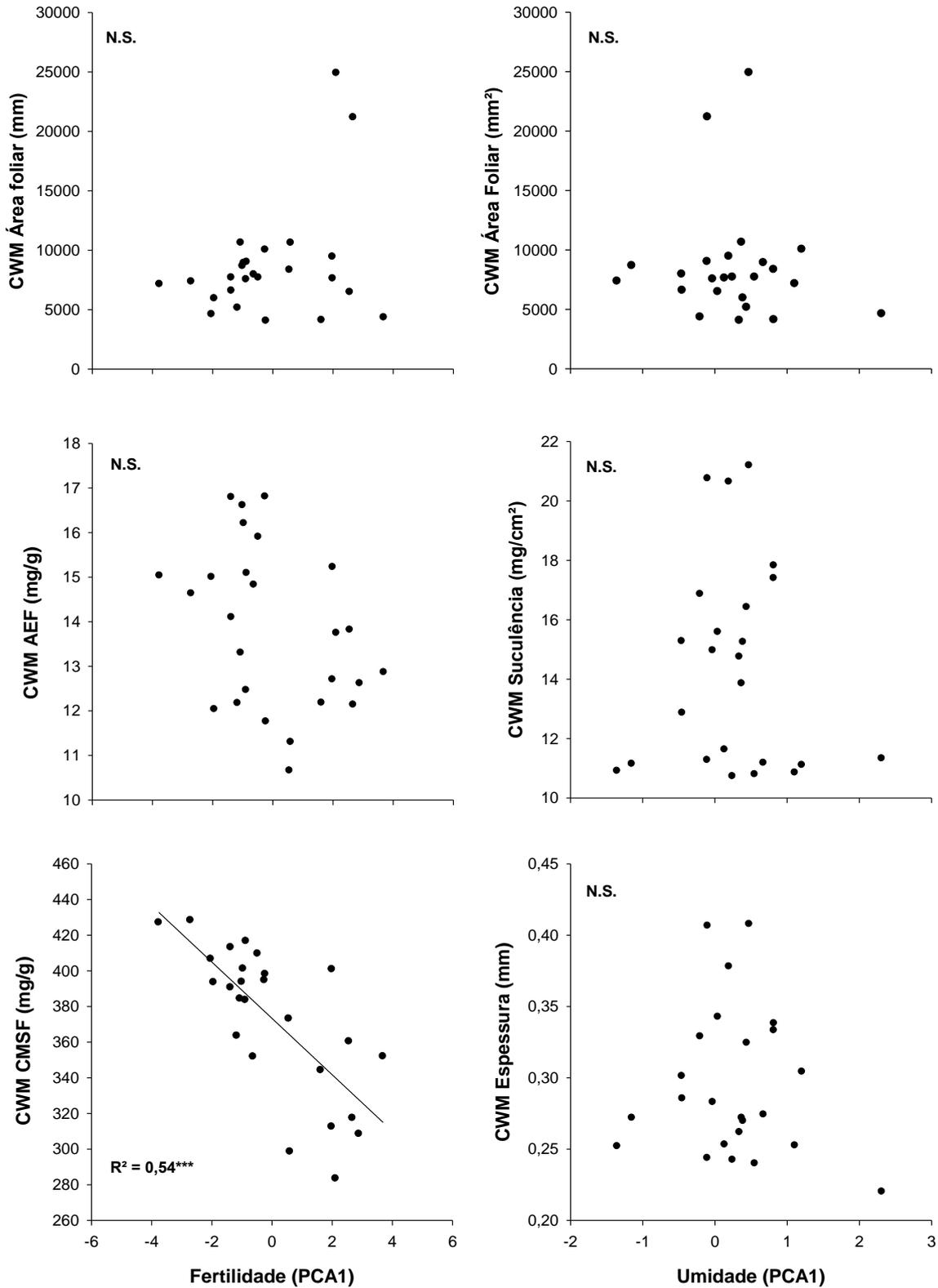


FIGURA 15. Análise de regressão linear entre a média ponderada em cada comunidade (do inglês, Community Weight Mean – CWM) de atributos foliares associados à resistência a estresses hídricos e nutricionais, e o primeiro eixo da Análise de Componentes Principais (PCA) de características químicas (fertilidade) e físicas (umidade) dos solos das 26 áreas de Floresta Atlântica amostradas, na Paraíba, Brasil. AEF = Área Específica Foliar; CMSF = Conteúdo de Massa Seca Foliar; FM = Floresta madura. *** $p < 0,001$. N.S. – não significativo.

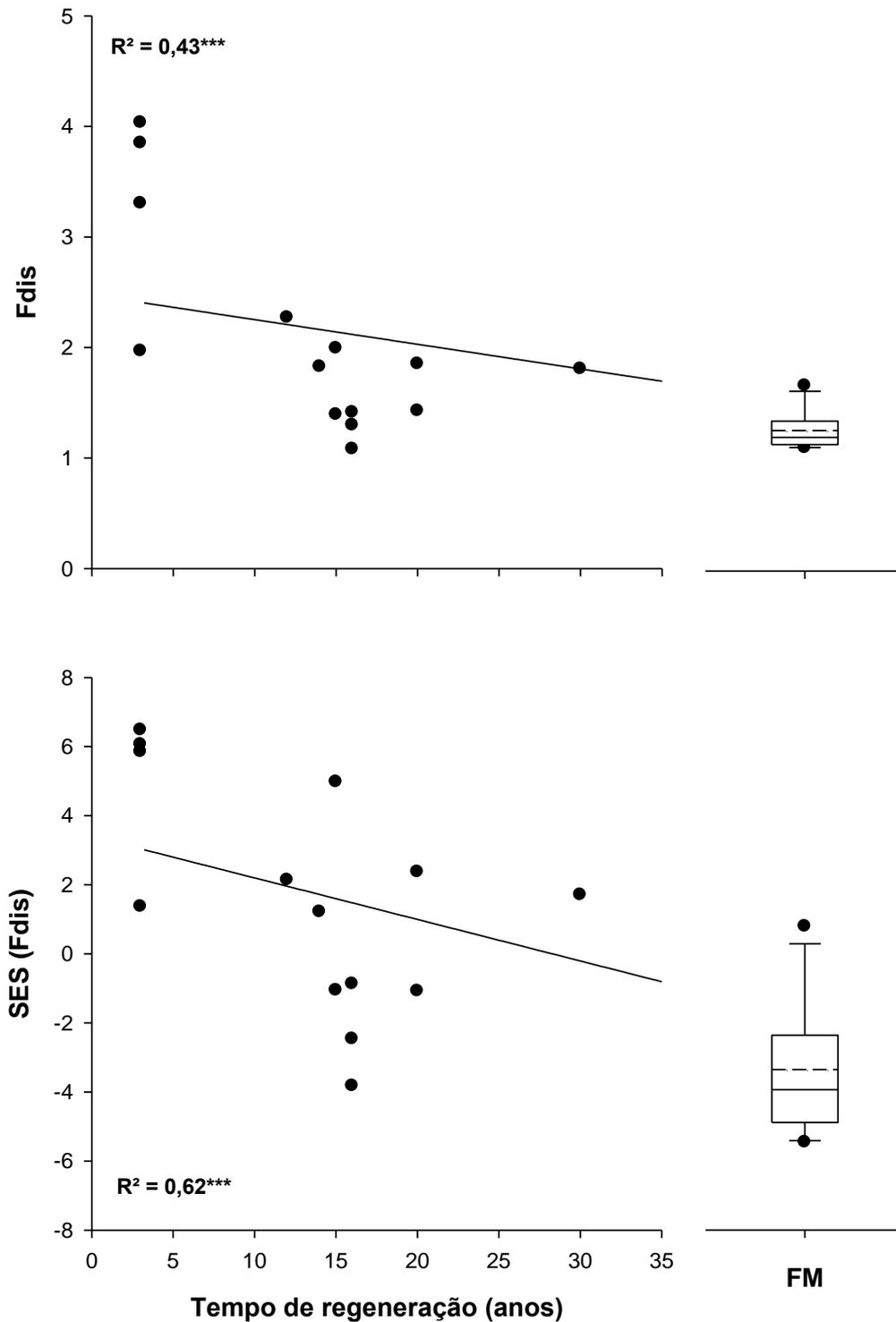


FIGURA 16. Análise de regressão linear entre (a) a diversidade funcional (Fdis) de atributos foliares e (b) seu desvio em relação ao esperado ao acaso (SESFdis), e o tempo de regeneração de 26 áreas de Floresta Atlântica, na Paraíba, Nordeste do Brasil. $***p < 0,001$. Os extremos da caixa indicam o 25° e o 75° percentis e as barras de erro indicam o 10° e o 90° percentis. Linha sólida indica a mediana e linha tracejada a média.

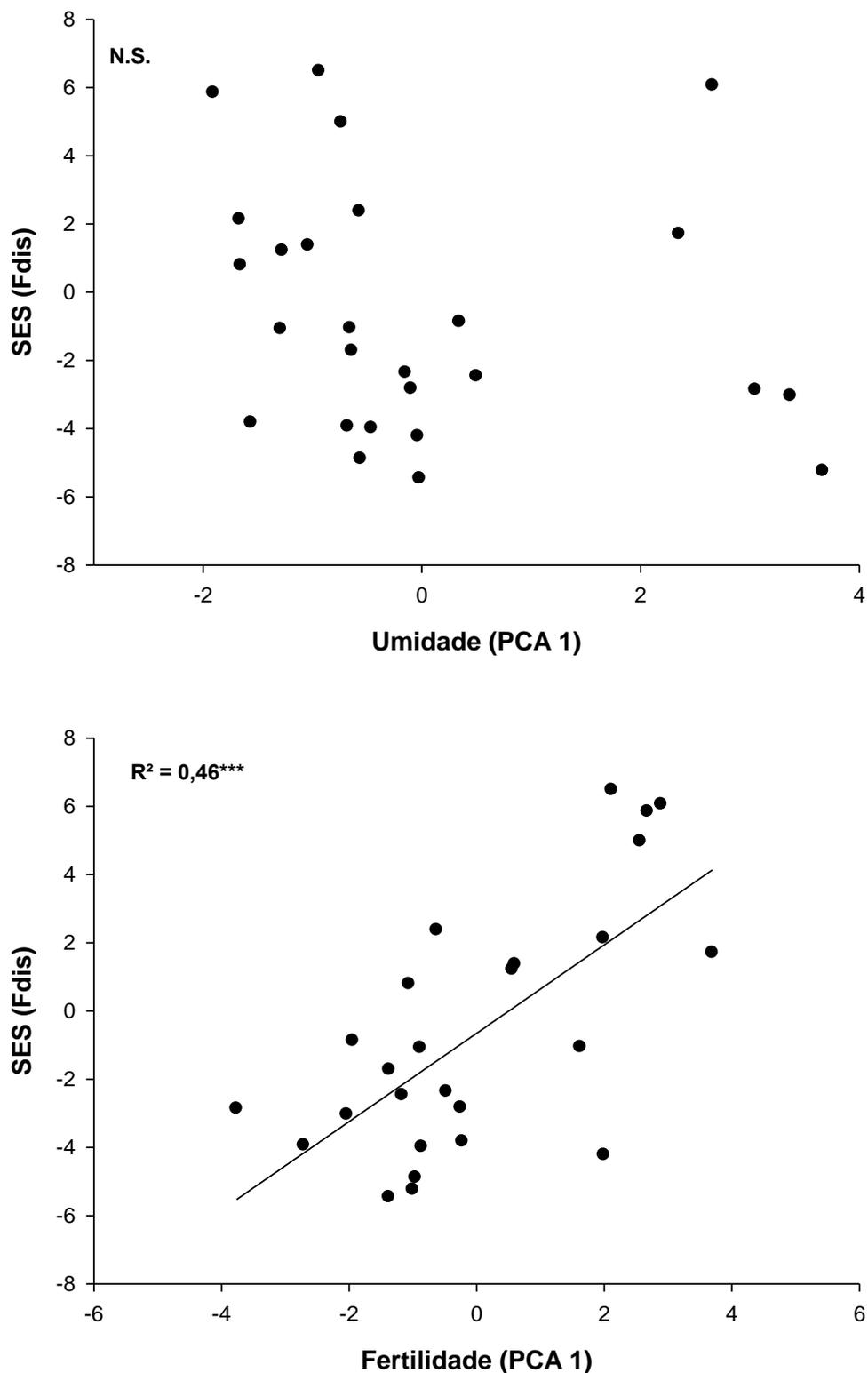


FIGURA 17. Análise de regressão linear entre o desvio da diversidade funcional em relação ao esperado ao acaso (SESFdis), e o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais (PCA) de características físicas (umidade) e químicas (fertilidade) dos solos de 26 áreas de floresta Atlântica, na Paraíba, nordeste do Brasil. *** $p < 0,001$; N.S. – não significativo.

Artigo 2

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Functional Ecology*

Adaptive plant strategies along a tropical secondary forest succession: can CSR classification be generally applied outside Europe?

B. X. Pinho^{*a}, S. Pierce^b, F. P. L. Melo^a & M. Tabarelli^a

^aDepartamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Recife – PE, Brasil.

^bDepartment of Agricultural and Environmental Sciences, University of Milan. Milan, Italy.

*Corresponding author: bxpinho@hotmail.com

Summary

1. CSR theory has been applied by different methods, but the general applicability of CSR classification has not been tested outside Europe.
2. In a tropical forest, we analysed the consistency of the trade-offs between traits used as the basis to classify vascular plants in CSR functional types. After, we tested the applicability of CSR classification to predict vegetation changes along a tropical secondary forest, in the light of CSR theory.
3. We perform multivariate analyses between leaf economic and size traits for 129 tree species and compare it with global analyses and databases including others life forms. Based on these analyses and on regressions between species traits and CSR scores, we analysed the validity of the method to be applied to tropical tree species. To test the predictions of CSR theory along tropical secondary succession, we used a chronosequence (3-35 years) and old-growth forest plots. We calculated the community weight means of each strategie and, to understand variations in the relative importance of each one along succession, we define axes of variation in edaphic factors related to resource availability.

4. We found multivariate relations between traits in agreement with analyses in other contexts, revealing one axis determined by leaf economic traits (SLA and LDMC) and another related to leaf size, together forming the CSR triangle based on trade-offs in plant strategies. These relations were still more evident when we included other databases and life forms in the multivariate analyses.
5. In close agreement with CSR theory and to findings in other ecological contexts, we found a shift in CSR strategies throughout succession, with competitive trees being progressively replaced by more stress-tolerant ones, which dominated late successional stages and old-growth forests as a function of the reduction on soil resource availability.
6. *Synthesis*. Despite being calibrated in a restricted region, CSR classification is consistent with trait variation in other ecological contexts. Differently of your rival hypothesis (i.e. *resource-ratio hypothesis*) and against common criticism, CSR theory now have empirical support in a wider range of bioclimatic zones and can be applied *in situ* to predict, quantify and compare community structure based on adaptive plant strategies.

Key-words: CSR theory, leaf economic and size traits, multivariate analyses, soil resource availability, trade-offs.

Introdução

Padrões de biodiversidade são em geral analisados com base em parâmetros estruturais, como a composição, riqueza e diversidade de espécies. No entanto, para uma real compreensão de como comunidades vegetais variam ao longo de gradientes espaço-temporais, características morfofisiológicas, associadas ao sucesso de crescimento e sobrevivência das espécies em diferentes contextos ambientais (i.e. atributos funcionais; Violle et al. 2007) devem ser acessadas (McGill et al. 2006). Embora haja um crescente interesse em análises funcionais de comunidades, raramente esta abordagem é aplicada no contexto de teorias de estratégias adaptativas, que tentam explicar por que conjuntos específicos de atributos funcionais ocorrem de forma consistente em determinadas situações ambientais (Cerabolini et al. 2010).

Grime (1974, 1977, 2001), tentando compreender como processos ecológicos e evolutivos moldam a estrutura e o funcionamento de comunidades vegetais, propôs uma das mais antigas e aparentemente consistente (Pierce et al. 2005, 2012, 2013; Cerabolini et al. 2010) teoria de estratégias ecológicas adaptativas em plantas, a Teoria CSR. De acordo com as ideias de Grime, atributos funcionais de plantas são uma resposta adaptativa ao triplo *trade-off* entre a capacidade de manter populações em ambientes produtivos sob frequentes distúrbios (ruderal – “R”); ser competitivo em ambientes com baixo distúrbio e alta disponibilidade de recursos (competidor – “C”); e tolerar condições de estresse, associadas a baixa disponibilidade de recursos (tolerante a estresse – “S”). Assim, distúrbios e estresses ambientais, por limitarem de diferentes formas a produção de biomassa, definiriam em conjunto a pressão seletiva em um determinado ambiente, moldando as estratégias ecológicas das espécies.

Apesar da sua coerência, a Teoria CSR logo atraiu controversa devido à carência de evidências empíricas e à dificuldade de aplicação (Tilman 1988; Westoby et al. 2002). No entanto, análises multivariadas entre atributos funcionais têm revelado de forma consistente um espaço funcional triangular (Grime et al. 1997; Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013), em

concordância com os *trade-offs* associados ao triângulo de estratégias CSR, previsto por Grime (2001); dando espaço à proposição de diferentes métodos de classificação CSR.

Basicamente, estas análises sugerem que estratégias adaptativas de plantas envolvem dois eixos principais de variação em atributos: o “espectro econômico”, que reflete um *trade-off* entre aquisição e conservação de recursos (Wright et al. 2004; Reich 2014); e um segundo associado ao tamanho das plantas, evidenciado também a partir de atributos relacionados a órgãos específicos, e.g. área foliar (Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013). Esses dois eixos estão também relacionados a características reprodutivas (Cerabolini et al. 2010) e, em conjunto, formam um espaço funcional triangular, delimitado por três estratégias extremas: plantas competidoras, que investem num rápido crescimento vegetativo em ambientes produtivos, e são altas, com folhas grandes e espectro econômico intermediário; e plantas ruderais e tolerantes a estresses, que têm estaturas menores e folhas pequenas, ocupando os dois extremos do espectro econômico foliar: ruderais com economia foliar altamente aquisitiva, associada a um desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado; e tolerantes a estresses, que investem na conservação de recursos, com tecidos densos, e floração breve e infrequente (Grime et al. 1997; Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2012, 2013).

Hodgson et al. (1999), com base em alguns dos atributos que formam esse espaço funcional, propuseram um método de classificação, posteriormente ampliado por Cerabolini et al. (2010). Algumas restrições são no entanto evidentes neste método, como a natureza categórica e a limitação de aplicação a plantas herbáceas. Contornando essas restrições, Pierce et al. (2013) publicaram nesta revista um novo método de classificação, a partir de atributos foliares de fácil mensuração e aplicável a plantas lenhosas, que atribui de forma contínua um percentuais de estratégias C, S e R às espécies. De acordo com os autores, poucos atributos foliares capturam suficientemente os *trade-offs* entre estratégias CSR, sugerindo que comunidades vegetais podem ser amplamente comparadas com base em estratégias adaptativas. Apesar do claro

avanço, Pierce et al. (2013) fizeram uma ressalva: “*there are many ecological situations, such as desert and rain forest habitats, that are not currently represented and which could in future extend the range of the calibration*”. Isto porque o método de classificação CSR foi calibrado apenas com base em espécies observadas em ecossistemas da Itália, de forma que, em outras floras, é possível que os limites do espaço funcional seja modificado, ou que os mesmos *trade-offs* não sejam evidentes, com a ocorrência de plantas com combinações não esperadas entre atributos (e.g. folhas grandes com elevados conteúdos de massa seca).

Assim, aqui nós investigamos, em uma floresta tropical, a validade do método de classificação CSR de Pierce et al. (2013), a partir da análise da consistência das relações multivariadas entre atributos observadas pelos autores. Além disso, como um cenário ideal para testar os pressupostos da Teoria CSR, nós avaliamos como a importância relativa de estratégias CSR varia entre comunidades durante o processo de sucessão florestal secundária, a partir de análises da disponibilidade de recursos ao longo do gradiente sucessional. Independente do caminho sucessional, que em geral é de difícil predição, nós hipotetizamos que o método de classificação CSR deve ser capaz de capturar variações espaço-temporais na estrutura de comunidades em concordância com os pressupostos da Teoria CSR (Grime 2001); de tal forma que a disponibilidade de recursos, especialmente de nutrientes minerais, deve ditar a substituição de espécies com base em suas estratégias ecológicas, ao longo da sucessão.

Métodos

ÁREA DE ESTUDO

A paisagem de estudo está localizada no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (Fig. 1) e faz parte do domínio da Floresta Atlântica (IBGE 2008). A região apresenta um longo histórico de degradação, envolvendo principalmente a conversão de áreas de floresta em cultivos de cana-de-açúcar, de forma que hoje possui apenas 12% da sua extensão original (Ribeiro et al. 2009).

Localmente, a paisagem apresenta uma configuração extremamente fragmentada, com pequenos remanescentes florestais (1 a ~ 1.000 ha) e áreas em processo de regeneração natural, em meio a uma matriz de cultivo de cana-de-açúcar (Fig. 1). A vegetação remanescente é classificada em duas fisionomias: Floresta Estacional Semidecidual e Área de Tensão Ecológica (IBGE 2008). A precipitação anual varia de 1.300 mm a 1.700 mm, com média de três meses secos por ano (< 60 mm/mês) – normalmente entre os meses de outubro e dezembro. Os solos são caracterizados principalmente como argissolos e latossolos.

