

Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências

**Atributos funcionais como preditores da abundância das espécies
na Floresta Ombrófila Mista**

Trabalho de Conclusão de Curso para obtenção
do título de Bacharel em Ciências Biológicas,
apresentado conforme as normas técnicas
da Revista Brasileira de Biociências.

Autora: Joice Klipel

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Cristina Müller

Banca examinadora:

Dra. Anaclara Guido

Dr. Vanderlei Júlio Debastiani

Porto Alegre, novembro de 2016.

Atributos funcionais como preditores da abundância das espécies na
Floresta Ombrófila Mista

Joice Klipel^{1*}, Rodrigo S. Bergamin¹ & Sandra C. Müller¹

RESUMO: Sabe-se que os padrões de estruturação das comunidades vegetais são mediados pelas adaptações das plantas às condições bióticas e abióticas a que estão sendo submetidas. A fim de superar “filtros” ambientais, as espécies são selecionadas através de determinados atributos funcionais, que conferem às espécies diferentes abundâncias via seus efeitos sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência. Desta maneira, os atributos funcionais podem estar vinculados aos padrões de distribuição de abundância das espécies vegetais nas comunidades. O objetivo deste trabalho foi testar se a abundância das espécies de árvores em áreas de Floresta Ombrófila Mista (FOM) está relacionada aos atributos funcionais foliares. O estudo foi realizado em duas áreas de FOM no Rio Grande do Sul, onde se amostrou os indivíduos do estrato intermediário e do estrato superior. Utilizaram-se os seguintes atributos: área foliar média (LA), área foliar específica (SLA) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC). Para avaliar a relação entre os atributos funcionais e abundância das espécies, utilizamos modelos lineares. Para o estrato intermediário, o modelo com maior probabilidade de explicação foi o que utiliza apenas dados de SLA; para o estrato superior o melhor modelo foi o que possui a interação entre SLA e LA. A análise de regressão linear demonstrou relação negativa entre SLA e abundância das espécies. As espécies mais abundantes nessas florestas parecem adaptadas ao estresse térmico da região, resultando na seleção de indivíduos com folhas mais espessas e longevas.

Palavras chaves: Comunidades florestais, padrões demográficos, SLA

¹ Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

* Contato: Joice Klipel - klipeljoyce@gmail.com

ABSTRACT: Patterns in plant community structure are mediated by the adaptations of plants to the biotic and abiotic conditions to which they are exposed. In order to overcome environmental "filters", species are selected through certain functional traits, which give species different abundances via their effects on growth, reproduction and survival. Therefore, functional traits can be linked to patterns of plant species abundance distribution in the communities. The goal of this work was to test if the abundance of tree species in areas of Mixed Ombrophilous Forest (MOF) is related to foliar functional traits. The study was carried out in two MOF areas in Rio Grande do Sul, where individuals from the intermediate stratum and the upper stratum were sampled. We used the following traits: mean leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). To evaluate the relationship between functional traits and species abundance, we used linear models under an information-theoretic approach and multi-model inference. For the intermediate stratum, the most plausible model was the one containing only SLA as a predictor; for the upper stratum the best model was the one with the interaction between SLA and LA. Species abundance was negatively related with SLA. The most abundant species in these forests seem to be adapted to the thermal stress of the region, resulting in the selection of individuals with thicker and longer leaves.

Key Words: Demographic patterns, forest communities, SLA

Introdução

A ecologia é uma disciplina com poucas leis universais, porém dentre elas percebe-se o padrão de que as comunidades são compostas por várias espécies raras e poucas espécies comuns (Preston 1948, Kunin & Gaston 1993). Podemos considerar que espécies raras são aquelas que possuem um número mais restrito de indivíduos em uma determinada área em comparação a outros organismos taxonomicamente comparáveis (Reveal 1981). A definição de raridade está associada a uma baixa abundância das espécies, que pode ser devido à baixa capacidade de dispersão, de estabelecimento e/ou à baixa capacidade de competir por recursos com outras espécies (Cormwell & Ackerly 2010). Por isso, os mecanismos que influenciam os padrões de abundância das espécies e suas distribuições ainda representam um desafio na pesquisa ecológica (Umaña *et al.* 2015, McGill *et al.* 2007).

Sabe-se que os padrões de estruturação das comunidades vegetais são mediados pelas adaptações das plantas às condições bióticas (como competição e predação) e abióticas (como temperatura e pluviosidade) a que estão sendo submetidas. As condições ambientais, vistas como “filtros”, atuam na seleção de atributos (características de estratégias adaptativas) das espécies, sendo que apenas alguns estados de atributos funcionais são aptos às condições ambientais e têm a possibilidade de transpassar esses filtros e dar condição à espécie se estabelecer na comunidade (Keddy 1992). Esse mecanismo pode conferir às espécies diferentes desempenhos (abundâncias) nas comunidades.

Atributos funcionais são definidos como características morfo-fisio-fenológicas (Violle *et al.* 2007) que impactam diretamente o fitness dos indivíduos via seus efeitos sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência (Poorter 2008, Shipley *et al.* 2016). A diferenciação entre o fitness dos indivíduos alteram as taxas demográficas das populações, que por sua vez alteram a estrutura de abundâncias das espécies e a dinâmica das comunidades. Portanto, espécies com determinados atributos podem se tornar mais aptas a se

desenvolver melhor em certos ambientes, atingindo, assim, abundâncias maiores que outras espécies com atributos distintos (Shipley *et al.* 2016).

