



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

**Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em
estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária**

José Vicente da Silva

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul
como um dos pré-requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências – ênfase em Ecologia

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Sandra Cristina Müller

Porto Alegre, julho de 2010.

**Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em
estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária**

José Vicente da Silva

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul
como um dos pré-requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências – ênfase em Ecologia

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Sandra Cristina Müller

Banca Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Giselda Durigan

Dr. Ênio Sosinski Junior

Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Data da defesa pública: 30 de julho de 2010.

AGRADECIMENTOS

Essa dissertação é apenas mais uma estação de um longo caminho. Caminho de construção, crescimento, aprimoramento, amadurecimento, e que só é possível de ser trilhado porque muitas pessoas estão ao meu lado ao longo dele.

Agradeço a Deus, acima de tudo, por me dar força e serenidade, tão necessárias ao longo desse processo.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao PPG Ecologia, em nome de seus professores, funcionários e técnicos, por terem me acolhido de forma tão especial.

A CAPES pela concessão da bolsa e ao IAI (Inter-American Institute for Global Change Research) pelo financiamento do projeto .

Ao CPCN Pró-Mata (PUCRS) pela autorização para a realização do estudo além da disponibilização de alojamentos e laboratórios. Em especial a seus funcionários: Seu Cleonir, Dona Erô, Cristiane, Leandro, Cleudia, Jonas e Marta por todo carinho e atenção.

À minha orientadora Sandra C. Müller, em primeiro lugar por ter me recebido de braços abertos, apesar de eu ser paranaense!!! E também pela paciência, trocas, ensinamentos, parceria, e em especial, pela amizade, que só fez crescer ao longo desses 2 anos. Além de toda a ajuda durante análises e discussão da dissertação.

Ao Prof. Valério Pillar por todo o ensinamento repassado, longas discussões e pela disponibilização do Laboratório de Ecologia Quantitativa. Já disse e repito: Não existe lugar igual! Só ficam boas lembranças!

A todos os colegas (e grandes amigos) do ECOQUA! Não há palavras para expressar o quão importante foi tudo que aprendi com vocês! Nada como nossas longas discussões na hora do cafezinho!

A todos que me auxiliaram em campo, muitas vezes madrugada a dentro, sem os quais não teria conseguido chegar aqui: Rodrigo Bergamin, Adriana Schüler, Aline Danieli; Maria de Fátima, Marcus Viera, Martina Ritter, Bethânia Azambuja e Pablo Viany; Em especial a Rodrigo Bergamin e Adriana Schüler, por disponibilizar parte dos dados e parceria em todos os trabalhos de campo.

Aos amigos Letícia, Berga, Adri, Edu Vélez, Kátia, Camilix, Cissa, Andrezito, Fabi, Carol, Ziza, Iporã, Leandro, Joner e Marcos. Obrigado por tudo!!! Ainda mais por terem me concedido o *green-red-yellow card* para esse paranaense (Valeu Lê!!!). Dani, Cris e Ricardo, meus colegas de apartamento(s)!!! Obrigado por toda a força. E a todos meus colegas (?) e amigos (!!!) do IBAMA.

À minha família, por todo o apoio durante esse trajeto, que teve tantos altos e baixos. Mãe (Mariluz Muraro) e Flá (Flávia Cristina), não conseguiria expressar em palavras o quão importante vocês são para mim. Amo vocês! Flá, por tudo que passamos juntos durante esses últimos anos: obrigado!!!

À Aline, minha amiga, parceira, companheira, pinguinha. Enfim, meu amor! Por todo apoio, carinho, respeito, paciência (!!!) e dedicação a mim e a nós! Seu incentivo me fez persistir e chegar até aqui. E é seco em Brasília hein? Te amo!!!

A meu pai, a quem dedico essa dissertação. Você que me ensinou a ser forte, me ensinou a lutar, a perseverar. Nunca esquecerei a sua alegria ao ver meu nome na lista de aprovados do mestrado. Te amo. E sei que está sempre por perto!

Muito obrigado!!!

RESUMO

Em ecologia de comunidades buscam-se padrões reproduzíveis, dentre os quais se destaca a busca por regras de montagem ou padrões de organização de comunidades. Diante disso propomos a avaliação desses padrões, com base em convergência e divergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns* e TDAP – *trait divergence assembly patterns*, respectivamente), e da influência filogenética na organização de assembléias de espécies lenhosas em florestas. As comunidades foram descritas a partir de atributos funcionais de espécies vegetais, considerando um gradiente sucessional de Floresta Ombrófila Mista, entre áreas que sofreram supressão total da vegetação (denominadas comunidades iniciais) e áreas que não sofreram intervenções expressivas (comunidades avançadas). Para tal, as espécies amostradas, tanto para o estrato superior (indivíduos com DAP ≥ 10 cm), quanto para o estrato inferior (indivíduos com altura $> 0,10$ m e até 1 cm de DAP), que apresentaram frequência superior a 10%, considerando a amostragem total, foram descritas a partir de 17 atributos funcionais e por relações filogenéticas. Os dados foram analisados a partir de algoritmos baseados em multiplicação e correlações parciais entre diferentes matrizes, que possibilitam discriminar a relevância de TCAP, TDAP e do sinal filogenético para os padrões. Os resultados indicaram que está ocorrendo estruturação das comunidades vegetais a partir dos padrões avaliados, seja convergência ou divergência, relacionados, também, com a filogenia. Diante disso, avaliamos fatores abióticos (filtros ambientais) e bióticos (filtros bióticos) exercem efeitos distintos em comunidades ao longo de um gradiente sucessional, sendo possível observar, também, o sinal filogenético nessas.

Palavras chave: convergência de atributos; divergência de atributos; sinal filogenético; gradiente sucessional; filtros ambientais; filtros bióticos.

ABSTRACT

In community ecology reproducible patterns are sought, among which stands out the search for assembly rules or assembly patterns. Considering this we propose to evaluate these patterns, based on convergence and divergence of attributes (TCAP – trait convergence assembly patterns and TDAP – trait divergence assembly patterns, respectively) and the phylogenetic influence in the organization of assemblages of woody species in forests. The communities were described from functional traits of plant species, considering a successional gradient of Araucaria Forest, among areas subjected to total removal of vegetation (called initial communities) and areas that haven't suffered significant interventions (advanced communities). To this end, the species sampled for both the upper stratum (individuals with DBH ≥ 10 cm), and for the lower stratum (individuals with height > 0.10 m and until 1 cm DBH), which had a frequency exceeding 10%, considering the total sampling, were described from 17 functional attributes and phylogenetic relationships. Data were analyzed using algorithms based on multiplication and partial correlations between different matrixes, which permit to discriminate the relevance of TCAP, TDAP and phylogenetic signal to the patterns. The results indicated that is occurring organization of plant communities from the patterns assessed, either convergence or divergence, related also with the phylogeny. Given this, we conclude that abiotic (environmental filters) and biotic (biotic filters) factors exert distinct effects on communities along a successional gradient, and it was possible to observe also the phylogenetic signal in these.

Keywords: trait convergence; trait divergence; phylogenetic signal; successional gradient, environmental filters, biotic filters.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	2
LISTA DE FIGURAS	3
INTRODUÇÃO GERAL	4
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19
CAPÍTULO 1	
RESUMO	22
1. INTRODUÇÃO	23
2. MATERIAIS E MÉTODOS	26
2.1. Área de estudo	26
2.2. Delineamento Amostral e Coleta dos Dados	27
2.3. Variáveis Estruturais	28
2.4. Atributos Funcionais	29
2.5. Filogenia	31
2.6. Análise de dados	32
3. RESULTADOS	37
4. DISCUSSÃO	46
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55
CONSIDERAÇÕES FINAIS	63
ANEXOS	64

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

- Tabela 1.** Atributos funcionais de plantas selecionados para a descrição das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. Entre parênteses estão presentes os rótulos dos atributos. No caso de atributos binários (presença ou ausência), a escala é expressa por (0/1). Atributos qualitativos foram decompostos em tantos quantos foram os estados apresentados.....**30**
- Tabela 2.** Padrões de organização de comunidades vegetais associadas às variáveis estruturais avaliadas: estágio sucessional, soma da área basal, número de indivíduos com DAP > 10 cm. Conjuntos de atributos maximizando, em nível de comunidade, a expressão de TCAP e TDAP para **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. A descrição dos atributos está presente na Tab. 1**37**
- Tabela 3.** Coeficientes de determinação (r^2) e de regressão (b) dos modelos lineares, calculados a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TCAP e as variáveis ambientais consideradas. **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. Os resultados foram testados a partir de aleatorização, com 1.000 iterações.....**43**
- Tabela 4.** Padrões de organização de comunidades vegetais estruturados filogeneticamente, associadas às variáveis estruturais avaliadas. Conjuntos de atributos maximizando o Sinal filogenético em nível específico (PSS), e expressão de TCAP e TDAP em nível de comunidade (PSM_T e $PSM_{X,T}$), para **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. A descrição dos atributos está presente na Tab. 1.....**45**

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da área de estudo. **(a)** localização do Centro de Pesquisas para Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCN Pró-Mata) no Estado do Rio Grande do Sul e delimitação de sua área **(b)** distribuição das parcelas amostrais. Avan = área avançada. Capó = área inicial. Escala em **(a)** representa 2 km. Escala em **(b)** representa 1 km.
- Figura 2.** Padrões de assembléia a partir da divergência de atributos funcionais (TDAP) no **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. Os rótulos compostos por quatro caracteres representam as espécies (ver Anexo 1) e aqueles compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais que maximizam TDAP.....**39**
- Figura 3.** Padrões de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TDAP em relação ao estágio sucessional (1: inicial; 2: avançado) e número de indivíduos com DAP > 10 cm da parcela. **(a)** e **(c)** estrato inferior e **(b)** e **(d)** estrato superior. As escalas foram uniformizadas de forma a facilitar a comparação dos padrões.....**41**
- Figura 4.** Padrões de assembléia estruturados filogeneticamente, relacionados com os atributos que maximizaram convergência de atributos (PSM_T) no **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. Os rótulos compostos por quatro caracteres representam as espécies (ver Anexo 1) e aqueles compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais que maximizam PSM_T (Ver Tab. 1).....**45**

ANEXO

Anexo 1. Espécies selecionadas para a descrição de padrões de organização das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. Os rótulos foram compostos pela combinação dos dois primeiros caracteres do gênero e do epíteto específico.....**55**

APÊNDICE

Apêndice 1. Tabela 1. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas para o estrato superior nas comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. **NI:** número de indivíduos; **DR:** densidade relativa (%); **FR:** frequência relativa (%); **DoR:** dominância relativa (%); **IVI:** índice de valor de importância; **IVI-R:** índice de valor de importância relativo (%)**57**

Apêndice 2. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas para o estrato inferior nas comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. **NI:** número de indivíduos; **NP:** número de parcelas em que a espécie ocorreu; **FR:** frequência relativa (%); **DR:** densidade relativa (%); **DoR:** dominância relativa (%); **IVI:** índice de valor de importância; **IVI-R:** índice de valor de importância relativo (%).....**60**

INTRODUÇÃO GERAL

Assim como a ciência é a busca por padrões reproduzíveis, a ecologia de comunidades deve ser a busca desses padrões em comunidades (Wilson 1999). Entender como as comunidades estão organizadas é uma antiga busca das ciências naturais, mas que, no entanto, ainda gera muita discussão, principalmente sobre a importância do acaso e do determinismo na estruturação dessas (Clements 1916; Gleason 1926; Burns 2007; Eliot 2007). Porém, para definir a própria ecologia de comunidades, há a necessidade de se definir seu objeto de estudo.

O conceito de comunidades é algo discutido por diversos autores, sendo que alguns chegam a questionar a própria existência dessas como associações reais. Nesse sentido, alguns autores chegam a discutir se as comunidades não são apenas um conjunto de espécies que ocorrem aleatoriamente em um determinado ambiente e que não apresentam padrões definidos (Wilson 1991; Keddy 1992; 1993; Wilson 1999).

Historicamente a percepção de comunidade (no caso, limitada à comunidade vegetal), é diretamente afetada por dois paradigmas opostos, gerando uma dicotomia histórica (Lortie 2004):

(1) as comunidades vistas como organismos, com fronteiras discretas, cujo desenvolvimento lembra a ontogenia de um indivíduo (desde sua concepção até a maturidade) e apresenta interações entre seus diferentes componentes (espécies e indivíduos), baseada no entendimento de Clements (1916);

(2) um conjunto de espécies, gerado ao acaso (“meramente uma coincidência”), podendo não ser nem ao menos uma unidade vegetal, segundo a visão de Gleason (1926) (Lortie 2004).

A visão apresentada por Clements baseia-se na resposta das espécies às condições ambientais, i.e., na adaptação fisiológica dessas ao ambiente que as rodeia, sendo que a dinâmica das diversas populações que compõem as comunidades deve-se a respostas fisiológicas individuais (Eliot 2007). Partindo desse pressuposto, conhecendo a fisiologia das espécies e as condições ambientais, seria possível avaliar quais espécies conseguiriam prosperar em dado ambiente. Da mesma forma, essas espécies modificam o ambiente, sendo que este pode se tornar mais favorável para o estabelecimento de novas espécies e ao mesmo tempo deixar de ser favorável às presentes. A sucessão se deve à substituição das espécies inicialmente presentes num dado momento, por outras que melhor se adequem às modificações geradas pelas primeiras. O cessamento dessas modificações pode produzir um equilíbrio, o clímax da comunidade (Eliot 2007). Nesse sentido, a dinâmica de uma comunidade seria previsível como o desenvolvimento de um organismo (Glenn-Lewin et al. 1992).

Por outro lado, a visão de Gleason coloca que a resposta fisiológica individual (e não da espécie) se deve a condições ambientais particulares, e não à localização geográfica ou vegetação circundante em si. Isto leva a uma grande heterogeneidade interna que torna difícil (impossível) limitar fronteiras mensuráveis que possibilitem comparar uma associação vegetal com um organismo, conforme apresentado por Clements (Eliot 2007). A proposta de Gleason passa a ser classificada como o *conceito individualístico da associação vegetal*.