DESENHO AMOSTRAL

Inventário florístico e edáfico

Para testar nossas hipóteses a respeito do processo de sucessão florestal, nós avaliamos a estrutura da vegetação e a disponibilidade de recursos nos solos ao longo de uma cronosequência espacial, formada por 15 áreas em processo de regeneração florestal, com históricos de uso semelhantes e diferentes tempos desde o abandono (3 a 30 anos); e 11 áreas de floresta madura (Fig. 1). Em cada uma dessas unidades amostrais, registramos e identificamos todos os indivíduos com $DAP > 1$ cm, em três transectos paralelos entre si, de 2 x 50 m, totalizando 300 m² (baseado em *Gentry transect*, apud Letcher & Chazdon, 2009). Foram também coletadas amostras compostas de solo, na camada superficial (20cm), em três subparcelas intercaladas a cada 25 metros ao longo dos transectos. As amostras foram encaminhadas a laboratórios especializados, onde foram analisados diversos parâmetros edáficos físicos e químicos, associados à disponibilidade de recursos (Anexo 1).

Mensuração de atributos funcionais

Com base em mensurações realizadas em indivíduos jovens (1 a 2 metros de altura; $DAP < 10$ cm), nós definimos valores médios, representativos das espécies registradas no inventário florístico, dos quatro atributos foliares (área foliar, massa seca foliar, área específica foliar – AEF e conteúdo de massa seca foliar – CMSF) utilizados no método de classificação de CSR

proposto por Pierce et al. (2013). Apenas 70% das espécies tiveram seus atributos aferidos, devido à dificuldade de encontrar indivíduos jovens de algumas espécies raras, ou de distinção entre espécies do mesmo gênero. Assim, 129 espécies tiveram de dois a 23 indivíduos amostrados ao longo de toda a paisagem, totalizando 1.012 registros.

Para a mensuração dos atributos, foram coletados ramos com folhas vigorosas (i.e. totalmente expandidas e sem danos) de indivíduos sem grandes danos físicos e preferencialmente sob exposição luminosa, de acordo com as recomendações de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Os ramos foram acondicionados em sacos plásticos e dispostos em bolsas térmicas refrigeradas, até a base de campo. De cada ramo, foi então selecionada, dentre as folhas sem danos e totalmente expandidas, a mais vigorosa (mais nova e maior). Estas foram então colocadas entre papéis toalhas saturados com água destilada, e armazenadas por 24h sob baixa temperatura ($\sim 4^{\circ}\text{C}$), de forma a obter a máxima turgidez das folhas (Ryser et al. 2008). Com isto, as folhas puderam ser devidamente comparadas, visto que, caso contrário, diferenças funcionais poderiam ser atribuídas simplesmente a diferenças em características físicas do ambiente no momento da coleta (Garnier et al. 2001).

Para a análise dos atributos, o pecíolo de cada folha foi retirado e o folíolo foi considerado como unidade amostral em folhas compostas (e.g. Wright et al. 2007). A área foliar foi determinada com base em fotografias, no software Image J (Abramoff et al. 2004). Após a mensuração do peso fresco, as folhas foram colocadas em estufa por cinco dias a $\sim 60^{\circ}\text{C}$, para a aferição do peso seco. Com base nessas mensurações, os demais atributos, AEF (área foliar/massa seca) e CMSF (massa seca/massa fresca), foram então calculados. Para as demais análises, os valores de área foliar e massa seca foram transformado em escala logarítmica, devido à discrepância dos valores destes atributos entre algumas espécies (Anexo 2).

ANÁLISE DE DADOS

Atributos funcionais, trade-offs e a classificação de estratégias CSR

Para avaliar a consistência do padrão de relações multivariadas entre atributos foliares observado por Pierce et al. (2013), nós realizamos os seguintes procedimentos, em concordância com a abordagem utilizada por esses autores: (1) realizamos uma PCA entre os atributos; (2) avaliamos a correlação entre os eixos do PCA e os atributos, através de um teste de *Spearman*; e (3) aplicamos análises de regressão entre os atributos. Com isto, pudemos perceber se os *trade-offs* que são evidentes na nossa flora, definindo a gama de combinações funcionais que são possíveis nas espécies, são os mesmos observados na flora da Itália (Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013), formando um espaço funcional triangular, que define as estratégias CSR (Grime 2001).

Para avaliar a consistência dessas relações em contextos mais amplos, nós analisamos, com base em PCA's, o espaço funcional formado pelas espécies que amostramos junto às plantas herbáceas cujos atributos foram utilizados como base para a calibração dos métodos de classificação de estratégias CSR (base de dados do “FIFTH – *Flora d'Italia Functional Traits Hoard*”; Cerabolini et al. 2010), assim como junto a floras de plantas vasculares de todo o globo (Simon Pierce, *dados não publicados*). Com isto, pudemos perceber, num contexto global, a posição no espaço funcional que é ocupada por espécies da nossa flora.

Por fim, após avaliar as relações multivariadas entre os atributos, calculamos as estratégias CSR de cada espécie com base na planilha de cálculo disponibilizada por Pierce et al. (2013). A partir disto, avaliamos a ordenação das espécies em um triângulo de estratégias CSR, tanto isoladamente quanto junto à flora do “FIFTH”. Além disso, para avaliar a aplicabilidade do método de Pierce et al. (2013) em outro contexto geográfico, nós realizamos análises de regressão entre os atributos e os escores de estratégias CSR das espécies. Desta forma, se, por exemplo, a área foliar apresenta uma relação fraca com estratégias competitivas – “C”, o *trade-*

off entre tamanho e conteúdo de massa seca foliar deve ser invalidado (i.e. plantas com folhas grandes podem também ter altos valores de CMSF), de tal forma que a aplicabilidade do método de classificação CSR neste contexto geográfico deve ser rejeitada.

Gradientes na disponibilidade de recursos ao longo da sucessão

Para entender como a disponibilidade de recursos (i.e. água e nutrientes) varia ao longo da sucessão, os parâmetros edáficos foram divididos em dois grupos, sendo um composto por variáveis físicas, associadas à disponibilidade de água no solo; e outro por variáveis químicas, associadas à disponibilidade de nutrientes minerais (Anexo 1). Com cada um desses grupos, realizamos uma PCA no software Fitopac (Shepherd 2010), de forma a definir eixos únicos de variação na umidade e fertilidade dos solos, conforme abordagem utilizada por outros autores (e.g. John et al. 2007; Toledo et al. 2011).

Mudanças na importância relativa de estratégias CSR ao longo da sucessão

Para avaliar como a importância relativa das estratégias CSR varia entre comunidades ao longo do gradiente sucessional, nós calculamos a média ponderada de cada estratégia em cada comunidade (“CWM”, do inglês, *Community Weight Mean*), a partir da média ponderada de cada atributo utilizado no cálculo das estratégias, de acordo com o método de Pierce et al. (2013). Estas medidas (CWM) foram então ordenadas ao longo do gradiente sucessional, em função do tempo de regeneração e dos eixos de fertilidade e umidade, de forma a entender o padrão geral e os processos subjacentes à substituição de espécies ao longo da sucessão, com base em estratégias adaptativas vegetais.

Resultados

Atributos funcionais, trade-offs e estratégias ecológicas

Os dois primeiros eixos da PCA realizada com base nos atributos das espécies capturaram 88,9% da variação nos dados (Fig. 2). O primeiro eixo (PCA 1) foi forte e significativamente

correlacionado com o tamanho da folha (i.e. área e massa seca foliar; Fig. 2; Tabela 1), enquanto que o segundo eixo (PCA 2) foi determinado pelo espectro econômico foliar, sendo fortemente correlacionado positivamente com a AEF, e negativamente com o CMSF (Fig. 2; Tabela 1). Assim, as espécies foram ordenadas em um espaço funcional multivariado triangular, com espécies com folhas grandes e economia foliar intermediária no extremo positivo do PCA 1, espécies com folhas pequenas e economia aquisitiva no extremo positivo do PCA 2, e espécies com folhas pequenas e conservativas no extremo negativo da PCA 2 (Fig. 2).

Foi observada uma correlação negativa entre os atributos associados ao espectro econômico foliar, CMSF e AEF (Fig. 3). No entanto, a área foliar não apresentou nenhuma correlação com a AEF e apresentou uma correlação negativa significativa, embora com poder de explicação baixo, com o CMSF (Fig. 3). Apesar disso, a classificação das espécies como competidoras (i.e. % C) foi relacionada tanto com a área foliar, positivamente, como pelo CMSF, negativamente (Fig. 4). O percentual de estratégias de tolerância a estresse, por sua vez, foi determinado pelo CMSF, enquanto que a AEF definiu o grau de ruderalismo nas espécies (Fig. 4).

O ordenamento das espécies em um triângulo de estratégias CSR, com base no método de Pierce et al. (2013), revelou que estratégias de tolerância a estresse são proeminentes, enquanto que características ruderais são praticamente inexistentes na flora de estudo (Fig. 5). Quando ordenadas junto às espécies do FIFTH (Fig. 6), assim como junto a outras floras ao longo de todo o globo (Fig. 7), as espécies também formaram um triângulo de estratégias CSR, com as plantas lenhosas da nossa flora ocupando um dos extremos do espaço funcional, entre C e S, determinado principalmente por altos valores de CMSF (i.e. tolerância a estresse).

Gradientes ambientais ao longo de uma sucessão florestal secundária

Características edáficas apresentaram grande variação entre comunidades, ao longo da sucessão. O primeiro eixo da PCA de características químicas (PCA fertilidade) do solo explicou 52% da variação nos dados, estando principalmente correlacionado à saturação de

alumínio (-0,93), ao pH (0,91) e à disponibilidade de fósforo (0,76) (Fig. 8; Tabela 2). Por sua vez, o primeiro eixo da PCA aplicada com base em características físicas do solo (PCA umidade) explicou 44% da variação entre comunidades e foi correlacionado principalmente à densidade (-0,85) e à umidade do solo (0,82) (Fig. 9; Tabela 2). Assim, esses eixos funcionaram como bons descritores de variações na umidade e fertilidade dos solos, descrevendo um gradiente físico de solos densos para solos mais porosos e úmidos; e um gradiente químico de solos ácidos, com elevada saturação de alumínio, até solos mais alcalinos e com maior disponibilidade de macronutrientes. Com base nesses eixos, pudemos perceber que, ao longo do gradiente sucessional, houve uma forte tendência de redução da fertilidade, enquanto que a umidade dos solos não apresentou nenhuma relação com o tempo de regeneração das comunidades (Fig. 10).

Estratégias CSR ao longo de uma sucessão florestal secundária

Quando analisadas a nível de comunidade, a importância relativa de estratégias C, S e R apresentou grande variação, em diferentes contextos. Ao longo da sucessão, acompanhando a redução na fertilidade dos solos, a dominância de plantas com estratégias competitivas teve uma forte tendência a se minimizar, enquanto que estratégias de tolerância a estresse se tornaram progressivamente mais proeminentes (Fig. 11).

Discussão

A consistência do método de classificação CSR

A partir da análise multivariada de atributos foliares, nós observamos um espaço funcional triangular associado aos *trade-offs* entre estratégias CSR (Fig. 2; Tabela 1), similar ao visualizado por Pierce et al. (2013) na flora da Itália (FIFTH *database*) e utilizado como base para a construção do seu método de classificação CSR. Uma diferença clara entre o nosso triângulo e o de Pierce et al. (2013) é que aqui, de forma mais semelhante ao evidenciado por

Cerabolini et al. (2010), o espectro econômico (AEF e CMSF) ocupou o segundo eixo da PCA, enquanto que o primeiro foi explicado principalmente por variações no tamanho da folha (i.e. área e massa seca foliar) (Tabela 1). Esta diferença basicamente evidencia que, na nossa flora, variações entre espécies no tamanho da folha são mais proeminentes que diferenças no espectro econômico foliar. De qualquer forma, a existência desses dois eixos principais de variação nos atributos foliares das espécies da nossa flora (Fig. 2) está de acordo com relações multivariadas entre esses atributos observadas em outros contextos (e.g. Westoby et al. 2002; Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013), sugerindo que este padrão é consistente e deve de fato está associado a grandes restrições evolutivas em plantas, como previsto por Grime (2001) e ratificado por Grime & Pierce (2012).

No método de Pierce et al. (2013), as espécies são classificadas como competidoras não apenas por terem folhas grandes, mas também por ocuparem uma posição intermediária no espectro econômico. Isto porque, de acordo com os autores, há um *trade-off* entre essas características foliares, de tal forma que é improvável a existência de espécies com folhas grandes e espectro econômico extremo (e.g. altos CMSF). Esses *trade-offs* confirmam a existência das três estratégias adaptativas primárias em plantas, previstas por Grime (i.e. CSR), mas no entanto foram demonstrados até então apenas em um contexto geográfico muito restrito (Cerabolini et al. 2010; Pierce et al. 2013). Quando visualizamos o espaço funcional multivariado formado pelos atributos das espécies da nossa flora, algumas espécies parecem ocupar espaços além do triângulo CSR, isto é, plantas com folhas grandes e também com alto CMSF e, em especial, alta AEF (Fig. 2). Isto também fica evidente quando observamos as relações bivariadas entre os atributos, que demonstram que não há nenhuma relação entre a área foliar e a AEF, enquanto que há apenas uma fraca, embora significativa, relação negativa entre a área foliar e o CMSF (Fig. 3). De qualquer forma, como previsto por Pierce et al. (2013), tanto a área como o conteúdo de massa seca foliar determinaram a classificação das espécies

como competidoras (Fig. 4), enquanto que a AEF explicou variações no grau de ruderalismo, e o CMSF determinou fortemente o percentual de tolerância a estresses nas espécies (Fig. 4).

Para entender a ocorrência de espécies em espaços aparentemente improváveis (e.g. folhas grandes com alta AEF; Fig. 2), temos que considerar que, ao analisar isoladamente as espécies que amostramos, estamos observando apenas uma pequena parte do espaço funcional triangular que define as estratégias CSR, previsto por Grime (2001). Nossa amostragem é composta apenas por plantas lenhosas, enquanto que os postulados de Grime (2001) consideravam um padrão global, incluindo outras formas de vida (e.g. ervas) e diferentes contextos ambientais. De forma semelhante, o método de Pierce et al. (2013) foi construído com base em diferentes formas de vida, incluindo plantas herbáceas e lenhosas. Assim, quando incluímos as espécies que amostramos em contextos mais amplos, tanto com as espécies do FIFTH (Fig. 6) como junto a bancos de dados globais (Fig. 7), fica evidente que elas ocupam uma pequena parte do espaço funcional (entre estratégias C e S) que define as estratégias CSR, bem como a inexistência de combinações inesperadas entre os atributos (Fig. 7), que revela a consistência global das relações multivariadas utilizadas como base para a formulação do método de classificação de estratégias CSR em plantas vasculares (Pierce et al. 2013).

De acordo com Grime (2001), plantas ruderais têm ciclo de vida muito curto e alto investimento na produção de sementes, de forma a garantir a manutenção das suas populações em ambientes sob frequentes distúrbios. Assim, estratégias ruderais estão associadas a um grupo extremamente homogêneo de plantas efêmeras e com inúmeras similaridades ecológicas, sendo de forma geral característica de uma única forma de vida: ervas (Grime 2001). Como o método de classificação CSR foi calibrado também com base em plantas herbáceas, a inclusão apenas de espécies lenhosas na nossa amostragem justifica então a classificação das plantas no extremo entre estratégias C e S do triângulo (Figs 5, 6 e 7), visto que espécies arbóreas têm valores relativamente altos de CMSF (Grime, 2001).

Testando os pressupostos da Teoria CSR em uma sucessão florestal secundária

Após estabelecer as estratégias adaptativas primárias que evoluíram em plantas em diferentes ambientes, Grime (2001) tentou entender o envolvimento dessas estratégias em processos ecológicos, como a sucessão ecológica. De acordo com o autor, a produtividade dos habitats seria o principal determinante do papel de cada estratégia ao longo da sucessão, de tal forma que dois modelos de sucessão são propostos: em ambientes produtivos e improdutivos. Nossos resultados (Fig. 11) estão em íntimo acordo com o padrão de mudanças sucessionais que segundo Grime (2001) devem ocorrer em ambientes produtivos. Conforme previsto, plantas com características mais competitivas dominaram estágios iniciais e intermediários da sucessão, e a estratégia de tolerância a estresses se tornou progressivamente mais importante, à medida que a disponibilidade de nutrientes minerais no solo foi reduzida (Fig. 11), provavelmente como resultado do acúmulo na biomassa vegetal com o desenvolvimento da vegetação (Odum 1969; Grime 2001). A inexistência de estratégias ruderais, conforme discutido acima, se deve em parte à inclusão apenas de espécies lenhosas nas análises. No entanto, é perceptível a alta dominância de plantas herbáceas em estágios iniciais (< 5 anos) da sucessão. Assim, é possível que estratégias ruderais, que são característica desta forma de vida, dominem estágios iniciais com alta produtividade, como também previsto por Grime (2001). Esses resultados (Fig. 11), além de estarem em íntimo acordo com as previsões de Grime (2001), convergem também com o padrão de mudanças sucessionais em estratégias adaptativas observadas por Caccianiga et al. (2006) em uma sucessão primária de um ecossistema alpino, sugerindo que a dominância de plantas tolerantes a estresses em estágios sucessionais tardios, em resposta a estresses nutricionais, é um padrão amplamente consistente.

Após ser proposta, a Teoria CSR logo atraiu controversa devido à sua dificuldade de aplicação e por causa da subsequente proposição de uma hipótese rival, a “hipótese da proporção de recursos” (do inglês, *the resource-ratio hypothesis*), de Tilman (1988). Em

contraponto à visão de Grime (2001), Tilman (1988) considera que as espécies respondem a pressões ambientais sempre através do forrageamento de recursos, afirmando que a capacidade competitiva das espécies dependeria da concentração de recursos limitantes específicos. Assim, Tilman (1988) desconsidera a tolerância a estresses por meio de adaptações morfofisiológicas. Outra afirmação de Tilman (1988) se refere aos gradientes ambientais que, ao longo da evolução, moldaram diferentes estratégias ecológicas. Enquanto que Grime (2001) considera que a interação entre distúrbios e estresses ambientais deve ter agido como pressão seletiva, definindo as estratégias das espécies, Tilman (1988) considera que, em ambientes florestais, o principal gradiente ambiental responsável pela diferenciação de estratégias entre espécies consiste em um gradiente de solos pobres e com alta intensidade luminosa, em estágios sucessionais iniciais, até ambientes com solos ricos e sob limitação de luz, em estágios tardios. Em contraste com esta hipótese, nossos resultados revelaram um gradiente de solos ricos, em estágios sucessionais iniciais, até solos pobres em nutrientes, em estágios avançados (Fig. 10), corroborando também postulados clássicos sobre o fenômeno da sucessão ecológica (Odum 1969). Além disso, o pressuposto de que as espécies respondem a pressões ambientais sempre através da produção de estruturas extras para a aquisição de mais recursos (Tilman 1988) é incompatível com o caráter mais conservativo das adaptações das espécies a condições estressantes (e.g. produção de tecidos densos), como observado aqui (Fig. 11) e sugerido por inúmeros estudos (e.g. Pierce et al. 2005; Cerabolini et al. 2010).

Assim, a Teoria CSR (Grime 2001) se mantém ainda mais consistente, e, diferentemente da sua hipótese rival, pode ser aplicada *in situ* para predizer, quantificar e comparar a estrutura de comunidades vegetais, incluindo agora florestas tropicais. Além disso, em contraponto a abordagens convencionais, que se baseiam na definição de grupos funcionais arbitrários e dicotômicos (e.g. pioneira x tolerante a sombra), a utilização do método de classificação de estratégias CSR de Pierce et al. (2013) permite a definição de estratégias ecológicas de forma

contínua, em diferentes contextos ambientais e com base em estratégias adaptativas vegetais, que levam em conta como diferentes estratégias evoluíram em resposta a diferentes condições ambientais (Grime 2001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abramoff, M.D., Magelhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36–42.

Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, **112**, 10–20.

Cerabolini, B., Brusa, G., Ceriani, R.M., De Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, **210**, 253–261.

Douma, J.C., Aerts, R., Witte, J.P.M., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Metselaar, K. & van Bodegom, P.M. (2012) A combination of functionally different plant traits provides a means to quantitatively predict a broad range of species assemblages in NW Europe. *Ecography*, **35**, 364–373.

Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, H.C. (2012) A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, **26**, 56–65.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688–695.

Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.

Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**, 1169–1194.

Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, **79**, 259–281.

Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, **85**, 282–294.

IBGE (2008) Mapa da área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **104**, 864–869.

Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. (2009) Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, **41**, 608–617.

McGill, B.J., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.

Odum, E.P (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262–270.

Pérez-Harguindeguy, N. et al. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167–234.

Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B.E.L. (2012) Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, **109**, 1047–1053.

Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B. (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, **27**, 1002–1010.

Pierce, S., Vianelli, A. & Cerabolini, B. (2005) From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. *Functional Ecology*, **19**, 763–776.

Reich, P.B. (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275–301.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153.

