

**Ricardo Augusto Camargo de Oliveira**

**Análise funcional de espécies de Fabaceae em diferentes  
fitofisionomias da interface campo-cerrado do Parque Estadual  
do Guartelá, PR**

**Curitiba 2012**

**Ricardo Augusto Camargo de Oliveira**

**Análise funcional de espécies de Fabaceae em diferentes  
fitofisionomias da interface campo-cerrado do Parque Estadual  
do Guartelá, PR**

Monografia apresentada à disciplina Estágio em Botânica como requisito à conclusão do curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Márcia C. M. Marques  
Co-orientadora: Profa. Dra. Valéria Muschner

**Curitiba 2012**

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Paraná pelos ensinamentos concedidos a mim

À Dr<sup>a</sup> Márcia Cristina Mendes Marques, professora e orientadora, pela oportunidade, paciência e cuidado em me orientar.

À Dr<sup>a</sup> Valéria Cunha Muschner, minha co-orientadora, pela oportunidade, disposição e paciência nos ensinamentos laboratoriais.

À Dr<sup>a</sup> Marta Regina Barrotto do Carmo pela grande ajuda nos campos. identificações e informações diversas, pela grande disponibilidade e solicitude perante qualquer dúvida de minha parte.

Ao CNPq pelo financiamento do projeto “Sisbiota Brasil: [Biodiversidade dos campos sulinos e ecossistemas florestais associados: bases ecológicas para sua conservação e uso sustentável](#)” ao qual este trabalho está vinculado.

Ao meu colega de trabalho e amigo Vinicius Marcílio da Silva pela ajuda vital nos campos, discussões e análises.

Ao curador do MBM Osmar dos Santos Ribas pela ajuda nas identificações botânicas.

Aos meus amigos pelas discussões (sempre construtivas) e parceria durante o decorrer deste processo.

À minha família, especialmente á minha mãe e meu irmão pelo apoio e incentivo em todas as horas.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>i</b>
<b>SUMÁRIO.....</b>	<b>ii</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>iii</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>iv</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>vi</b>
<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>1</b>
<b>2 MATERIAS E MÉTODOS.....</b>	<b>5</b>
<b>2.1 ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>6</b>
<b>2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS.....</b>	<b>6</b>
<b>2.3 ATRIBUTOS FUNCIONAIS.....</b>	<b>9</b>
<b>2.4 CARACTERIZAÇÃO DA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES... </b>	<b>10</b>
<b>2.5 ANÁLISE DE DADOS.....</b>	<b>10</b>
<b>3 RESULTADOS.....</b>	<b>14</b>
<b>4 DISCUSSÃO.....</b>	<b>16</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>19</b>

## LISTA DE TABELAS

**TABELA 1.** Espécies de Fabaceae utilizadas neste estudo, com respectivas ocorrências e número de indivíduos coletados.

**TABELA 2.** Atributos funcionais selecionados para a descrição de comunidades vegetais em área de écotono campo-cerrado. Entre parênteses estão indicados 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.

**TABELA 3.** Padrões de assembleia de comunidades vegetais, expressos para todos os atributos (Geral), para os conjuntos de atributos que maximizam a convergência (TCAP) e a divergência (TDAP), em nível de comunidade. Descrição dos atributos está presente na Tabela 1.  $\rho(TE)$ : expressão de TCAP a partir de correlação matricial entre DT e DE;  $\rho(XE.T)$ : expressão de TDAP a partir da correlação matricial entre DX e DE removendo o efeito de TCAP (DT). ( ) valores de p.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapa do uso de ocupação do solo do Parque Estadual do Guartelá, município de Tibagi, Paraná. (Carmo 2006).

**Figura 2.** Organização das matrizes B, W e E para o escalonamento (scaling-up) (Pillar 1999, Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte, 2010).

**Figura 3.** Escalonamento (scaling-up): multiplicação das matrizes  $B^{-1}$  (matriz B inversa) e W gerando a matriz T ( $T = B^{-1}W$ ).

**Figura 4.** Matriz com os graus de pertencimento entre as espécies (matriz U) e a multiplicação das matrizes  $U^{-1}$  (U inversa) e W, resultando na matriz X ( $X = U^{-1}W$ ).

**Figura 5.** Matrizes de distância das comunidades a partir de T (DT), de X (DX) e de E (DE).

**Figura 6.** Índice de diversidade quadrática de Rao nas cinco fitofisionomias estudadas no ecótono campo-cerrado, no Parque Estadual do Guartelá, PR.

**Figura 7.** Riqueza de espécies (geral e Fabaceae) nas comunidades que compõe as cinco fisionomias do ecótono campo-cerrado, no Parque Estadual do Guartelá, PR.

## 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 proponho a avaliação desses padrões com base em convergência e divergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns* e TDAP – *trait divergence assembly patterns*, respectivamente) na organização de assembleias de espécies de Fabaceae no ecótono campo-cerrado no Parque Estadual do Guartelá, Paraná. As comunidades foram descritas a partir de atributos funcionais de espécies vegetais (Forma de vida; Tamanho do diásporo; Forma foliar; LDMC; Área foliar; SLA; Altura máxima e síndrome de dispersão), dentre cinco fitofisionomias: campo limpo, campo com afloramentos rochosos, cerrado, capão de floresta e Floresta de galeria. Para tal, foram amostrados, em campo, oito atributos funcionais que representam variações na forma e função de estruturas vegetativas e reprodutivas de 19 espécies de Fabaceae que ocorrem no ecótono. Os dados foram analisados a partir de algoritmos baseados em multiplicação e correlações parciais entre diferentes matrizes de atributos funcionais, que possibilitam discriminar a relevância de TCAP e TDAP na diferenciação das comunidades. Os resultados apontam respostas significativas de divergência de atributos (TDAP) entre as comunidades o que indica que está ocorrendo estruturação das comunidades vegetais a partir de respostas relacionadas a fatores bióticos (limitação de similaridade e competição).