A visão de Gleason prevaleceu e interpretações do seu conceito permeiam as teorias ecológicas, em especial, a partir das proposições de Hubbell (2001), segundo as quais, as espécies são vistas a partir da neutralidade (Hubbell 2001; Lortie 2004).

Diante da impossibilidade de se definir fronteiras nas comunidades que se busca avaliar, é necessário considerar que a percepção dos padrões é diretamente afetada pela escala de observação, sendo que a composição de espécies e as características a elas associadas variam através de gradientes locais e regionais (Whittaker 1956; Dale 1999). Grande parte desta resposta está relacionada com variações nas condições ambientais, e os mecanismos envolvidos nesse processo podem ser definidos como filtros, a partir dos quais, condições abióticas impedem a ocorrência (ou aumentam a probabilidade de não ocorrência) de determinada(s) espécie(s) do *pool* de espécies regional e permitem que apenas espécies com atributos adequados persistam sob certos conjuntos de condições (Keddy 1992; Díaz et al. 1998; Wilson 1999).

Diversos filtros e processos podem estar estruturando as comunidades. A estrutura da comunidade, diante disso, é determinada pela interação sinérgica entre processos estocásticos, tolerâncias específicas, interações positivas ou negativas, diretas ou indiretas entre plantas e também entre outros organismos. Esse modelo é definido por Lortie et al. (2004) como o “conceito da comunidade integrada” (ver Lortie et al. 2004 para maiores detalhes), sendo que outros autores já discutiram o tema anteriormente (e.g. Keddy 1992; Wilson 1999).

Dessa forma, para a estruturação das comunidades, duas condições principais estarão presentes: a convergência e a divergência de atributos funcionais. As condições ambientais, vistas como filtros, atuam diretamente na seleção de atributos (características de estratégias adaptativas) das espécies, sendo que apenas alguns estados de atributos (certas características) são aptos às condições ambientais, i.e., tem possibilidade de transpassar esses filtros e assim dar condições à espécie se estabelecer na comunidade (Keddy 1992; Weiher et al. 1998; Wilson

1999). Por outro lado, a coexistência das espécies deve ser restrita pela similaridade de atributos, de forma que as interações bióticas negativas sejam reduzidas, levando à divergência de atributos e gerando uma limitação por similaridade entre as espécies presentes num determinado local (MacArthur & Levins 1967; Pillar et al. 2009). Diante disso, as comunidades não seriam apenas aglomerados de espécies; mas sim organizações de espécies com certos estados de atributos que possibilitam não apenas a superação dos filtros ambientais, mas também a coexistência entre espécies (Pillar et al. 2009).

As condições bióticas que permeiam a organização de comunidades podem ser definidas como “regras de montagem” (*assembly rules*), termo proposto por Diamond (1975), na busca em entender como comunidades tão distintas são formadas a partir de um mesmo *pool* de espécies local, descrevendo como interações bióticas podem restringir a organização dessas (Diamond 1975; Keddy 1992; Weiher et al. 1998; Burns 2007). Regras de montagem e filtros ambientais atuam conjuntamente na organização das comunidades, estando assim amplamente relacionados com “padrões de organização” (*assembly patterns*) (Pillar et al. 2009).

Padrões ou regras de montagem de comunidades podem ser avaliados pelas próprias espécies (entidades taxonômicas), bem como através de atributos de espécies (Weiher et al. 1998), ou, de forma indireta, através de guildas ou tipos funcionais que sintetizam diversos atributos de forma simultânea (Belyea & Lancaster 1999; Holdaway & Sparrow 2006; Muller et al. 2007). Weiher et al. (1998) afirmam que diante da dificuldade aparente em se encontrar regras de montagem, a melhor forma de observar esses padrões é avaliar como atributos e a dispersão desses varia através de gradientes. Alterações nos estados dos atributos das comunidades podem estar relacionadas à substituição de espécies com estados de

atributos distintos (variação interespecífica) ao longo de gradientes, à alteração nos estados dos atributos nas próprias espécies (variação intraespecífica) ou à combinação dos dois fatores (Garnier et al. 2004). Nesse sentido, a avaliação da substituição de atributos ao longo da sucessão vegetal, relacionada com a alteração das variáveis ambientais pode revelar padrões úteis para prever a estrutura das comunidades (Weiher & Keddy 1995) e suas funções ecossistêmicas (Garnier 2004; Diaz et al. 2007). Soma-se a isso o fato de que a descrição das comunidades a partir de atributos das espécies, em detrimento da classificação taxonômica, pode permitir a extrapolação dos padrões de processos gerais em termos regionais, de bioma ou mesmo globais (Noble & Gitay 1996; Cornelissen et al. 2003; Kahmen & Poschlod 2004).

Diante desses pressupostos, este estudo busca respostas para questões acerca dos padrões de organização de comunidades vegetais, baseados em atributos das espécies presentes ao longo de um gradiente ambiental associado ao tempo sucessional de regeneração florestal, dentre as quais:

Dentre os padrões observados, há distinção entre os padrões de comunidades em diferentes estágios sucessionais?

Quão convergentes e/ou divergentes são os atributos das espécies em comunidades vegetais em um gradiente ambiental respectivo à transição do estágio inicial ao avançado na sucessão florestal? e,

Qual a influência da filogenia das espécies mais frequentes nos padrões de convergência e divergência de atributos das espécies presentes nesse gradiente?

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belyea, L.R. & Lancaster, J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Burns, K.C. 2007. Patterns in the assembly of an island plant community. *Journal of Biogeography* 34: 760-768.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Washington, D.C, USA.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Días, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Reich, P.E., 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.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds) *Ecology and evolution of communities*, pp. 343-444. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quertier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684-20689.

- Eliot, C. 2007. Method and metaphysics in Clements's and Gleason's ecological explanations. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 38: 85-109.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. 2004. Plant Functional Markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26.
- Glenn-Lewin, D.C. & van der Maarel, E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (eds.) *Plant succession: Theory and prediction*, pp. 11-59. Chapman & Hall, London, UK.
- Holdaway, R.J. & Sparrow, A.D. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94: 1092-1102.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Kahmen, S. & Poschlod, P. 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15: 21-32.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy, P.A. 1993. Do ecological communities exist? A reply to Bastow Wilson. *Journal of Vegetation Science* 4: 135-136.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107(2): 433-438.

- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Müller S.C., Overbeck G.E., Pfadenhaeuer J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* 184: 1-14.
- Noble, I.R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Weiher, W & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1): 159-164.
- Weiher, E., Paul Clarke, G.D. & Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and de coexistence of plant species. *Oikos* 81:309-322.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1-80.
- Wilson, J.B. 1991. Does Vegetation Science exist? *Journal of Vegetation Science* 2: 289-290.
- Wilson, J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher, E. & Keddy, P.A. (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, p.130-164. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

CAPÍTULO 1

Estruturação de comunidades vegetais em um gradiente sucessional: o papel da filogenia e da convergência e divergência de atributos no padrão observado

RESUMO

Em ecologia de comunidades buscam-se padrões reproduzíveis, dentre os quais se destaca a busca por regras de montagem ou padrões de organização de comunidades. Diante da necessidade atual da ecologia de comunidades em buscar padrões reproduzíveis, dentre eles, regras de montagem, propomos a avaliação desses padrões com base em convergência e divergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns* e TDAP – *trait divergence assembly patterns*, respectivamente), e da influência filogenética na organização de assembléias de espécies lenhosas em florestas. As comunidades foram descritas a partir de atributos funcionais de espécies vegetais, considerando um gradiente sucessional de Floresta Ombrófila Mista, entre áreas que sofreram supressão total da vegetação (denominadas comunidades iniciais) e áreas que não sofreram intervenções expressivas (comunidades avançadas). Para tal, as espécies amostradas, tanto para o estrato superior (indivíduos com DAP ≥ 10 cm), quanto para o estrato inferior (indivíduos com altura $> 0,10$ m e até 1 cm de DAP), que apresentaram frequência superior a 10%, foram descritas a partir de 17 atributos funcionais e 10 clados filogenéticos. Os dados foram analisados a partir de algoritmos baseados em multiplicação e correlações parciais entre diferentes matrizes, que possibilitam discriminar a relevância de TCAP, TDAP e do sinal filogenético para os padrões. Os resultados indicaram que está ocorrendo estruturação das comunidades vegetais a partir dos padrões avaliados, seja convergência ou divergência, relacionados, também, com a filogenia. Diante disso, avaliamos que fatores abióticos (filtros ambientais) e bióticos (filtros bióticos) exercem efeitos distintos em comunidades ao longo de um gradiente sucessional, sendo possível observar, também, o sinal filogenético nessas.

Palavras-chave: convergência de atributos; divergência de atributos; sinal filogenético; gradiente sucessional; filtros ambientais; filtros bióticos

1. INTRODUÇÃO

Assim como a ciência é a busca de padrões reproduzíveis, a ecologia de comunidades deve ser a busca desses padrões em comunidades (Wilson 1999). Muitos trabalhos em ecologia se baseiam em comparações entre espécies que ocorrem em locais distintos. Essa simples comparação pode determinar onde as espécies co-ocorrem mais ou menos do que o esperado ao acaso. Os primeiros modelos nulos que buscavam a ocorrência de padrões em comunidades se baseavam nessa premissa, e as “regras de montagem” parecem estar bem fundamentadas nesse modelo (Weiher & Keddy 1995).

Diamond (1975) definiu o termo regras de montagem (assembly rules), buscando avaliar como comunidades tão distintas quanto à composição de espécies de aves são formadas a partir de um mesmo pool regional de espécies. Neste sentido, considera-se como interações bióticas podem restringir a organização de comunidades sob influência de um mesmo pool de espécies (Diamond 1975; Keddy 1992; Weiher et al. 1998; Burns 2007). Outros fatores considerados estruturantes emergiram e atualmente entende-se que a organização das comunidades pode ser guiada por fatores relacionados ao nicho das espécies, filtros ecológicos ou ambientais, interações bióticas e limitação espacial de dispersão (Hubbell 2001; Cornwell & Ackerly 2009; Pillar & Duarte 2010).

A partir da perspectiva de nicho, a organização das comunidades envolve duas vias paradoxais: convergência e divergência de atributos das espécies ou populações presentes (Pillar et al. 2009). A convergência de atributos, neste pressuposto, está relacionada com a capacidade das espécies que estão

colonizando determinado ambiente em transpor os filtros ambientais presentes. Isto é, as espécies tendem a apresentar similaridade na expressão de determinados atributos (Keddy 1992; Weiher et al. 1998; Pillar & Duarte 2010). Nesse sentido, antes das regras de montagem agirem, haverá uma filtragem ambiental, inicialmente, em relação ao pool regional e determinada pelo clima e, na sequência, em relação ao pool local e determinada pelo habitat (Bastow 2007) (que também se altera ao passo que ocorre a sucessão, gerando um efeito cíclico). Além disso, a capacidade de dispersão, a estocasticidade e eventos evolucionários influenciam no pool regional de espécies (Hubbell 2001). Esses fatores (nicho e neutralidade) podem ser colocados como extremos opostos de um contínuo e, dessa forma, atuar em conjunto na estruturação das comunidades (Gravel et al. 2006).

Por outro lado, a similaridade ecológica limita a coexistência das espécies, considerando principalmente o pool local, onde essas buscam reduzir as interações negativas, dentre elas, a competição. Essa limitação de similaridade leva à divergência de atributos nas espécies (MacArthur & Levins 1967; Pillar & Duarte 2010). As regras de montagem seriam restrições na forma como as espécies podem se organizar em comunidades, limitando a coexistência dessas (Diamond 1975). Além da competição, esses mesmos padrões podem estar baseados em outros tipos de interferências negativas, como alelopatia, distúrbios autogênicos, oclusão de pólen, tolerância à sombra ou estresse hídrico, disponibilidade de propágulos, dentre outros (Bastow 2007). Porém, devem ser consideradas interferências positivas presentes nas relações bióticas, como a facilitação e o mutualismo, que podem influenciar a coexistência de espécies e o caminho sucessional presente na comunidade (Bruno et al. 2003; Hobbs & Norton 2004).

Diante da multiplicidade de sentidos relacionados a regras de montagem (Wilson 1999) e pelo fato da convergência e divergência de atributos estarem relacionadas a padrões que emergem de diferentes processos de organização das comunidades, ao longo de gradientes ecológicos que se expressam em diferentes escalas a partir do pool de espécies regional, Pillar et al. (2009) adotam os termos “trait-convergence assembly pattern” (TCAP) e “trait-divergence assembly pattern” (TDAP). Esses termos se referem à convergência (similaridade) e divergência (dissimilaridade), respectivamente, entre os estados dos atributos das espécies ao longo de gradientes ecológicos. Nesse trabalho, os autores apresentam um método para discriminar TCAP e TDAP nas comunidades em relação a gradientes ecológicos, baseado em correlações parciais de matrizes descritas por espécies, atributos e condições ambientais (Pillar et al. 2009).

Somado aos fatores estruturantes acima apresentados, deve-se acrescentar o papel da história evolutiva das espécies na organização das comunidades. A estrutura filogenética das comunidades pode indicar a relativa importância de diferentes processos ecológicos, pois são capazes de deixar sua assinatura na estrutura filogenética das espécies que compõem as comunidades, uma vez que esses processos (como a competição e exclusão competitiva) interagem com a história evolutiva das espécies (Webb et al. 2002). Considerando que os fatores estruturantes da comunidade selecionam as espécies que possuam atributos capazes de estar presentes (seja por convergência ou divergência), pode-se esperar que isso se reflita na estrutura filogenética da comunidade (Kembel & Hubbell 2006), assim como o pool de espécies regional é determinado por fatores históricos relacionados à biogeografia e processos macro-evolutivos (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009; Pillar & Duarte 2010). Sendo assim, nicho, neutralidade

e fatores históricos, em conjunto, podem determinar quais espécies constituirão o pool em nível geográfico (diversidade γ) e local (as próprias comunidades; diversidade α), bem como a variação na composição das diferentes comunidades (diversidade β) (Pillar & Duarte 2010).