Ryser, P., Bernardi, J. & Merla, A. (2008) Determination of leaf fresh mass after storage between moist paper towels: constraints and reliability of the method. *Journal of Experimental Botany*, **59**, 2461–2467.

Shepherd, G.J. (2010) FITOPAC 2.1. Departamento de Botânica/UNICAMP, São Paulo.

Tilman, D. (1988) *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.

Toledo, M., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Balcázar, J., Chuvina, J., Leño, C., Licona, J.C. & Poorter, L. (2011) Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. *Journal of Ecology*, **100**, 253–163.

Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.

Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M. & Wright, S.J. (2007) Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany*, **99**, 1003–1015.

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

TABELA 1. Coeficientes de correlação de Spearman entre atributos foliares e os dois primeiros eixos da Análise de Componente Principais (PCA). * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$; *** $p < 0,0001$.

Atributos	PCA 1	PCA 2
Log Área Foliar (mm ²)	0.954***	0.272**
Log Massa Seca (mg)	0.979***	-0.085
AEF (mm ² /mg)	-0.107	0,850***
CMSF (%)	-0.178*	-0.875***

TABELA 2. Correlação entre variáveis edáficas e o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais (PCA) de fatores edáficos associados à fertilidade e à umidade do solo das 26 unidades amostrais, na Paraíba, Brasil.

Variáveis	PCA 1 Fertilidade	PCA 1 umidade
Fósforo (P)	0.7551	-
pH	0.9095	-
Potássio (K)	0.6874	-
Soma de bases (S)	0.6644	-
Capacidade de Troca Catiônica (CTC)	-0.6075	-
Saturação de Alumínio (m)	-0.9313	-
matéria orgânica	-0.3239	-
Densidade aparente (Dap)	-	-0.8576
Densidade Real (Dr)	-	-0.7193
Areia grossa	-	-0.031
Argila	-	0.582
Umidade residual	-	0.6355
Umidade (15 Atm)	-	0.818

LEGENDA DAS FIGURAS

FIGURA 1. Paisagem de estudo, com a localização das unidades amostrais e descrição das formas de uso do solo.

FIGURA 2. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) dos atributos foliares utilizados no cálculo de estratégias CSR das espécies amostradas na paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. AEF = Área Específica Foliar; CMSF = Conteúdo de Massa Seca Foliar.

FIGURA 3. Análises de regressão entre os atributos utilizados no cálculo de estratégias CSR das espécies amostradas na paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. AEF = Área Específica Foliar; CMSF = Conteúdo de Massa Seca Foliar. *** $p < 0,001$; N.S. = Relação não-significativa.

FIGURA 4. Análises de regressão entre os atributos foliares e o percentual de estratégias ruderais (R), competitivas (C) e de tolerância a estresses (S) nas espécies amostradas na paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. AEF = Área Específica Foliar; CMSF = Conteúdo de Massa Seca Foliar. *** $p < 0,001$.

FIGURA 5. Triângulo de estratégias CSR, indicando de forma contínua as estratégias ecológicas adaptativas das espécies de plantas amostradas na área de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. Classificação realizada com base em atributos foliares, conforme proposto por Pierce et al. (2013). C (%), S (%) e R (%) representam, respectivamente, o percentual de estratégias competitivas, de tolerância a estresses e ruderais, em cada planta.

FIGURA 6. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de atributos foliares de espécies de plantas herbáceas da base de dados do FIFTH (*Flora d'Italia Functional Traits Hoard*); Cerabolini et al. 2010) junto às espécies de plantas lenhosas amostradas na paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. Variações de cores denotam variações contínuas no percentual de estratégias CSR nas

espécies amostradas na paisagem de estudo. SLA = Specific Leaf Area (Área Específica Foliar); LDMC = Leaf Dry Matter Content (Conteúdo de Massa Seca Foliar); LogLA = Logarithm of Leaf Area (Logaritmo da área foliar).

FIGURA 7. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de atributos foliares de espécies em bancos de dados globais junto às espécies de plantas lenhosas amostradas na paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil. SLA = Specific Leaf Area (Área Específica Foliar); LDMC = Leaf Dry Matter Content (Conteúdo de Massa Seca Foliar); LA = Leaf Area (área foliar).

FIGURA 8. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de características químicas, associadas à fertilidade dos solos das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas na Paraíba, Nordeste do Brasil. Cores denotam a classe de tempo de regeneração das comunidades.

FIGURA 9. Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (PCA) de características físicas, associadas à disponibilidade de água no solo das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas na Paraíba, Brasil. Cores denotam a classe de tempo de regeneração das comunidades.

FIGURA 10. Análise de regressão linear entre o primeiro eixo das Análises de Componentes Principais de características físicas (PCA umidade) e químicas (PCA fertilidade) dos solos e o tempo de regeneração das 26 áreas de Floresta Atlântica analisadas na Paraíba, Nordeste do Brasil. FM = Floresta madura. $**p < 0,01$. N.S. – não significativo.

FIGURA 11. Análises de regressão entre a média ponderada em cada comunidade (do inglês, *Community Weight Mean* – CWM) de estratégias ecológicas de competição (“C”) e de tolerância a estresses (“S”), e (a) o tempo de regeneração, (b) a fertilidade e (c) a umidade dos solos de 26 áreas de Floresta Atlântica, na Paraíba, Nordeste do Brasil. FM = Floresta Madura. $**p < 0,01$; $***p < 0,001$.

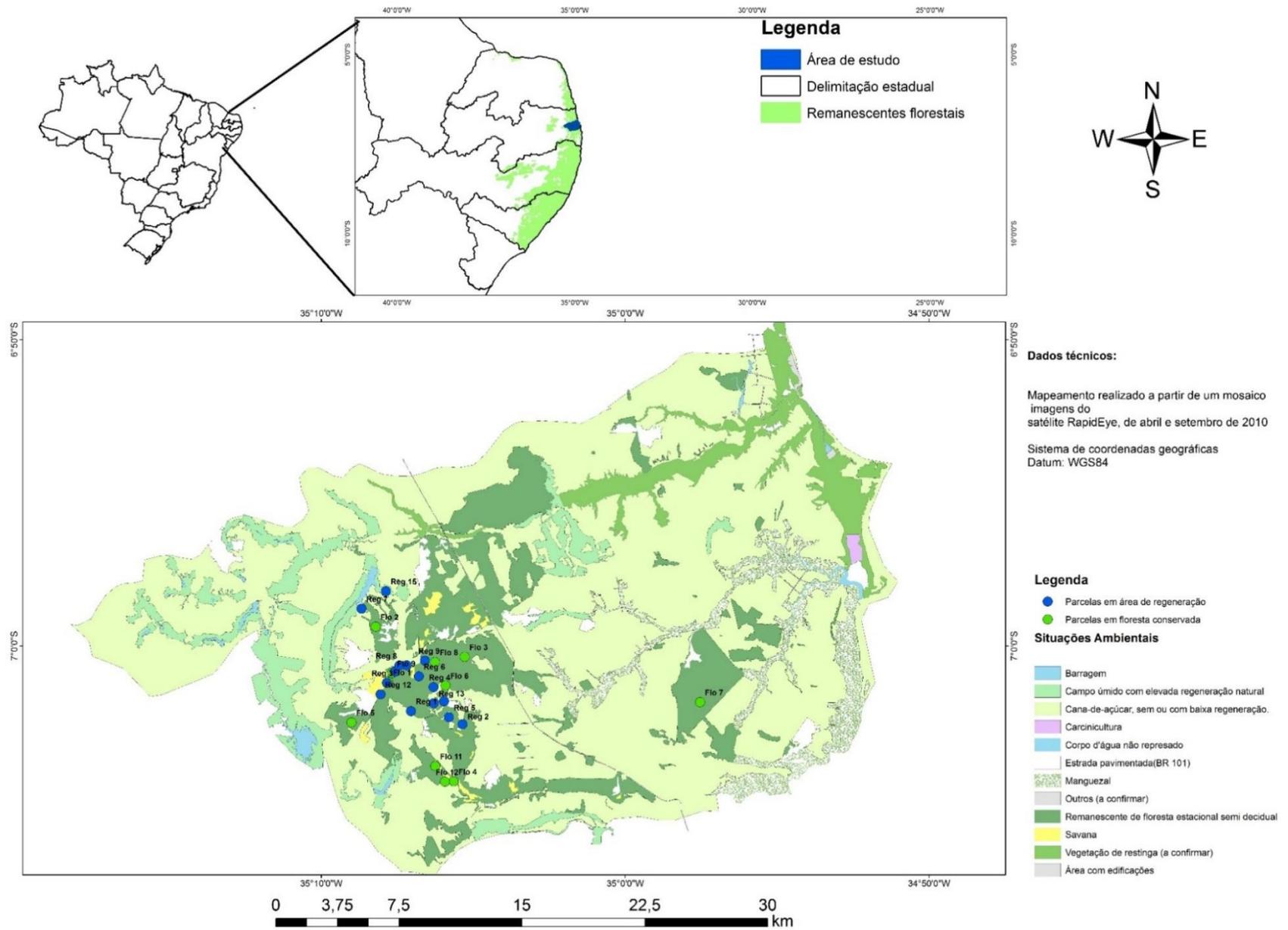


FIGURA 1.

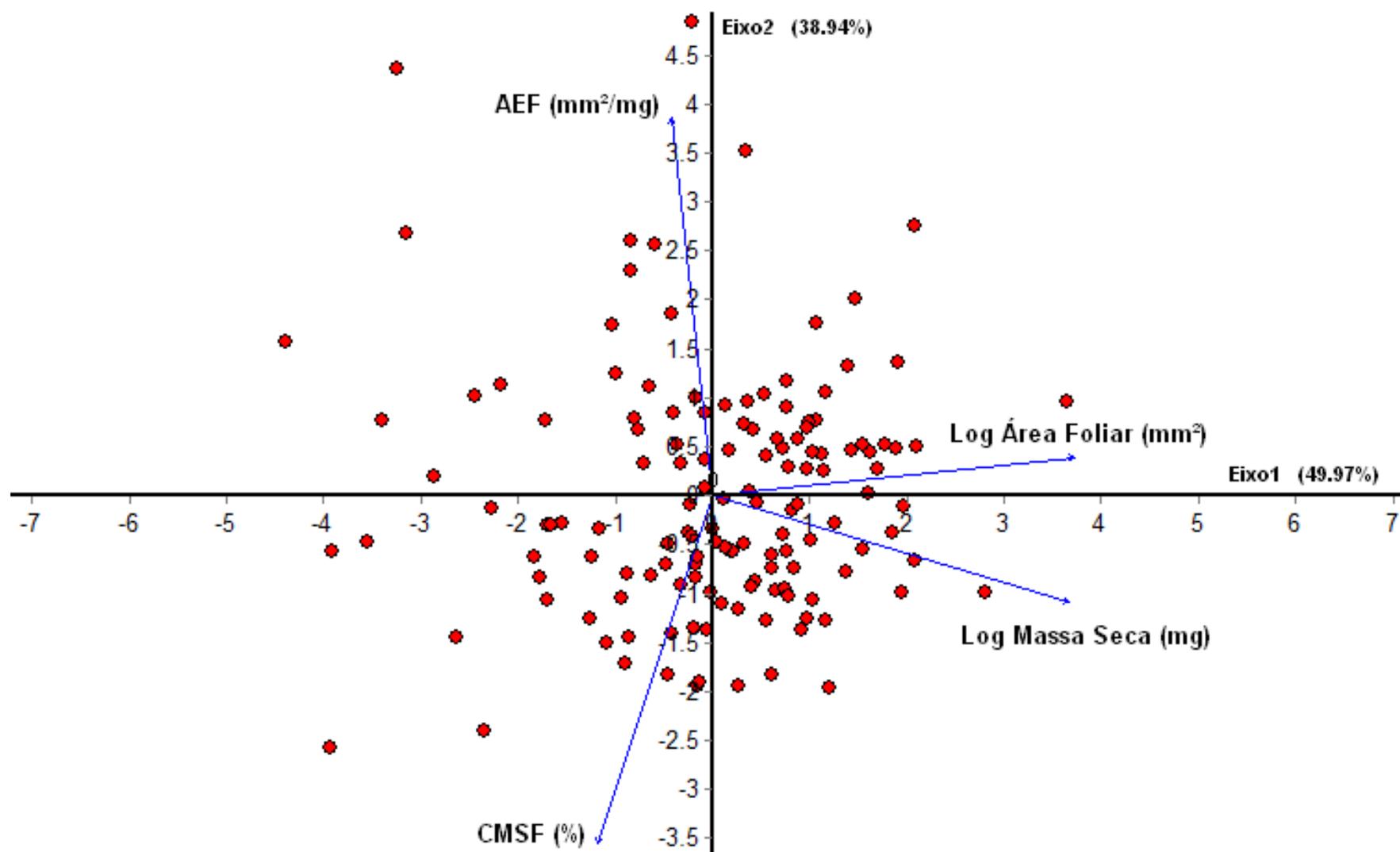


FIGURA 2.

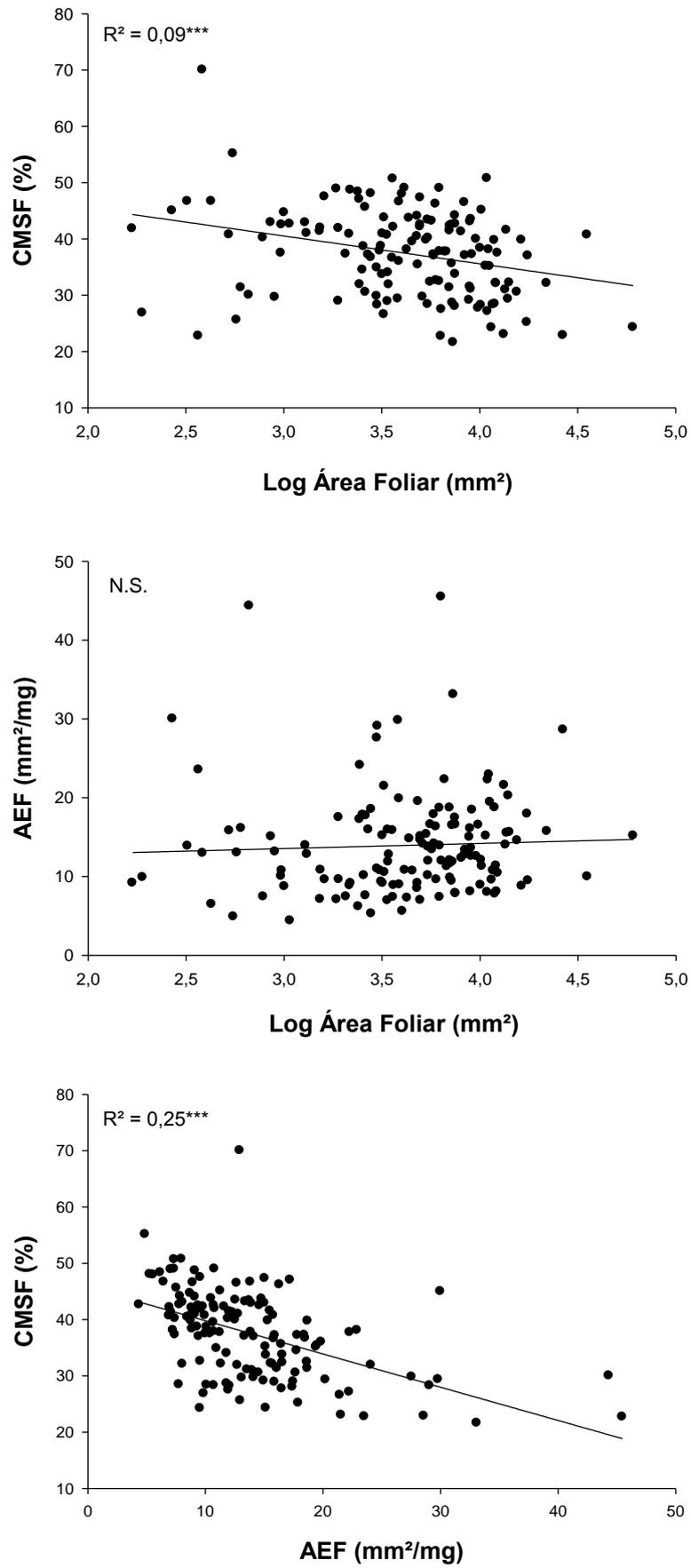


FIGURA 3.

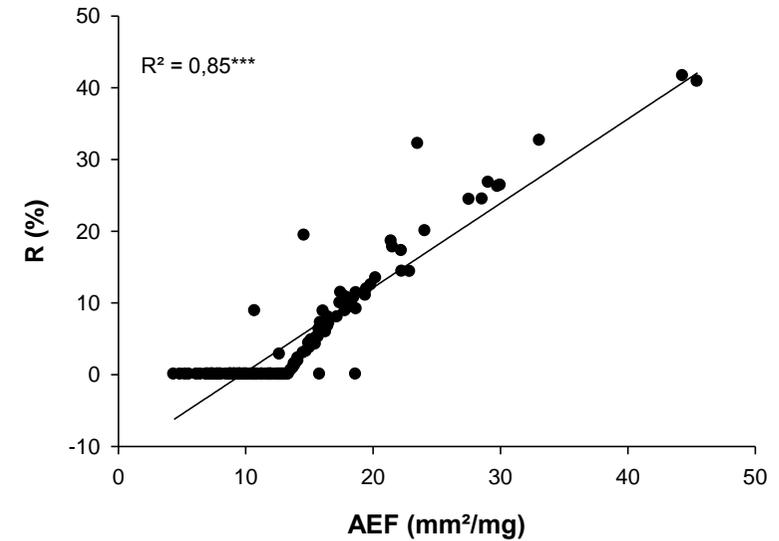
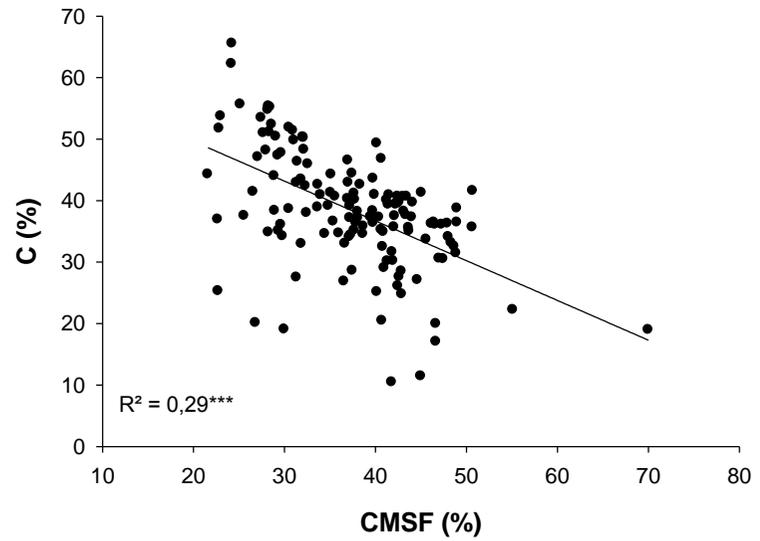
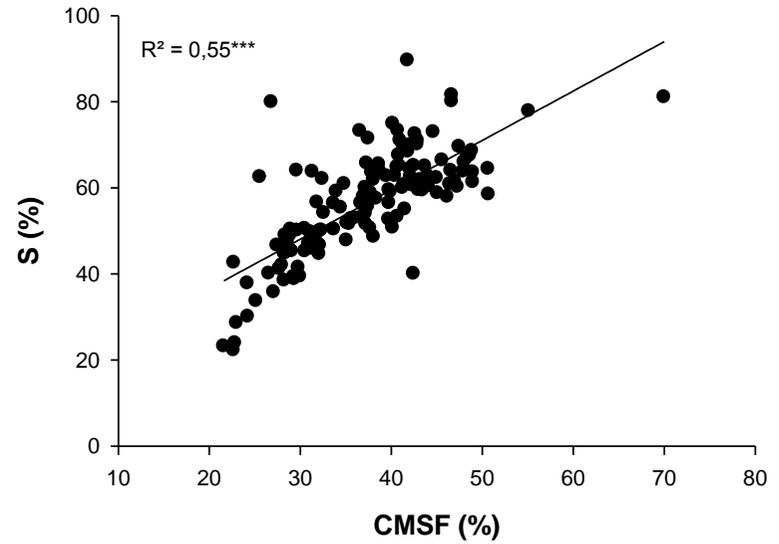
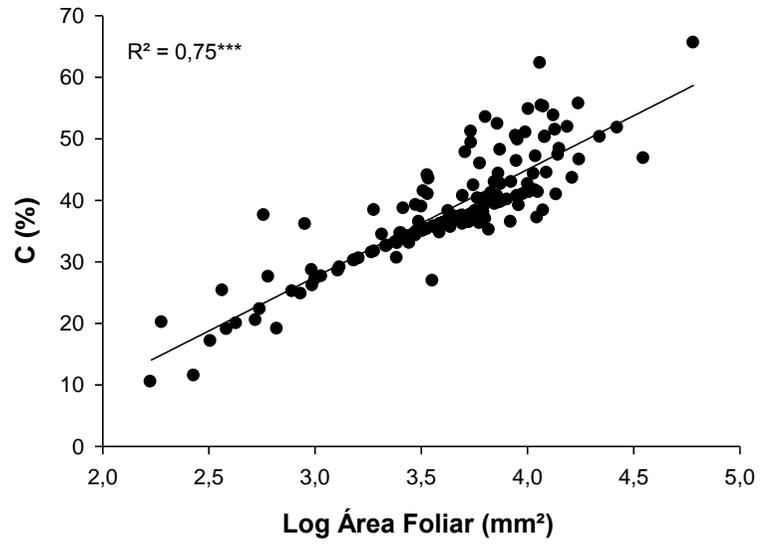


FIGURA 4.