O ponto crítico é determinar se realmente existem atributos que permitem que as espécies escapem da raridade e se tornem abundantes e altamente difundidas no ambiente (Murray *et al.* 2002). A variação interespecífica dos atributos funcionais exerce um papel importante na distribuição de abundância das espécies, pois diferenças nas propriedades demográficas, as quais são relacionadas às características morfo-fisio-fenológicas das espécies (Violle *et al.* 2007, Poorter 2008), afetam as dinâmicas diferenciais entre as espécies coexistentes, determinando a estrutura da comunidade. Portanto, é crucial identificar quais são os atributos que possivelmente estão associados com a restrição ou difusão das espécies.

Atributos foliares, como área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar estão associados a propriedades químicas, estruturais e fisiológicas das plantas que refletem um espectro de espécies em termos de investimento de nutrientes e custos de construção do aparato fotossintético (Wright *et al.* 2004). Da mesma forma, o tamanho foliar representa um importante trade-off entre a área destinada à captura de luz e a temperatura foliar, onde folhas menores conseguem manter uma estabilidade térmica maior, porém capturam menor quantidade de luz para a fotossíntese (Swenson *et al.* 2011). Tais diferenças ecológicas acabam refletindo nos padrões de ocupação das espécies diante de distintas condições ambientais, uma vez que os atributos foliares respondem ao ambiente em que a folha ou a planta se desenvolve (Laughlin *et al.* 2014, Fonseca *et al.* 2000).

Sabendo que existem poucos estudos empíricos que avaliam a relação da variação de atributos funcionais de plantas com a abundância das espécies (Umaña *et al.* 2015, Shipley *et al.* 2016), neste trabalho objetivamos mensurar a relação entre a abundância das espécies (espécies raras e comuns) e a variação de atributos funcionais foliares entre as espécies. Esperamos identificar se há influência do estado dos atributos das espécies nos padrões de

distribuição de abundância de espécies arbóreas de dois estratos (superior e intermediário) em áreas de Floresta Ombrófila Mista, e quais os estados dos atributos que melhor contribuem para a maior abundância das espécies nas comunidades.

Material e Métodos

Área de estudo

A Floresta Atlântica pode ser classificada de duas formas principais: *stricto sensu* (s.s.) e *lato sensu* (l.s.). A Floresta Atlântica (s.s.) compreende apenas as florestas pluviais da encosta (Floresta Ombrófila Densa), enquanto, a Floresta Atlântica (l.s.) inclui Florestas Estacionais (Decídua e Semidecídua), Floresta Ombrófila Mista (ou Floresta com Araucária) e Floresta de Restinga.

No Rio Grande do Sul, A Floresta Ombrófila Mista está localizada no centro-norte do estado, com maiores altitudes a nordeste. O clima dessa região é subtropical úmido, sem períodos de secas, sendo classificado como tipo Cfb (classificação de Köppen). A temperatura média do mês mais frio é inferior a 18°C e a temperatura média do mês mais quente inferior a 22°C (Moreno, 1961). Geadas são frequentes no inverno. A precipitação anual registrada varia entre 1750 e 2500 mm (IBGE, 1986). A vegetação natural (Fig. 1) compreende áreas de Floresta Ombrófila Mista e Campos de Cima da Serra no platô e Floresta Ombrófila Densa nos vales e encostas.



Fig. 1: Vegetação natural encontrada nas áreas de estudo. Nas encostas Floresta Ombrófila Densa e no platô Floresta Ombrófila Mista.

As áreas de estudo estão localizadas na borda leste do planalto, nos municípios de São Francisco de Paula e Cambará do Sul, onde foram selecionadas duas localidades:

- Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCN Pró-Mata, 29°26'27"S e 50°14'W), localizado no município de São Francisco de Paula. Possui área total de 3103 ha e altitude varia de 800 a 950 metros.
- Parque Nacional Aparados da Serra (PARNA, 29°07' a 29°15' e 50°01' a 50°10'), localizado no município de Cambará do Sul. Possui área total de 10250 ha e altitude média de 950 metros.

Delimitação amostral e coleta de dados

Para a realização deste trabalho, foram utilizados dados coletados de três sítios de 1 hectare (100 x 100 m) por localidade (CPCN Pró-Mata e PARNA) (Bergamin 2010). Em cada sítio delimitou-se 12 unidades amostrais circulares de 100 m², cada três estabelecida de forma aleatória num quarto de hectare, nos setores de 50 x 50 m (Fig. 2). Isto é, foram amostradas 36 unidades amostrais de 100 m² em cada localidade. Nas unidades amostrais de 100 m² foram amostrados e identificados todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 5 cm. Em cada unidade amostral de 100 m², foram delimitadas sistematicamente quatro parcelas de 10 m² para amostragem do estrato

intermediário (indivíduos com DAP entre 1 e 4,9 cm). A delimitação das famílias seguiu a classificação proposta por APG IV (APG 2016).

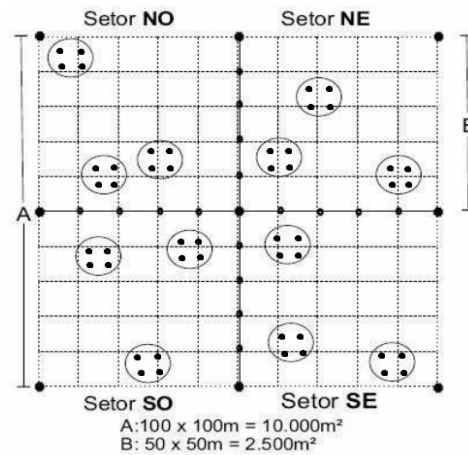


Fig. 2: Esquema de uma parcela permanente de 1 hectare, com três unidades amostrais de 100 m² distribuídas aleatoriamente por setor de 50 x 50 m. O estrato intermediário foi amostrado em quatro subparcelas de 10 m² dentro das parcelas de 100 m².