Neste estudo, realizamos uma avaliação dos padrões de convergência e divergência de atributos de plantas em comunidades em estágios inicial e avançado de sucessão florestal, relacionados com o próprio estágio e com variáveis estruturais ao longo do gradiente ecológico de áreas de Floresta com Araucária no sul do Brasil. Além disso, avaliamos a influência da filogenia nos padrões das assembléias descritas por atributos das espécies que as compõem, considerando o mesmo gradiente, buscando testar as seguintes hipóteses:

H₁) O estrato inferior das áreas iniciais apresentará maior divergência de atributos em relação ao estrato superior, que apresentará maior convergência. As espécies presentes no estrato superior foram restringidas por filtros ambientais, sendo que a colonização do estrato inferior atualmente se dá por espécies distintas daquelas presentes no estrato superior, com menor pressão do ambiente para o estabelecimento dessas, em comparação à exercida pelos filtros bióticos.

H₂) Além disso, a divergência será o principal fator estruturando as comunidades no estágio avançado, sendo que esse padrão se manterá para ambos os estratos. Essas comunidades estabeleceram-se e modificaram as condições ambientais ao longo do tempo, de forma que os fatores bióticos passam a exercer maior influência na estruturação das assembléias.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O presente estudo foi conduzido no Centro de Pesquisas para Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCN Pró-Mata) (Fig. 1), localizado no município de São Francisco de Paula, estado do Rio Grande do Sul, entre as coordenadas 29° 27' S e 50° 08' W, no sul do Brasil. Este centro, uma área particular para a conservação da natureza, possui área de 3.103 ha e três formações vegetacionais predominantes, a saber: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Campos (Bertoletti & Teixeira 1995; Nimer 1989), sendo que neste estudo, apenas a Floresta Ombrófila Mista foi considerada. A área situa-se a uma altitude variando entre 800 m e 950 m a.n.m., apresenta clima Cfb, segundo a classificação do sistema de Köppen: temperado, mesotérmico, superúmido (Nimer 1989, Dalmargo & Vieira 2005).

As áreas de Floresta Ombrófila Mista ocorrentes no Pró-Mata apresentam-se em diferentes estágios sucessionais, de formações primárias a secundárias em um gradiente com características distintas, cujo estágio inicial caracteriza-se por capoeiras. Esse gradiente sucessional é resultado de ações antrópicas, as quais levaram à supressão total ou parcial da vegetação para utilização com pastagem cultivada, sendo estas posteriormente abandonadas, há aproximadamente 15 anos (Ricardo Silva Pereira Mello, comunicação pessoal). A partir do abandono, a recuperação ocorreu naturalmente, não sendo realizado plantio ou outra atividade que favorecesse a regeneração. Neste sentido, para a definição dos pontos amostrais, classificamos as áreas em dois estágios categóricos e distintos, determinados pela ocorrência ou não de supressão da vegetação:

Avançadas – aquelas que não sofreram intervenções expressivas; e

Iniciais – denominadas capoeiras, as quais sofreram supressão total ou parcial da vegetação.

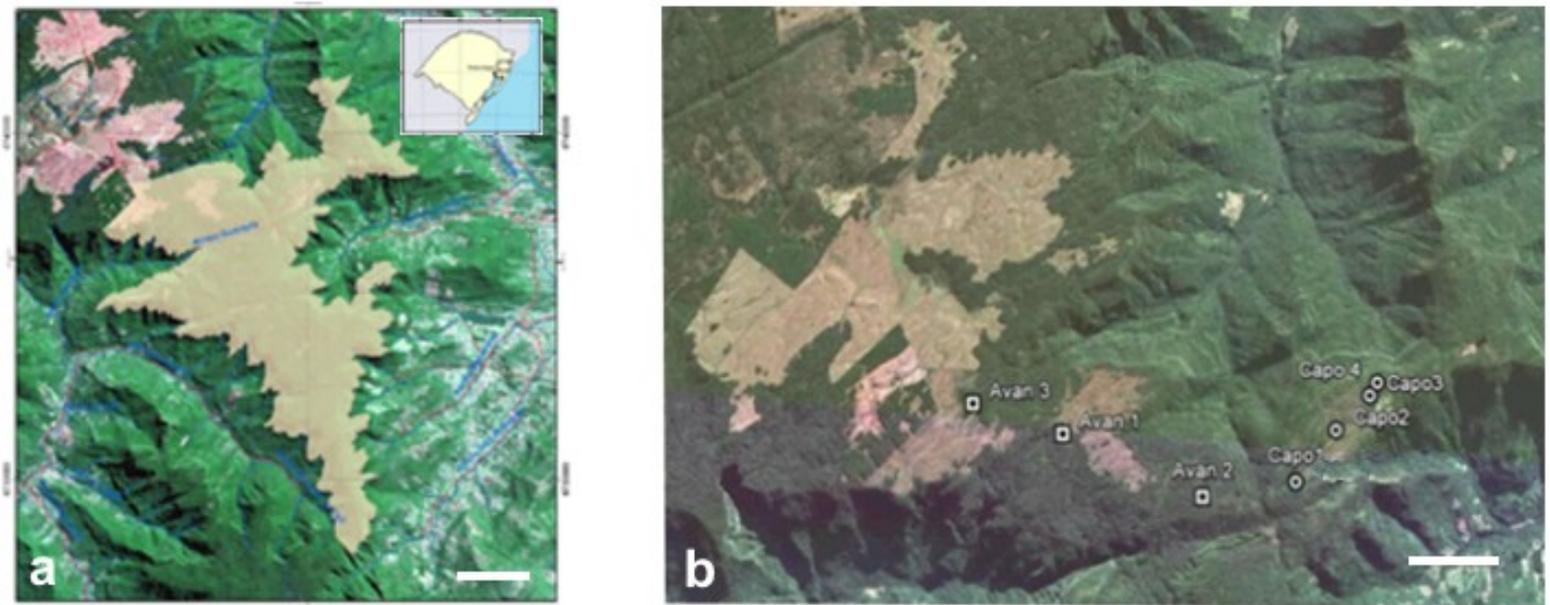


Figura 1. Localização da área de estudo. **(a)** localização do Centro de Pesquisas para Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCN Pró-Mata) no Estado do Rio Grande do Sul e delimitação de sua área **(b)** distribuição das parcelas amostrais. Avan = área avançada. Capo = área inicial. Escala em **(a)** representa 2 km. Escala em **(b)** representa 1 km.

2.2. Delineamento Amostral e Coleta dos Dados

A partir da definição do estágio sucessional de cada área, foram selecionados três sítios em estágio avançado e quatro em estágio inicial para o levantamento vegetacional. A seguir, a descrição do delineamento em cada estágio:

- Estágio Avançado: Em cada sítio classificado como avançado, foi demarcada uma área amostral de 1 ha (100 x 100 m), na qual foram distribuídas as subunidades amostrais (SUAs). Essas SUAs consistiram de 12 parcelas circulares de 100 m² (círculo de 5,64 m de raio) por área amostral, cuja posição foi sorteada levando em conta a divisão da área em quatro setores de um quarto de hectare (50

x 50 m), dispondo três subunidades em cada um desses (total = 36 SUAs em áreas de estágio avançado). Nessas parcelas foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm, sendo este denominado de **estrato superior**. No interior de cada SUA de 100 m² foram distribuídas quatro subparcelas de 1 m² (0,57 m de raio), uma por quadrante, para a amostragem do **estrato inferior** representativo de cada SUA, i.e., abrangendo todos os indivíduos lenhosos com altura entre 0,10 m e com DAP inferior a 1 cm. As três SUAs de cada setor foram agrupadas para a avaliação dos resultados, ou seja, a soma dessas SUAs configura uma unidade amostral (UA) e assim temos 4 UAs por sítio, totalizando 12 UAs para o estágio avançado.

- Estágio Inicial: Em cada um dos quatro sítios classificados como iniciais foi demarcada uma área amostral de 0,25ha (50x50 m), equivalente a um setor do estágio avançado, onde foram distribuídas aleatoriamente três unidades amostrais de 100 m², totalizando 12 UAs. Seguindo o mesmo padrão das parcelas avançadas, foram dispostas subparcelas para o levantamento do estrato inferior.

O conjunto de dados das espécies amostradas (a tabela fitossociológica) serviu como base para a seleção de um subconjunto de espécies a ser considerado para o levantamento dos atributos funcionais das mesmas e posterior relações dos padrões de convergência e divergência destes ao longo do gradiente ambiental relacionado à sucessão florestal. A estratégia de selecionar um subconjunto e não considerar todas as espécies levantadas foi a dificuldade (e o tempo necessário para tanto) em se mensurar os atributos no conjunto total de espécies presentes. Assim, partiu-se do pressuposto de que as espécies mais abundantes expressam boa parte (se não a totalidade) do padrão de organização das comunidades vegetais (Garnier et al. 2004). Portanto, do conjunto das espécies amostradas (lista apresentada no

Apêndice 1), foram selecionadas todas aquelas que apresentaram frequência superior a 10%, considerando-se ambos os estratos levantados, para as análises de padrões de organização.

2.3. Variáveis Estruturais

Como descritores das unidades amostrais, foram selecionadas duas variáveis estruturais, além do parâmetro categórico do estágio sucessional (definido *in loco* como avançado ou inicial, a partir de informações históricas de uso das áreas), a fim de representar a variação interna das comunidades avaliadas em cada estágio: área basal total da parcela (soma da área basal dos indivíduos do estrato superior) e número de indivíduos arbóreos com DAP maior ou igual a 10 cm (i.e., do estrato superior) na parcela.

2.4. Atributos Funcionais

Foram priorizados atributos fisiologicamente representativos e morfolologicamente fáceis de mensurar, relacionados à resposta das espécies aos filtros ambientais e a adaptações relevantes para a interação entre elas e, dessa forma, considerados funcionais, seguindo orientações de Cornelissen et al. (2003), entre outros autores (Duarte et al. 2006 e 2007; Müller et al. 2007). A seleção de atributos de fácil mensuração é uma das premissas definidas em um Workshop organizado pela IGBP (*International Geosphere-Biosphere Programme*). Além da fácil mensuração, buscam-se atributos acessíveis a baixo custo e com medição padronizada em diferentes regiões e biomas terrestres (Cornelissen et al. 2003). Considerando o objetivo central deste estudo (avaliação ao longo de um gradiente

sucessional), priorizou-se a escolha de atributos categorizados em vegetativos ou regenerativos.

Dessa forma, as espécies selecionadas para este estudo foram descritas por 17 atributos funcionais levantados em campo e na literatura, além daqueles coletados em campo e analisados em laboratório (Tab. 1). A literatura utilizada para obtenção das informações não coletadas a campo foi amplamente relacionada às floras (especialmente à *Flora Catarinensis* – Reitz 1965 e fascículos subsequentes) respectivas a cada família, bem como a livros (e.g. Lorenzi 1992, Carvalho 2003; Sobral 2003) e artigos que contêm descrições acerca das espécies encontradas neste estudo (e.g. Mikich & Silva 2001; Marques et al. 2004; Tannus et al. 2006).

Tabela 1. Atributos funcionais de plantas selecionados para a descrição das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. Entre parênteses estão presentes os rótulos dos atributos. No caso de atributos binários (presença ou ausência), a escala é expressa por (0/1). Atributos qualitativos foram decompostos em tantos quantos foram os estados apresentados.

N° Atributo	Estados (rótulo)	Escala	Função Ecológica
1 Altura	1: média (al)	m	Habilidade competitiva
2 Comprimento foliar	1: média (cf)	mm	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos competitividade e proteção/defesa
3 Largura foliar	1: média (lf)	mm	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos competitividade e proteção/defesa
4 Relação Comprimento/largura foliar	1: total (cl)	-	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos competitividade e proteção/defesa
5 Índice de forma da lâmina foliar*	1: total (ff)	-	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos competitividade e proteção/defesa
6 Área foliar**†	1: média (am); 2: desvio (ad)	mm ²	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos competitividade e proteção/defesa
7 Pilosidade foliar	(pi)	0/1	resposta às condições climáticas, proteção/defesa
8 Deciduidade foliar	(de)	0/1	resposta às condições climáticas, alocação de recursos
9 Nitrogênio foliar†	1: média (nm)	% N	Resposta climática, às condições do solo, à concentração de CO ₂ , à distúrbios, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos, aos efeitos do regime de distúrbios e proteção/defesa
10 Densidade da madeira†	1: média (dm)	g/cm ³	Resposta climática, à distúrbios, aos efeitos do regime de

11 Área foliar específica (SLA)**†	1: média (sm); 2: desvio (sd)	mm ² /mg	distúrbios e proteção/defesa Resposta climática, às condições do solo, à concentração de CO ₂ , aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos, aos efeitos do regime de distúrbios e proteção/defesa
12 Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	1: média (ms)	mg/g	Resposta climática, às condições do solo, aos efeitos dos ciclos biogeoquímicos, aos efeitos do regime de distúrbios e proteção/defesa
13 Síndrome de dispersão	1: zoocoria (zo)	0/1	Habilidade de dispersão, resposta à distúrbios
14 Tipo de diásporo	1: drupa (dr); 2: baga (ba); 3: seco (ca); 4: gimnosperma (gi)	-	Habilidade de dispersão
15 Cor do diásporo	1: preto/roxo/violeta/azul (fp); 2: marrom/verde (fm); 3: laranja/amarelo (fl); 4: vermelho (fv); 5: branco (fb)	-	Habilidade de dispersão
16 Tamanho do diásporo	1: média (tf)	mm	Habilidade de dispersão, resposta às condições do solo e à distúrbios.
17 Número de sementes	1: média (ns)	-	Habilidade de dispersão

* Segundo Weiher et al. 1998;

** Coeficiente de variação (desvio);

† Médias combinadas entre áreas iniciais e avançadas.

Cada atributo qualitativo foi decomposto em tantas quantas fossem as variações existentes para este (variáveis *dummy*), de forma que se permitisse a análise quantitativa a partir da presença ou ausência desta característica (veja Tab. 1). Isto é, atributos qualitativos foram decompostos em atributos binários (por exemplo, o atributo correspondente à cor do diásporo foi decomposto em todas as cores observadas, de forma que a presença de uma cor para a espécie determina a ausência das demais cores para essa, assim como para o modo de dispersão).