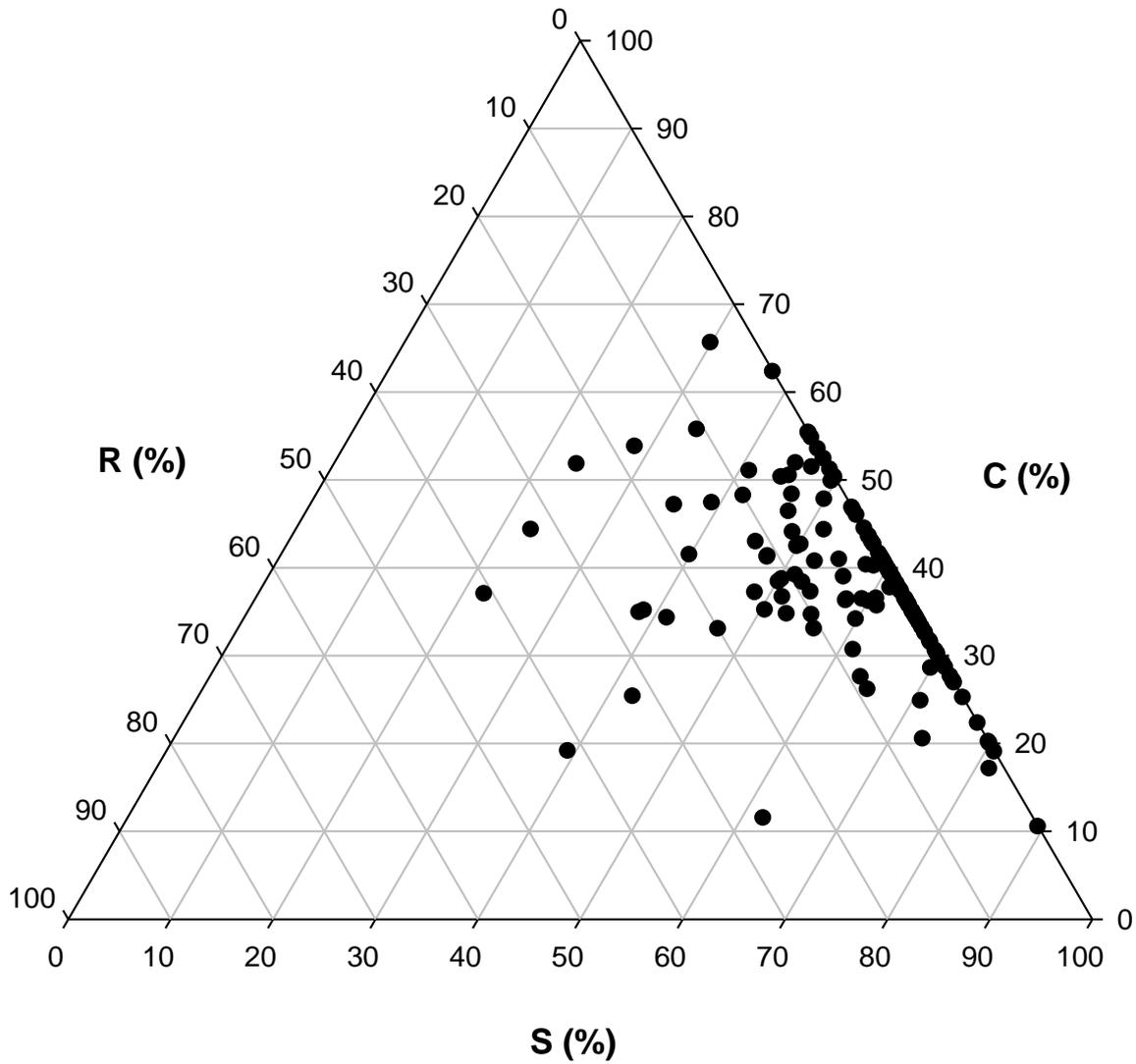


FIGURA 5.

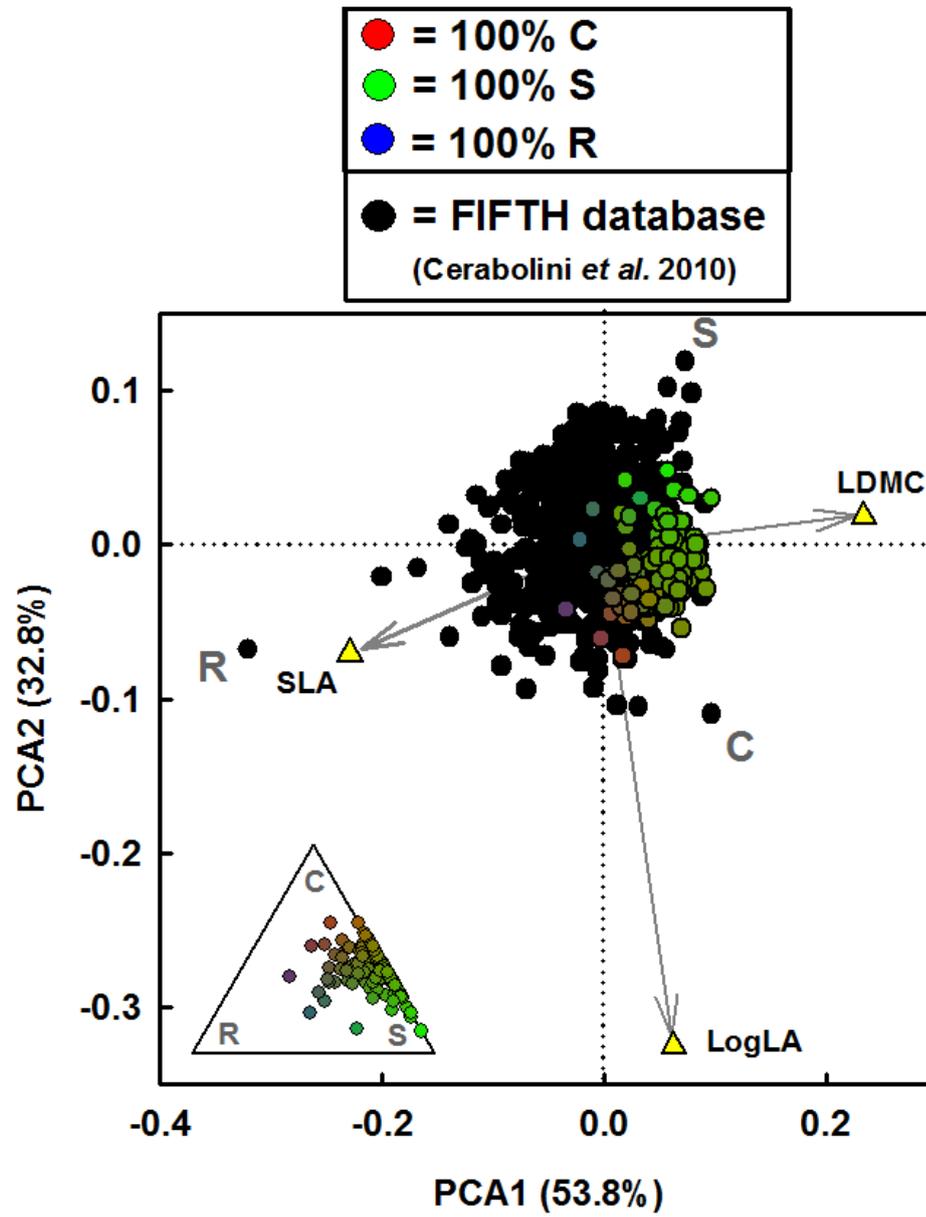
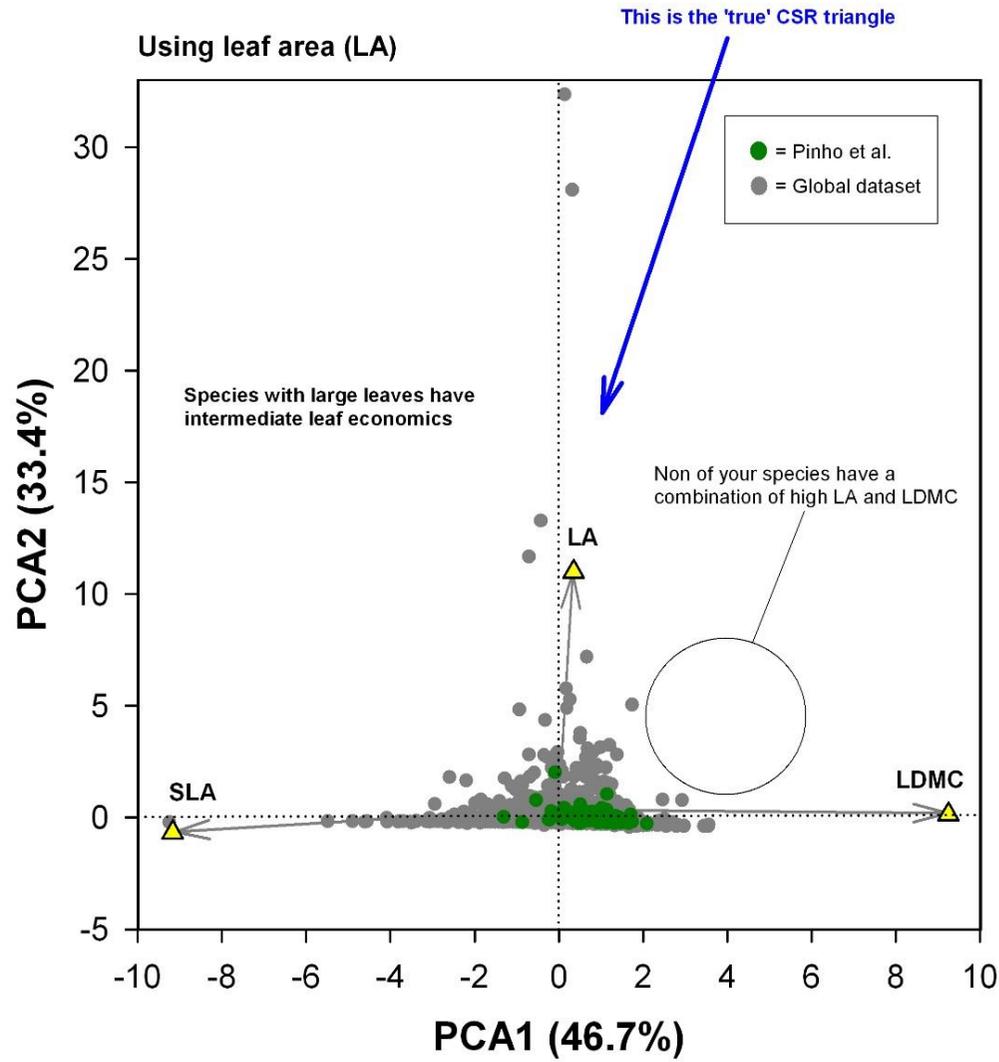


FIGURA 6.



Using a log scale exaggerates the species with small leaves, but your species are found along a spectrum between large leaved and high LDMC

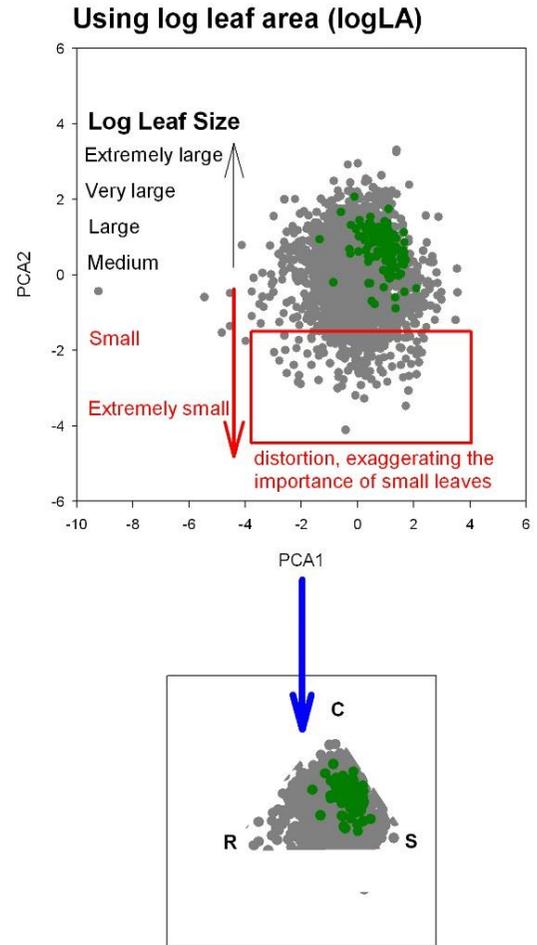


FIGURA 7.

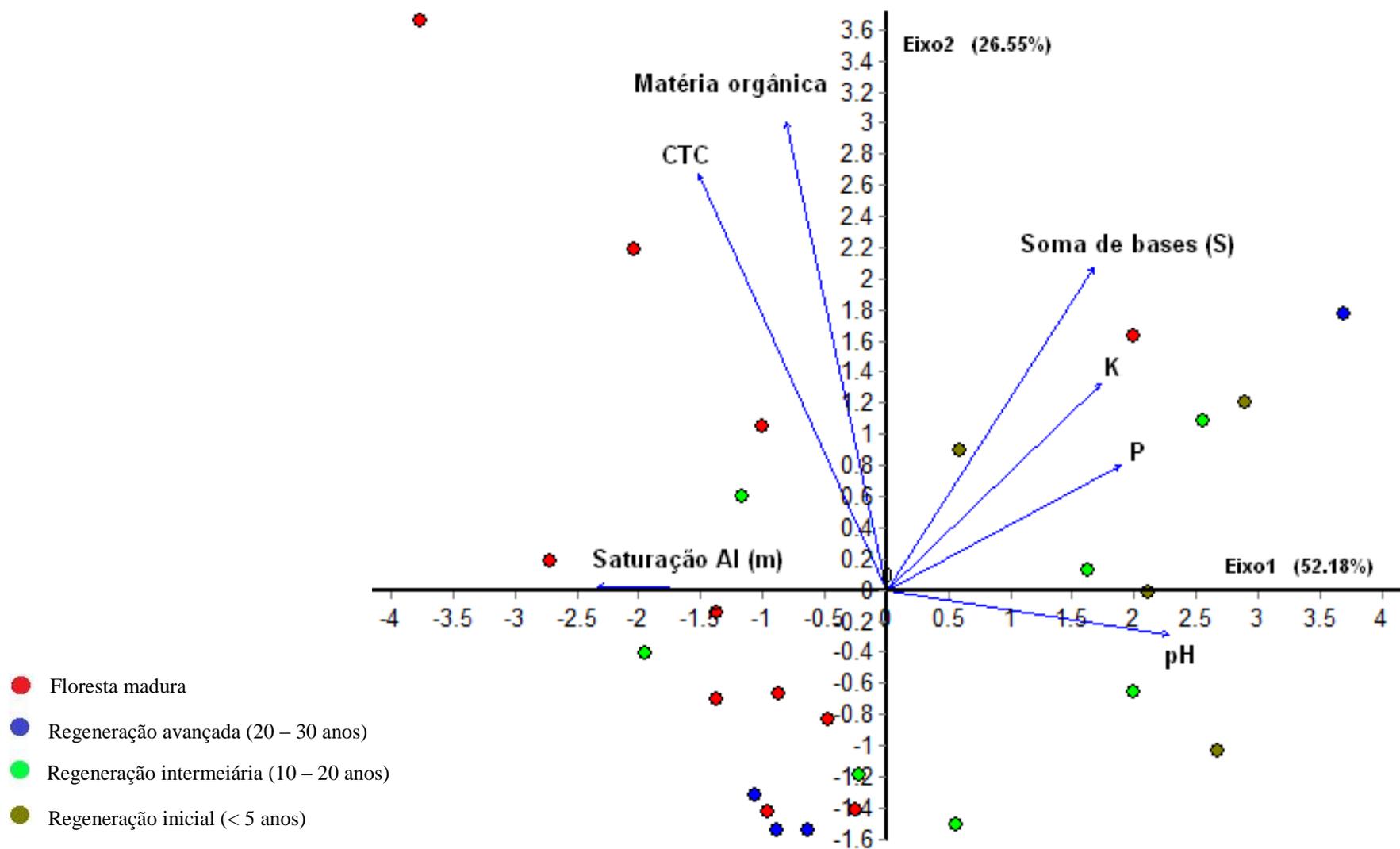


FIGURA 8.

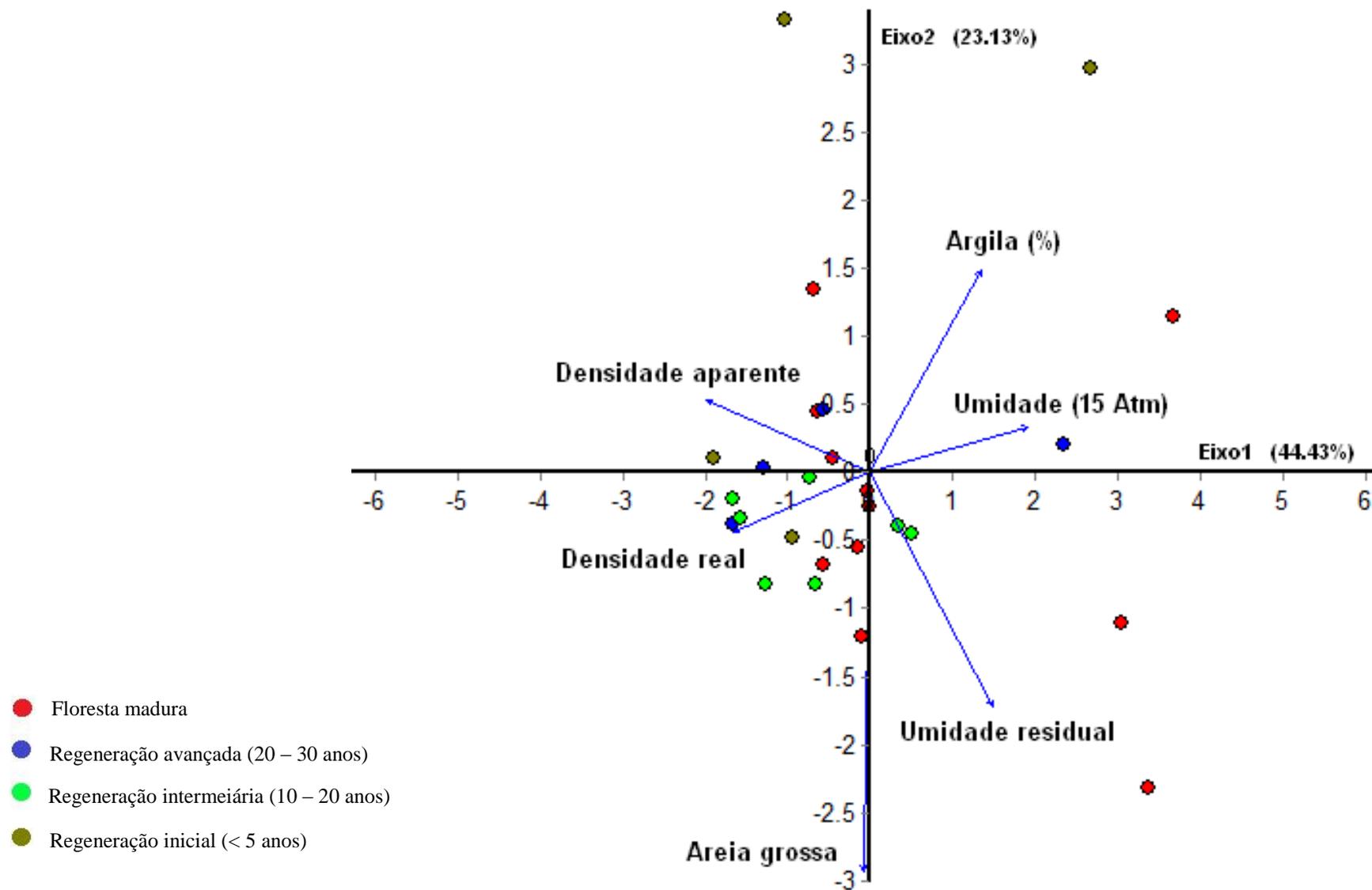


FIGURA 9.