**Palavras-chave:** grupos funcionais; convergência de atributos; divergência de atributos; Campos Sulinos; Cerrado; Fabaceae; Comunidades.

# 1 Introdução

A descrição de comunidades vegetais, relacionando formas com o ambiente, baseia-se na observação de que fatores físicos e biológicos do meio são determinantes da fisionomia da vegetação (Sosinski & Pillar 2004). A classificação de organismos em grupos a partir de seus atributos é essencial para a descrição de comunidades. Usualmente, classificam-se organismos em táxons filogenéticos (em particular, no nível de espécie) e com tais táxons define-se a composição de comunidades. Entretanto, os atributos mais adequados à delimitação de táxons filogenéticos não são em geral os mais adequados para interpretações funcionais (Pillar *et al.* 2007).

Tem sido cada vez mais adotado o estudo de comunidades usando atributos ou grupos de organismos relacionados à sua função, ou seja, atributos e tipos funcionais (Díaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002, Louault *et al.* 2005). Essa idéia é antiga na ecologia, especialmente nos trabalhos de pioneiros da ecologia vegetal (Warming 1895, Raunkiaer 1904, ver revisão em Pillar & Orlóci 2004). Um tipo funcional (TF) é um grupo de organismos semelhantes em um certo conjunto de atributos e semelhantes nas suas respostas a fatores ou nos seus efeitos nos ecossistemas (recursos disponíveis, regime de perturbações, produção de biomassa, nível de herbivoria, acúmulo de serapilheira). Há inúmeros atributos que podem ser utilizados para a definição de tipos funcionais. Os atributos mais relevantes são expressões observáveis de formas ou comportamentos associados, quanto à ocorrência ou performance dos organismos, a alterações em variáveis ecológicas (Pillar 1999). Foram desenvolvidos métodos de descrição da vegetação com TF de plantas como alternativa ou complemento a espécies (Pillar & Orlóci 2004). Por meio de modelos matemáticos, são avaliadas as diferentes estratégias adaptativas sob diferentes limitações ambientais. A forma analítica de selecionar os atributos (Pillar 1999; Pillar & Orlóci 2004) é baseada na maximização da congruência entre a variação da vegetação descrita por TF e a variação ambiental. A presença e abundância dos indivíduos podem ser interpretadas como uma resposta à variação dos fatores (Díaz *et al.* 1992; Pillar 1999).

O *International Geosphere-Biosphere Programme* (IGBP) através de seu grupo de estudos *Global Change and Terrestrial Ecosystems* (GCTE), tem organizado grupos de trabalhos, desde 1993, sobre o assunto, chegando à conclusão de que a identificação de tipos funcionais de plantas é essencial para os modelos preditivos. Vários estudos têm



demonstrado que dificilmente será possível estabelecer uma classificação universal de TFE, portanto, eles devem ser identificados para diferentes propósitos e com diferentes níveis de resolução (Skarpe 1996).

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).

A montagem de comunidades parece envolver duas tendências paradoxais (Pillar 2009). Espécies em uma mesma comunidade tendem a ser mais similares em suas exigências ecológicas, o que pode levar à convergência de atributos (*trait-convergence*) (Pillar 2009), porém a coexistência das espécies pode ser restringida pela semelhança em seus atributos, levando à divergência de atributos (*trait-divergence*) (Pillar 2009). Um determinado conjunto de atributos pode expressar ambas as tendências (divergência e convergência) simultaneamente (Pillar 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 & Duarte 2010). Portanto diversos filtros e processos podem estruturar as comunidades através da interação sinérgica entre processos estocásticos, tolerâncias específicas, interações positivas ou negativas, diretas ou indiretas entre plantas e também entre outros organismos (Lortie *et al.* 2004).

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 (Holdaway & Sparrow 2006; Muller *et al.* 2007). 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). 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 (Cornelissen *et al.* 2003).

Os Campos Gerais do Paraná compõem uma região fitogeográfica caracterizada por campos limpos e manchas de campos cerrados naturais (Maack 1948), entremeados por matas de galerias e capões isolados de Floresta com Araucária, ao longo da Escarpa Devoniana sobre o Segundo Planalto Paranaense. O mosaico atual reflete uma intensa dinâmica de substituição de vegetação afetada por características de ordem climática, geológica e pedológica, num relevo de Cuesta (Ab'Saber 2003).

Até bem pouco tempo atrás a região dos Campos Gerais era apontada como uma das áreas em melhor estado de conservação do Estado do Paraná (Troppmair 1990). No entanto, assim como os demais biomas brasileiros, a vegetação dos Campos Gerais tem sido alvo da ocupação humana e de atividades agropecuárias e vem sofrendo alterações desde o século XVIII, com a colonização de paulistas e a intensificação da imigração européia (Moro 2010). Devido à região abrigar muitas plantas raras e endêmicas, das 593 espécies consideradas em situações mais críticas no Estado do Paraná, 29,3% (174 espécies) têm ocorrência nos campos e 10,3% (61) no cerrado (Paraná 1995).