Diante da variabilidade observada, decidiu-se acrescentar, além da média, o coeficiente de variação, a partir dos dados levantados em campo, para os atributos área foliar e área foliar específica.

2.5. Filogenia

A obtenção de relações filogenéticas entre espécies, na ausência de similaridade obtida por mecanismos moleculares (como sequenciamento genético) (Herbert et al. 2003), pode ser realizada a partir de dados retirados da classificação por árvores filogenéticas (como APG II (2003), para as plantas) (Fazekas et al. 2009; Pillar & Duarte 2010). Apesar de não expressar as reais distâncias evolucionárias entre as espécies, uma vez que a similaridade entre pares de espécies é proporcional ao número de nós da árvore ligando-as, o método em questão proporciona uma medida útil para a avaliação filogenética (Webb 2000; Webb et al. 2002; Swenson 2009; Pillar & Duarte 2010).

Dessa forma, a partir das espécies amostradas foi gerada uma matriz qualitativa, na qual essas espécies foram descritas por dez clados, de gênero e família até os grupos monofiléticos superiores (e.g. Eudicots, Magnoliophyta), baseados no APG II (2003). Na sequência, as informações qualitativas nominais foram transformadas em qualitativas numéricas, para possibilitar as análises. Após, é calculada a similaridade entre os pares de espécies, sendo a matriz denominada S_F (variando de 0 a 1) (ver Pillar & Duarte 2010 para exemplo da matriz de entrada).

2.6. Análise de dados

Foram geradas matrizes que descrevem as comunidades (para fins de análise, cada UA é considerada uma comunidade) a partir da performance das

espécies (abundância), para os dois estratos considerados (inferior e superior - separadamente), dos sítios avançados e iniciais selecionados para este estudo (matriz **W**). Paralelamente, as espécies (ou OTUs – unidade taxonômica operacional em Pillar et al. 2009) de cada estrato foram descritas a partir dos atributos selecionados (matriz **B**). Além dessas, foi gerada uma matriz para descrever as comunidades a partir das variáveis estruturais (matriz **E**) e outra para descrever as espécies a partir da filogenia (matriz **P**) (Pillar 1999, Pillar et al. 2009, Pillar & Duarte, 2010).

Para verificar a similaridade na composição de espécies entre os estratos de acordo com os estágios sucessionais amostrados, foi gerada uma matriz com os valores ponderados das espécies para todas as parcelas (proporção das espécies em relação ao total da parcela). Na sequência, foi calculada a dissimilaridade (Bray & Curtis) entre os pares de parcelas descritas pelo estrato inferior e superior (por exemplo, parcela 1 do estrato inferior e parcela 1 do estrato superior) e, após, a variação da dissimilaridade entre os pares de parcelas conforme o fator estágio sucessional foi avaliada por teste de aleatorização, com 10.000 iterações. As análises foram realizadas no software MULTIV 2.63b (Pillar 2010a).

Divergência e convergência de atributos: para a obtenção dos padrões de divergência e convergência utilizamos o método proposto por Pillar et al. (2009) implementado no *software* SYNCSEA 2.6.8 (Pillar 2010b). O método consiste basicamente em análises de multiplicação e correlações parciais entre as diferentes matrizes.

Para se obter uma análise comparativa de comunidades baseada em atributos, é necessário fazer inicialmente uma transferência da informação dos atributos do nível das espécies (matriz **B**) para o nível de comunidades (*scaling up*).

Há duas formas de fazer esta transferência da informação, sendo que uma delas irá permitir a representação dos padrões de convergência dos atributos e a outra a divergência destes. Para a transferência associada aos padrões de convergência, realiza-se a multiplicação das matrizes **B'** (matriz B inversa) e **W**, e se obtém a matriz **T** ($T = B'W$), que passa a representar as comunidades descritas pelas quantidades dos atributos, uma vez que há uma ponderação dos atributos pela abundância das espécies nas próprias comunidades. Essa matriz irá permitir a percepção dos padrões de convergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns*), como explicado mais adiante. Para a percepção dos padrões de divergência de atributos (TDAP – *trait divergence assembly patterns*), inicialmente a matriz **B** é utilizada para definir o “grau de pertencimento” das espécies com base na caracterização das mesmas pelos atributos, num intervalo [0, 1], ou seja, cada espécie apresenta um valor de pertencimento (tendo em vista a semelhança nos estados dos atributos) a outra espécie, sendo 1 para ela mesma e 0 para espécies cujos estados de atributos são completamente distintos entre ambas (método *fuzzy weighting*). Esta matriz com os graus de pertencimento entre as espécies passa a ser denominada matriz **C** (ver Pillar et al. 2009 para maiores explicações). Em seguida, é realizada a multiplicação das matrizes **C** e **W**, resultando na matriz **X** ($X = C'W$), a qual representa a performance das espécies ponderadas (de modo *fuzzy*) pelos atributos nas comunidades avaliadas.

Posteriormente, é avaliada a relação das matrizes (T e X) com as variáveis ambientais (E) através de correlação matricial; essa correlação demonstrará o quanto os padrões observados nas matrizes T e X estão relacionados com o gradiente ambiental considerado neste estudo. Para tal, são calculadas matrizes de distância das comunidades a partir de T (DT), de X (DX) e de E (DE) e, de forma

análoga à correlação do teste de Mantel, são estimadas correlações matriciais (ρ) entre os respectivos conjuntos de dados [$\rho(\text{TE}) = \rho(\text{DT}; \text{DE})$, $\rho(\text{XE}) = \rho(\text{DX}; \text{DE})$] para avaliar o nível de congruência entre as variações expressas nestes.

Valores elevados de $\rho(\text{TE})$ indicam que comunidades mais semelhantes em atributos são também mais semelhantes para as variáveis ambientais. Sendo assim, $\rho(\text{TE})$ mede a convergência dos atributos (TCAP) ao longo do gradiente ecológico. Por outro lado, considerando a forma de transferência de informação dos atributos expressa na matriz X, valores elevados de $\rho(\text{XE})$ podem indicar que tanto TCAP quanto TDAP (ambos ou um deles) estão relacionados com E. Sendo assim, é necessário remover o componente de convergência dos atributos (TCAP) da $\rho(\text{XE})$, através do método de correlação parcial de matrizes (teste de Mantel parcial), obtendo-se $\rho(\text{XE.T})$, que finalmente representa a magnitude do efeito TDAP em $\rho(\text{XE})$, ou seja, sua relação ao longo do gradiente ambiental ou em parte dele.

Neste processo de obtenção de $\rho(\text{TE})$ e $\rho(\text{XE.T})$, isto é, de TCAP e TDAP, é possível utilizar todos os atributos definidos na matriz B ou parte deles, i.e., aqueles que em conjunto maximizam os respectivos valores de correlação. O método interativo de Pillar & Sosinski (2003) foi implementado na rotina da análise, a fim de que subconjuntos de atributos ótimos que maximizem a função desejada (neste caso, $\rho(\text{TE})$ e $\rho(\text{XE.T})$) ao longo do gradiente considerado possam ser encontrados (Pillar et al. 2009). Assim, do total de atributos inicialmente considerados neste estudo, a análise aponta ainda quais os subconjuntos ótimos para cada função, para o estrato superior e o inferior. A significância das correlações parciais foi sempre testada por permutação em comparação a um modelo nulo (Pillar et al. 2009).

Padrões filogeneticamente estruturados: a análise para a obtenção desses padrões segue o método descrito acima, porém apresenta um novo componente, a

matriz \mathbf{S}_F , que representa as relações filogenéticas entre as espécies, estabelecidas de acordo com a topologia da árvore filogenética das espécies deste estudo (Pillar & Duarte 2010). De forma análoga ao que foi descrito anteriormente, é definido o “grau de pertinência” das espécies presentes em relação às suas características filogenéticas (matriz de similaridade \mathbf{S}_F), gerando a matriz \mathbf{Q} . Em seguida, pela multiplicação das matrizes \mathbf{Q} e \mathbf{W} teremos a matriz \mathbf{P} ($\mathbf{P} = \mathbf{Q}'\mathbf{W}$), que contém a composição das comunidades após uma ponderação (*fuzzy weighting*) da abundância das espécies pelas similaridades filogenéticas entre elas.

A partir destes dados é possível identificar o sinal filogenético¹ no nível do *pool* de espécies (PSS – *Phylogenetic Signal at the Species pool level*), sendo o *pool* o conjunto das espécies amostradas e consideradas no estudo, através da correlação matricial $\rho(\mathbf{FB})$, entre a matriz de similaridade filogenética (\mathbf{S}_F) e a matriz de similaridade de atributos (\mathbf{S}_B).

A correlação entre a estrutura filogenética descrita na matriz \mathbf{P} e a convergência de atributos descrita na matriz \mathbf{T} – $\rho(\mathbf{PT}) = \rho(\mathbf{D}_P; \mathbf{D}_T)$ – indica o sinal filogenético no nível de metacomunidade (PSM – *Phylogenetic Signal at the metacommunity level*) relacionado ao TCAP (PSM_T). Um elevado valor de PSM_T é observado quando comunidades que apresentam maior similaridade em termos filogenéticos apresentam, também, maior similaridade na composição de atributos funcionais otimizados. Além disso, foi mensurada a força da associação ($\rho(\mathbf{PE})$) entre as distâncias das comunidades baseadas em suas estruturas filogenéticas (\mathbf{D}_P) e em suas condições ambientais (\mathbf{D}_E). Para todas estas análises filogenéticas,

¹ Sinal filogenético: correlação entre a estrutura filogenética das espécies (ou metacomunidade) e similaridade fenotípica (ou neste caso, padrão de organização baseado na similaridade de atributos funcionais) (Blomberg et al. 2003, Pillar & Duarte 2010).

também fez-se a seleção do subconjunto de atributos ótimos, conforme descrito anteriormente.

Após a identificação dos padrões de TCAP, TDAP, PSS e PSM_T foram realizadas análises exploratórias para facilitar a interpretação dos resultados. A partir da matriz de performance dos atributos selecionados (matriz **X** para TCAP e TDAP e matriz **P** para padrões filogenéticos) foram realizadas ordenações após a análise de coordenadas principais (PCoA). Além disso, foi observado o padrão de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), gerado pelo *software* SYNCSA 2.6.8 (Pillar 2010b), ao longo do gradiente ambiental avaliado neste estudo (áreas iniciais vs. avançadas; número e cobertura basal total de árvores presentes no estrato superior das comunidades). A entropia quadrática de Rao (Rao 1982) incorpora tanto a abundância relativa das espécies quanto a medida de diferenças funcionais entre pares de espécies, podendo ser empregada como uma medida de diversidade funcional (Zoltán 2005), o que também indica a divergência ao longo do gradiente ambiental. Por fim, para avaliar como ocorre a variação dos atributos que maximizaram a expressão de TCAP ao longo do gradiente ambiental estudado, foram realizadas regressões lineares desses atributos (matriz T) em relação às variáveis estruturais supracitadas.

3. RESULTADOS

Inicialmente, foi verificada uma maior similaridade na composição de espécies entre os estratos avaliados (inferior e superior) para as áreas avançadas, em comparação com as áreas iniciais ($P > 0,001$). Este resultado demonstra a ocorrência de maior dinâmica de substituição de espécies nessas últimas, visto a menor semelhança entre o estrato estabelecido (superior) e o estrato regenerante (inferior).

Os conjuntos de atributos que maximizaram a expressão de convergência (TCAP) e de divergência (TDAP) variaram conforme o estrato avaliado (Tab. 2).

Tabela 2. Padrões de assembléia de comunidades vegetais associadas às variáveis estruturais avaliadas: estágio sucessional, soma da área basal, número de indivíduos com DAP > 10 cm. Conjuntos de atributos maximizando, em nível de comunidade, a expressão de TCAP e TDAP para (a) estrato inferior e (b) estrato superior. A descrição dos atributos está presente na Tab. 1.

(a) Estrato inferior	TDAP	P	TCAP	P
Subconjunto de atributos	<i>ff, de, sd, ad, dr, gi, fm, tf</i>		<i>al, am, nm, ms, sd, ad, dr, fp, fv</i>	
$\rho(\text{TE})$	0,148	0,277	0,447	0,015
$\rho(\text{XE.T})$	0,510	0,004	0,169	0,197
$\rho(\text{XT})$	0,693		0,444	
(b) Estrato superior	TDAP	P	TCAP	P
Subconjunto de atributos	<i>al, ff, sm, dm, sd, gi, fb</i>		<i>al, nm, dm</i>	
$\rho(\text{TE})$	0,299	0,428	0,789	0,001
$\rho(\text{XE.T})$	0,754	0,001	-0,051	0,846
$\rho(\text{XT})$	0,611		0,983	

Nota:

$\rho(\text{TE})$: expressão de TCAP a partir de correlação matricial entre \mathbf{D}_T e \mathbf{D}_E .

$\rho(\text{XE.T})$: expressão de TDAP a partir da correlação matricial entre \mathbf{D}_X e \mathbf{D}_E removendo o efeito de TCAP (\mathbf{D}_T).

Divergência de Atributos: Considerando o estrato inferior, os atributos que maximizaram a expressão de TDAP em um nível de correlação parcial significativo ($\rho(\text{XE.T})= 0,51$) relacionaram-se à lâmina foliar (índice de forma da lâmina, desvio de SLA, desvio de área foliar), deciduidade foliar e características do diásporo (cor marrom, tipo drupa ou gimnosperma, e tamanho).

Para o estrato superior, verificamos que o conjunto de atributos que maximizam a expressão desse padrão se altera. A divergência entre as espécies do

estrato superior para o gradiente avaliado tem sua máxima expressão ($\rho(\mathbf{X}\mathbf{E}\cdot\mathbf{T})=0,754$) no subconjunto constituído por altura, características foliares (índice de forma e SLA) e de diásporo (tipo gimnosperma; cor branca), e densidade da madeira.