Os atributos funcionais avaliados neste trabalho foram: área foliar média (*leaf area-LA*), área foliar específica (*Specific Leaf Area-SLA*) e conteúdo de matéria seca foliar (*Leaf Dry Matter Content-LDMC*). Esses atributos foram selecionados por serem considerados bons preditores do crescimento das plantas (Harguindeguy *et al.* 2013), além de serem relevantes para o entendimento das respostas da vegetação a inúmeros fatores ambientais (Weiher *et al.* 1999), podendo assim, estarem influenciando na abundância das espécies na comunidade.

Para a coleta dos dados foliares foi seguida a metodologia proposta por Cornelissen *et al.* (2003), sendo coletados ramos maduros expostos ao sol de pelo menos três indivíduos por espécie. Após isso, foram selecionadas 10 amostras foliares frescas de cada indivíduo que foram pesadas em balança de precisão e suas imagens digitalizadas em scanner. Então, o material foi levado à estufa a uma temperatura de 60°C. Passado cerca de três dias, após estabilização do peso seco, o material foi retirado e imediatamente pesado em balança de precisão para a obtenção do peso seco.

Através das imagens digitalizadas e com o uso do *Software Image J 1.44*, foram obtidos valores de área foliar (LA). A partir dos pesos e da área foliar, foram calculados o conteúdo de matéria seca foliar (LDMC: massa seca/ massa fresco= g.g^{-1}) e a área foliar específica (SLA= área foliar/ massa seca= $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$). O valor de cada atributo para a espécie corresponde ao valor médio dos indivíduos medidos.

Análise de dados

Para avaliar a relação de predição entre os atributos funcionais e a abundância das espécies (variável resposta), utilizamos modelos lineares com a combinação de todos os atributos como preditores, bem como um modelo nulo (sem variável preditora). Para a realização das análises os dados foram modificados para escala logarítmica. Testamos todas as combinações possíveis entre as variáveis preditoras, que resultaram no total de oito modelos (Tabela 1). Para testar a plausibilidade de cada modelo e a importância relativa de cada atributo, utilizamos o Critério de Informação de Akaike (Anderson 2008, Burnham & Anderson 2004, Johnson & Omland 2004). A importância relativa dos atributos varia de 0 a 1, e quanto maior valor da importância relativa mais importante é o atributo comparado aos outros. Também estimamos a média ponderada do grau de inclinação da reta (b_{avg}) utilizando todos os modelos testados, com base nos pesos de Akaike (Anderson 2008). Todas as análises foram realizadas no software R, pacote MuMIn (Barton 2011).

Resultados

No total, 666 indivíduos, pertencentes a 55 espécies, foram identificados no estrato superior (Anexo 1) e 2258 indivíduos, pertencentes a 74 espécies, no estrato intermediário (Anexo 2). O padrão de abundância e raridade nas florestas estudadas, tanto para o estrato superior quanto intermediário, pode ser observado no grá que representa o ordenamento decrescente das espécies de acordo com suas abundâncias (Fig. 3). Percebe-se um padrão

similar, onde poucas espécies (aproximadamente 15 espécies) de fato dominam a comunidade e o restante possui poucos indivíduos. Mais da metade das espécies pode ser considerada rara nas comunidades (menos de 10 indivíduos em 0,72 ha).

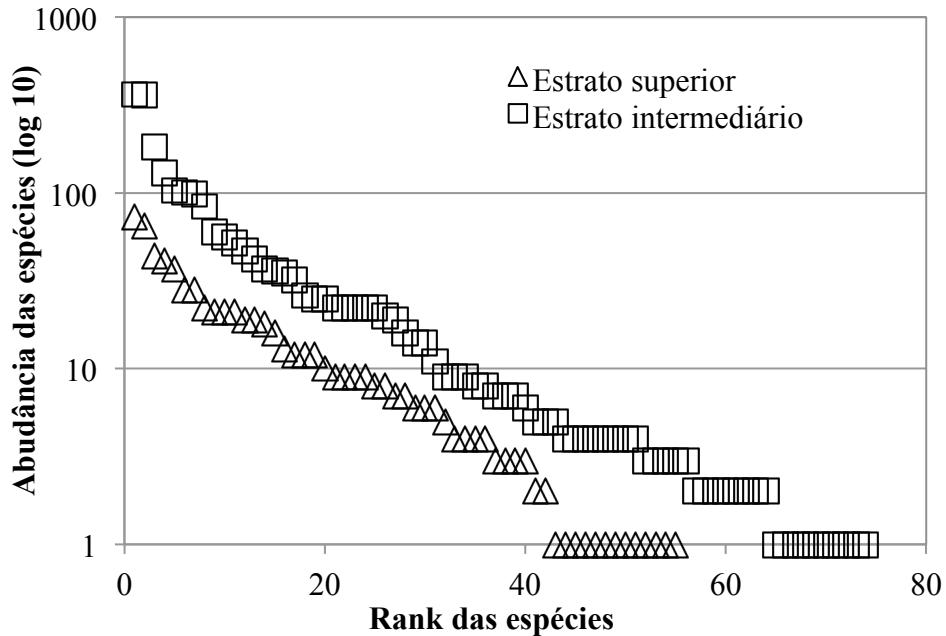


Fig. 3: Distribuição das abundâncias das espécies, em ordem decrescente (Rank das espécies) em áreas da Floresta Ombrófila Mista, no Rio Grande do Sul.