Associados aos Campos Gerais do Paraná em algumas porções está o bioma Cerrado. Este bioma possui uma heterogeneidade natural (Ritter *et al.* 2010) justificada pela sua grande área de distribuição, com grandes variações de latitude, altitude e clima. Sua área nuclear de ocorrência são os planaltos do Brasil Central, chapadões interiores dos Estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás, Tocantins e Bahia, além de manchas expressivas nos Estados de Rondônia, Piauí e São Paulo e em algumas áreas pontuais do Paraná. Ritter *et al.* (2010) distribuem o Cerrado no Brasil em seis províncias florísticas: sulina, centro-oeste, central e sudeste, extremo-oeste, nordeste e disjunções amazônicas. Apesar da heterogeneidade natural, cinco províncias (excetuando as disjunções amazônicas) compartilham as 25 espécies mais frequentes, as quais podem ser consideradas como espécies características que definem o Bioma (Moro 2010).

Estudos têm mostrado que a composição florística destes relictos de cerrado é constituída por uma mescla de espécies comumente encontradas no Brasil meridional, somadas às espécies mais características do Planalto Central (Uhlmann *et al.* 1998; Carmo 2006). Todavia a permanência dos remanescentes de cerrado concentra-se em áreas de pouco valor comercial, com dificuldade de mecanização agrícola, numa região

profundamente transformada pela expansão do agronegócio nas últimas décadas do século XX. Os relictos de Cerrado compõem cerca de 0,24% da região fitogeográfica dos Campos Gerais paranaenses (Moro 2010).

Os campos do cone sul da América do Sul têm distribuição natural de aproximadamente um milhão de Km<sup>2</sup>, compartilhados por Brasil, Uruguai, Paraguai e Argentina. O bioma campos sulinos surge a partir da brusca interrupção da tropicalidade verificada nas áreas planálticas situadas na fronteira de São Paulo com o Paraná (Ab'Sáber 2006), progredindo até o sul do Rio Grande do Sul e conectando-se com os pampas do Uruguai e Argentina. O estado do Paraná encontra-se no limite setentrional dos campos sulinos, formando uma transição entre estes biomas (Pillar 2009), sendo uma importante localidade de endemismos (Ritter *et al.* 2010).

Este trabalho visa interpretar a diferenciação das comunidades vegetais (campo limpo, campo com afloramentos rochosos, cerrado, capão de floresta e floresta de galeria) no ecótono campo-cerrado no Parque Estadual do Guartelá (PEG), baseado em atributos funcionais das espécies de Fabaceae que ocorrem na região. Buscou-se responder às seguintes questões: 1) quais atributos mostram convergência e quais mostram divergência entre as comunidades? 2) é possível observar padrões de organização nas comunidades estudadas (fitofisionomias), com base nos atributos?

## 2 Material e métodos

### 2.1 Área de estudo

O Parque Estadual do Guartelá (PEG) está localizado no município de Tibagi (50°15'25"W e 24°39'10"S, 950 de altitude), Paraná, totalizando uma área de 789,97 hectares. Segundo a classificação de Köppen a região apresenta clima tipo Cfa (Subtropical úmido quente) com influência direta do clima Cfb (Temperado sempre úmido). O PEG é caracterizado por um mosaico de tipos vegetacionais (Carmo 2006, Figura 1) definidos como Estepe gramíneo-lenhosa, Savana arborizada e Floresta Ombrófila Mista, no Sistema Brasileiro de Classificação da Vegetação (Veloso *et al.* 1991).