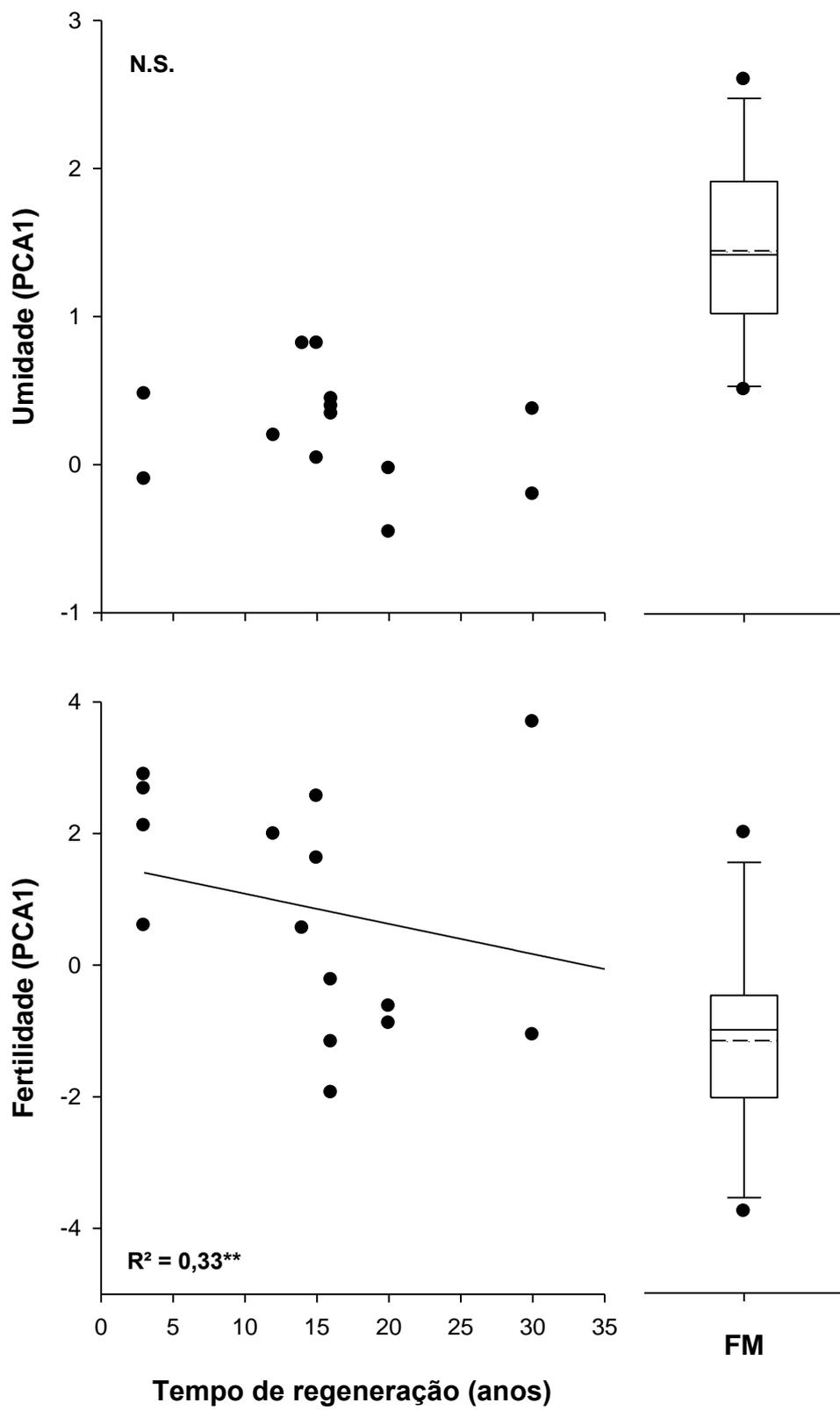


FIGURA 10.

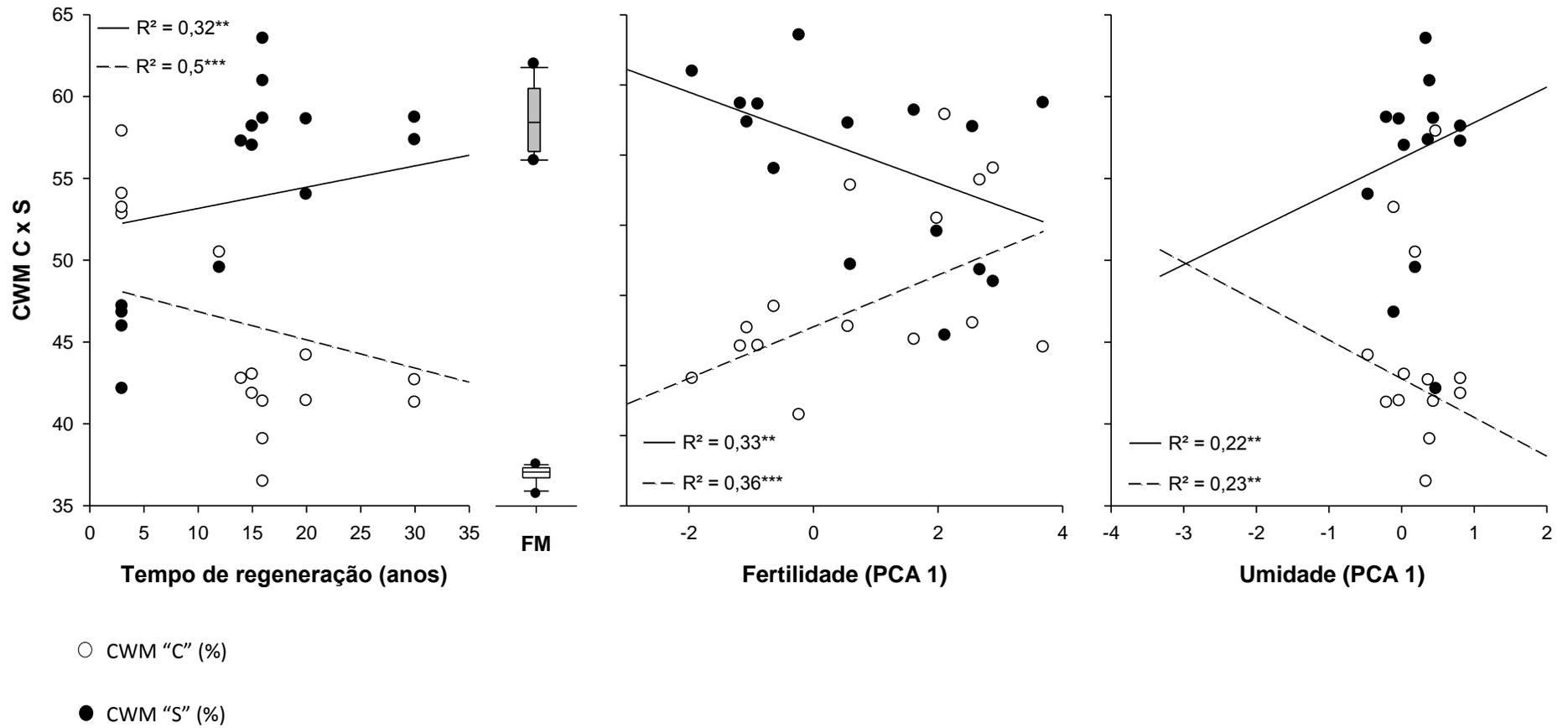


FIGURA 11.

CONCLUSÕES

Nesta dissertação, nós investigamos, a partir de uma perspectiva funcional, os mecanismos que determinam mudanças na composição e abundância relativa de espécies em assembleias de plantas, ao longo de uma sucessão florestal secundária. Com base em atributos foliares associados às estratégias de aquisição e uso de recursos das espécies, nós encontramos fortes evidências de que padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em comunidades vegetais não são aleatórios, mas dependem de características ecofisiológicas das espécies, que lhes conferem sucessos diferentes em diferentes situações ambientais e ecológicas. Mais especificamente, nossos resultados sugerem que: (1) com o desenvolvimento da vegetação, o pH e a disponibilidade de nutrientes minerais no solo tendem a diminuir ao longo da sucessão, determinando variações na composição florística e funcional das comunidades; (2) em estágios sucessionais iniciais, com solos férteis e alcalinos, espécies com alta capacidade de competir por recursos e crescer rapidamente tendem a ser favorecidas, mas são, em função da redução da fertilidade e do aumento da acidez do solo, progressivamente substituídas por espécies mais tolerantes a estresses, que crescem lentamente, têm tecidos densos e ciclos de vida longos; (3) no início da sucessão, a ocorrência e abundância das espécies tende a ser definida pela complementariedade de nicho, provavelmente como resultado de interações antagônicas, que limitam a similaridade entre as espécies que co-ocorrem em uma comunidade. Por outro lado, com a redução do pH e da disponibilidade de recursos no solo, filtros abióticos se tornam progressivamente mais preponderantes, restringindo gradualmente a diversidade de estratégias vegetais de economia de recursos, ao longo da sucessão. Assim, florestas maduras, embora apresentem maior riqueza de espécies e diversidade de histórias de vida, são compostas por um subgrupo não aleatório de espécies com estratégias similares de aquisição e uso de recursos, capazes de tolerar solos ácidos e com baixa disponibilidade de recursos. Diferenças no estabelecimento de plântulas e/ou na mortalidade das plantas, que não são aleatórias em relação aos atributos das espécies, devem ter gerado os padrões observados.

Por fim, nós também avaliamos os pressupostos, bem como a aplicabilidade no contexto de florestas tropicais, de uma das mais antigas teorias de estratégias adaptativas vegetais, a Teoria CSR. Nesta perspectiva, nossos resultados revelaram: (1) a consistência dos *trade-offs* entre atributos funcionais observados em outros contextos ecológicos e utilizados como base para a construção do método de classificação CSR de plantas lenhosas; e (2) a validade dos pressupostos da Teoria CSR, que foi capaz de explicar as mudanças sucessionais observadas,

com a substituição gradual de plantas com caráter competitivo por espécies mais tolerantes a estresses, em função da disponibilidade de recursos no solo. Em síntese, esses resultados sugerem que os *trade-offs* associados às estratégias C, S e R estão de fato relacionados a grandes restrições evolutivas, e que a teoria CSR pode ser amplamente aplicada para prever, quantificar e comparar a estrutura de comunidades com base em estratégias adaptativas vegetais.

Além do avanço teórico evidente, por elucidar questões há muito tempo centrais e controversas na Ecologia, referentes aos mecanismos que determinam a estrutura de comunidades em florestas tropicais e a substituição de espécies em gradientes sucessionais, os resultados deste trabalho têm também importantes implicações práticas. Em primeiro lugar, por aumentar a nossa capacidade preditiva de mudanças vegetacionais em resposta a variações espaço-temporais na disponibilidade de recursos no solo, mesmo que tais variações não estejam associadas a gradientes sucessionais. Em segundo, por prover informações relevantes para o manejo de ecossistemas florestais. Em ações de restauração florestal, por exemplo, determinados grupos de espécies podem ser favorecidos ou desfavorecidos intencionalmente, a partir de modificações de características edáficas, desde que atributos foliares das espécies sejam conhecidos. Isto tem também relevância para ações de controle de espécies exóticas invasoras, cuja distribuição e abundância pode ser controlada a partir desta abordagem. Para isso, nossos resultados indicam também que o CMSF, em contraponto ao tradicional uso da AEF, é o atributo foliar de fácil mensuração mais apropriado para prever respostas de assembleias de plantas a gradientes edáficos. Atributos de outras dimensões ecológicas vegetais (e.g. espectro econômico da madeiras, atributos radiculares) e processos estocásticos (e.g. limitação de dispersão) podem ainda ser analisados para uma compreensão mais detalhada de padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em comunidades vegetais.

RESUMO

A sucessão florestal é um tema central na ecologia e provê um cenário ideal para entender como assembleias de plantas são organizadas, mas os mecanismos que determinam a substituição de espécies ao longo de gradientes sucessionais e ambientais raramente são examinados. A partir de uma perspectiva funcional, com base em atributos foliares, nós testamos a hipótese de que fatores edáficos determinam o sucesso de diferentes estratégias ecológicas vegetais e o papel de diferentes processos ecológicos (filtros ambientais e limitação de similaridade), definindo assim mudanças na composição e estrutura de comunidades vegetais, em uma sucessão florestal secundária. Adicionalmente, avaliamos a validade do método de classificação de tipos funcionais CSR para plantas lenhosas em florestas tropicais, testando em seguida os pressupostos da “Teoria CSR”, que prevê o envolvimento de estratégias ecológicas vegetais na sucessão com base em um triplo *trade-off* na evolução das plantas, associados à capacidade das espécies competirem por recursos (C), tolerarem estresses (S) e responderem a distúrbios (R). Ao longo da sucessão, a fertilidade e o pH do solo apresentaram uma forte tendência de redução, explicando a progressiva substituição de espécies com alta capacidade de competir por recursos e crescer rapidamente, em estágios iniciais, por outras mais tolerantes a estresses, com tecidos densos e baixa demanda por recursos dos solos, que dominaram estágios sucessionais avançados e florestas maduras. No início da sucessão, a complementariedade de nicho foi o principal determinante da ocorrência e abundância das espécies, provavelmente como resultado de interações antagônicas, que podem limitar a similaridade entre as espécies que co-ocorrem em uma comunidade. No entanto, com a redução da disponibilidade de nutrientes e aumento da acidez dos solos, filtros abióticos se tornaram progressivamente mais preponderantes, restringindo gradualmente a diversidade de estratégias vegetais de aquisição e uso de recursos, ao longo da sucessão. Relações multivariadas entre os atributos foliares das espécies demonstraram a consistência dos *trade-offs* observados em outros contextos e utilizados como base para a construção do método de classificação CSR. O método também foi capaz de explicar as mudanças sucessionais observadas em concordância com a teoria CSR, i.e. a substituição gradual de espécies com caráter competitivo por plantas mais tolerantes a estresses. Em resumo, esses resultados sugerem que fatores edáficos e processos de nicho determinam fortemente padrões de distribuição, abundância e coexistência de espécies em florestas tropicais; e que a Teoria CSR pode ser amplamente utilizada para quantificar, comparar e prever a estrutura de comunidades com base em estratégias adaptativas vegetais.

Pinho, B.X. Diversidade funcional de plantas lenhosas...

Palavras-chave: atributos funcionais, disponibilidade de recursos no solo, diversidade funcional, filtros ambientais, limitação de similaridade, sucessão florestal, Teoria CSR.

ABSTRACT

Succession is a central issue of ecological theory, but little is known about what drives species replacement and what is the role played by different community assembly processes (i.e. habitat filtering and limiting similarity) along tropical forest secondary succession. We tested whether variation in soil factors related to resource availability can define the strength of different assembly processes and explain successional changes by imposing differential successions for different plant economic strategies. We also tested the applicability of CSR plant functional types classification system in a rainforest, to understand and predict successional changes based on plant adaptive strategies in the light of CSR theory, which consider a triple trade-off in the evolution of plants, related to their ability to tolerate stress (S), respond to disturbance (R) or to be competitive dominants (C). We sampled all trees (DBH > 1 cm) within 11 plots (300m²) in old-growth forests and 15 along a chronosequence (3 to 35-years) of Atlantic forest regeneration following slash-and-burn agriculture. After quantifying species-mean for five leaf traits related to resource use and acquisition, we calculated the community weight mean (CWM) of traits and the functional multivariate dispersion (Fdis) for each community. We infer about the strength of niche-based processes based on the deviation of trait distribution from a neutral expectation. To understand community assembly, we relate all these metrics with forest age and axes of variation in edaphic factors related to resource availability. To test the validity of CSR classification system beyond the restrict region where it was calibrated, we perform multivariate analyses between leaf traits of 129 tropical tree species and analyzed the consistency of the trade-offs used as the basis for the construction of the method. After define for each specie a percentage of C, S and R, we calculate the CWM for each of these strategies and analyzed variations in the relative importance of each one, as a function of forest age and soil resource availability. In synthesis, the results suggests that (1) soil nutrient availability and pH are strongly reduced along succession, determining changes in patterns of distribution, abundance and coexistence of species according to their functional traits; (2) species with acquisitive traits, which can forage resources and grow fast, are favored in productive habitats, while more conservative traits (i.e. higher leaf dry matter content) benefit plants in unproductive habitats; (3) as a function of forest age and the reduction of soil resource availability, the competitive driven process leading to limiting similarity becomes gradually less important and the process of environmental filtering more important in shaping species occurrence and abundance in plant communities, leading to a progressive functional convergence along succession; (4) despite being calibrated in a restricted region, CSR

classification is consistent with trait variation in other ecological contexts, and could explain and predict the successional replacement of competitive by stress-tolerant strategists, in agreement with CSR theory. Thus, vegetation changes along successional and edaphic gradients can be understood and predicted from the relation between leaf traits and soil resource availability, and CSR theory, against common criticism, now have empirical support in a wider range of ecological situations and can be applied *in situ* to predict, quantify and compare community structure based on adaptive plant strategies.

Key-words: coexistence theory, environmental filters, functional diversity, functional traits, CSR theory and classification, limiting similarity, multivariate analyses, secondary forest succession, soil resource availability, trade-offs.

ANEXOS

ANEXO 1. Lista de espécies de plantas registradas em áreas de regeneração natural (RN) e florestas maduras (FM), na floresta Atlântica do nordeste, Paraíba, Brasil.

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Anacardiaceae				
Anacardium occidentale L.	cajueiro, cajuí	árvore		
Tapirira guianensis Aubl.	cupiúba	árvore	X	X
Thyrsodium spruceanum Benth.	cabotã-de-leite	árvore	X	X
Annonaceae				
Anaxagorea dolichocarpa Sprague & Sandwith	embirona	arvoreta		X
Annona salzmannii A.DC.	araticum, ariticum	árvore		X
Annonaceae sp.1	embirona	árvore		X
Duguetia gardneriana Mart.	pinha-da-mata, pinha-brava	árvore		X
Guatteria schomburgkiana Mart.	embira-preta, embiriba-preta	árvore	X	X
Xylopia frutescens Aubl.	semente-de-imbira	árvore	X	X
Xylopia laevigata (Mart.) R.E.Fr.	mium	árvore	X	X
Apocynaceae				
Aspidosperma discolor A.DC.	gororoba-de-concha, pau-falho	árvore		X
Aspidosperma spruceanum Benth. ex Müll.Arg.	gororoba	árvore		X
Hancornia speciosa Gomes	mangaba	arvoreta	X	
Himatanthus bracteatus (A.DC.) Woodson	banana-de-papagaio, leiteiro	árvore	X	X
Tabernaemontana flavicans Willd. ex Roem. & Schult.	pau-pombo	árvore		X
Aquifoliaceae				
Ilex cf. sapotifolia Reissek		árvore		X
Araliaceae				
Schefflera morototoni (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	sambaquim	árvore	X	X
Arecaceae				
Attalea oleifera Barb.Rodr.	babaçu	palmeira arbórea		X
Bactris acanthocarpa Mart.	maraiá	palmeira arbustiva		X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Bactris cf. setosa Mart.	tucum	palmeira arbórea	X	X
Euterpe edulis Mart.	coco-ripa	palmeira arbórea		X
Syagrus oleracea (Mart.) Becc.	catolé	palmeira arbórea		X
Asteraceae				
Asteraceae sp.1	aleluia	subarbusto	X	
Tilesia baccata (L.) Pruski		subarbusto	X	
Bignoniaceae				
Fridericia dispar (Bureau ex K.Schum.) L.G.Lohmann		liana	X	
Handroanthus cf. serratifolius (A.H.Gentry) S.Grose	pau-d'arco-amarelo, ipê-amarelo	árvore	X	
Handroanthus impetiginosus Mattos	pau-d'arco-roxo, ipê-roxo	árvore	X	X
Jacaranda cf. duckei Vattimo		arvoreta		X
Tabebuia roseoalba (Ridl.) Sandwith	peroba, pau-d'arco, ipê	árvore	X	X
Bixaceae				
Cochlospermum regium (Mart. ex Schrank) Pilg.	algodão-do-mato, algodão-bravo	arvoreta	X	
Boraginaceae				
Cordia superba Cham.	grão-de-galo	árvore	X	X
Cordia toqueve Aubl.		árvore		X
Burseraceae				
Protium aracouchini (Aubl.) Marchand	amesclinha	arvoreta		X
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	amescla, amescla-de-cheiro	árvore	X	X
Protium neglectum Swart	amesclão	árvore	X	X
Tetragastris catuaba Soares da Cunha		árvore		X
Calophyllaceae				
Calophyllum brasiliense Cambess.	gulandi-carvalho	árvore		X
Celastraceae				
Maytenus distichophylla Mart. ex Reissek	bom-nome	árvore		X
Maytenus erythroxylla Reissek	bom-nome	árvore	X	
Maytenus sp.	bom-nome	árvore	X	X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Chrysobalanaceae				
Chrysobalanaceae sp.1	pau-cinza	árvore		X
Hirtella racemosa Lam.	vaqueta	arbusto	X	X
Licania octandra (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	pau-cinza	árvore	X	X
Clusiaceae				
Caraipa densifolia Mart.	camaçari	árvore		X
Clusia nemorosa G.Mey.	pororoça	árvore	X	X
Garcinia gardneriana (Planch. & Triana) Zappi	bacupari	árvore		X
Symphonia globulifera L.f.	gulandi-de-leite, bulandi	árvore		X
Tovomita fructipendula (Ruiz & Pav.) Cambess.		árvore		X
Tovomita mangle G.Mariz		árvore		X
Combretaceae				
Buchenavia tetraphylla (Aubl.) R.A.Howard	embridiba	árvore	X	X
Dilleniaceae				
Tetracera breyniana Schltld.	cipó-de-fogo	liana	X	
Ebenaceae				
Diospyros sp.	laranjinha	árvore		X
Elaeocarpaceae				
Sloanea guianensis (Aubl.) Benth.	pau-osso	árvore		X
Erythroxylaceae				
Erythroxylum mucronatum Benth.		arvoreta		X
Erythroxylum rimosum O.E.Schulz		arbusto	X	
Erythroxylum sp.		arvoreta		X
Erythroxylum squamatum Sw.	pimentinha	arvoreta		X
Erythroxylum subrotundum A.St.-Hil.		arvoreta		X
Euphorbiaceae				
Manihot sp.	roça-brava	arbusto	X	