Para o estrato superior, encontramos que o modelo com maior probabilidade de explicação em relação com outros foi o que possui a combinação entre os atributos SLA e LA, com peso de explicação de 0,51 (Tabela 1). Já no estrato intermediário, o modelo com maior probabilidade de explicação é o que utiliza apenas a SLA como preditor (Tabela 1). Para os dois estratos o SLA foi o atributo com maior importância na predição dos padrões de distribuição de abundância das espécies na comunidade (Tabela 2).

Posteriormente, quantificamos a relação entre a abundância das espécies e os valores médios dos atributos, através de regressões lineares simples, para os dois estratos. Nós encontramos uma relação negativa entre SLA e abundância das espécies para ambos estratos

(Fig. 4A e 4B). Para LA e LDMC, os resultados não mostraram relações lineares simples significativas (Fig. 4C, 4D, 4E, 4F).

Tabela 1: Apresentação dos oito modelos testados, conforme suas variáveis preditoras e os respectivos valores de delta AIC e peso de AIC para os dois estratos da Floresta Ombrófila Mista (os modelos estão em ordem decrescente de importância para o estrato superior).

Modelos	Delta AIC (superior)	Peso de AIC (superior)	Delta AIC (intermediário)	Peso de AIC (intermediário)
LA+SLA	0	0,51*	0,68	0,18
LA+LDMC+SLA	1,72	0,22	2,17	0,08
SLA	1,91	0,20	0	0,25*
LDMC+SLA	4,22	0,06	0,78	0,17
LA	9,89	0	2,09	0,09
NULO	10,51	0	1,01	0,15
LDMC	12,13	0	2,88	0,06
LA+LDMC	12,21	0	4,26	0,03

* representa o modelo com maior importância em relação aos outros.

Tabela 2: Valores de importância relativa (IA) e média ponderada do grau de inclinação da reta (b_{avg}) considerando os atributos foliares SLA (área foliar específica), LA (área foliar) e LDMC (conteúdo de matéria seca foliar) em relação à predição da abundância das espécies nos estratos superior e intermediário.

Estrato Superior	SLA	LA	LDMC
IA	0,99	0,74	0,28
b_{avg}	0,001	0,230	0,791
Estrato Intermediário			
IA	0,68	0,38	0,34
b_{avg}	0,294	0,617	0,680