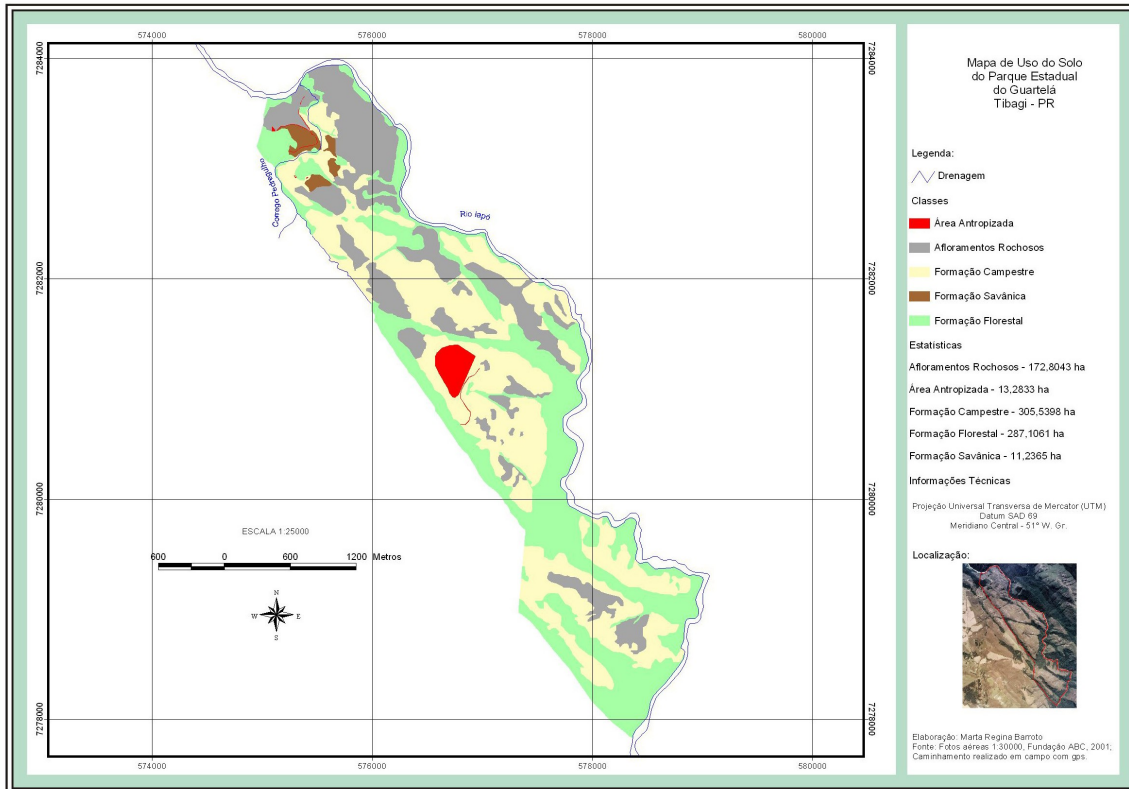
A fisionomia predominante é constituída de formações campestres (Estepe gramíneo-lenhosa), porém há ocorrência de uma área muito restrita de cerrado (Savana arborizada). Esta cobertura campestre predominante está associada a florestas (Floresta Ombrófila Mista) que ocupam posições distintas, localizando-se geralmente nas encostas, nos vales, acompanhando o rio Iapó ou em formações denominadas capões (Carmo 2006). As formações campestres junto com os afloramentos rochosos são predominantes e constituem 60,55% da área do parque. O cerrado tem localização restrita, formando quatro pequenas manchas na parte noroeste do parque (Figura 1), representando apenas 1,42% de sua área. No entanto, encontram-se elementos esparsos ocorrendo junto às fisionomias campestres, principalmente nas encostas. A floresta de galeria apresenta-se margeando o rio Iapó, sendo que apenas a esquerda pertence ao PEG. Estas faixas de floresta não têm uma regularidade em largura, encontrando-se variações desde poucos metros até áreas que se estendem em grotas chegando próximo ao topo da escarpa. As demais florestas aparecem em forma de capões isolados de várias dimensões e extensões sendo que esta vegetação florestal fragmentada representa 36,34% da área total do parque (Figura 1) (Carmo 2006).

A precipitação média anual é de 1.500 mm, umidade relativa anual entre 80 e 85% e média de temperatura de 20° C (UEPG 2003).

### 2.2 Espécies estudadas

A partir do levantamento fitossociológico produzido no PEG (Carmo 2006), foram separadas para este estudo apenas as 24 espécies pertencentes à família Fabaceae que ocorriam nas fitofisionomias (Tabela 1). A Família Fabaceae foi utilizada por ser bastante

representativa nos biomas Campos Sulinos e Cerrado (Carmo 2006; Moro 2001; Moro *et al.* 2001; Moro 2010; Ritter *et al.* 2010; UEPG 2003) No entanto, nas coletas de campo, cinco espécies não foram encontradas (*Erythrina crista-galli*, *Mimosa lanata*, *Chamaecrista desvauxii* var. *langsdorffii*, *Ormosia arborea* e *Machaerium aculeatum*) e, portanto, não foram analisadas.



**FIGURA 1.** Mapa do uso de ocupação do solo do Parque Estadual do Guartelá, município de Tibagi, Paraná (Fonte: Carmo 2006).

Espécimens foram coletados em campo, herborizados e depositados em herbário (UPCB). A identificação foi feita por comparação com exemplares dos herbários da Universidade Federal do Paraná (UPCB) e da Universidade Estadual de Ponta Grossa (HUPG) e ainda consulta a especialista. A nomenclatura botânica foi atualizada pela plataforma Plantminer ([www.plantminer.com](http://www.plantminer.com), Carvalho *et al.* 2009).

**TABELA 1.** Espécies de Fabaceae utilizadas neste estudo, com respectivas ocorrências e número de indivíduos coletados.

<b>Espécie</b>	<b>Fisionomia</b>	<b>n</b>
<i>Anadenanthera collubrina</i> (Vell.) Brenan	Capão de floresta	3
<i>Bauhinia forficata</i> Link.	Capão de floresta	4
<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	Floresta de galeria	3
<i>Chamaecrista punctata</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barn.	Campo limpo	5
<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barn. <i>var. parvifolia</i>	Campo com afloramentos rochosos	5
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf	Cerrado	5
<i>Crotalaria balansae</i> Micheli	Cerrado	5
<i>Dalbergia brasiliensis</i> Vogel	Capão de floresta	1
<i>Eriosema heterophyllum</i> Benth	Campo limpo	5
<i>Inga vera</i> Willd	Floresta de galeria	4
<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	Cerrado	5
<i>Leucochloron incuriale</i> (Vell.) Barneby & Grimes	Capão de floresta	5
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.,	Floresta de galeria	2
<i>Mimosa gymnas</i> Barn.	Campo com afloramentos rochosos	5
<i>Mimosa micropteris</i> <i>var. pungens</i> (Burk.) Barn.	Campo com afloramentos rochosos	5
<i>Mimosa paranapiacabae</i> Barneby	Campo com afloramentos rochosos	5
<i>Periandra mediterranea</i> (Vell) Taub	Campo com afloramentos rochosos	5
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Cerrado	5
<i>Stylosanthes hippocampoides</i> Mohlenbr	Cerrado	5

## 2.3 Atributos funcionais

Para cada espécie estudada, um a cinco espécimens foram coletados a fim de se tomar medidas dos atributos funcionais. Os atributos foram coletados em apenas uma fitofisionomia para cada espécie, para não envolver variações interespecíficas nas análises seguindo premissas de Cornelissen *et al.* (2003).