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Fabaceae				
Abarema cochliocarpos (Gomes) Barneby & J.W.Grimes	babatenon	árvore	X	X
Abarema filamentosa (Benth.) Pittier		árvore	X	X
Albizia pedicellaris (Dc.) L.Rico	vassourinha-mijona	árvore		X
Andira fraxinifolia Benth.	angelim-de-morcego	árvore	X	
Andira legalis (Vell.) Toledo	angelim-roxo	árvore		X
Apuleia leiocarpa (Vogel) J.F.Macbr	jitaí	árvore	X	
Apuleia leiocarpa (Vogel) J.F.Macbr.	jitaí	árvore	X	X
Bauhinia cheilantha (Bong.) Steud.	pata-de-vaca	arvoreta	X	
Bowdichia virgilioides Kunth	sucupira, sucupira-verdadeira	árvore	X	X
Caesalpinia echinata Lam.	pau-brasil	árvore		X
Calliandra parvifolia (Hook. & Arn.) Speg.	vassourinha-miúda	arvoreta	X	X
Chamaecrista ensiformis (Vell.) H.S. Irwin & Barneby	pau-ferro	árvore	X	X
Copaifera duckei Dwyer	pau d'óleo	árvore		X
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith	quiritinga	árvore		X
Fabaceae sp.2	feijão-guandu-do-mato	arbusto	X	
Fabaceae sp.3	sucupira-acari	árvore		X
Hymenaea cf. rubriflora Ducke	jatobá	árvore	X	X
Hymenaea courbaril L.	jatobá	árvore	X	X
Inga capitata Desv.	ingá-coração	árvore	X	X
Inga cayennensis Sagot ex Benth.	ingá-cabeludo	árvore	X	X
Inga marginata Willd.	ingá-tripa	árvore		X
Inga sp.1		árvore		X
Inga thibaudiana DC.	ingá	árvore		X
Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld	espinho-rei	árvore	X	
Parkia pendula (Willd.) Walp.	visgueiro	árvore		X
Pityrocarpa moniliformis (Benth.) Luckow & R. W. Jobson	carrasco, catanduba	árvore	X	
Pterocarpus rohrii Vahl		árvore	X	

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Senna georgica H.S.Irwin & Barneby	lava-prato	arbusto escandente	X	
Senna macranthera (Collad.) H.S.Irwin & Barneby	mata-pasto-bravo	subarbusto	X	
Stryphnodendron pulcherrimum (Willd.) Hochr.	vassourinha-mijona	árvore		X
Tachigali densiflora (Benth.) L.F. Gomes da Silva & H.C. Lima	inga-de-porco	árvore		X
Humiriaceae				
Sacoglottis mattogrossensis Malme	goitica	árvore	X	X
Hypericaceae				
Vismia guianensis (Aubl.) Pers.	lacre	árvore	X	
Indet				
indet.1		árvore		X
indet.2	birro	árvore	X	X
indet.4		arvoreta		X
Indet.5	embiratã	árvore		X
Indet.6		árvore		X
Indet.7		árvore	X	X
Indet.8		árvore		X
indet.9		árvore		X
Sapindales indet.	dourado	árvore		X
Lamiaceae				
Aegiphila pernambucensis Moldenke	fumo-velho, peroba	árvore	X	
Hyptis fruticosa Salzm. ex Benth.	alecrim	arbusto		
Lauraceae				
cf. Endlicheria spp.	louro-cajá	árvore	X	X
Lauraceae sp.1	candeia	árvore		X
Ocotea canaliculata (Rich.) Mez	louro-branco	árvore	X	X
Ocotea cf. canaliculata (Rich.) Mez	louro	árvore		X
Ocotea cf. indecora (Schott) Mez	louro-de-cheiro	árvore	X	X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Ocotea fasciculata (Nees) Mez	louro	árvore		X
Ocotea notata (Nees & Mart.) Mez	louro-sabão	árvore	X	X
Ocotea sp.		árvore		X
Lecythidaceae				
Cariniana legalis (Mart.) Kuntze	sapucaia-de-apito	árvore		X
Eschweilera ovata (Cambess.) Mart. ex Miers	embiriba	árvore	X	X
Lecythis cf. lurida (Miers) S.A.Mori		árvore		X
Lecythis pisonis Cambess.	sapucaia	árvore	X	X
Malpighiaceae				
Byrsonima sericea DC.	murici-pitanga	árvore	X	X
Byrsonima verbascifolia (L.) DC.	murici-de-tabuleiro	árvore	X	
Stigmaphyllon paralias A.Juss.		subarbusto	X	
Malvaceae				
Apeiba tibourbou Aubl.	jangada	árvore	X	
Eriotheca macrophylla (K.Schum.) A.Robyns	munguba	árvore	X	X
Guazuma ulmifolia Lam.	mutamba	árvore	X	
Luehea ochrophylla Mart.	pereira	árvore	X	X
Marantaceae				
Maranta noctiflora Regel & Körn.	uruba	erva		X
Melastomataceae				
Henriettea succosa (Aubl.) DC.	orelha-de-burro	árvore		X
Miconia albicans (Sw.) Steud.		arbusto	X	
Miconia amacurensis Wurdack		árvore		X
Miconia amoena Triana		arvoreta		X
Miconia cuspidata Naudin	amarelinho	árvore		X
Miconia hypoleuca (Benth.) Triana		arvoreta		X
Miconia prasina (Sw.) DC.		árvore		X
Miconia tomentosa (Rich.) D.Don	orelha-de-morcego	árvore		X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Meliaceae				
Trichilia lepidota Mart.		árvore		X
Moraceae				
Brosimum guianense (Aubl.) Huber ex Ducke	quiri, conduru	árvore	X	X
Helicostylis tomentosa (Poepp. & Endl.) J.F.Macbr.	jaquinha	árvore		X
Helicostylis tomentosa (Poepp. & Endl.) Rusby	jaquinha	árvore		X
Sorocea hilarii Gaudich.		árvore		X
Myrsinaceae				
Myrsine cf. guianensis (Aubl.) Kuntze	capa-rosa	árvore	X	X
Myrtaceae				
Calyptanthus sp.	purpuna-de-paú	árvore		X
Campomanesia aromatica (Aubl.) Griseb.	guabiraba	árvore	X	
Campomanesia dichotoma (O.Berg) Mattos	guabiraba	árvore	X	X
Eugenia candolleana DC.	mulatinha	arvoreta	X	
Eugenia cf. umbelliflora O.Berg	purpuna	arvoreta	X	X
Eugenia hirta O.Berg		arbusto	X	X
Eugenia puniceifolia (Kunth) DC.	murta	arbusto	X	
Eugenia sp.1		árvore		X
Eugenia sp.2		arvoreta	X	
Eugenia sp.3		árvore		X
indet não coletada		árvore		X
Myrcia bergiana O.Berg	purpuna	árvore	X	X
Myrcia guianensis (Aubl.) DC.	purpuna-cascuda	árvore	X	X
Myrcia rotundifolia (O.Berg) Kiaersk.	goiabinha, goiaba-pé-de-pombo	árvore	X	X
Myrcia spectabilis DC.		árvore		X
Myrcia sylvatica (G.Mey.) DC.	purpuna	arvoreta	X	X
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.	goiabinha	arvoreta	X	X
Myrciaria sp.	jabuticaba	arvoreta		X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Myrtaceae sp.1	goiaba-do-mato	arvoreta		X
Myrtaceae sp.2		arvoreta		X
Myrtaceae sp.3	araçá-de-jacu	arvoreta		X
Myrtaceae sp.4	camboina, mulatinha	arvoreta	X	X
Psidium guineense Sw.	araçá	arvoreta	X	
Psidium oligospermum DC.	mulatinha, goiaba-do-mato	arvoreta	X	X
Nyctaginaceae				
Guapira aff. laxa (Netto) Furlan	joão-mole	arbusto	X	
Guapira cf. nitida (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	joão-mole	arvoreta	X	X
Guapira laxa (Netto) Furlan	joão-mole	arvoreta	X	
Guapira opposita (Vell.) Reitz	joão-mole	árvore	X	X
Ochnaceae				
Ouratea sp.		árvore		X
Opiliaceae				
Agonandra brasiliensis Miers ex Benth. & Hook.f.	marfim	árvore		X
Peraceae				
Chaetocarpus myrsinites Baill.	maxixe	árvore	X	X
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	sete-cascos	árvore	X	X
Pogonophora schomburgkiana Miers ex Benth.	cocão, cocão-amarelo	árvore	X	X
Phyllanthaceae				
Hieronyma alchorneoides Allemão	surangi	árvore		X
Piperaceae				
Piper caldense C. DC.		arbusto		X
Poaceae				
Bambusa vulgaris Schrad. ex J.C.Wendl.	taboca	bambu lenhoso	X	
Saccharum officinarum L.	cana-de-açúcar	erva	X	
Polygonaceae				
Coccoloba alnifolia Casar.	cavaçu	árvore	X	X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Coccoloba mollis Casar.	cavaçu-de-vaqueta	árvore	X	X
Proteaceae				
Roupala montana Aubl.	carne-de-vaca	árvore	X	
Rubiaceae				
Alibertia myrciifolia K. Schum	canela-de-veado	árvore	X	X
Amaioua guianensis Aubl.		árvore		X
Coutarea hexandra (Jacq.) K.Schum.	quina-quina	árvore	X	X
Psychotria carthagenensis Jacq.		arvoreta		X
Rubiaceae sp.1		arbusto		X
Rubiaceae sp.2	meladinho	arbusto	X	X
Tocoyena formosa (Cham. & Schltld.) K. Schum.	jenipapo-bravo	arvoreta	X	
Rutaceae				
Esenbeckia grandiflora Mart.		arbusto		X
Hortia brasiliiana Vand. ex DC.		árvore		X
Salicaceae				
Casearia javitensis Kunth	cocão-branco	árvore	X	X
Casearia sylvestris Sw.	pimentinha	árvore	X	X
Salicaceae sp.1		árvore	X	
Xylosma prockia (Turcz.) Turcz.	espinho-de-agulha	árvore	X	
Sapindaceae				
Allophylus edulis (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	praxinha, estraladeira	árvore	X	X
Cupania impressinervia Acev.-Rodr.	cabotã-de-rego	árvore	X	X
Matayba sp.	cabotã-branco	árvore	X	X
Talisia sp.		árvore		X
Sapotaceae				
Chrysophyllum rufum Mart.	lacre-branco	árvore	X	
Manilkara salzmannii (A.DC.) H.J.Lam	maçaranduba	árvore	X	X
Pouteria bangii (Rusby) T.D.Penn.	pitomba-de-macaco, goiti-de-leite	árvore		X

Família / Espécie	Nome popular	Forma de vida	RN	FM
Pouteria gardneri (Mart. & Eichler ex Miq.) Baehni	maçarandubinha, pitomba-de-macaco, cuité	árvore	X	X
Pouteria glomerata (Miq.) Radlk.	cuité-de-leite, goiti-de-leite	árvore	X	X
Schoepfiaceae				
Schoepfia brasiliensis A.DC.		árvore	X	X
Simaroubaceae				
Simaba ferruginea A.St.-Hil.		árvore		X
Simaba maiana Casar.		árvore	X	
Simarouba amara Aubl.	praíba	árvore	X	X
Siparunaceae				
Siparuna guianensis Aubl.		arvoreta		X
Solanaceae				
Solanum paludosum Moric.	jurubeba-roxa	arbusto	X	
Solanum paniculatum L.	jurubeba-branca	arbusto	X	
Urticaceae				
Cecropia pachystachya Trécul	capeira, embaúba	árvore	X	X
Verbenaceae				
Lantana camara L.	chumbinho	arbusto	X	
Vitex rufescens A.Juss.	mama-cachorro, mama-cadela	árvore	X	

ANEXO 2. Média e variação de características edáficas analisadas em 26 áreas de Floresta Atlântica, na Paraíba, Nordeste do Brasil, com a definição dos atributos utilizados nas Análise de Componentes Principais (PCA) para a definição de eixos de variação na umidade e fertilidade dos solos.

Variável	Unidade	Média	Variação	Seleção PCA Fertilidade	Seleção PCA umidade
Densidade aparente (Dap)	g/cm ³	1,51	1,33 - 1,58		X
Densidade real (Dr)	g/cm ³	2,58	2,51 - 2,64		X
Areia grossa	%	68,34	13,0 - 83,0		X
Areia fina	%	19,83	6,5 - 25		
Silte	%	3,3	1,0 - 13,0		
Argila	%	0,78	0,0 - 8,0		X
Grau de flocculação	%	94,0	50,0 - 100,0		
Umidade residual		1,63	1,0 - 3,35		X
Umidade a 0.33 Atm		9,19	4,38 - 17,94		
Umidade a 15 Atm		4,07	2,0 - 8,22		X
Água	(mm/cm)	0,76	0,36 - 1,69		
P	mg/dm ³	2,04	1,0 - 3,0	X	
pH (H ₂ O)		4,85	4,0 - 5,6	X	
Ca	cmolc/dm ³	0,65	0,15 - 2,35		
Mg	cmolc/dm ³	0,66	0,35 - 0,5		
Na	cmolc/dm ³	0,04	0,03 - 0,06		
K	cmolc/dm ³	0,05	0,04 - 0,1	X	
H	cmolc/dm ³	4,46	1,3 - 12,45		
Soma de bases trocáveis (S)	cmolc/dm ³	1,45	0,6 - 4,3	X	
Capacidade de troca catiônica (CTC)	cmolc/dm ³	6,4	2,7 - 15,9	X	
Saturação de bases (V)	%	24,39	9,0 - 48,0	X	
Saturação de Alumínio (m)	%	27,39	3,0 - 59,0	X	
Matéria orgânica	%	19,69	4,2 - 79,3	X	

ANEXO 3. Valores dos atributos foliares das espécies de planta estudadas, calculados com base em indivíduos amostrados em florestas maduras e em áreas em processo de regeneração natural, ao longo de toda a paisagem de estudo, na Paraíba, Brasil. AF = Área foliar; ESP = Espessura; AEF = Área específica foliar; CMSF = Conteúdo de massa seca foliar; SUC = Suculência; DENS = Densidade.

Espécie	AF (mm ²)	ESP (mm)	AEF (m ² /kg)	CMSF (mg/g)	SUC (mg/cm ²)	DENS (g/cm ³)
<i>Abarema cochliocarpos</i>	1312.00	0.19	15.86	405.98	11.05	0.408
<i>Aegiphila pernambucensis</i>	5446.25	0.53	10.31	284.62	24.99	0.195
<i>Agonandra brasiliensis</i>	2167.00	0.26	8.84	408.33	16.38	0.435
<i>Alibertia myrciifolia</i>	4817.44	0.30	9.15	442.58	14.30	0.399
<i>Allophylus edulis</i>	3098.13	0.25	12.37	365.04	15.67	0.376
<i>Alseis pickelii</i>	7480.00	0.22	20.27	270.01	15.12	0.252
<i>Anacardium occidentale</i>	8959.50	0.35	8.28	423.44	16.63	0.359
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	15519.17	0.30	14.94	303.07	15.66	0.233
<i>Andira fraxinifolia</i>	2401.30	0.29	6.31	488.54	17.21	0.562
<i>Andira legalis</i>	6006.60	0.54	7.00	362.39	24.89	0.394
<i>Annona salzmanii</i>	7042.67	0.23	11.86	418.05	11.91	0.375
<i>Apeiba tibourbou</i>	17469.75	0.37	18.30	259.87	16.66	0.154
<i>Apuleia leiocarpa</i>	2530.43	0.21	18.70	348.56	11.33	0.299
<i>Araticum ape</i>	10093.00	0.38	8.89	383.45	18.08	0.296
<i>Aspidosperma discolor</i>	5129.80	0.24	14.36	297.97	16.55	0.291
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	12363.17	0.30	9.23	384.83	14.70	0.377
<i>Asteraceae spl</i>	367.63	0.14	24.17	229.66	14.44	0.345
<i>Babatenon branco</i>	1616.00	0.21	11.13	466.55	11.23	0.470
<i>Bactris acanthocarpa</i>	10744.00	0.22	15.13	351.49	12.19	0.300
<i>Bactris setosa</i>	9034.00	0.24	14.54	309.48	18.18	0.331
<i>Bowdichia virgilioides</i>	975.80	0.17	11.02	427.85	12.62	0.549
<i>Brosimum guianense</i>	3585.56	0.29	15.81	364.20	11.48	0.243
<i>Buchenavia tetraphylla</i>	1288.80	0.16	14.14	441.27	9.69	0.473
<i>Byrsonima sericea</i>	2562.00	0.26	10.20	391.34	15.84	0.394
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	4260.70	0.47	7.20	381.73	23.16	0.307
<i>Caesalpinia echinata</i>	527.20	0.12	16.15	406.74	9.16	0.515
<i>Calliandra parvifolia</i>	270.00	0.02	30.00	450.00	4.07	1.667
<i>Calophyllum brasiliense</i>	8855.50	0.24	15.31	290.62	16.18	0.273
<i>Calypttranthes sp</i>	9843.83	0.23	17.43	272.98	15.89	0.257
<i>Caraipa densifolia</i>	4984.89	0.17	15.49	423.22	9.27	0.390
<i>Casearia javitensis</i>	8376.00	0.23	14.16	454.56	9.17	0.351
<i>Casearia sylvestris</i>	2794.50	0.15	18.80	388.23	10.56	0.419
<i>Cecropia pachystachya</i>	60689.00	0.33	18.97	233.43	18.55	0.185
<i>Chaetocarpus myrsinites</i>	4545.22	0.27	11.25	391.14	14.68	0.362
<i>Chamaecrista ensiformis</i>	2702.00	0.20	16.94	368.26	11.12	0.338
<i>Chrysophyllum rufum</i>	3266.00	0.23	11.38	429.19	12.24	0.415

Espécie	AF (mm²)	ESP (mm)	AEF (m²/kg)	CMSF (mg/g)	SUC (mg/cm²)	DENS (g/cm³)
<i>Clusia nemorosa</i>	11942.88	0.46	8.17	270.74	36.44	0.289
<i>Coccoloba alnifolia</i>	35357.00	0.65	10.05	405.39	16.52	0.209
<i>Coccoloba laevis</i>	16365.00	0.31	9.97	394.63	16.42	0.363
<i>Coccoloba mollis</i>	22018.25	0.30	16.16	324.47	13.59	0.225
<i>Cochlospermum regium</i>	13560.67	0.22	15.12	305.12	15.90	0.315
<i>Conyza bonariensis</i>	576.00	0.08	12.96	257.12	22.39	0.970
<i>Copaifera duckei</i>	2439.33	0.13	17.21	472.02	6.52	0.460
<i>Cordia superba</i>	14195.55	0.40	16.07	324.74	13.62	0.177
<i>Coutarea hexandra</i>	6388.00	0.29	10.98	306.63	21.40	0.327
<i>Cupania impressinervia</i>	8435.00	0.43	14.23	385.61	13.09	0.192
<i>Curatella americana</i>	17630.20	0.56	9.63	368.25	18.29	0.192
<i>Dialium guianense</i>	3009.00	0.16	29.83	294.01	8.55	0.245
<i>Diospyros sp</i>	6788.00	0.25	11.26	376.88	14.69	0.355
<i>Duguetia gardneriana</i>	7056.50	0.28	10.17	421.58	13.92	0.365
<i>Endlicheria sp</i>	5704.50	0.23	13.74	430.10	9.96	0.329
<i>Eriotheca macrophylla</i>	10155.60	0.33	12.64	283.24	21.08	0.261
<i>Eschweilera ovata</i>	7079.93	0.24	12.17	430.76	13.84	0.446
<i>Eugenia candolleana</i>	2618.50	0.22	17.65	309.01	12.82	0.261
<i>Eugenia puniceifolia</i>	427.14	0.27	6.56	471.04	17.34	0.572
<i>Euterpe edulis</i>	9150.25	0.11	19.92	372.60	8.78	0.489
<i>Fabaceae sp1</i>	7030.00	0.22	18.70	313.33	11.72	0.243
<i>Fabaceae sp2</i>	3397.50	0.22	15.81	296.39	16.12	0.329
<i>Fabaceae sp3</i>	2450.67	0.09	37.37	302.02	7.05	0.354
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	5458.27	0.21	12.73	403.51	12.69	0.414
<i>Guazuma ulmifolia</i>	6234.25	0.19	20.67	315.31	10.92	0.263
<i>Guettarda platypoda</i>	2077.40	0.39	9.22	359.78	22.03	0.341
<i>Hancornia speciosa</i>	969.00	0.22	10.19	383.16	16.60	0.467
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	7234.80	0.20	16.29	366.73	11.02	0.345
<i>Handroanthus serratifolius</i>	6355.40	0.16	46.77	229.57	7.57	0.164
<i>Helicostylis tomentosa</i>	11146.50	0.26	23.25	380.35	7.10	0.175
<i>Henriettea succosa</i>	13325.00	0.19	22.77	235.03	15.48	0.243
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	10981.75	0.18	22.36	270.49	12.33	0.255
<i>Himatanthus bracteatus</i>	11675.50	0.38	11.84	278.26	24.26	0.258
<i>Hirtella ciliata</i>	1530.63	0.33	7.09	417.72	19.93	0.438
<i>Hirtella racemosa</i>	1909.00	0.26	9.88	419.97	14.80	0.423
<i>Hymenaea courbaril</i>	11911.25	0.23	18.49	391.64	8.43	0.266
<i>Hyptis fruticosa</i>	190.27	0.27	10.51	274.38	27.91	0.460
<i>Inga capitata</i>	6253.40	0.27	15.25	398.51	11.47	0.282
<i>Inga cayennensis</i>	5443.00	0.22	16.22	419.75	9.61	0.320
<i>Inga marginata</i>	5337.00	0.23	15.61	395.54	9.88	0.288
<i>Inga thibaudiana</i>	4850.25	0.25	20.68	348.89	9.27	0.212
<i>Lantana camara</i>	1905.33	0.25	15.76	290.26	18.43	0.410
<i>Lauraceae sp1</i>	5604.33	0.21	18.36	318.66	13.84	0.316