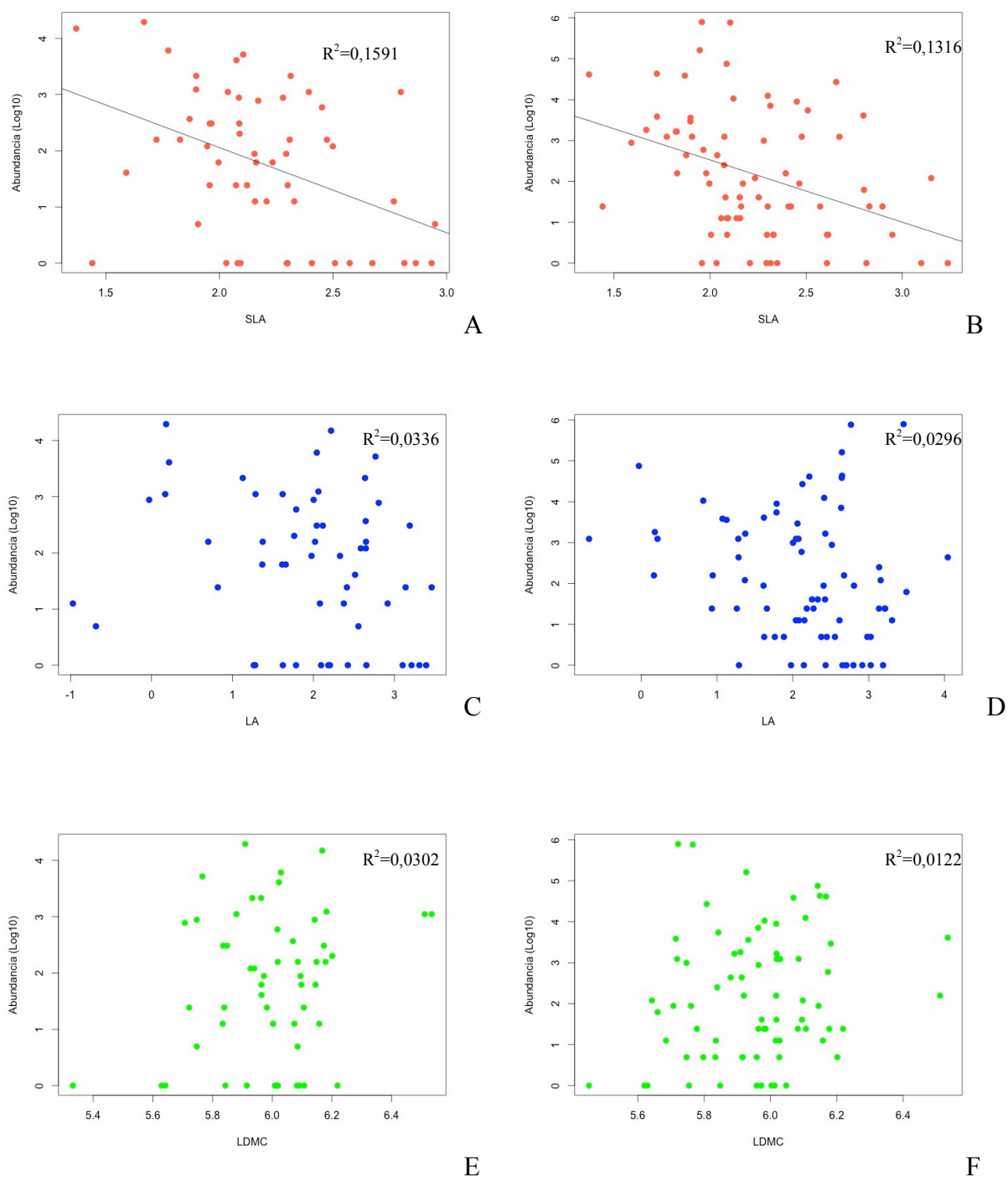


Fig. 4: Gráficos de dispersão entre a abundância das espécies e os atributos foliares das espécies arbóreas dos estratos superior (gráficos à esquerda) e intermediário (gráficos à direita) da Floresta Ombrófila Mista. Em “A” e “B” temos regressões lineares com a área foliar específica (SLA), em “C” e “D” com a área foliar (LA), e em “E” e “F” com o conteúdo de matéria seca foliar (LDMC). Os valores de R^2 para cada modelo linear simples estão indicados nas figuras, sendo que estes foram significativos somente para a variável SLA.

Discussão

Neste estudo, observamos que tanto o estrato superior quanto o intermediário apresentam poucas espécies dominantes e um predomínio de raras, com poucos indivíduos nas comunidades, como esperado. Dentre os atributos foliares avaliados, identificamos que o atributo de maior importância nos padrões de distribuição de abundância de espécies arbóreas nos dois estratos foi SLA, indicando que o mesmo parece ser chave para a performance das plantas nas comunidades. Esse atributo é conhecido por apresentar-se positivamente relacionado com a taxa relativa de crescimento, a taxa de fotossíntese por unidade de massa seca foliar e a concentração de nitrogênio foliar, e negativamente com a longevidade foliar (Grime *et al* 1998; Westoby 1998). Como a relação da SLA com a abundância foi negativa, podemos indicar que as espécies mais abundantes na Floresta Ombrófila Mista tendem a apresentar taxas de crescimento e fotossíntese menores, com folhas mais econômicas (menor concentração de nitrogênio) e longevas, ou seja, são espécies “econômicas” se observarmos o gradiente do espectro foliar proposto por Wright *et al.* (2004).

Os modelos lineares demonstraram que, para o estrato superior, os atributos SLA e LA associados melhor explicam o padrão de distribuição de abundância das espécies. Já para o estrato intermediário, o SLA sozinho foi mais importante na predição dos valores de abundância das espécies presentes neste estrato. Em Dahlgren *et al.* (2006), SLA se mostrou o melhor atributo na predição do aumento da abundância de espécies ao longo da sucessão em florestas no Mediterrâneo, com uma relação positiva entre o aumento na abundância das espécies e SLA. Os autores concluíram que a resposta das espécies de plantas à sucessão foi mais dependente de atributos relacionados com a fase de vida de estabelecimento do que com a fase de recrutamento (Dahlgren *et al.* 2004).

Entendemos que SLA e LA são atributos chave por estarem ligados à capacidade fotossintética, à taxa de crescimento relativo das plantas e à longevidade foliar (Cornelissen

et al. 2003). Além disso, eles parecem ser convergentes em ambientes com estresse térmico, ou seja, há uma tendência de predomínio de seleção de espécies com folhas menores e longevas. Essas características são importantes para o sucesso no estabelecimento e abundância das espécies na Floresta Ombrófila Mista, já que se observam médias de temperatura baixas, frequentes geadas no inverno e muita neblina durante o ano todo na região de estudo. Essas condições ambientais parecem estar agindo como filtros de maneira a selecionar espécies com SLA e LA menores, permitindo que sejam mais abundantes que espécies com alto SLA e LA. Num estudo que avaliou a relação dos atributos de plantas lenhosas e suas abundâncias no Chaparral da Califórnia, foi observado que em áreas xéricas as espécies mais abundantes apresentavam menor SLA, enquanto que em áreas mais méxicas o padrão foi contrário (Cornwell *et al.* 2010). Segundo os autores, esse padrão é consequência do conjunto diferente de espécies nas diferentes áreas e no padrão de captura de carbono delas. Esse resultado demonstra que as espécies podem estar sendo selecionadas através do atributo SLA de modo a melhor se ajustarem às condições ambientais.

A regressão linear simples da LA com a abundância das espécies não foi significativa, o que parece que há uma ampla gama de tamanhos foliares independente da abundância das espécies, indicando uma grande variabilidade fenotípica entre as espécies, independente do padrão de abundância das mesmas. Essa variabilidade pode ser resultado de adaptações ao longo do tempo a diferentes condições ambientais (Wright *et al.* 2004). Entretanto, a regressão linear com a SLA teve resultado significativo, indicando uma relação negativa entre SLA e abundância das espécies. Em geral, ambientes com poucos recursos disponíveis (como água, luz e nutrientes), as espécies tendem a ter um baixo SLA. Nas áreas do presente estudo, devido as baixas temperaturas e a presença constante de neblina, possivelmente há uma baixa taxa de decomposição de matéria orgânica que pode estar restringindo a disponibilidade de nutrientes nas camadas mais superficiais do solo para absorção das

plantas. É importante lembrar, porém, que a SLA pode ser altamente variável dentro de espécies, dependendo das condições ambientais (Poorter & van der Werf 1998). Ou seja, além de considerar os valores médios dos atributos, a plasticidade das espécies, que pode ser representada pela amplitude dos atributos intraespecíficos, também pode estar associada à capacidade das espécies em se tornarem abundantes nas comunidades. Em Umaña *et al.* (2015) foi explorada essa abordagem, em que constaram uma baixa variação intraespecífica dos atributos funcionais nas espécies mais abundantes, indicando uma convergência de estratégia que enfatiza uma alta eficiência na exploração dos recursos disponíveis no ambiente.