Foram priorizados atributos fisiologicamente representativos e morfologicamente fáceis de mensurar, relacionados à resposta das espécies aos filtros ambientais e a adaptações relevantes para a interação entre elas e, portanto, considerados funcionais, seguindo orientações de (Cornelissen *et al.* 2003; Duarte *et al.* 2006, 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, buscaram-se atributos acessíveis a baixo custo e com medição padronizada em diferentes regiões e biomas terrestres (Cornelissen *et al.* 2003).

As espécies deste estudo foram descritas por oito atributos funcionais (Tabela 2) levantados em campo (posteriormente processados em laboratório) e na literatura (Reitz 1965, Lorenzi 2002, 2008, 2009, Andrade 2009 e Carmo 2006) Foram coletados também dados morfométricos complementares no Herbário do Departamento de Botânica da UFPR (UPCB).

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 (Tabela 2). Assim atributos qualitativos foram decompostos em atributos binários (por exemplo, o atributo correspondente à síndrome de dispersão foi decomposto em todas as síndromes observadas, de forma que a presença de uma síndrome para a espécie determina a ausência das demais síndromes para essa, assim como para a forma de vida e forma foliar) (Tabela 2).

**TABELA 2.** Atributos funcionais selecionados para a descrição de comunidades vegetais em área de ecótono campo-cerrado. Entre parênteses estão indicados 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

Atributo	Estado (rótulo)	Escala
Forma de vida	1:Fanerófita (fa)	0/1
	2:Hemicriptófita (he)	0/1
	3:Terófita (te)	0/1
	4:Caméfito (ca)	0/1
Tamanho do diásporo	1:Média (di)	mm
Forma foliar	1:Simplex (si)	0/1
	2:Composta não pinada (bi)	0/1
	3:Pinada (pi)	0/1
Conteúdo de matéria seca foliar LDMC	1:Média (ld)	Mg/g
Área foliar	1:Média (ar)	mm <sup>2</sup>
Área foliar específica (SLA)	1:Média (sl)	mm <sup>2</sup> /mg
Altura máxima	1:Média (al)	cm
Síndrome de dispersão	1:Autocoria (au)	0/1
	2:Zoocoria (zo)	0/1
	3:Anemocoria (an)	0/1

## 2.4 Caracterização da estrutura das comunidades

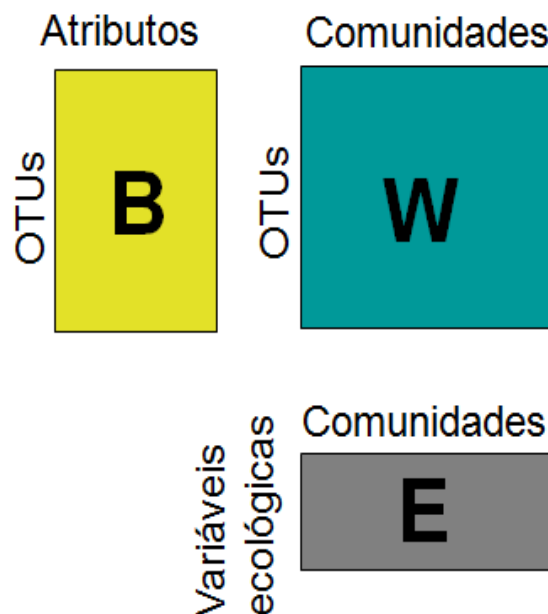
Cada uma das fitofisionomias foi caracterizada a fim de se verificar a congruência (ou não) de atributos em relação à estrutura da vegetação. A partir dos dados levantados por Carmo (2006), foram utilizadas cinco variáveis estruturais: abundância total (número de indivíduos de qualquer espécie, por hectare); abundância relativa de Fabaceae (número de indivíduos de Fabaceae, por hectare); riqueza total; riqueza relativa de Fabaceae (riqueza de Fabaceae em relação à riqueza total) e dominância relativa (proporção de cobertura ou DAP de Fabaceae em relação à cobertura total). Estas variáveis representam o gradiente ambiental nas análises.



## 2.5 Análise de dados

Foram geradas matrizes que descrevem a comunidade a partir da abundância das espécies selecionadas para este estudo (matriz W). Paralelamente, as espécies (ou OTUs – unidade taxonômica operacional), segundo Pillar *et al.* (2009) foram descritas a partir dos atributos selecionados (matriz B). Além dessas, foi gerada uma matriz para descrever a comunidade a partir das variáveis estruturais (matriz E) (Pillar 1999, Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte, 2010).