Os diagramas de ordenação das parcelas em relação aos atributos que maximizaram TDAP expressam claros gradientes, especialmente ao longo do eixo 1, onde é possível distinguir as áreas iniciais a esquerda dos gráficos e as avançadas a direita, sendo que as últimas também demonstram certa variação dos atributos ao longo do eixo 2 (Fig. 1a e 1b). Além dos altos valores de explicação dos eixos (71,97 e 17,96 para os eixos 1 e 2 no estrato inferior; 60,03 e 17,45 para os eixos 1 e 2 no superior), esse gradiente fica evidente quando se correlaciona os dois eixos com as variáveis ambientais avaliadas. Para ambos os estratos, o eixo 1 apresentou alta correlação com as três variáveis ambientais/estruturais (inferior: 0,79; 0,70; 0,84 e superior: 0,92, 0,82, 0,87, respectivamente para a categoria de estágio sucessional, a área basal total e o número de árvores no estrato superior, com valor de $P>0,001$ para todos os casos). Já o eixo 2 não apresenta correlação significativa com nenhuma das variáveis, considerando os dois estratos.

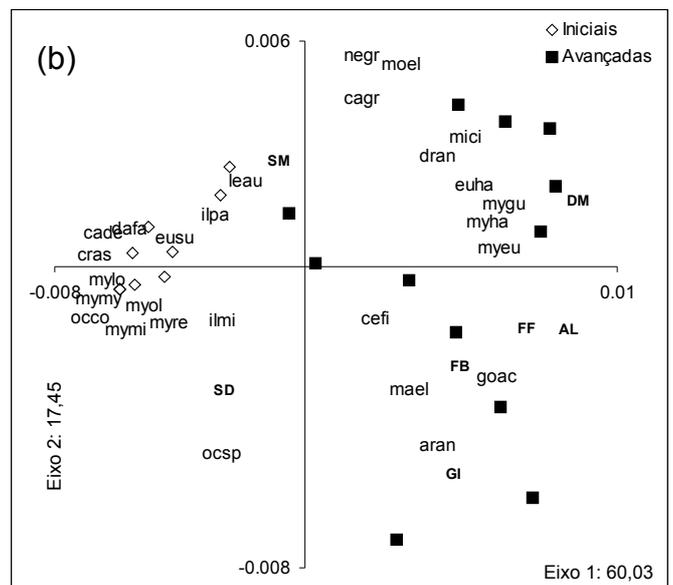
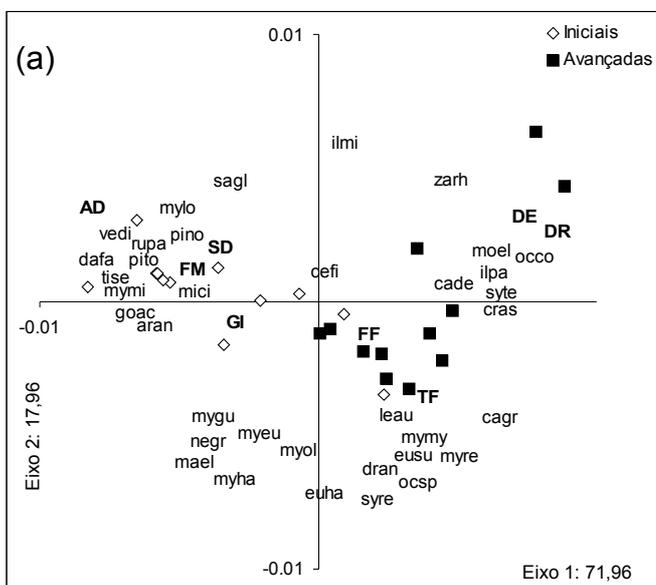


Figura 2. Diagramas de dispersão originados a partir das análises de Coordenadas Principais das matrizes **X** ilustrando os padrões de organização a partir da divergência de atributos funcionais (TDAP) no **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. Os rótulos compostos por quatro caracteres representam as espécies (ver Anexo 1) e aqueles compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais que maximizam TDAP.

No diagrama do estrato inferior (Fig. 1a), podemos observar que as áreas iniciais se distinguem pelo fato de apresentarem um conjunto de espécies com maior coeficiente de variação na área foliar e na SLA, maior proporção de diásporos marrons ou verdes e pela presença de diásporo gimnosperma, ou seja, de *Araucaria angustifolia* colonizando estas áreas. Por outro lado, as áreas avançadas são compostas por espécies que apresentam maiores valores de índice de forma da lâmina foliar (i.e, folhas com maior área em relação ao comprimento), diásporos maiores, deciduidade foliar e maior proporção de diásporos drupa. Apesar da classificação categórica feita a priori (iniciais vs. avançadas), observa-se que algumas parcelas iniciais se sobrepõem com áreas avançadas, dada a similaridade entre elas quanto aos atributos funcionais das espécies presentes no estrato inferior.

Considerando as áreas descritas pelo estrato superior (Fig. 1b), se observa maior variabilidade entre as áreas avançadas (expressa no eixo 2) e uma clara distinção destas com relação às iniciais (expressa no eixo 1), que são menos divergentes entre si quanto aos atributos descritores. Além disso, os atributos que expressam a TDAP têm maior representatividade (valores maiores para os estados) nas áreas avançadas, exceto a variância da SLA, que foi maior entre as iniciais. Dessa forma, observamos que o estrato superior das parcelas avançadas é constituído por espécies que possuem maior altura, maior valor e variação do índice de forma da lâmina foliar, maior densidade da madeira e proporção de diásporo

branco, e pela ocorrência de *Araucaria angustifolia* adulta. Por outro lado, as áreas iniciais se caracterizam por valores maiores de SLA e na variação desta.

Os resultados da diversidade funcional (valores de entropia quadrática de Rao), a qual expressa a divergência (a variabilidade) dos atributos nas unidades amostrais (Fig. 2), retratam os padrões já mencionados de diferenciação dos dois estágios sucessionais. Observa-se que para ambos os estratos, as áreas avançadas apresentaram maiores valores e menor variação, indicando maior similaridade da diversidade funcional entre elas, apesar dos conjuntos de estados de atributos que compõe as comunidades serem distintos, visto o padrão de dispersão observado na Fig. 1. Já para as áreas iniciais, observamos uma grande variabilidade nesta diversidade, revelando um gradiente sucessional entre essas áreas. A expressão deste gradiente é mais clara para o estrato inferior, sendo que algumas das áreas iniciais apresentam valores muito semelhantes àqueles das áreas avançadas e, para ambos os estágios, percebe-se um aumento da diversidade à medida que aumenta o número de indivíduos arbóreos adultos. Padrão similar foi expresso quanto à área basal total destes indivíduos (dados não apresentados).

Este mesmo padrão se manifesta no estrato superior, apresentando, porém, valores inferiores e menor variação entre as áreas, em especial no tocante às áreas iniciais. As áreas avançadas, descritas pelo estrato superior, têm maior variabilidade na diversidade funcional entre as parcelas, sem demonstrar aumento conforme aumenta o número de indivíduos arbóreos com DAP > 10 cm. Além disso, observa-se que há uma diferenciação mais clara entre os estágios sucessionais, não ocorrendo sobreposições, como no estrato inferior.

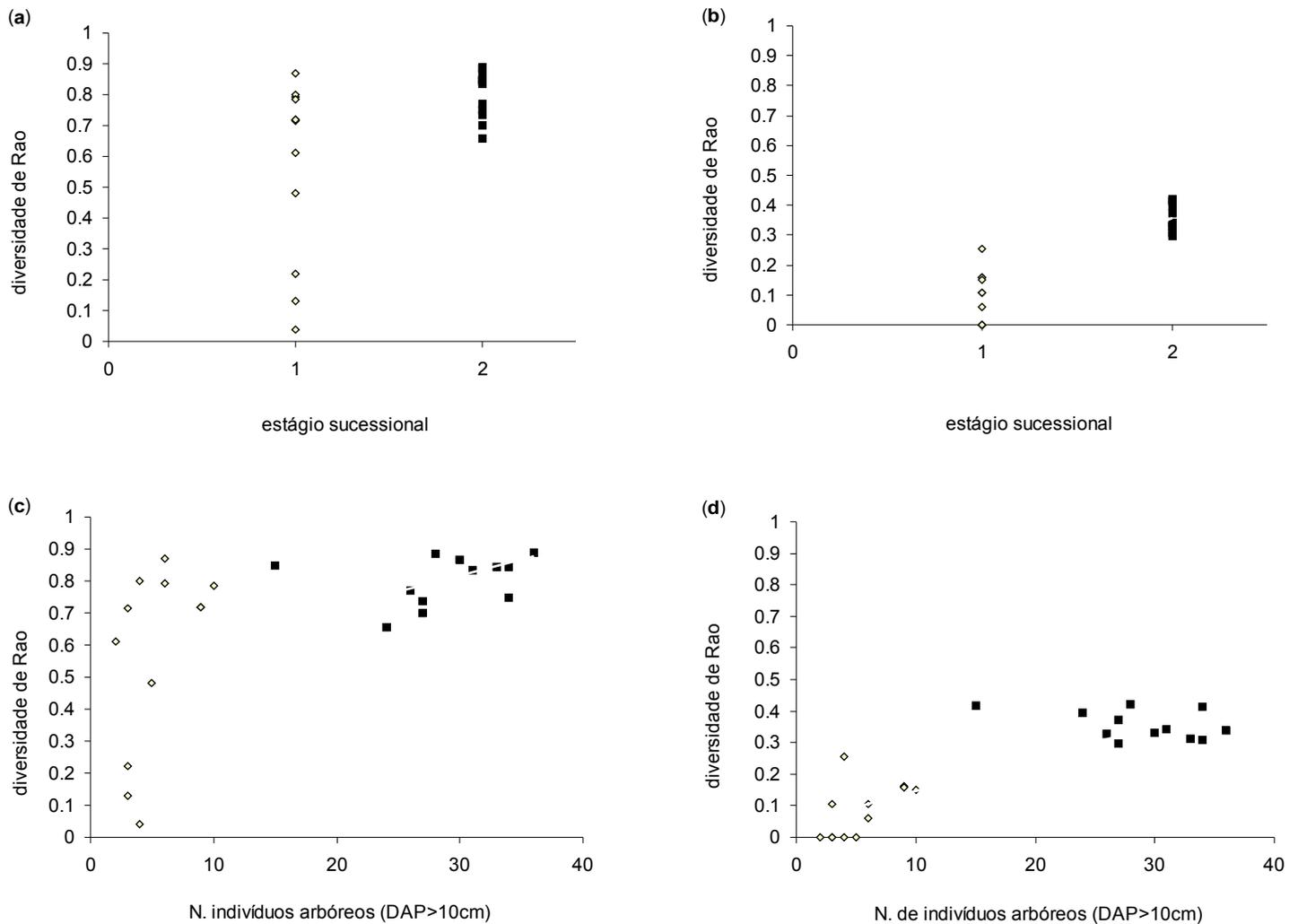


Figura 3. Padrões de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TDAP em relação ao estágio sucessional (1: inicial; 2: avançado) e número de indivíduos com DAP > 10 cm da parcela. **(a)** e **(c)** estrato inferior e **(b)** e **(d)** estrato superior. As escalas foram uniformizadas de forma a facilitar a comparação dos padrões.

Convergência de atributos: Considerando os subconjuntos que maximizaram a expressão de TCAP ($\rho(\text{TE}) = 0,44$) ao longo do gradiente observado nas áreas de estudo (Tab. 2) para o estrato inferior, observa-se que o padrão é expresso através da altura, atributos foliares (área, nitrogênio, conteúdo de matéria seca foliar, variação da SLA e variação da área) e diásporo do tipo drupa.

Em relação ao estrato superior, o subconjunto que maximizou a TCAP corresponde aos atributos altura, nitrogênio foliar e densidade da madeira ($\rho(\mathbf{TE})=0,79$).

A interação dos atributos que apresentaram maior relação com as variáveis ambientais estágio sucessional da formação (1: inicial; 2: avançado) e número de árvores com DAP maior ou igual a 10 cm pode ser observada na Tab. 3. A variável de área basal total das árvores do estrato superior apresentou padrão muito similar ao número e, por isso, não são indicados os valores nesta tabela.

Tabela 3. Coeficientes de determinação (r^2) e de regressão (b) dos modelos lineares, calculados a partir dos atributos que maximizaram a expressão de TCAP e as variáveis ambientais consideradas. **(a)** estrato inferior e **(b)** estrato superior. Os resultados foram testados a partir de aleatorização, com 1.000 iterações.

Atributo	Estágio sucessional			N° árvores maiores de 10 cm DAP		
	r^2	b	P	r^2	b	P
a) Estrato inferior						
Altura (al)	0,421	0,030	***	0,286	0,001	**
Área foliar (am)	0,436	-0,050	***	0,429	-0,002	***
Nitrogênio foliar (nm)	0,022	-0,002		0,001	0,000	
LDMC (ms)	0,284	0,015	**	0,346	0,000	**
Desvio SLA (sd)	0,335	-0,060	**	0,278	-0,002	**
Desvio área foliar (ad)	0,497	-0,082	***	0,512	-0,003	***
Diásporo drupa (dr)	0,351	0,170	**	0,418	0,007	***
Diásporo preto (fp)	0,439	0,120	**	0,375	0,005	**
Diásporo vermelho (fv)	0,230	0,170	*	0,381	0,009	***
b) Estrato superior						
Altura (al)	0,728	0,050	***	0,674	0,002	***
Nitrogênio foliar (nm)	0,016	-0,002		0,000	-0,000	
Dens. da madeira (dm)	0,627	0,050	***	0,640	0,002	***

* $p > 0,05$; ** $p > 0,01$; *** $p > 0,001$

Para o estrato inferior, destacamos uma maior variação da área foliar para as áreas iniciais, assim como e diminuição da variação da área foliar com o aumento do número de indivíduos arbóreos na parcela. Em relação ao estrato superior, destaca-se o incremento em altura e densidade da madeira para as espécies das áreas avançadas e conforme o aumento do número de indivíduos adultos na parcela.