Espécies com SLA baixa e, portanto, com folhas de vida longa podem acumular uma maior massa foliar e, dessa forma, capturar uma maior quantidade de luz em termos proporcionais ao seu tempo de vida (Westoby 1998). Adicionalmente, essa maior longevidade foliar permite um maior tempo de permanência dos nutrientes na planta, tornando os custos de construção foliar mais econômicos (Westoby 1998), o que parece refletir em maior sucesso na floresta estudada. As espécies com maior número de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista tendem a possuir baixos valores de SLA, mostrando que as folhas mais abundantes no dossel dessa floresta são espessas, densas, mais duradouras, e potencialmente menos atrativas para a herbivoria. Entretanto, a força das relações dos atributos foliares com o padrão de dominância na comunidade foi relativamente pequena, indicando que outros atributos, talvez relacionados à dispersão e ao estabelecimento, ou outras variáveis devem estar contribuindo para as relações de raridade e abundância das espécies na estrutura das comunidades da Floresta Ombrófila Mista.

Agradecimentos

Agradeço a toda equipe do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVEG-UFRGS), por esses três anos de companheirismo e ensinamentos. Por fim, agradeço ao CNPq, pelo apoio financeiro.

Referências Bibliográficas

Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1-20

ANDERSON, D. R. 2008. *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence* (p. 184). New York: Springer.

BARTON, K. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.0. 0. 2011. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

BERGAMIN, R. S. 2010. Especificidade de espécies arbóreas no sudeste da Mata Atlântica e padrões de diversidade em Floresta com Araucária. 82 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia)- Instituto de Biociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

BURNHAM, K. P., & Anderson, D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer.

CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DIAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E., REICH, P. B., 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 & ACKERLY, D.D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*. 98, 814–821.

DAHLGREN, J.P., ERIKSSON, O., BOLMGREN, K., STRINDELL, M. & EHRLÉN, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* 17: 577-582.

FONSECA, C.R., OVERTON, J. McC., COLLINS, B. & WESTOBY, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal Of Ecology* 88, 964-977.

GRIME, J. P.. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal Of Ecology* 86, 902-910

HORBACH, R. Geologia. 1986 In: BRASIL. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Levantamento de Recursos Naturais. Vol. 33, Folha SH 22, Porto Alegre e parte das folhas SH 21 e SI 22 Lagoa Mirim. Capítulo 1. Rio de Janeiro, 796p.

- JOHNSON, J. B. & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19(2), 101-108.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- KUNIN, W.E. & GASTON, K. J. 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Tree* vol.8, no. 8.
- LAUGHLIN D. C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102: 186-193.
- MCGILL, B.J., ETIENNE, R.S., GRAY, J.S., ALONSO, D., ANDERSON, M.J. & BENECHA, H.K. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10: 995–1015.
- MORENO, J.A. 1961. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 41 p.
- MURRAY, B.R., THRALL, P.H., GILL, A.M. & NICOTRA, A. 2002. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecol.*, 27, 291–310.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. DIAZ, D., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., BRET-HARTE, M.S., CORNWELL, W.K., CRAINE, J.M., GURVICH, D.E., URCELAY, C., VENEKLAAS, E.J., REICH, P.B, WRIGHT, I.J., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J.G, DE VOS, A.C., BUCHMANN, N., FUNES, G., QUETIER, F., HODGSON, J.G., THOMPSON, K., MORGAN, H.D., TER STEEGE, H., VAN DER HEIJDEN, M.G.A., SACK, L., BLONDER, B., POSCHOLD, P., VAIERETTI, M.V, CONTI, G., STAVER, A.C, AQUINO, S. & CORNELISSEN, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal Of Botany*, v. 61, n. 3, p.167-234. CSIRO Publishing. <http://dx.doi.org/10.1071/bt12225>.
- POORTER L., WRIGHT, S.J., PAZ, H., ACKERLY, D.D., CONDIT, R., IBARRA-MANRIQUEZ, G., HARMS, K.E., LICONA, J.C, MARTINEZ-RAMOS, M., MAZER, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., PEÑA-CLAROS, M., WEBB, C.O. & WRIGHT, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- POORTER, H. & van der Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: Lambers, H., Poorter, H. & van Vuuren, M.M.I. (eds.) *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*, pp. 309-336. Backhuys Publishers, Leiden.
- PRESTON, F.W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29: 254–283.
- REVERAL, J. L. 1981. The concept of rarity and population threats in plant communities. Pp. 41-46 in *Rare plant conservation*, ed. L. E. Morse and M. S. Henefin. Bronx: New York Botanical Garden.
- SWENSON, N.G., ANGLADA-CORDERO, P. & BARONE, J.A. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along

an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 877-884.

SHIPLEY, B., DE BELLO, F., CORNELISSEN, J. H. C., LALIBERTE, E., LAUGHLIN, D.C., REICH, P. B. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923.

UMAÑA, M. N, ZHANG, C., CAO, M., LIN, L., SWENSON, N. G. 2015. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecology Letters* 18: 1329-1337.

VIOLLE, C. NAVAS, M.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. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. 199: 213-227.

WRIGHT, I. J., REICH, P.B., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:621–827.

Anexo 1: Tabela com as espécies do estrato superior utilizadas para as análises com suas respectivas abundâncias e valores de atributos.