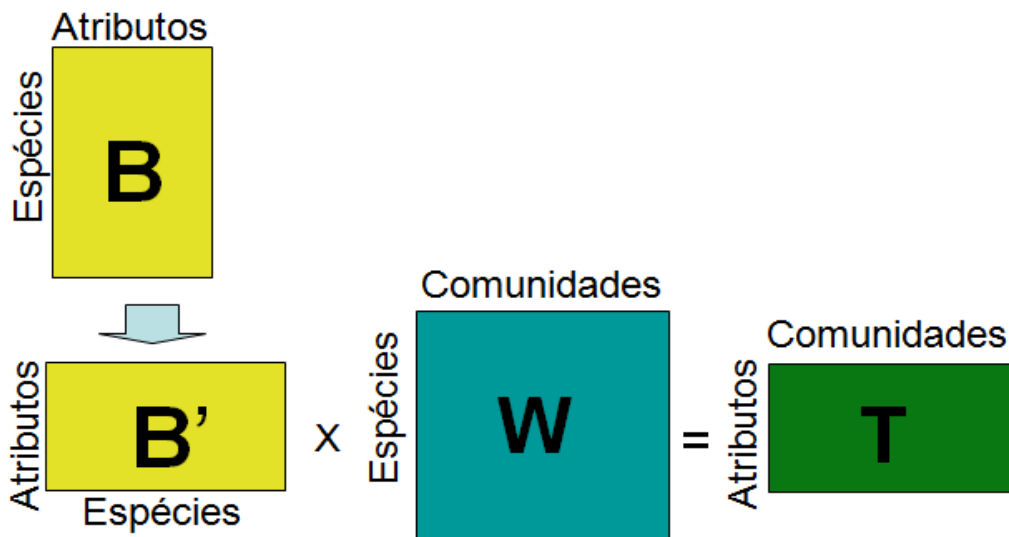
Para a obtenção dos padrões de divergência e convergência foi utilizado o método proposto por Pillar *et al.* (2009) implementado no software SYNCSA 2.6.9 (Pillar 2010). O método consiste em análises de multiplicação e correlações parciais entre as diferentes matrizes (Figura 2).



**FIGURA 2.** Organização das matrizes B, W e E para o escalonamento (*scaling-up*) (Adaptado de Pillar 1999, Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte 2010).

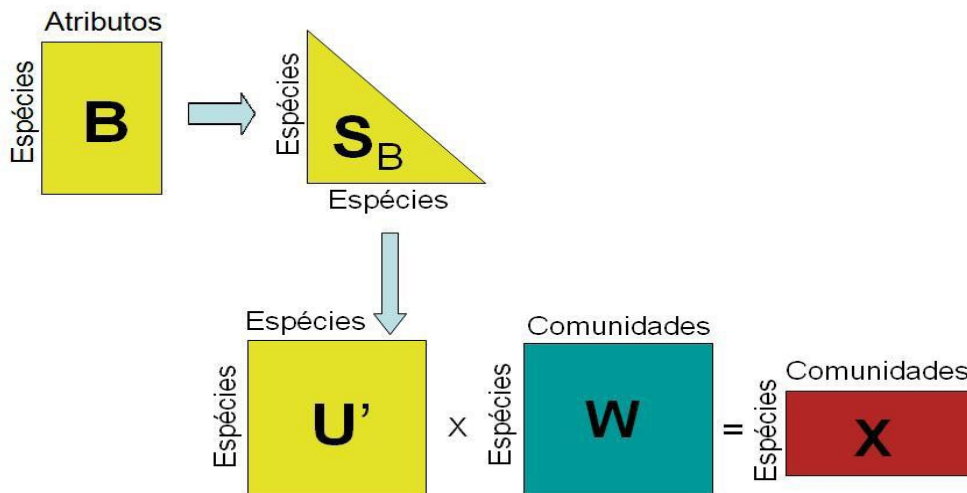
Para se obter uma análise comparativa de comunidades baseada em atributos, faz-se necessário, inicialmente, uma transferência da informação dos atributos no nível das espécies (matriz B) para o nível de comunidades (*scaling up*). Há duas formas de fazer esta transferência da informação, sendo que uma delas permite 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 (Figura 3). Essa matriz irá permitir a percepção dos padrões de convergência de atributos (TCAP).



**FIGURA 3.** Escalonamento (*scaling-up*): multiplicação das matrizes  $B'$  (matriz  $B$  inversa) e  $W$  gerando a matriz  $T$  ( $T = B'W$ ).

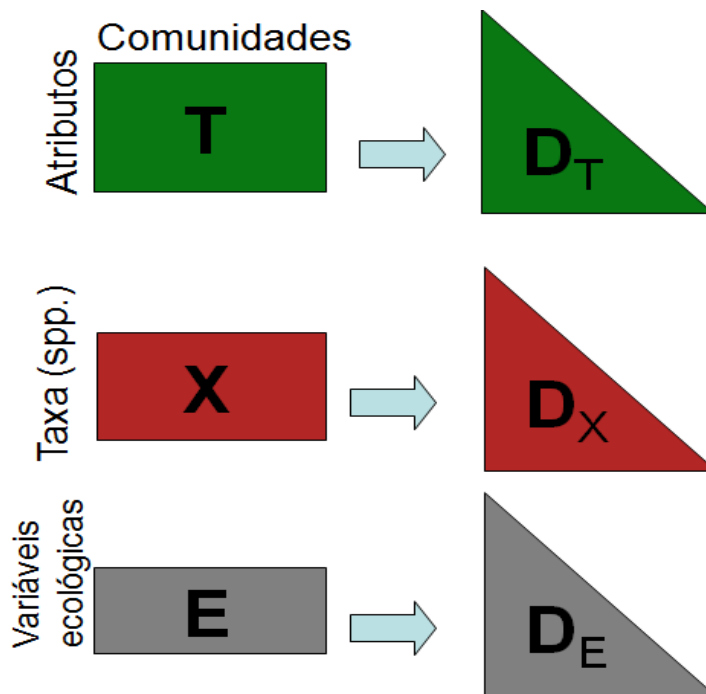
Para a percepção dos padrões de divergência de atributos (TDAP), inicialmente a matriz  $B$  é utilizada para definir o “grau de pertencimento” das espécies com base na caracterização das mesmas pelos atributos, num intervalo  $[0, 1]$ , ou seja, cada espécie apresenta um valor de pertencimento (tendo 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  $U$ . Em seguida, é realizada a multiplicação das matrizes  $U'$  (matriz  $U$  inversa) e  $W$ , resultando na matriz  $X$  ( $X = U'W$ ) (Figura 4), a qual representa a performance das espécies ponderadas (de modo *fuzzy*) pelos atributos nas comunidades avaliadas.