Padrões filogeneticamente estruturados: Os padrões de assembléia estruturados filogeneticamente são apresentados na Tab. 4 e nos diagramas de dispersão das análises de ordenação presentes na Fig. 3, nos quais é possível observar que diferem em relação ao estágio sucessional e o estrato utilizado para a descrição das comunidades. Considerando o estrato inferior, verificamos que um conjunto formado por dez atributos (altura, área foliar, nitrogênio foliar, LDMC,

variação na SLA, variação na área foliar, diásporo drupa, preto/violeta, vermelho e número de sementes) apresentou sinal filogenético significativo, em nível específico (PSS), apesar de correlação matricial relativamente baixa ($\rho(\mathbf{BF})=0,17$). Além disso, esse conjunto maximizou a correlação entre estrutura filogenética e variáveis estruturais e a expressão do sinal filogenético em nível de metacomunidade (PSM) relacionado a TCAP. Esses atributos, no entanto, não indicaram relação da filogenia com TDAP em nível de metacomunidade.

A expressão desses padrões, em relação ao estrato superior, ocorreu a partir de outro conjunto de atributos, composto por relação entre comprimento e largura foliar, índice de forma foliar, variância de SLA, diásporo gimnosperma, diásporo marrom/verde e diásporo branco. Esse conjunto exibiu sinal filogenético em nível específico (PSS) significativo ($\rho(\mathbf{BF})=0,33$), porém, ao contrário do apresentado para o estrato inferior, não maximizou a correlação entre a estrutura filogenética e as variáveis ambientais. A expressão de sinal filogenético relacionado tanto com TCAP quanto com TDAP foi significativa para esse conjunto de atributos.

Tabela 4. Padrões de assembléia de comunidades vegetais estruturados filogeneticamente, associadas às variáveis estruturais avaliadas. Conjuntos de atributos maximizando o Sinal filogenético em nível específico (PSS), e a expressão de TCAP e TDAP em nível de comunidade (PSM_T e PSM_{X,T}), para (a) estrato inferior e (b) estrato superior. A descrição dos atributos está presente na Tab. 1.

	(a) Estrato inferior		(b) Estrato superior	
Subconjunto de atributos	<i>al, am, nm, ms, sd, ad, dr, fp, fv, ns</i>		<i>cl, ff, sd, gi, fm, fb</i>	
PSS				
$\rho(\mathbf{BF})$	0,170	(p= 0,028)	0,330	(p= 0,007)
PSM				
$\rho(\mathbf{PE})$	0,371	(p= 0,067)	0,099	(p= 0,861)
$\rho(\mathbf{PT})$	0,543	(p= 0,046)	0,553	(p= 0,037)
$\rho(\mathbf{PX.T})$	0,410	(p= 0,578)	0,780	(p= 0,004)

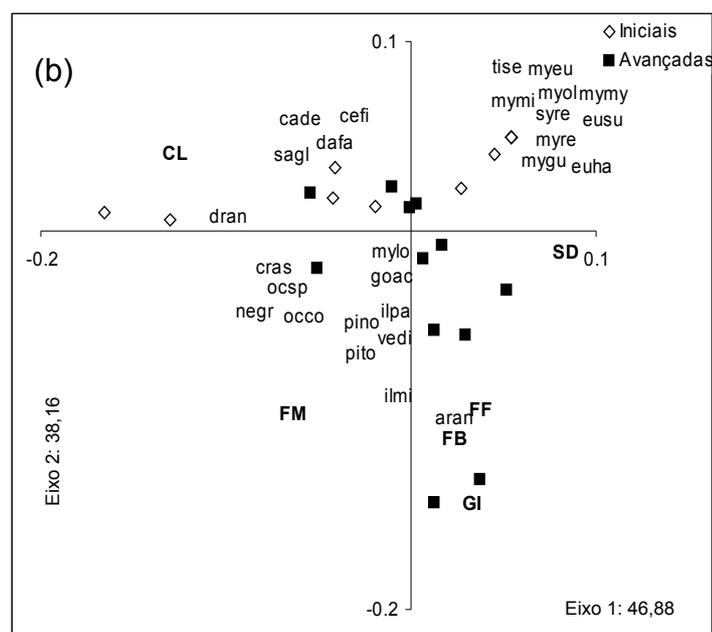
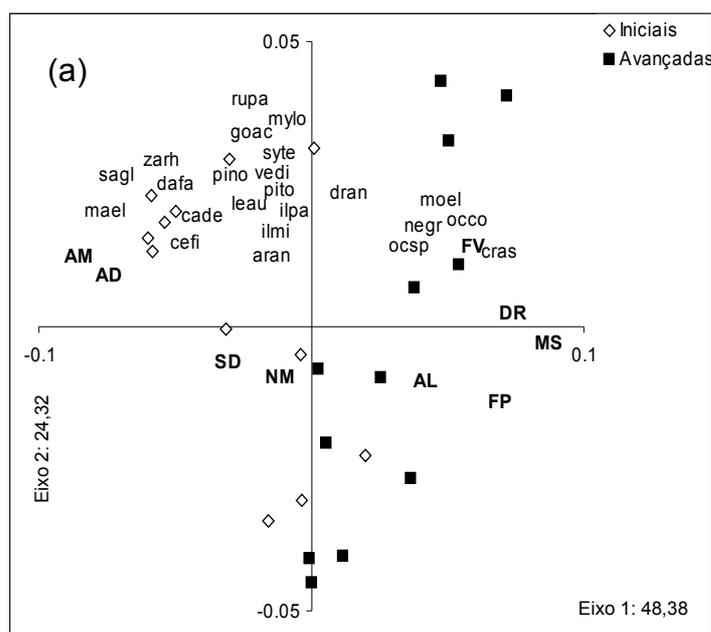


Figura 4. Diagramas de dispersão originados a partir das análises de Coordenadas Principais das matrizes **P** ilustrando os padrões de organização estruturados filogeneticamente, relacionados com os atributos que maximizaram convergência de atributos (PSM_T) no (a) estrato inferior e (b) estrato superior. Os rótulos compostos por quatro caracteres representam as espécies (ver Anexo 1) e aqueles compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais que maximizam PSM_T (Ver Tab. 1).

Conforme a Fig. 3 observa-se que o gradiente entre as unidades amostrais, tanto dentro quanto entre estágios sucessionais, também é evidente quando analisado a partir da maximização da convergência relacionada com padrões filogenéticos. No entanto, ocorre uma maior sobreposição entre algumas áreas considerando ambos os estratos, se comparada aos padrões descritos puramente pela divergência e convergência de atributos.

Em relação ao estrato inferior, os atributos foliares foram os principais atributos que diferenciaram as áreas iniciais (tamanho e variação da área foliar e variação da SLA) e, em contraponto, atributos reprodutivos diferenciaram as áreas avançadas (concentração de espécies com diásporo tipo drupa, de cor preta ou vermelha), além de maior altura e maior LDMC. No estrato superior, as áreas iniciais foram diferenciadas pela presença de espécies com folhas compridas e estreitas (alta relação entre comprimento e largura foliar), enquanto as avançadas se caracterizaram pela presença de *Araucaria angustifolia*, espécies com frutos brancos e marrom/verdes, maior índice de forma foliar e variação na SLA.

4. DISCUSSÃO

A menor similaridade entre os estratos superior e inferior das áreas iniciais indica que há colonização nas comunidades iniciais via propágulos de novas espécies, externas ao local, que passam a compor o estrato inferior. Isto indica a substituição de espécies ao longo do tempo sucessional, em vez da estabilidade na composição das espécies já presentes no estrato superior. Nas áreas avançadas, por outro lado, a similaridade entre as espécies presentes no estrato superior e no estrato inferior foi significativamente maior, indicando uma taxa maior de auto-substituição entre indivíduos da mesma espécie, como esperado para áreas em

estágio avançado de desenvolvimento florestal. A sucessão vegetal representa o processo de substituição de espécies ao longo do tempo (Pickett et al. 1987), sendo que um dos principais mecanismos desse processo é a colonização. Ao longo da sucessão, atributos dos ecossistemas maduros são restaurados, incluindo diversidade de espécies e complexidade estrutural (Odum 1969; Bazzaz 1975).

A colonização resulta da interação entre a presença e migração de propágulos, padrões espaciais do ambiente e da vegetação próxima, morfologia e fisiologia dos propágulos, sendo que o propágulo pode encontrar condições distintas daquelas observadas no interior de florestas (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992; Duarte et al. 2006). Considerando que espécies iniciais tendem a ter ciclo de vida mais curto – são temporárias no processo de sucessão (Hubbell & Foster 1986) – espera-se que a distinção entre os estratos superior e inferior diminua à medida que o estágio sucessional avance. Além disso, os indivíduos (e/ou espécies) que dão início a esse processo podem facilitar a colonização desses ambientes por outras espécies incapazes de se estabelecerem em ambientes iniciais (Bruno et al. 2003; Duarte et al. 2006), gerando maior dinâmica em comunidades iniciais.

Os resultados observados em relação à convergência (TCAP) e divergência (TDAP) fortalecem a premissa de que a utilização de atributos funcionais de fácil mensuração e fisiologicamente representativos é eficaz para a observação de padrões de organização de comunidades vegetais (Weiher & Keddy 1995; Cornelissen et al. 2003; Müller et al. 2007). Neste estudo, a avaliação dos atributos levou em conta, principalmente, a variação interespecífica em detrimento da intraespecífica. A expressão do gradiente ecológico no padrão de organização das comunidades foi clara, demonstrando a ocorrência da substituição dos estados dos atributos ao longo do processo sucessional, em consequência da substituição de

espécies. O mesmo foi observado por Garnier et al. (2004), em comunidades sucessionais, onde as mudanças na composição dos atributos nas comunidades estavam relacionadas mais fortemente à substituição de espécies, tendo em vista que a variação interna (intraespecífica) dos atributos tende a ser menor do que a interespecífica (Ellsworth & Reich 1996; Garnier et al. 2001a).

Os resultados do presente estudo indicaram que a organização das comunidades avaliadas no gradiente sucessional tem forte relação (mais de 0,70) com padrões tanto de convergência quanto de divergência de atributos (Weiher et al. 1998). Todavia, os conjuntos de atributos que maximizaram a expressão desses padrões (TCAP ou TDAP) foram distintos em relação ao estrato utilizado para caracterizar as comunidades (superior vs. inferior) e de acordo com o padrão a ser evidenciado, TCAP ou TDAP. A expressão de TCAP relaciona-se com os filtros ambientais, o que pode levar as espécies presentes numa mesma comunidade a apresentar similaridade de atributos maior do que esperado ao acaso (Keddy 1992; Weiher et al. 1998; Pillar & Duarte 2010), enquanto TDAP pode representar limitação de similaridade entre as espécies coexistentes (MacArthur & Levins 1967).

Considerando a expressão dos padrões pelo estrato superior, a convergência foi relacionada com altura, nitrogênio foliar e densidade da madeira, enquanto que a divergência esteve relacionada a atributos foliares e de diásporo. Tanto a altura quanto a densidade da madeira apresentam um aumento de valor nas áreas avançadas, quando comparadas com as iniciais, para a convergência. De forma semelhante, as áreas avançadas possuem maior representatividade dos atributos que maximizaram a divergência.

Todos os atributos relacionados à convergência para o estrato superior são associados à resposta das espécies a filtros ambientais (Cornelissen et al. 2003).

Existe um *trade-off* entre altura da planta e tolerância a estresse ambiental, estando relacionada com vigor competitivo, fecundidade, além do fato de que as espécies tendem a crescer mais em períodos entre distúrbios (Cornelissen et al. 2003). A concentração do nitrogênio foliar está relacionada com a taxa máxima de fotossíntese (capacidade fotossintética), que é fortemente influenciada pela luminosidade do ambiente em que os indivíduos estão se desenvolvendo (DeJong & Doyle 1985; Cornelissen et al. 2003). Somado a isso, destaca-se a relação entre a densidade da madeira e as taxas de crescimento e mortalidade das espécies (espécies com maior densidade de madeira, tendem a crescer mais lentamente e apresentar menores taxas de mortalidade), sendo uma característica de grande importância por representar a alocação de biomassa do indivíduo (Enquist et al. 1999; Swenson & Enquist 2008). Filtros ambientais associados às áreas iniciais, segundo o presente estudo, selecionam espécies com menor altura e menor densidade da madeira, se comparadas às que ocorrem em estágios mais avançados de sucessão.

Atributos foliares, selecionados por maximizarem TDAP no estrato superior, caracterizam-se como parâmetros relacionados ao fitness das espécies e podem garantir vantagem competitiva para essas (Cornelissen et al. 2003). Da mesma forma, atributos reprodutivos (neste caso, diásporos) apresentam respostas ligadas a interações entre organismos, estando relacionadas com a capacidade de dispersão e estabelecimento de indivíduos (Leishman & Westoby 1994; Cornelissen et al. 2003). Assim, considerando populações de espécies já estabelecidas (estrato superior) ao longo do gradiente sucessional, os resultados indicam que espécies que co-existem nas comunidades tendem a divergir principalmente com relação à altura, à forma da folha, ao tamanho e variação na SLA, e às características de diásporo.

Tendo em vista o padrão observado no diagrama de ordenação, a divergência nestes atributos é maior nas áreas de estágio sucessional avançado, indicando maior influência de fatores relacionados às interações bióticas.

Para o estrato inferior, os padrões observados são semelhantes, apesar da substituição de alguns dos atributos que maximizam um ou outro padrão. Em relação à convergência, observa-se que o padrão se manifesta através da presença de diásporo drupa, pretos/violeta e/ou vermelhos, sendo todos predominantemente encontrados em áreas mais avançadas. Nas iniciais, a presença de espécies com estas características é proporcionalmente mais ocasional. Duarte et al. (2007) registraram, em um trabalho sobre a expansão florestal sobre áreas de campo nativo, na mesma região desse estudo, que grande parte das espécies colonizadoras das áreas de campo apresenta diásporos do tipo drupa ou baga, de pequeno porte (>10 mm), nas cores preta, violeta e vermelha. Diante dessa relação, os autores sugerem que a alocação de recursos para a dispersão (ao invés de reservas relacionadas à manutenção a longo prazo) aumenta a probabilidade de sucesso na colonização de novos sítios (Duarte et al. 2007). No processo de sucessão pós-abandono de uso – nas áreas iniciais aqui avaliadas – percebe-se que a participação de espécies com estas características é ainda insipiente na comunidade regenerante.