Espécie	AF (mm ²)	ESP (mm)	AEF (m ² /kg)	CMSF (mg/g)	SUC (mg/cm ²)	DENS (g/cm ³)
<i>Lecythis pisonis</i>	7501.20	0.29	8.57	442.82	15.48	0.429
<i>Licania octandra</i>	1858.38	0.32	7.44	483.35	14.91	0.457
<i>Luehea sp</i>	6618.80	0.22	25.69	367.88	7.61	0.208
<i>Machaerium hirtum</i>	323.00	0.10	13.65	468.89	8.57	0.781
<i>Manihot sp</i>	7335.00	0.15	27.08	280.19	11.15	0.314
<i>Manilkara salzmannii</i>	3413.11	0.26	12.36	343.20	16.45	0.332
<i>Maranta noctiflora</i>	3834.33	0.10	30.23	293.29	8.04	0.328
<i>Matayba sp</i>	4971.00	0.34	6.98	421.30	19.67	0.421
<i>Maytenus erythroxyla</i>	3379.36	0.37	6.19	457.82	21.86	0.479
<i>Miconia albicans</i>	7537.57	0.22	8.10	425.31	17.38	0.609
<i>Myrcia guianensis</i>	1541.62	0.24	11.60	418.06	13.09	0.410
<i>Myrcia multiflora</i>	552.50	0.32	5.00	549.88	16.49	0.646
<i>Myrcia sylvatica</i>	2791.89	0.41	5.78	467.01	20.72	0.450
<i>Myrcia tomentosa</i>	2612.67	0.42	7.54	460.30	16.39	0.355
<i>Myrsine guianensis</i>	12170.60	0.41	8.28	328.94	27.16	0.327
<i>Myrtaceae sp3</i>	784.00	0.29	8.05	388.40	20.33	0.455
<i>Myrtaceae sp4</i>	385.00	0.12	13.40	518.89	7.36	0.667
<i>Ocotea canaliculata</i>	10911.60	0.42	8.44	503.51	11.93	0.306
<i>Ocotea indecora</i>	4146.83	0.19	11.24	490.77	9.64	0.494
<i>Ocotea notata</i>	6249.25	0.29	7.38	492.78	14.13	0.481
<i>Ouratea hexasperma</i>	3613.64	0.27	7.97	494.32	13.59	0.501
<i>Pera glabrata</i>	3200.75	0.27	9.48	415.67	15.88	0.431
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	168.80	0.15	9.69	427.83	14.60	0.705
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	11275.50	0.31	22.73	352.73	9.28	0.173
<i>Pouteria bangii</i>	5826.00	0.19	17.21	395.75	9.16	0.352
<i>Pouteria gardneri</i>	4371.71	0.20	15.21	433.61	8.78	0.352
<i>Pouteria glomerata</i>	9613.00	0.30	12.63	404.06	13.34	0.301
<i>Protium heptaphyllum</i>	4983.09	0.18	15.04	470.91	7.43	0.397
<i>Protium neglectum</i>	13723.44	0.26	18.90	411.01	8.95	0.247
<i>Psidium guineense</i>	3444.80	0.24	17.21	289.48	16.56	0.299
<i>Roupala montana</i>	4024.86	0.37	7.09	480.75	15.71	0.461
<i>Rubiaceae sp2</i>	901.40	0.21	15.80	291.09	17.23	0.408
<i>Saccharum officinarum</i>	11510.50	0.19	12.61	241.06	25.30	0.430
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>	3891.80	0.27	8.66	475.24	13.80	0.466
<i>Salzmannia nitida</i>	1074.86	0.52	4.40	426.88	31.01	0.443
<i>Sapindales indet</i>	8929.75	0.22	16.12	314.07	13.61	0.285
<i>Schefflera morototoni</i>	13999.20	0.26	21.41	298.72	11.86	0.202
<i>Senna georgica</i>	3878.00	0.09	23.29	353.96	9.01	0.579
<i>Senna macranthera</i>	605.40	0.12	17.34	315.09	13.75	0.510
<i>Simarouba amara</i>	3191.00	0.23	18.78	316.99	12.47	0.258
<i>Sloanea guianensis</i>	5971.00	0.17	16.35	461.13	7.16	0.368
<i>Solanum paludosum</i>	2992.42	0.37	10.59	357.78	17.47	0.287
<i>Solanum paniculatum</i>	7270.60	0.50	11.79	289.58	21.70	0.179

Espécie	AF (mm²)	ESP (mm)	AEF (m²/kg)	CMSF (mg/g)	SUC (mg/cm²)	DENS (g/cm³)
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	665.00	0.05	44.33	300.00	5.26	0.451
<i>Symphonia globulifera</i>	3256.67	0.19	21.46	274.64	12.73	0.258
<i>Tabebuia roseoalba</i>	7525.20	0.24	22.94	323.22	12.43	0.258
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	26611.50	0.17	29.17	227.08	11.82	0.212
<i>Tachigali densiflora</i>	10249.33	0.37	12.84	439.67	10.39	0.238
<i>Tapirira guianensis</i>	8061.92	0.22	13.52	408.33	11.68	0.392
<i>Tetracera breyniana</i>	3143.50	0.35	9.31	389.97	18.27	0.338
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	9051.00	0.31	14.56	440.82	10.40	0.257
<i>Tocoyena formosa</i>	12115.00	0.54	12.21	314.40	19.42	0.169
<i>Vismia guianensis</i>	3634.42	0.33	8.86	423.58	15.56	0.351
<i>Vitex rufescens</i>	4800.60	0.45	10.66	385.21	17.04	0.249
<i>Ximelia americana</i>	1005.67	0.20	8.85	452.66	14.06	0.585
<i>Xylopia frutescens</i>	860.78	0.15	15.14	444.42	8.75	0.449
<i>Xylopia laevigata</i>	2194.44	0.22	10.87	507.46	11.18	0.487

ANEXO 4. Percentual de estratégias competitivas (C), de tolerância a estresse (S) e ruderais (R) em espécies de plantas lenhosas da paisagem de estudo, na Paraíba, Nordeste do Brasil.

Espécie	C (%)	S (%)	R (%)
<i>Abarema cochliocarpos</i>	29.02	70.98	0.00
<i>Aegiphila pernambucensis</i>	51.10	48.90	0.00
<i>Agonandra brasiliensis</i>	32.45	67.55	0.00
<i>Alibertia myrciifolia</i>	37.27	62.73	0.00
<i>Allophylus edulis</i>	36.43	63.57	0.00
<i>Alseis pickelii</i>	48.11	41.94	9.94
<i>Anacardium occidentale</i>	40.57	59.43	0.00
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	51.84	45.20	2.96
<i>Andira fraxinifolia</i>	33.11	66.89	0.00
<i>Andira legalis</i>	45.88	54.12	0.00
<i>Annona salzmanii</i>	39.33	60.67	0.00
<i>Apeiba tibourbou</i>	55.62	33.65	10.72
<i>Apuleia leiocarpa</i>	34.56	55.38	10.06
<i>Araticum apé</i>	42.55	57.45	0.00
<i>Aspidosperma discolor</i>	47.71	50.06	2.23
<i>Aspidosperma spruceanum</i>	44.39	55.61	0.00
<i>Asteraceae sp.1</i>	25.26	42.58	32.16
<i>Bactris acanthocarpa</i>	44.23	51.79	3.99
<i>Bactris setosa</i>	49.76	49.71	0.52
<i>Bambusa vulgaris</i>	26.06	65.10	8.84
<i>Bowdichia virgilioides</i>	26.82	73.18	0.00
<i>Brosimum guianense</i>	36.32	57.95	5.74
<i>Buchenavia tetraphylla</i>	28.47	70.09	1.44
<i>Byrsonima sericea</i>	34.54	65.46	0.00
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	38.16	61.84	0.00
<i>Caesalpinia echinata</i>	20.43	73.30	6.27
<i>Calliandra parvifolia</i>	11.41	62.25	26.34
<i>Calophyllum brasiliense</i>	50.39	45.27	4.34
<i>Calyptranthes sp.</i>	50.93	41.12	7.95
<i>Campomanesia sp.</i>	40.63	40.00	19.37
<i>Caraipa densifolia</i>	36.42	60.79	2.79
<i>Casearia javitensis</i>	40.23	59.77	0.00
<i>Casearia sylvestris</i>	32.96	56.43	10.61
<i>Cecropia pachystachya</i>	65.52	30.05	4.43
<i>Chaetocarpus myrsinites</i>	37.29	62.71	0.00
<i>Chamaecrista ensiformis</i>	34.04	59.97	5.99
<i>Chrysophyllum rufum</i>	35.02	64.98	0.00

Espécie	C (%)	S (%)	R (%)
<i>Clusia nemorosa</i>	55.15	44.85	0.00
<i>Coccoloba alnifolia</i>	46.76	53.24	0.00
<i>Coccoloba laevis</i>	43.55	56.45	0.00
<i>Coccoloba mollis</i>	50.23	44.59	5.18
<i>Cochlospermum regium</i>	51.36	47.01	1.63
<i>Conyza bonariensis</i>	37.50	62.50	0.00
<i>Copaifera duckei</i>	30.56	61.46	7.98
<i>Cordia superba</i>	48.26	46.62	5.12
<i>Coutarea hexandra</i>	53.42	46.58	0.00
<i>Cupania impressinervia</i>	42.89	57.11	0.00
<i>Curatella americana</i>	46.51	53.49	0.00
<i>Dialium guianense</i>	34.81	38.44	26.75
<i>Diospyros sp.</i>	41.12	58.88	0.00
<i>Duguetia gardneriana</i>	39.34	60.66	0.00
<i>Endlicheria spp.</i>	38.19	61.77	0.04
<i>Eriotheca macrophylla</i>	54.72	45.28	0.00
<i>Eschweilera ovata</i>	39.36	60.64	0.00
<i>Eugenia candolleana</i>	38.61	50.47	10.93
<i>Eugenia puniceifolia</i>	19.92	80.08	0.00
<i>Euterpe edulis</i>	39.09	51.55	9.36
<i>Fabaceae sp.1</i>	42.86	45.80	11.34
<i>Fabaceae sp.2</i>	43.98	48.83	7.19
<i>Fabaceae sp.3</i>	32.93	47.08	19.99
<i>Guapira sp.</i>	49.28	50.72	0.00
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	37.97	62.03	0.00
<i>Guazuma ulmifolia</i>	41.13	47.77	11.10
<i>Guettarda platypoda</i>	34.33	65.67	0.00
<i>Hancornia speciosa</i>	28.58	71.42	0.00
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	40.63	52.68	6.68
<i>Handroanthus serratifolius</i>	36.92	22.24	40.84
<i>Helicostylis tomentosa</i>	37.09	48.59	14.32
<i>Henriettea succosa</i>	53.70	28.57	17.73
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	47.06	35.72	17.22
<i>Himatanthus bracteatus</i>	55.30	44.70	0.00
<i>Hirtella ciliata</i>	30.11	69.89	0.00
<i>Hirtella racemosa</i>	31.61	68.39	0.00
<i>Hymenaea courbaril</i>	38.27	52.63	9.10
<i>Hyptis fruticosa</i>	20.09	79.91	0.00
<i>Inga capitata</i>	40.12	58.68	1.20
<i>Inga cayennensis</i>	37.63	61.52	0.84

Espécie	C (%)	S (%)	R (%)
<i>Inga marginata</i>	36.34	59.44	4.22
<i>Inga thibaudiana</i>	36.58	51.54	11.88
<i>Lantana camara</i>	38.31	50.29	11.40
<i>Lauraceae sp.1</i>	42.35	50.08	7.57
<i>Lecythis pisonis</i>	39.66	60.34	0.00
<i>Licania octandra</i>	31.43	68.57	0.00
<i>Luehea ochrophylla</i>	35.10	50.56	14.34
<i>Machaerium hirtum</i>	17.03	81.52	1.45
<i>Manihot sp.</i>	44.25	23.15	32.60
<i>Manilkara salzmannii</i>	40.90	59.10	0.00
<i>Maranta noctiflora</i>	35.05	38.78	26.17
<i>Matayba sp.</i>	37.45	62.55	0.00
<i>Maytenus sp.</i>	35.22	64.78	0.00
<i>Miconia albicans</i>	39.69	60.31	0.00
<i>Myrcia guianensis</i>	30.16	69.84	0.00
<i>Myrcia multiflora</i>	22.21	77.79	0.00
<i>Myrcia sylvatica</i>	34.06	65.94	0.00
<i>Myrcia tomentosa</i>	33.64	66.36	0.00
<i>Myrsine guianensis</i>	50.27	49.73	0.00
<i>Myrtaceae sp. 3</i>	25.11	74.89	0.00
<i>Myrtaceae sp.4</i>	18.96	81.04	0.00
<i>Ocotea canaliculata</i>	41.55	58.45	0.00
<i>Ocotea indecora</i>	36.42	63.58	0.00
<i>Ocotea notata</i>	38.70	61.30	0.00
<i>Ouratea hexasperma</i>	35.62	64.38	0.00
<i>Pera glabrata</i>	34.89	65.11	0.00
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	10.43	89.57	0.00
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	41.25	47.75	10.99
<i>Pouteria bangii</i>	37.15	54.02	8.83
<i>Pouteria gardneri</i>	35.56	61.26	3.18
<i>Pouteria glomerata</i>	40.92	59.08	0.00
<i>Protium heptaphyllum</i>	36.08	60.22	3.70
<i>Protium neglectum</i>	40.86	54.95	4.19
<i>Psidium guineense</i>	43.43	56.57	0.00
<i>Roupala montana</i>	36.25	63.75	0.00
<i>Rubiaceae sp.2</i>	36.03	63.97	0.00
<i>Saccharum officinarum</i>	62.21	37.79	0.00
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i>	36.05	63.95	0.00
<i>Salzmannia nitida</i>	27.55	72.45	0.00
<i>Sapindales indet.</i>	46.31	47.27	6.42

Espécie	C (%)	S (%)	R (%)
<i>Schefflera morototoni</i>	47.31	39.27	13.42
<i>Senna georgica</i>	34.65	52.91	12.44
<i>Senna macranthera</i>	27.47	63.73	8.80
<i>Simarouba amara</i>	38.88	56.36	4.77
<i>Sloanea guianensis</i>	36.19	57.91	5.90
<i>Solanum paludosum</i>	39.13	60.87	0.00
<i>Solanum paniculatum</i>	52.33	47.67	0.00
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	19.04	39.35	41.61
<i>Symphonia globulifera</i>	41.39	40.05	18.56
<i>Tabebuia roseoalba</i>	42.56	50.33	7.12
<i>Tabernaemontana flavicans</i>	51.70	23.88	24.41
<i>Tachigali densiflora</i>	41.24	58.76	0.00
<i>Tapirira guianensis</i>	40.04	59.96	0.00
<i>Tetracera breyniana</i>	35.79	64.21	0.00
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	40.62	59.38	0.00
<i>Tocoyena formosa</i>	50.17	49.83	0.00
<i>Vismia guianensis</i>	35.65	64.35	0.00
<i>Vitex rufescens</i>	37.25	62.75	0.00
<i>Ximenia americana</i>	27.05	72.95	0.00
<i>Xylopia frutescens</i>	24.74	70.95	4.32
<i>Xylopia laevigata</i>	32.53	67.47	0.00

ANEXO 5. Normas de submissão de manuscritos ao periódico *Functional Ecology*.

Functional Ecology



Author Guidelines

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

Editorial Policy *Functional Ecology* is published six times a year. The journal publishes original research papers that enable a mechanistic understanding of ecological pattern and process from the organismic to the ecosystem scale. Because of the multifaceted nature of this challenge, papers can be based on a wide range of approaches. Thus, manuscripts may vary from physiological, genetics, life-history, and behavioural perspectives for organismal studies to community and biogeochemical studies when the goal is to understand ecosystem and larger scale ecological phenomena.

We require that all papers place the research into a broad conceptual and/or comparative context. The results should have broad conceptual significance, and not just be of significance for the focal species or small group of species.

Papers may describe experimental, comparative or theoretical studies on any types of organism. Work that is purely descriptive, or that focuses on population dynamics (without investigation of the underlying factors influencing population dynamics) will not be accepted unless it sheds light on those areas mentioned above.

The Senior Editors reject a substantial portion of papers pre-review, within a few days. Peer review typically takes 6-8 weeks.

Functional Ecology works together with Wiley's Open Access Journal, *Ecology and Evolution*, to enable rapid publication of good quality research that is unable to be accepted for publication by our journal. Authors may be offered the option of having the paper, along with any related peer reviews, automatically transferred for consideration by the Editors of *Ecology and Evolution*. Authors will not need to reformat or rewrite their manuscript at this stage, and

publication decisions will be made a short time after the transfer takes place. The Editors of *Ecology and Evolution* will accept submissions that report well-conducted research which reaches the standard acceptable for publication. *Ecology and Evolution* is a Wiley Open Access journal and article publication fees apply. For more information please go to www.ecolevol.org.

Types of Papers Published *Functional Ecology* publishes four types of papers.

Standard Papers - a typical experimental, comparative or theoretical paper.

Reviews - syntheses of topics of broad ecological interest.

- Perspectives - short articles presenting new ideas (without data) intended to stimulate scientific debate.
- Commentaries - short communications on a paper within an issue or on a topical subject.

Functional Ecology does not publish manuscripts whose primary purpose is to critique papers published in other journals. We do, however, consider perspective pieces that review and critique the broader literature on a topic. Authors interested in submitting Reviews are encouraged to contact the Executive Editor, **Professor Charles Fox**.

Page Limits The journal does not impose specific length constraints on papers. However, preference is given to shorter, more concise papers. Papers may be returned for shortening before review if the editor deems the paper to be longer than the topic or data warrant. Papers that will be longer than 10-12 typeset pages are usually returned for shortening before review.

Manuscripts should be prepared in accordance with the following guidelines.

All submitted papers must be double-spaced, with sequential line numbers throughout the entire document. It is the authors' responsibility to ensure that the submission is complete and correctly formatted, to avoid delay or rejection. Please refer to the *Functional Ecology* **Manuscript Template** for an example of manuscript formatting.

- During submission, all authors must confirm that:

- the work as submitted has not been published or accepted for publication, nor is being considered for publication elsewhere, either in whole or substantial part;
- the work is original and all necessary acknowledgements have been made;
- all authors and relevant institutions have read the submitted version of the manuscript and approve its submission;
- all persons entitled to authorship have been so included;
- the work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, and to accepted international ethical standards, including those relating to conservation and animal welfare, and to the journal's policy on these matters (see 'Animal Welfare and Legal Policy' above).

Manuscript Tracking Manuscripts under consideration can be tracked on Manuscript Central. Authors can track their manuscripts through the production process to publication online and in print using Author Services. Authors will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system, so please ensure that a working and monitored e-mail address is provided. Visit the **Wiley-Blackwell Author Services** page for more details on online production tracking, tips on article preparation and submission, and more.

Supporting Information *Functional Ecology* encourages authors to make extensive use of supporting information, moving useful but unimportant information from the manuscript to supporting information. This will not appear in print, but will be included as online appendices. Supporting information can be in any appropriate file format (including doc, LaTeX, excel, rtf, etc.) but all SI files should include a header with the full title of the paper, author names and that the information is in support of an article published in *Functional Ecology*.

Journal guidelines are available by clicking the Instructions & Forms tab on the **ScholarOne Manuscript submission page**. Further technical details are available from the publisher at **<http://authorservices.wiley.com/bauthor/suppmat.asp>**. All supporting information should be submitted online with the initial submission of the manuscript. Supporting information is

subject to peer review along with the manuscript.

Pre-submission English-language Editing Authors for whom English is a second language may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at http://authorservices.wiley.com/bauthor/english_language.asp All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Manuscript Style and Formatting

Standard Papers. A standard paper is a typical experimental, comparative or theoretical paper. Although we do not impose length restrictions on papers, we do require that papers make appropriate use of the space available. Please refer to the Functional Ecology **Manuscript Template** for an example of manuscript formatting. The target length of Standard Papers is approximately 7,000 words, including references.