**FIGURA 4.** Matriz com os graus de pertencimento entre as espécies (matriz U) e a multiplicação das matrizes U' (U inversa) e W, resultando na matriz X ( $X = U'W$ ).

Posteriormente, é avaliada a relação das matrizes (T e X) com as variáveis ambientais (E) através de correlação matricial, que 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) (Figura 5) e, de forma análoga à correlação do teste de Mantel, são estimadas correlações matriciais ( $\rho$ ) entre os respectivos conjuntos de dados [ $\rho(TE) = \rho(DT;DE)$ ,  $\rho(XE) = \rho(DX;DE)$ ] para avaliar o nível de congruência entre as variações expressas nos mesmos.

Valores elevados de  $\rho(TE)$  indicam que comunidades mais semelhantes em atributos são também mais semelhantes para as variáveis ambientais. Sendo assim,  $\rho(TE)$  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  $\rho(XE)$  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  $\rho(XE)$ , através do método de correlação parcial de matrizes (teste de Mantel parcial), obtendo-se  $\rho(XE.T)$ , que finalmente representa a magnitude do efeito TDAP em  $\rho(XE)$ , ou seja, sua relação ao longo do gradiente ambiental.



**FIGURA 5.** Matrizes de distância das comunidades a partir de T ( $D_T$ ), de X ( $D_X$ ) e de E ( $D_E$ ).

Neste processo de obtenção de  $\rho(TE)$  e  $\rho(XE.T)$ , isto é, de TCAP e TDAP, é possível utilizar todos os atributos definidos na matriz B ou parte deles, aqueles que em conjunto maximizam os respectivos valores de correlação. O método iterativo 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,  $\rho(TE)$  e  $\rho(XE.T)$ ) 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. A significância das correlações parciais foi sempre testada por permutação em comparação a um modelo nulo (Pillar *et al.* 2009).

Foi observado o padrão de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), gerado pelo *software* SYNCSA 2.6.8 (Pillar 2010), para o total das áreas utilizadas nesse estudo e as características ambientais das mesmas. 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 um índice de diversidade funcional (Zoltán 2005).

### 3 Resultados

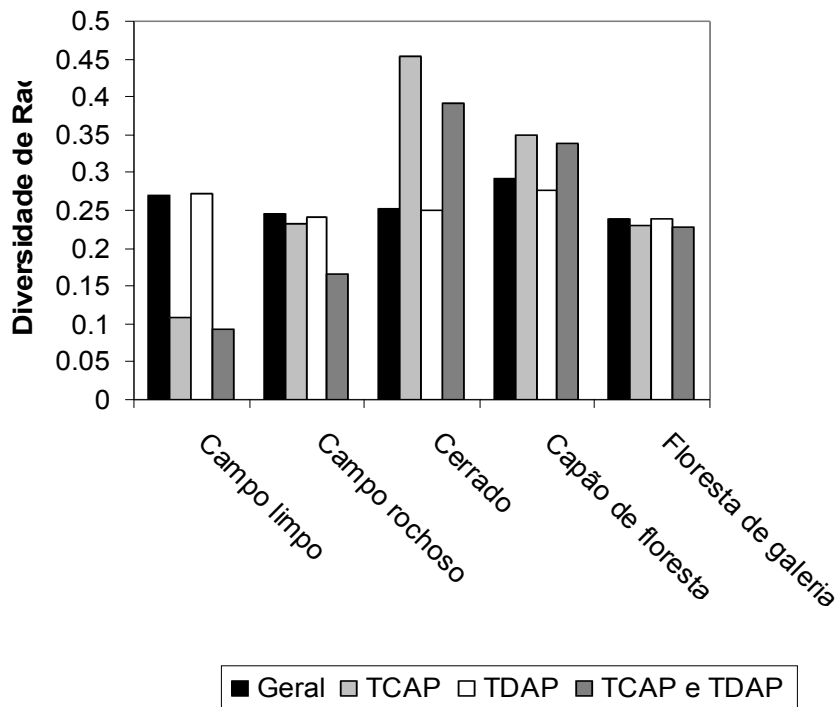
Não foram encontrados padrões de assembleia ( $p > 0,05$ ) utilizando todos os oito atributos na análise (Tabela 3), demonstrando que este conjunto de atributos unidos não revela padrões significativos de convergência ou divergência para o local do estudo. Utilizando os atributos que maximizam a convergência (TCAP) também não se observou padrões significativos de assembleia, porém o  $\rho(\text{TE})$  próximo a 0,05 indica uma tendência ao padrão de convergência (TCAP). Nesta mesma análise o  $\rho(\text{XE})$  (resposta à convergência e à divergência simultaneamente) a correlação foi de 0,719 com  $p = 0,02$ , mostrando um padrão bastante significativo. Isto indica que os atributos que maximizam TCAP (folhas compostas não pinadas e *ldmc*) (Tabela 1) respondem mais fortemente à análise que utiliza os atributos convergência e divergência simultaneamente ( $\rho(\text{XE})$ ) do que à análise que utiliza os atributos que melhor respondem a convergência apenas.