Espécie	Abundância	LA	SLA (cm ² .g ⁻¹)	LDMC (g. g ⁻¹)
<i>Araucaria angustifolia</i>	73	1.197570706	5.302772612	368.496979
<i>Myrcia retorta</i>	65	9.182869202	3.935460197	477.0289255
<i>Ilex microdonta</i>	44	7.699410389	5.90004483	415.4824808
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	41	15.89547363	8.203949813	319.2455572
<i>Myrceugenia euosma</i>	37	1.241572232	7.960187174	412.6189763
<i>Eugenia subterminalis</i>	28	3.084277383	6.671171943	377.3930774
<i>Myrceugenia miersiana</i>	28	13.96707009	10.1080858	388.7507751
<i>Ocotea bicolor</i>	22	7.851641728	6.668796605	483.8911635
<i>Casearia decandra</i>	21	5.04667385	16.41106682	688.4762983
<i>Eugenia handroi</i>	21	3.611753662	7.668310437	357.8752764
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	21	1.184142222	10.94994758	672.5783808
<i>Drimys angustifolia</i>	19	7.404383061	9.771937228	313.2253361
<i>Siphoneugena reitzii</i>	19	0.970994004	8.051000989	465.1086817
<i>Sapium glandulosum</i>	18	16.5439002	8.764477348	301.0549439
<i>Myrceugenia mesomischa</i>	16	5.969294352	11.60296735	410.5439366
<i>Ilex paraguariensis</i>	13	14.07939544	6.479068176	432.3761137
<i>Laplacea acutifolia</i>	12	7.689853237	8.06405501	342.187943
<i>Ocotea elegans</i>	12	8.28819	7.136543984	479.7825422
<i>Vernonanthura discolor</i>	12	24.25790074	7.081607883	346.6723693
<i>Ocotea porosa</i>	10	5.8219	8.074757282	493.4638286
<i>Dicksonia sellowiana</i>	9	2.0150229	11.85701751	439.6392297
<i>Myrcia guianensis</i>	9	3.946217833	6.213019791	410.9718996
<i>Myrciaria floribunda</i>	9	7.535175	10.06398881	482.428079
<i>Nectandra grandiflora</i>	9	14.13100658	5.600354384	468.066065
<i>Lamanonia ternata</i>	8	13.2550953	12.16906602	379.8229895
<i>Myrsine lorentziana</i>	8	14.10034328	7.002806417	375.0552558
<i>Eugenia oeidocarpa</i>	7	7.21113	9.91084387	392.4064286
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	7	10.25512	8.621361917	443.6765685
<i>Eugenia uruguayensis</i>	6	5.0194	7.361771697	466.3587722
<i>Myrcia lajeana</i>	6	3.9264155	9.335857423	444.735904
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	6	5.246703456	8.683351117	388.9933461
<i>Piptocarpha axillaris</i>	5	12.35489088	4.904563536	389.2009824
<i>Calyptanthus concinna</i>	4	11.167475	9.977216884	448.4098073
<i>Daphnopsis fasciculata</i>	4	31.79852045	7.078743739	305.4134474
<i>Drimys brasiliensis</i>	4	23.04915667	7.948610896	343.5397847
<i>Myrcia oligantha</i>	4	2.267162765	8.342676103	396.2899846
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	3	18.45809709	9.092561942	404.6219716
<i>Mimosa scabrella</i>	3	0.378609557	15.91540971	434.4935419
<i>Ocotea pulchella</i>	3	8.00051	8.640010097	472.4464132
<i>Solanum pseudoquina</i>	3	10.7455	10.26803631	341.7254441
<i>Allophylus edulis</i>	2	12.86917778	19.07527151	313.2750153
<i>Podocarpus lambertii</i>	2	0.5033	6.727758257	439.1860406
<i>Alsophila setosa</i>	1	22.22285321	11.09593333	282.0008663

<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	1	3.532023939	9.973351917	438.1506059
<i>Campomanesia rhombea</i>	1	3.5987	14.48169014	411.1515553
<i>Cedrela fissilis</i>	1	5.063662684	9.933923601	370.4541139
<i>Cinnamomum amoenum</i>	1	8.118481818	7.61664116	441.8789833
<i>Clethra scabra</i>	1	27.32695185	8.108487196	409.8082454
<i>Inga virescens</i>	1	8.87515	13.10560796	448.9231921
<i>Myrceugenia oxysepala</i>	1	5.958091667	12.2865006	344.7757232
<i>Myrsine coriacea</i>	1	14.2041	16.66921086	278.4678633
<i>Piptocarpha angustifolia</i>	1	9.05644	18.79645089	407.0509814
<i>Prunus subcoriacea</i>	1	11.29221333	8.003598437	410.6830639
<i>Roupala brasiliensis</i>	1	24.80782222	4.223891164	502.1104876
<i>Solanum mauritianum</i>	1	29.71864	17.52859581	206.8003279

Anexo 2: Tabela com as espécies do estrato intermediário utilizadas para as análises com suas respectivas abundâncias e valores de atributos.