The typescript should be arranged as follows:

Title page. This should contain the following.

- A concise and informative title. Do not include the authorities for taxonomic names in the title.
- A list of authors' names, with names and addresses of their Institutions.
- The name, address and e-mail address of the correspondence author to whom proofs will be sent.
- A running headline of not more than 45 characters.

Summary. This should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements.

- Summaries are typically less than 350 words and should be understandable in isolation and by the non-specialist.

- Summaries should start with a bullet point 1 describing the broad conceptual question addressed by the study, and only delve into the study system and specific question in bullet point 2.
- Summaries should also end with a final bullet point highlighting the conceptual advance(s) that comes from the current study; i.e. it should highlight the broader conceptual implication of the results and conclusions of the current study.
- Advice for optimizing your Summary (and Title) so that your paper is more likely to be found in online searches is provided at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/seo.asp>

Key-words. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding words used in the title.

Introduction. The Introduction should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration, and the essential background. Though the exact structure of Introductions will vary among papers, they should always start by developing the broad conceptual context for the work before delving into the details of the study system and the specific question as framed for this paper.

Materials and methods. This section should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but allude to them briefly in Results. Details that are valuable but not critical can be presented in an Appendix to be published as online supporting information.

Results. The results should draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. In addition to acknowledging collaborators, research assistants, and previous reviewers of your manuscript, include relevant permit numbers (including institutional animal use permits), acknowledgment of funding sources, and give recognition to nature reserves or other organizations that made this work possible.

Data Accessibility. **Authors are required to provide a statement here.** If the paper has

archived data associated with it, the authors are required to state the location. To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that has been made publicly available. See the Specifications below or [Data Archiving Q&A](#) for more details.

If there are no archived data associated with this paper, the authors should give a statement with an explanation, eg.

- All data used in this manuscript are present in the manuscript and its supporting information.
- This manuscript does not use data (eg. Perspectives, FE Spotlights, etc.)
- Some or all of the data associated with this paper have not been publically archived.
[Please state the approved justification for this. Long embargoes and waivers will only be granted in exceptional circumstances.]

References (see Specifications)

Tables (see Specifications) These should be referred to in the text as Table 1, Table 2, etc. Do not present the same data in both figure and table form. Do not use an excessive number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).

Figures (see Specifications). Figures should be referred to in the text as Fig. 1, etc. (note Figs 1 and 2 with no period). Illustrations should be referred to as Figures. *When possible, include a key to symbols on the figure itself rather than in the figure legend.*

Reviews and Perspectives. Most Reviews and Perspectives will be in essay format, with the subject headings dependent on the topic of the paper. See recent editions of the journal for examples.

Manuscript Specifications

Manuscripts. The paper must include sequential line numbering throughout, and pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references,

tables and figure legends. Authors should submit the main document as a RTF or Word file. Figures can be embedded or uploaded as separate files. The RTF and Word will be converted to PDF (portable document format) upon upload. Reviewers will review the PDF version while the Word file will remain accessible by the Editorial Office. Manuscripts must be in English, and spelling should conform to the *Oxford English Dictionary*. Please refer to the Functional Ecology **Manuscript Template** for an example of manuscript formatting.

Figures. Please submit electronic artwork as TIFF files (for half-tones) or non-rasterized EPS files (for vector graphics) if possible. Detailed information on the publisher's digital illustration standards is available at <http://authorservices.wiley.com/electronicartworkguidelines.pdf>. When uploaded the appropriate file designation should be selected from the options on Manuscript Central.

Please ensure that symbols, labels, etc. are large enough for 50% reduction. Figures should not be boxed and tick marks should be on the inside of the axes. If several photographs are used together to make one figure, they should be well matched for tonal range. All figure files should be labelled with the manuscript number and figure number.

Colour photographs or other figures online incur no costs however it is the policy of *Functional Ecology* for authors to pay the full cost for their print reproduction (currently £150 for the first figure, £50 thereafter). If no funds are available to cover colour costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure, and indicate their colour requirements on the **Colour Work Agreement Form**. This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to the Production Editor (Penny Baker, Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. E-mail: penny.baker@wiley.com). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

Figure legends. In the full-text online edition of the journal, figure legends may be truncated in abbreviated links to the full-screen version. Therefore the first 100 characters of any legend

should inform the reader of key aspects of the figure.

Tables. Each table should be on a separate page, numbered and titled.

Data Accessibility. A list of databases with relevant accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that has been made publicly available should be included in this section.

For example:

Data Accessibility

- Species descriptions: uploaded as online supporting information
- Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx
- R scripts: uploaded as online supporting information
- Sample locations, IMa2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi:
xx.xxxx/dryad.xxxx

Archived date (such as data archived on DRYAD) should be included in the references as well as the Data accessibility session.

References. References to work by up to three authors in the text should be in full on first mention, e.g. (Able, Baker & Charles 1986), and subsequently abbreviated (Able et al. 1986). When different groups of authors with the same first author and date occur, they should be cited thus: (Able, Baker & Charles 1986a; Able, David & Edwards 1986b), then subsequently abbreviated to (Able et al. 1986a; Able et al. 1986b). If the number of authors exceeds three, they should always be abbreviated thus: (Carroll et al. 2007). References in the text should be listed in chronological order. References in the list should be in alphabetical order with the journal name in full. The format for papers, entire books, and chapters in books is as follows.

Carroll, S.P., Hendry A.P., Reznick, D.N. & Fox, C.W. (2007) Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, **21**, 387-393.

Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, London.

Travis, J. (1994) Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. *Ecological Morphology* (eds P.C. Wainwright & S.M. Reilly), pp. 99-122. University of Chicago Press,

Chicago.

Platenkamp, G.A.J. (1989) *Phenotypic plasticity and genetic differentiation in the demography of the grass Anthoxanthum odoratum L.* PhD thesis, University of California, Davis.

References should be cited as 'in press' only if the paper has been accepted for publication.

Other references should be cited as 'unpublished' and not included in the list. Any paper cited as 'in press' must be uploaded with the manuscript as a file 'not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the reviewers. Work not yet submitted for publication may be cited in the text and attributed to its author as: 'full author name, unpublished data'.

Citations from World Wide Web. Citations from the World Wide Web are allowed only when alternative hard literature sources do not exist for the cited information. Authors are asked to ensure that:

- fully authenticated addresses are included in the reference list, along with titles, years and authors of the sources being cited;
- the sites or information sources have sufficient longevity and ease of access for others to follow up the citation;
- the information is of a scientific quality at least equal to that of peer-reviewed information available in learned scientific journals.

Scientific names. Give the Latin names of each species in full (together with the authority for that name for the species studied) at first mention in the main text. After this, the common or generic names (when they exist) can be used. If there are many species, cite a Flora or checklist that may be consulted instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Use scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

Makers' names. Special pieces of equipment should be described such that a reader can trace specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA).' Where commercially available

software has been used, details of the supplier should be given in parentheses or the reference given in full in the reference list.

Units and symbols. Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and methods section.

Mathematical material. Mathematical expressions should be carefully represented. Suffixes and operators such as d , \log , \ln and \exp will be set in Roman type; matrices and vectors will be set in bold type; other algebraic symbols (except Greek letters) will be set in italic. Make sure that there is no confusion between similar characters like 'l' (ell) and '1' (one). Also make sure that expressions are spaced as they should appear and, if there are several equations, they should be identified by a number in parentheses.

Numbers in text. Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units; e.g. two eyes, but 10 stomata and 5 years.

ANEXO 6. Normas de submissão de manuscritos ao periódico *Journal of Vegetation Science*.

Author Guidelines

***Journal of Vegetation Science* Author Guidelines**

Scope

The *Journal of Vegetation Science* publishes papers on all aspects of plant community ecology, with particular emphasis on papers that develop new concepts or methods, test theory, identify general patterns, or that are otherwise likely to interest a broad international readership. Papers may focus on any aspect of vegetation science, e.g. community structure (including community assembly and plant functional types), biodiversity (including species richness and composition), spatial patterns (including plant geography and landscape ecology), temporal changes (including demography, community dynamics and palaeoecology) and processes (including ecophysiology), provided the focus is on increasing our understanding of plant communities. The Journal publishes papers on the ecology of a single species only if it plays a key role in structuring plant communities. Papers that apply ecological concepts, theories and methods to the vegetation management, conservation and restoration, and papers on vegetation survey should be directed to our associate journal, Applied Vegetation Science journal, *Applied Vegetation Science*.

Acceptance criteria

To be acceptable, a paper must be of interest to an international readership, even if its immediate scope is local. A paper can be interesting by doing one or more of several things:

- Developing new concepts in understanding vegetation
- Testing concepts applicable to all plant communities
- Adding a particularly well-executed empirical example that is part of a growing literature on a general conceptual issue
- Representing a particularly interesting combination of models, observational data and experiments
- Demonstrating a new and generally useful method
- Presenting a particularly exemplary or thorough analysis, even if the concepts and methods are not novel, and even if it be regional in scope, so long as it:

- represents the state of the art (methods and statistics) and
- presents a critical and definitive test for an interesting hypothesis

The questions in the paper can be addressed by many means, including description, experiments, simulations, meta-analysis, inference, extrapolation, etc. There is no limit to the nature of the approach, as long as the work is sound. As a rule of thumb, the journal would accept a paper if at least 66% of vegetation scientists would regard it as having some interest, or at least 10% would regard it as being very interesting.

Types of papers

Research paper

This category includes description, experiment, simulation, theory, description of a new method, or any combination of those. The typical length of ordinary papers is about 8–10 printed pages- (ca 6000 words). There is no minimum or maximum length of ordinary papers, but the length should be proportional to their content. Shorter papers may be published sooner.

Synthesis

Reviews of a topic that produce new ideas / conclusions (and are not merely summaries of the literature) can be published as Syntheses.

Forum

Forum papers are essays with original ideas / speculations / well-sustained arguments, with no new data. They usually contribute to free debate of current and often controversial ideas in vegetation science. There may be criticism of papers published in *Journal of Vegetation Science*, or (if interesting to our readers) of papers published elsewhere. An Abstract is required, but otherwise the sectional format is flexible. The length of the Forum papers is normally 0.5–4 printed pages- (ca 2500 words). Forum papers, especially short ones, have high priority in publication.

Report

This includes items that are not scientific papers, e.g. news items, the existence of databases and technical information. Reports are typically two pages; additional material should be put in electronic appendices. A report can describe a new or much expanded computer program if this is of interest to vegetation scientists. We can also accept paid advertisements for

commercial computer programs. We also carry reviews of computer programs, and authors of new programs are very welcome to submit them for review to the [Software Review Editor](#). [Papers that, whilst mentioning a particular program, are basically descriptions of a new method, can be submitted as research papers.]

Manuscripts

Manuscripts must be written in English (either British or American throughout). They should be concise, because concise papers often make more impact on the reader.

Manuscript structure

Title: This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

Author names and addresses: Follow exactly the format in the most recent issue of the journal. Give e-mail addresses for all authors.

Abstract: Up to 350 words for Research or Synthesis papers (up to 200 for a Forum or Report paper). Include no references. The abstract for research papers should have named sections, normally: Question(s), Location, Methods, Results, and Conclusions. This structure can be varied when necessary, e.g. for Synthesis use whatever structure is appropriate; for theoretical papers Location is not needed; use Aim(s) instead of Question(s) for papers introducing a new method; for Forum and Report papers unstructured abstracts will be appropriate.

Keywords: There should be 8–12 keywords, separated by semicolons. Most online paper accesses come via searches with Google, Web of Science, etc., rather than by browsing the journal. A paper's hit rate may increase if title-/abstract/keywords are properly prepared. For more information see [SEO for Authors](#).

Nomenclature: Refer to a source for unified nomenclature of plant species or vegetation units, unless there be few names and their authors are given in the text.

Abbreviations: List any that are frequently used in the text.

Running head: Shortened title.

Main text: Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes. Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

Acknowledgements: Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers can go here.

Citations in the text: Use forms such as: Smith & Jones (2005) or (Smith & Jones 2005); for more than two authors: White et al. (2005); for combinations: (Smith et al. 2005 a, b; Jones 2006, 2010). Citations should be chronological by year, except where there is a list of years for the same author(s), e.g. (Zebedee 1950, 1970; Abraham 1960; Smith et al. 1965, 1974; Zebedee et al. 1969)

References section: Use the formats below. Always name all the authors for each publication and give the full name of the journals. For accepted papers copy editors may reformat references with very many authors.

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11: 359–368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178–196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY, US.

Levin, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. *Conservation Ecology* 5(1): article 17. URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17> [Ecological Society of America].

Noble, D.L. 1978. *Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir*. United States Department of Agriculture [report no. 575], Washington, DC, US.

Wallin, G. 1973. *Lövskogsvegetation i Sjuhäradsbygden*. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, SE.

References to computer programs: Computer programs used should be mentioned in the Methods section, e.g. "performed by DoStats (version 6.2, StatProgs Inc., Springfield, NY, US)" or "performed by Partition (version 3.0, www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm)". Only descriptions of computer programs in refereed journals or in books with an ISBN can be cited in the References section. References to computer programs should never substitute references to proper description of methods performed using these programs. The methods

used should be fully described in the text, in an appendix and/or by readily-available references. A reference to a computer program and to “program defaults” is not a substitute.

Unpublished material: The References section can contain only material that is published (including early online publications with a DOI) or is a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"); "submitted" may be used only if the cited item is in some journal's editorial process, and the reference will have to be removed if the item has not been published (at least in early online view) by that journal by the time proofs are corrected for citing paper.

References in other languages than English

1. References in the languages that use the Latin alphabet are cited in the original language. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. The use of translations should be consistent within each paper (e.g. for all citations in the paper, or all citations in less known languages translated and all citations in widespread languages not translated). Examples:

Mucina, L. 1985. Používat' či nepoužívat' Ellenbergove indikačné hodnoty? *Biológia* 40: 511–516.

Mucina, L. 1985. Používat' či nepoužívat' Ellenbergove indikačné hodnoty? [To use or not to use Ellenberg's indicator values?]. *Biológia* 40: 511–516.

2. References in the Cyrillic and Greek alphabets are cited in the original language but transliterated to Latin alphabet. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya [Classification of Wrangel Island vegetation]. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

3. References in the languages that use other alphabets than Latin, Cyrillic and Greek: Titles of papers/chapters/books including book titles in the citations of chapters and also the titles of the journals are translated to English. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Chiu, C.-A., Lin, H.-C., Liao, M.-C., Tseng, Y.-H., Ou, C.-H., Lu, K.-C. & Tzeng, H.-Y. 2008. A physiognomic classification scheme of potential vegetation of Taiwan. *Quarterly Journal of Forest Research* 30: 89–112. [In Chinese.]

Manuscript format

Number *all pages* and *all the lines*. Use a single-column format. Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names. Units of measurement must follow the International System of Units, e.g. $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$. The time unit for contemporary phenomena can be 's', 'min', 'hr', 'week', 'mo' or 'yr'. For palaeo-time use 'ka' or 'Ma'; make always clear whether ^{14}C years or calendar years BP (before present) are used. Dates should be in the format: 2 Sep 2010, i.e. with the month as three letters. Months on their own should be in full: September. Country abbreviations are by 2-letter code (but note UK, not GB). Use words rather than symbols where possible, especially in the Title, Abstract and Keywords, e.g. 'beta' rather than ' β '.

Numbers with units of measurement must be in digits, e.g. 3.5 g. Numbers in the text of up to ten items (i.e. integers) should be in words, e.g. "ten quadrats", "five sampling times"; above ten in digits, e.g. "11 sampling times". Use '.' for a decimal point. Thousands in large numbers (ten thousand and higher) should be indicated by a space, e.g. 10 000, but 2000. Symbols for variables and parameters should be in italics (e.g. *P*).

Tables

Numerical results should be presented as either tables or figures, but not both. Tables should be included in the manuscript text file, either embedded in the text or at the end. Table legends should be *on the same page* as the table to which they refer. The legend should contain sufficient information for the table to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the table. Units should appear in parentheses in the column headings, not in the body of the table. If some part of the table

needs to be highlighted (e.g. groups of important species), use background shading (not framing or boldface). For large tables with many empty cells, fill the empty cells with dots to facilitate reading.

Figures

Figures in the submitted manuscript should be supplied at the size at which they are intended to be printed: either one-column or full-page width. They may optionally be embedded in the text. Figure legends should be included within the manuscript text file *on the same page* as the figure to which they refer. The legend should contain sufficient information for the figure to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the figure.

The definitions of symbols and lines should be given as a *visual* key on the figure itself, *not* as a word key (e.g. 'solid bars', 'open circle', 'dashed line') in the legend. Sub-graphs within one figure should be headed with a lowercase letter *and* a brief heading. Wherever space allows, full labels instead of abbreviations should be used in the figures. Scale bars should be given on microphotographs and maps.

Artwork guidelines are available at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>.

The journal welcomes colour figures and plates when information would be lost if reproduced in black and white. Please note there is a charge for colour in print. When a paper is finally accepted, electronic artwork is required. See 'Accepted Papers' below.

Electronic appendices

Large figures and tables, raw data, calculation examples, computer program source, extra photographs and similar materials can be published as electronic appendices in online 'Supporting Information'. This material will not appear in the printed paper, but will be freely available in the Wiley Online Library.

All PDF files in electronic appendices should, so far as is practicable, be prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal, using similar font types and sizes. A Microsoft Word template file can be found [here](#).

Each electronic appendix in PDF format should start with a reference to the original paper, followed by the appendix caption, for example:

Supporting Information to the paper Smith, W.R. Assembly rules in a tropical rain forest of central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. Appendix S1. A list of palm species recorded in the study area.

Written text should be in PDF, and where the reader might wish to extract text (e.g. computer program codes) also in plain text (TXT). Tables/data should be in both PDF and plain text (TXT or CSV) format. Authors are strongly encouraged (but not required) to make their primary data available in appendix tables. Figures and photographs should be in PDF format, including captions. Groups of related items (e.g. a set of figures, or of photographs) can be included in a single appendix. A detailed caption should appear in each appendix.

A list of all appendices with shortened captions should be provided at the end of the paper (after the References section), e.g. "Appendix 2. Photographs of the main types of deciduous forest in the study area-".

So long as text, tables, data, figures and photographs are given in the above formats, other files in any format may be given, e.g. videos, executable programs, functional spreadsheets. Each such file should have a corresponding PDF Appendix describing the file, its format and contents e.g.:

Appendix S3. Description of the video in Appendix S4, pollination.

Appendix S4. Video of bee *Apis mellifera* pollinating *Bellis perennis* (WMV format), described in Appendix S3.

There should be a reference to the electronic appendices in the main text of the paper, e.g.: (Appendix S4, described in Appendix S3).

Electronic appendices should be submitted for review with the first version of the manuscript, but uploaded as a separate file and designated as 'Appendix for Online Publication Only'. They should not be included as additional pages within the main document.

Submissions

Technical checklist before manuscript submission

Before submitting your paper, please, check whether your manuscript meets the following requirements:

Topic: Is suitable for *Journal of Vegetation Science*. It deals with plant communities or multispecies plant assemblages (not with single species); is of interest to international community of vegetation scientists.

Title: Is concise and attractive, catches the reader's attention with topical issues or an interesting hypothesis.

Abstract: Does not exceed to 350 words (fewer for a Forum or Report paper); does not contain references; is divided into named sections (except for a Forum or Report).

Author list: Follows the current format of the journal, e.g.:

John B. Bush, George Smith & E. Fred Coxon

Bush, J. B. (Corresponding author, jb_bush@lmu.ac.uk) & **Coxon, E.**

F. (g_smith@lmu.ac.uk; www.herbicide.co.uk/efcoxon): Ecology Department, Little Marsh University, 11 Main St., Little Marsh, Berkshire, UK.

Smith, G. (doughnut@herbicide.co.uk) & **Coxon, E. F.:** Botany Department, Herbicide Manufacturers, P. O. Box 2002, Southend-on-Sea, UK

E-mails given for all authors.

Keywords: Follow the journal format, e.g. *Abies* forest; Balkans; Community structure; Deer; Invasive species; Neutral model; Species richness; Zonation.

Nomenclature source and Abbreviations: Are given if relevant.

Logical structure: The Introduction states what topics will be addressed, and those topics are addressed by the Methods, Results and Discussion.

Introduction: Explains why the topic is important or interesting; briefly provides the broader context of the current study; ends with questions, hypotheses or a clear statement of the paper's aims.

Results: The claims in the Results section text match what is in the figures and tables.

Table and Figure captions: Understandable without reading the text. On the same page as the table or figure.

Tables: Concise, with row and column labels as self-explanatory as possible; contain no vertical lines.

Figures: Not too many of them, and compact; supplied in the size they will be printed, with all details readable at this size; contain no unnecessary lines (e.g. across a graph, or frames around the graph; to the top and right of a graph); lines and symbols explained in direct language, e.g. * = Litter removed (*not*: * = LRT or * = Treatment LR or * = Treatment 3); symbol key in the figure itself, not a word key ('dashed line', 'open circles') in the caption.

Electronic appendices: All appendices (except mathematical ones), large figures & tables, extra photographs and raw data, go here. Format of PDF files prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal using the journal's appendix template.