Além de atributos relacionados à dispersão, aqueles responsáveis pela manutenção da espécie (características foliares – área, conteúdo de nitrogênio, variação da SLA, LDMC), todavia, também se destacaram na expressão da convergência. Essas condições foliares estão relacionadas com a capacidade das espécies se estabelecerem sob determinadas condições ambientais e apresentarem alta produção de biomassa (SLA, conteúdo de nitrogênio e grande área foliar), ou de

se manterem com condições de sobrevivência a longo prazo (LDMC). Essas condições indicam que há um *trade-off* entre rápido crescimento (SLA) e eficiência na conservação de nutrientes (LDMC) (Poorter & Garnier 1999; Garnier et al. 2001b) entre as espécies presentes nas comunidades ao longo do gradiente sucessional.

Considerando a divergência de atributos no padrão avaliado para o estrato inferior, observa-se que as espécies tendem a apresentar distinção em relação à forma foliar (índice de forma, SLA e área) e às características do diásporo, sendo esses do tipo drupa ou gimnosperma, de cor marrom e de grande tamanho. Essas características estão fortemente relacionadas à presença de *Araucaria angustifolia* neste estrato. Indivíduos jovens de *A. angustifolia* ocorreram predominantemente em parcelas das áreas iniciais, o que salientou a diferenciação dessas com as avançadas. A ocorrência dessa espécie, bastante distinta das demais, pode levar à redução da competição por divergência de atributos, ou seja, limitação de similaridade (MacArthur & Levins 1967).

Outra característica interessante observada para o estrato inferior foi que a despeito da classificação categórica feita a priori (iniciais vs. avançadas), observou-se que algumas parcelas iniciais se sobrepõem com áreas avançadas, dada a similaridade entre elas quanto aos atributos funcionais que maximizaram TDAP. Tais áreas iniciais apresentam maior complexidade estrutural (número e área basal de árvores com DAP maior do que 10 cm) sugerindo um efetivo processo de colonização de espécies lenhosas características da Floresta Ombrófila Mista, ao longo de um gradiente e em outras palavras, sucessão.

A avaliação da diversidade funcional tem recebido especial atenção como um aspecto de grande importância para a avaliação de processos ecossistêmicos (Díaz & Cabido 2001), sendo, muitas vezes, mais importante do que a riqueza de espécies

para a observação desses processos (Díaz & Cabido 2001; Zóltan 2005). A diversidade funcional pode ser definida como a multiplicidade funcional dentro das comunidades (Tesfaye et al. 2003) ou como o número, tipo e distribuição das funções desenvolvidas pelos organismos dentro de um ecossistema (Díaz & Cabido 2001). A maioria dos estudos não explicita os efeitos dos atributos e principalmente, das medidas de abundância das espécies na estimativa da diversidade funcional (Lavorel et al. 2008). Para uma medida desse parâmetro nas comunidades, utilizamos a entropia quadrática de Rao (Rao 1982; Zóltan 2005), que incorpora os dois fatores discutidos (Zóltan 2005). Nesse sentido, observou-se que ao longo do processo sucessional, há um acréscimo da diversidade funcional, além de uma diminuição da variabilidade desse índice para as áreas avançadas, em relação às áreas iniciais. Isso reflete a presença de condições bióticas e abióticas típicas de comunidades florestais, que possibilitam a co-existência de uma gama maior de espécies lenhosas, em contraponto às áreas iniciais, onde os filtros condicionam o estabelecimento de certos conjuntos de espécies, cujos estados dos atributos permitem a transposição dos filtros

A expressão de TDAP é baseada em interações bióticas, que podem levar à limitação por similaridade. Sendo assim, pode ocorrer uma complementaridade no uso dos recursos e, dessa forma, acréscimo na diversidade funcional (Tilman et al. 1997, Díaz & Cabido 2001). A diversidade funcional apresentou maiores valores para o estrato inferior em comparação com o estrato superior. Esse resultado indica que pode estar ocorrendo um processo de facilitação (Bruno et al. 2003), que promove a atração de diferentes espécies e possibilita o estabelecimento dessas espécies, com diferentes atributos, no estrato inferior. O sucesso da passagem destas para o estrato superior, porém, parece não ser completo, uma vez que não

se observa a mesma diversidade funcional dentre as espécies adultas presentes nas áreas avançadas, sugerindo a presença de novos filtros neste processo.

Além dos padrões funcionais expressos por TCAP e TDAP, observou-se a influência da filogenia nos padrões de organização das comunidades, seja em nível específico (considerando o *pool* de espécies), seja em nível de metacomunidade (considerando todas as unidades amostradas), em ambos os estratos. Para o estrato inferior, um subconjunto de 10 atributos maximizou a expressão da filogenia no nível de espécies, sendo a correlação baixa (0,17), enquanto para o estrato superior foram seis atributos com 0,33 de correlação. Este resultado indica o quanto a convergência entre as espécies está correlacionada com a filogenia, i.e., existe sinal filogenético em nível específico (Blomberg et al. 2003; Pillar et al. 2009).

Por outro lado, valores significativos quanto à expressão do sinal filogenético em nível de metacomunidade (PSM_T) indicam que comunidades mais similares em suas estruturas filogenéticas são também similares em suas composições de atributos (Pillar & Duarte 2010). Em ambos os estratos, verificou-se essa expressão nos padrões de organização de atributos convergentes. No estrato superior observamos também o sinal filogenético relacionado com TDAP ($PSM_{X,T}$) ao longo do gradiente ecológico.

Diante disso, observamos que a influência da filogenia na convergência relacionada aos filtros ambientais se expressa em ambos os estratos, enquanto que na divergência de atributos essa influência filogenética se expressou apenas para os dados do estrato superior (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2004; Verdú et al. 2009). Além disso, nos padrões expressos pelas análises de ordenação das comunidades estruturadas filogeneticamente do presente estudo, percebe-se que as áreas iniciais tendem a ser mais agrupadas que as unidades das áreas avançadas,

indicando menor distância entre os clados ali representados, ou seja, menor diversidade filogenética.

A avaliação da estrutura filogenética em comunidades ecológicas tem sido abordada por diversos trabalhos recentes (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2004; Kembel & Hubbell 2006, Letcher 2010; Pillar & Duarte 2010). Cavender-Bares et al. (2004), por exemplo, observaram padrões de divergência filogenética em relação a espécies congêneres, observando que espécies co-ocorrentes apresentavam distância maior do que o esperado ao acaso, e que espécies do mesmo clado apresentavam menor sobreposição de nicho. Com relação à sucessão, Letcher (2010) afirma que o processo resulta em assinaturas distintas na estrutura filogenética das comunidades. Porém, pouca atenção tem se dado às mudanças na estrutura filogenética ao longo de gradientes sucessionais (Letcher 2010). A princípio, padrões distintos são gerados a partir da sucessão florestal: num primeiro momento, o processo de facilitação cria condições para o estabelecimento de algumas espécies e guia a dinâmica sucessional, incrementando a diversidade; subsequente a esse processo, a competição reduz a diversidade filogenética (Verdú et al. 2009).

Diante disso, observa-se que filtros ambientais, facilitação e competição são responsáveis pela estruturação das comunidades avaliadas. A colonização de áreas impactadas, em um processo inicial de sucessão secundária, é dominada por espécies de rápido crescimento e com tolerância à sombra (Letcher 2010). O estabelecimento dessas espécies modifica o ambiente ao redor e permite a ocorrência de espécies menos tolerantes. Esse enriquecimento pode levar à competição e a expressão da divergência filogenética, com subsequente redução da diversidade filogenética (Verdú et al. 2009). Resultado semelhante foi observado por

Dinnage (2009), que observou que áreas impactadas apresentam maior convergência em comparação com áreas sem distúrbios, que apresentam divergência maior do que esperada ao acaso. Essa é mais uma evidência de que comunidades vegetais iniciais são influenciadas por filtros ambientais.

Os resultados apresentados por esse estudo indicam que comunidades vegetais, diante de um gradiente sucessional, são estruturadas por padrões simultaneamente relacionados com convergência e divergência de atributos funcionais, que por sua vez apresentam maior ou menor influência da filogenia das espécies que as compõem. Além disso, ressalta-se que esses padrões são distintos entre diferentes estratos e estágios sucessionais, resultado de diferentes fatores estruturantes, sejam filtros ambientais ou limitação de similaridade. Conforme apresentado por Letcher (2010), a sucessão gera padrões não aleatórios na estrutura filogenética, deixando sua assinatura nessas comunidades.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. The angiosperm phylogeny group. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- Bastow, W.J. 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18: 451-452.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.

- Bertoletti, J.J. & Teixeira, M. B. 1995. *Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró Mata*. Termo de Referência. Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia, no 2. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil
- Blomberg, S.P, Garland, T. Jr. & Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4): 717-745.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Burns, K.C. 2007. Patterns in the assembly of an island plant community. *Journal of Biogeography* 34: 760-768.
- Carvalho, P.E.R. 2003. *Espécies arbóreas brasileira*. Embrapa Informação Tecnológica: Brasília, DF; Embrapa Florestas: Colombo, PR, Brasil.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D., Baum, D. & Bazzaz, F. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Días, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Reich, P.E., 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. & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.

- Dalmagro A.D. & Vieira, E.M. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30: 353-362.
- DeJong, T.M. & Doyle J.F. 1985. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell and Environment* 8: 701-706.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds) *Ecology and evolution of communities*, pp. 343-444. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16(11): 646-655.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an Old Field system. *Plos One* 4(9): e7071. doi:10.1371/journal.pone.0007071.
- Duarte L.S., Dos-Santos M.M.G., Hartz S.M. & Pillar, V.D. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- Duarte L.S., Carlucci M.B., Hartz S.M., Pillar V.D. 2007. Plant dispersal strategies and the colonization of Araucaria forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* 18: 847-858.
- Ellsworth, D.S. & Reich, P.B. 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77: 581-594.
- Enquist, B.J, West, G.B., Charnov, E.L. & Brown J.H. 1999. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907-911.

- Fazekas, A.J., Kesanakurti, P.R., Burgess, K.S., Percy, D.M., Graham, S.W., Barret, S.C.H., Newmaster, S.G., Hajibabaei, M. & Husband, B.C. 2009. Are plant species inherently harder to discriminate than animal species using DNA barcoding markers? *Molecular Ecology Resources* 9(Supplement 1):130-139.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., & Navas, M-L. 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69-83.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688-695.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. 2004. Plant Functional Markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9): 2630-2637.
- Glenn-Lewin, D.C. & van der Maarel, E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (eds.) *Plant succession: Theory and prediction*, pp. 11-59. Chapman & Hall, London, UK.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399-409.
- Hebert, P.D.N., Ratnasingham, S. & DeWaard, J.R. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 270:S96-S99.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. 2004. Ecological Filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: Temperton, V.M., Hobbs, R., Nuttle, T.

- & Halle, S. (eds.) *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*, pp. 72-95. Island Press, Washington, USA.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J. (ed). *Plant ecology*, pp. 77-96. Blackwell, Oxford, UK.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kembel, S.W. & Hubbell, S.P. 2006. The phylogenetic structure of an neotropical forest tree community. *Ecology* 87(7) Supplement: S86-S99.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. & Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205-214.
- Letcher, S.G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 97-104.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras*. Plantarum, Nova Odessa, Brasil.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J. & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203-213.

- Mikich, S.B & Silva, S.M. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 15(1): 89-113.
- Müller S.C., Overbeck G.E., Pfadenhaeuer J. & Pillar, V.D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* 184: 1-14.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. 3a ed. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Pickett, S.T.A, Collins, S.L. & Armesto, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pillar, V.D. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science* 10: 631-640.
- Pillar, V.D. 2010a. MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem "bootstrap", Versão 2.63b. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>
- Pillar, V.D. 2010b. SYNCOSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>
- Pillar, V.P. & Sosinski Jr., E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* 14: 323-332.
- Pillar, V.D., Duarte, L.d.S., Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Pillar, V.D. & Duarte, L.d.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13 (5): 587-596.

- Poorter, H. & Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: Pugnaire, F.I. & Valladares, F. (eds.) *Handbook of functional plant ecology*, pp. 81-120. Marcel Dekker Inc., NY, USA.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Reitz, R. 1965. Plano de Coleção (*Flora Ilustrada Catarinense*). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, Brasil.
- Sobral, M. 2003. *A família Myrtaceae no Rio Grande do Sul*. Editora Unisinos, São Leopoldo, RS, Brasil.
- Swenson, N.G & Enquist B.J. 2008. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany* 95(4): 516-519.
- Swenson, N.G. 2009. Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities. *PLoS ONE* 4(2): e4390. doi:10.1371/journal.pone.0004390.
- Tannus, J.L.S, Assis, M.A. & Morellato, L.P.C. 2006. Fenologia em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina – SP. *Biota Neotropica* 6(3): bn02806032006 ISSN 1676-0603.
- Tesfaye, M., Dufault, N.S., Dornbusch, M.R, Allan, D.L., Vance, C.P. & Samac, D.A. 2003. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1103-1113.
- Tilman, D. Lehman, C.L. & Thomson, K.T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA* 94: 1857-1861.

- Verdú, M., Reyz, P.J., Alcântara, J.M., Siles, G. & Valiente-Banuet, A. 2009. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* 97: 1171-1180.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist* 156: 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Weiher, W & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1): 159-164.
- Weiher, E., Paul Clarke, G.D. & Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and de coexistence of plant species. *Oikos* 81:309-322.
- Wilson, J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher, E. & Keddy, P.A. (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, p.130-164. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Zoltán, B. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse trabalho indicam que as comunidades vegetais pertencentes à formação Floresta Ombrófila Mista, analisadas a partir de um gradiente sucessional, através de atributos funcionais, são estruturadas tanto por fatores abióticos (filtros ambientais) quanto bióticos (interação entre espécies, levando à limitação por similaridade). A partir dos dados coletados foi possível observar padrões distintos, tanto de convergência quanto divergência de atributos, além de estruturação filogenética dessas comunidades, e esses padrões relacionam-se com o estágio sucessional e estratos avaliados.