Espécie	Abundância	LA	SLA (cm ² .g ⁻¹)	LDMC (g. g ⁻¹)
<i>Daphnopsis fasciculata</i>	364	31.79852045	7.078743739	305.4134474
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	359	15.89547363	8.203949813	319.2455572
<i>Myrsine lorentziana</i>	183	14.10034328	7.002806417	375.0552558
<i>Siphoneugena reitzii</i>	131	0.970994004	8.051000989	465.1086817
<i>Nectandra grandiflora</i>	103	14.13100658	5.600354384	468.066065
<i>Myrcia retorta</i>	101	9.182869202	3.935460197	477.0289255
<i>Ilex paraguariensis</i>	98	14.07939544	6.479068176	432.3761137
<i>Myrceugenia cucullata</i>	84	8.38382875	14.2457492	332.8855372
<i>Calyptanthus concinna</i>	60	11.167475	9.977216884	448.4098073
<i>Myrcia oligantha</i>	56	2.267162765	8.342676103	396.2899846
<i>Myrceugenia mesomischa</i>	52	5.969294352	11.60296735	410.5439366
<i>Myrceugenia miersiana</i>	47	13.96707009	10.1080858	388.7507751
<i>Myrceugenia oxysepala</i>	42	5.958091667	12.2865006	344.7757232
<i>Casearia decandra</i>	37	5.04667385	16.41106682	688.4762983
<i>Rudgea parquoides</i>	36	2.92247642	5.605849892	303.2498528
<i>Eugenia subterminalis</i>	35	3.084277383	6.671171943	377.3930774
<i>Ocotea bicolor</i>	32	7.851641728	6.668796605	483.8911635
<i>Araucaria angustifolia</i>	26	1.197570706	5.302772612	368.496979
<i>Miconia cinerascens</i>	25	11.33482091	6.183321369	361.8769638
<i>Myrcia guianensis</i>	25	3.946217833	6.213019791	410.9718996
<i>Campomanesia rhombea</i>	22	3.5987	14.48169014	411.1515553
<i>Ilex microdonta</i>	22	7.699410389	5.90004483	415.4824808
<i>Myrceugenia euosma</i>	22	1.241572232	7.960187174	412.6189763
<i>Podocarpus lambertii</i>	22	0.5033	6.727758257	439.1860406
<i>Symplocos tetrandra</i>	22	7.961104447	11.90741549	304.4905052
<i>Drimys angustifolia</i>	20	7.404383061	9.771937228	313.2253361

<i>Piptocarpha axillaris</i>	19	12.35489088	4.904563536	389.2009824
<i>Ocotea elegans</i>	16	8.28819	7.136543984	479.7825422
<i>Calyptranthes grandifolia</i>	14	56.96767353	6.524888129	370.0137102
<i>Eugenia handroi</i>	14	3.611753662	7.668310437	357.8752764
<i>Drimys brasiliensis</i>	11	23.04915667	7.948610896	343.5397847
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	9	14.51214583	6.224684705	410.4685752
<i>Myrcia hartwegiana</i>	9	2.568810903	7.242117764	372.2628349
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	9	1.184142222	10.94994758	672.5783808
<i>Annona rugulosa</i>	8	23.5268729	23.35189378	282.2214915
<i>Myrcia lajeana</i>	8	3.9264155	9.335857423	444.735904
<i>Eugenia uruguayensis</i>	7	5.0194	7.361771697	466.3587722
<i>Piptocarpha notata</i>	7	11.0783557	11.75699735	317.4683659
<i>Sapium glandulosum</i>	7	16.5439002	8.764477348	301.0549439
<i>Cabralea canjerana</i>	6	33.02762667	16.45674383	287.0566558
<i>Plinia pseudodichasiantha</i>	5	9.517303333	9.517303333	392.8942039
<i>Prunus subcoriacea</i>	5	11.29221333	8.003598437	410.6830639
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	5	10.25512	8.621361917	443.6765685
<i>Blepharocalix salicifolius</i>	4	3.532023939	9.973351917	438.1506059
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	4	24.92976222	16.92440366	323.168565
<i>Cupania vernalis</i>	4	22.9980928	11.25457072	397.6148442
<i>Inga virescens</i>	4	8.87515	13.10560796	448.9231921
<i>Myrceugenia ovata</i>	4	2.54056	18.11815653	395.6599244
<i>Myrciaria floribunda</i>	4	9.7023425	11.10791496	481.5481833
<i>Roupala brasiliensis</i>	4	24.80782222	4.223891164	502.1104876
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	4	5.246703456	8.683351117	388.9933461
<i>Clethra scabra</i>	3	27.32695185	8.108487196	409.8082454
<i>Laplacea acutifolia</i>	3	7.689853237	8.06405501	342.187943
<i>Matayba elaeagnoides</i>	3	8.603603239	7.831433943	294.4930296
<i>Ocotea puberula</i>	3	13.66558519	8.484912242	414.6717359
<i>Ocotea pulchella</i>	3	8.00051	8.640010097	472.4464132
<i>Allophylus edulis</i>	2	12.86917778	19.07527151	313.2750153
<i>Cedrela fissilis</i>	2	5.063662684	9.933923601	370.4541139
<i>Endlicheria paniculata</i>	2	20.620475	13.57227864	387.0869132
<i>Eugenia involucrata</i>	2	11.55309901	7.424166667	414.3208534
<i>Lamanonia ternata</i>	2	19.71315366	13.66348948	329.4652937
<i>Ocotea porosa</i>	2	5.8219	8.074757282	493.4638286
<i>Solanum pseudoquina</i>	2	10.7455	10.26803631	341.7254441
<i>Tibouchina sellowiana</i>	2	6.563863937	10.28230022	371.0579536
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	1	18.45809709	9.092561942	404.6219716
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	1	3.631518182	10.1270008	408.5607577

<i>Eugenia oeidocarpa</i>	1	7.21113	9.91084387	392.4064286
<i>Eugenia pluriflora</i>	1	20.620475	13.57227864	387.0869132
<i>Ilex brevicuspis</i>	1	8.538133333	22.17183494	275.9549887
<i>Myrsine coriacea</i>	1	14.2041	16.66921086	278.4678633
<i>Psychotria suterella</i>	1	14.9628	25.4560785	233.4845957
<i>Sebastiania commersoniana</i>	1	11.3818981	7.640310476	422.93972
<i>Vernonanthura discolor</i>	1	24.25790074	7.081607883	346.6723693
<i>Vernonanthura puberula</i>	1	16.41943791	10.47751429	315.5630505