Os métodos utilizados nesse trabalho discriminaram os padrões buscados. Assim destacamos a importância de avaliações de padrões contra modelos nulos, somado ao fato de se considerar gradientes ecológicos para as análises. Além disso, atentamos ao fato da possibilidade de se discriminar TDAP, em especial pelo fato de ser um padrão mais difícil de ser observado, quando comparado com a convergência (Wilson 1999).

Finalizamos destacando que o processo de sucessão gera padrões não aleatórios na estrutura das comunidades, deixando sua assinatura nelas.

Anexo 1. Espécies selecionadas para a descrição de padrões de organização das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. Os rótulos foram compostos pela combinação dos dois primeiros caracteres do gênero e do epíteto específico.

Família	Espécie	Rótulo
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i>	ilmi
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	ilpa
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i>	aran
Asteraceae	<i>Piptocarpha notata</i>	pino
Asteraceae	<i>Piptocarpha tomentosa</i>	pito
Asteraceae	<i>Vernonia discolor</i>	vedi
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	sagl
Lauraceae	<i>Cryptocaria aschersoniana</i>	cras
Lauraceae	<i>Nectandra grandiflora</i>	negr
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i>	occo
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	ocsp
Melastomataceae	<i>Leandra australis</i>	leau
Melastomataceae	<i>Miconia cineracens</i>	mici
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i>	tise
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	cefi
Monimiaceae	<i>Mollinedia elegans</i>	moel
Myrsinaceae	<i>Myrsine lorentziana</i>	mylo
Myrtaceae	<i>Calyptranthes grandifolia</i>	cagr
Myrtaceae	<i>Eugenia handroii</i>	euha
Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i>	eusu
Myrtaceae	<i>Myrceugenia euosma</i>	myeu
Myrtaceae	<i>Myrceugenia miersiana</i>	mymi
Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrcioides</i>	mymy
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i>	mygu
Myrtaceae	<i>Myrcia hartwegiana</i>	myha
Myrtaceae	<i>Myrcia oligantha</i>	myol
Myrtaceae	<i>Myrcia retorta</i>	myre
Myrtaceae	<i>Syphoneugenia reitzii</i>	syre
Rubiaceae	<i>Rudgea parquioides</i>	rupa
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	zarh

Continuação Anexo 1

Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	cade
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	mael
Symplocaceae	<i>Symplocos tetrandra</i>	syte
Theaceae	<i>Gordonia acutifolia</i>	goac
Thymelaeacea	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	dafa
Winteraceae	<i>Drimys angustifolia</i>	dran

Apêndice 1. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas para o estrato superior nas comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. **NI:** número de indivíduos; **DR:** densidade relativa (%); **FR:** frequência relativa (%); **DoR:** dominância relativa (%); **IVI:** índice de valor de importância; **IVI-R:** índice de valor de importância relativo (%)

(a) Estrato superior		Estágio Inicial						Estágio Avançado					
Família	Espécie	NI	DR	FR	DoR	IVI	IVI-R	NI	DR	FR	DoR	IVI	IVI-R
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i>	-	-	-	-	-	-	26	0,87	1,85	9,37	23,08	7,69
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	-	-	-	-	-	-	10	2,90	3,09	1,66	8,26	2,75
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i>	-	-	-	-	-	-	14	0,29	1,23	5,44	14,44	4,81
Asteraceae	<i>Piptocarpha angustifolia</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,58	4,32	0,08	0,99	0,33
Asteraceae	<i>Piptocarpha tomentosa</i>	-	-	-	-	-	-	3	0,29	5,56	1,28	3,38	1,13
Asteraceae	<i>Vernonia discolor</i>	-	-	-	-	-	-	6	0,29	1,85	1,05	5,87	1,96
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i>	1	1,56	3,23	2,02	6,81	2,27	3	0,87	0,62	0,57	2,67	0,89
Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	-	-	-	-	-	-	2	2,32	3,09	2,33	3,53	1,18
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	3	4,69	9,68	9,01	23,38	7,79	10	2,61	1,23	0,64	4,77	1,59
Fabaceae	<i>Inga lentiscifolia</i>	-	-	-	-	-	-	1	1,16	2,47	0,05	0,96	0,32
Fabaceae	<i>Mimosa scabrella</i>	-	-	-	-	-	-	2	3,77	0,62	0,70	2,51	0,84
Lauraceae	<i>Cinnamomum amoenum</i>	-	-	-	-	-	-	1	8,12	5,56	0,07	0,98	0,33
Lauraceae	<i>Cinnamomum glaziovii</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,87	0,62	0,06	0,96	0,32
Lauraceae	<i>Cryptocaria aschersoniana</i>	-	-	-	-	-	-	3	0,29	0,62	2,01	4,73	1,58
Lauraceae	<i>Nectandra grandiflora</i>	-	-	-	-	-	-	8	2,03	3,09	1,17	6,58	2,19
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i>	-	-	-	-	-	-	9	0,58	3,70	2,00	7,70	2,57
Lauraceae	<i>Ocotea porosa</i>	-	-	-	-	-	-	4	2,03	1,85	1,03	3,42	1,14
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	13	0,29	0,62	1,50	9,59	3,20
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i>	28	43,75	29,03	32,08	104,86	34,95	3	0,29	0,62	0,41	3,13	1,04
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,29	1,23	0,37	1,28	0,43
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	-	-	-	-	-	-	2	2,61	3,70	0,18	2,00	0,67
Myrsinaceae	<i>Myrsine lorentziana</i>	7	10,94	16,13	6,83	33,89	11,30	7	1,74	6,17	1,07	5,57	1,86
Myrtaceae	<i>Blepharocalix salicifolius</i>	-	-	-	-	-	-	1	4,06	0,62	0,13	1,03	0,34
Myrtaceae	<i>Eugenia handroii</i>	1	1,56	3,23	2,88	7,67	2,56	9	2,03	3,09	3,86	10,18	3,39
Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i>	-	-	-	-	-	-	6	9,57	0,62	1,75	5,34	1,78
Myrtaceae	<i>Myrceugenia euosma</i>	-	-	-	-	-	-	14	0,29	6,17	9,66	14,95	4,98
Myrtaceae	<i>Myrceugenia miersiana</i>	-	-	-	-	-	-	7	1,74	1,85	3,67	9,40	3,13
Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrcioides</i>	-	-	-	-	-	-	33	0,58	0,62	3,80	19,54	6,51
Myrtaceae	<i>Myrceugenia oxypala</i>	-	-	-	-	-	-	1	18,3	0,62	0,25	1,16	0,39
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i>	-	-	-	-	-	-	6	0,87	0,62	1,44	6,27	2,09
Myrtaceae	<i>Myrcia oligantha</i>	-	-	-	-	-	-	2	0,29	0,62	0,23	1,43	0,48
Myrtaceae	<i>Myrcia retorta</i>	1	1,56	3,23	7,95	12,74	4,25	63	0,29	2,47	32,29	56,73	18,91

Continuação Apêndice 1

Myrtaceae	<i>Syphoneugenia reitzii</i>	-	-	-	-	-	-	3	0,29	0,62	0,68	3,40	1,13
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp.	1	1,56	3,23	0,01	4,8	1,6	-	-	-	-	-	-
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i>	-	-	-	-	-	-	1	2,61	0,62	0,38	1,29	0,43
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,29	1,85	0,35	1,26	0,42
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	-	-	-	-	-	-	9	0,29	3,09	1,15	6,22	2,07
Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,87	1,23	0,06	0,96	0,32
Solanaceae	<i>Solanum mauritianum</i>	-	-	-	-	-	-	1	1,45	3,09	0,07	0,98	0,33
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i>	-	-	-	-	-	-	3	1,16	1,23	0,25	2,97	0,99
Theaceae	<i>Gordonia acutifolia</i>	-	-	-	-	-	-	5	1,74	3,09	1,37	5,91	1,97
Thymeleaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	4	6,25	6,45	3,24	14,94	5,31	6	4,06	3,09	1,07	5,90	1,97
Winteraceae	<i>Drimys angustifolia</i>	14	21,88	16,13	27,98	65,98	21,99	27	7,83	5,56	2,97	16,35	5,45
-	Morto	4	6,25	9,68	8,01	23,93	7,98	16	4,64	6,17	1,53	12,34	4,11

Apêndice 2. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas para o estrato inferior nas comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Mista, no sul do Brasil. **NI:** número de indivíduos; **NP:** número de parcelas em que a espécie ocorreu; **FR:** frequência relativa (%); **DR:** densidade relativa (%); **DoR:** dominância relativa (%); **IVI:** índice de valor de importância; **IVI-R:** índice de valor de importância relativo (%)

Família	Espécie	Estágio Inicial				Estágio Avançado			
		NI	NP	FR	DR	NI	NP	FR	DR
Anonaceae	<i>Rollinia rugulosa</i>	-	-	-	-	4	1	0,53	0,44
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i>	4	2	2,13	0,75	27	8	4,28	2,96
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	8	4	4,26	1,51	4	4	2,14	0,44
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i>	4	2	2,13	0,75	1	1	0,53	0,11
Asteraceae	<i>Dasyphyllum spinescens</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Eupatorium serratum</i>	4	2	2,13	0,75	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Piptocarpha notata</i>	12	3	3,19	2,26	18	5	2,67	1,98
Asteraceae	<i>Piptocarpha tomentosa</i>	1	1	1,06	0,19	7	5	2,67	0,77
Asteraceae	<i>Trixis</i> sp.	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Vernonia discolor</i>	4	4	4,26	0,75	3	1	0,53	0,33
Berberidaceae	<i>Berberis laurina</i>	-	-	-	-	2	1	0,53	0,22
Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	-	-	-	-	3	2	1,07	0,33
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	-	-	-	-	3	1	0,53	0,33
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i>	-	-	-	-	3	1	0,53	0,33
Fabaceae	<i>Inga lentiscifolia</i>	1	1	1,06	0,19	3	2	1,07	0,33
Fabaceae	<i>Ingá virescens</i>	-	-	-	-	2	2	1,07	0,22
Lauraceae	<i>Cryptocaria aschersoniana</i>	1	1	1,06	0,19	6	4	2,14	0,66
Lauraceae	<i>Nectandra grandiflora</i>	4	3	3,19	0,75	75	10	5,35	8,23
Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i>	5	3	3,19	0,94	108	12	6,42	11,86
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Lauraceae	<i>Ocotea porosa</i>	-	-	-	-	1	1	0,53	0,11
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	2	2	2,13	0,38	7	4	2,14	0,77
Melastomataceae	<i>Leandra australis</i>	16	4	4,26	3,02	20	9	4,81	2,2
Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i>	33	7	7,45	6,23	76	12	6,42	8,34
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i>	4	2	2,13	0,75	-	-	-	-
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	1	1	1,06	0,19	2	1	0,53	0,22
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	3	3	3,19	0,57	-	-	-	-
Monimiaceae	<i>Mollinedia elegans</i>	-	-	-	-	12	3	1,6	1,32
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	-	-	-	-	1	1	0,53	0,11
Myrsinaceae	<i>Myrsine lorentziana</i>	22	8	8,51	4,15	58	11	5,88	6,37
Myrtaceae	<i>Calyptanthes grandifolia</i>	-	-	-	-	2	2	1,07	0,22
Myrtaceae	<i>Myrceugenia euosma</i>	-	-	-	-	11	2	1,07	1,21
Myrtaceae	<i>Eugenia pluriflora</i>	8	1	1,06	1,51	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia handroii</i>	1	1	1,06	0,19	6	3	1,6	0,66

Continuação Apêndice 2

Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	3	1	1,06	0,57	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i>	1	1	1,06	0,19	2	2	1,07	0,22
Myrtaceae	<i>Myrceugenia miersiana</i>	6	2	2,13	1,13	7	4	2,14	0,77
Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrcioides</i>	39	4	4,26	7,36	270	10	5,35	29,64
Myrtaceae	<i>Myrceugenia oxypala</i>	1	1	1,06	0,19	3	3	1,6	0,33
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Myrtaceae	<i>Myrcia hartwegiana</i>	-	-	-	-	1	1	0,53	0,11
Myrtaceae	<i>Myrcia oligantha</i>	4	1	1,06	0,75	1	1	0,53	0,11
Myrtaceae	<i>Myrcia retorta</i>	5	3	3,19	0,94	21	8	4,28	2,31
Myrtaceae	<i>Syphoneugenia reitzii</i>	-	-	-	-	26	8	4,28	2,85
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i>	-	-	-	-	2	1	0,53	0,22
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.	-	-	-	-	2	2	1,07	0,22
Rubiaceae	<i>Rudgea parquoides</i>	-	-	-	-	11	6	3,21	1,21
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	1	1	1,06	0,19	4	1	0,53	0,44
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	1	1	1,06	0,19	3	2	1,07	0,33
Salicaceae	<i>Casearia obliqua</i>	-	-	-	-	2	1	0,53	0,22
Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	-	-	-	-	2	1	0,53	0,22
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i>	-	-	-	-	3	2	1,07	0,33
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	3	2	2,13	0,57	17	4	2,14	1,87
Solanaceae	<i>Solanum capsicodendrum</i>	3	1	1,06	0,57	-	-	-	-
Solanaceae	<i>Solanum cf. pabstii</i>	4	1	1,06	0,75	-	-	-	-
Solanaceae	<i>Solanum cf. pseudoquina</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
Solanaceae	<i>Solanum pseudocapsicum</i>	-	-	-	-	1	1	0,53	0,11
Symplocaceae	<i>Symplocos tetandra</i>	-	-	-	-	1	1	0,53	0,11
Theaceae	<i>Gordonia acutifolia</i>	-	-	-	-	3	3	1,6	0,33
Thymealeacea	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	308	11	11,70	58,11	55	11	5,88	6,04
Winteraceae	<i>Drimys angustifolia</i>	6	2	2,13	1,13	3	2	1,07	0,33
Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	1	1	1,06	0,19	-	-	-	-
	Morto	-	-	-	-	6	3	1,6	0,66