**TABELA 3.** Padrões de assembleia de comunidades vegetais, expressos para todos os atributos (Geral), para os conjuntos de atributos que maximizam a convergência (TCAP) e a divergência (TDAP), em nível de comunidade. Descrição dos atributos está presente na Tabela 1.  $\rho(\text{TE})$ : expressão de TCAP a partir de correlação matricial entre DT e DE;  $\rho(\text{XE.T})$ : expressão de TDAP a partir da correlação matricial entre DX e DE removendo o efeito de TCAP (DT). ( ) valores de  $p$ .

	<b>Geral</b>	<b>TCAP</b>	<b>TDAP</b>
Atributos	<i>fa, he, te, ca, di, si, bi, pi, ld, ar, sl, al, au, zo, an</i>	<i>di, ld</i>	<i>fa, he, te, ca, di, pi, ar, sl, al, zo, an</i>
$\rho(\text{TE})$	-0,49745 (0,918)	<b>0,57697 (0,07)</b>	-0,45826 (0,864)
$\rho(\text{XE.T})$	0,339864 (0,169)	0,546579 (0,103)	<b>0,795781 (0,006)</b>
$\rho(\text{XT})$	0,760997	0,881574	0,872362
$\rho(\text{TE.X})$	-0,55694	-0,17449	-0,84228

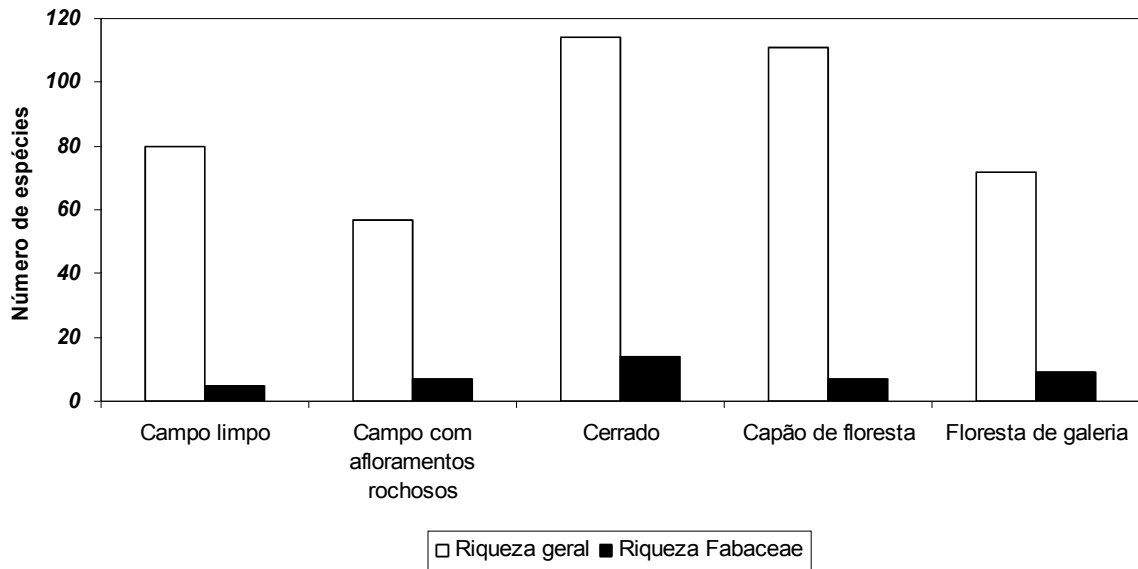
Analisando o conjunto de atributos que maximizam divergência (TDAP) expressos por  $\rho(\text{XE.T})$  encontrou-se um padrão de assembleia bastante significativo com alta correlação (0,796) e grande probabilidade (0,006) (Tabela 3).

A diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) a qual expressa a divergência (variabilidade) dos atributos nas cinco fitofisionomias (Figura 6), demonstra uma tendência a maior diversidade no cerrado e nos capões de floresta. Ainda assim observa-se que existe uma uniformidade nos valores das diversidades, principalmente levando em conta a diversidade obtida com a utilização de todos os atributos funcionais considerados neste estudo. O índice de diversidade de Rao foi mais discrepante na análise que utiliza os atributos que maximizam convergência (Figura 6).



**FIGURA 6.** Índice de diversidade quadrática de Rao nas cinco fitofisionomias estudadas no ecótono campo-cerrado, no Parque Estadual do Guartelá, PR.

A riqueza geral e riqueza de Fabaceae (Figura 7) obtidas de Carmo (2006) mostram uma semelhança com a variação de diversidade de Rao nas fisionomias (Figura 6).



**FIGURA 7.** Riqueza de espécies (geral e Fabaceae) nas comunidades que compõem as cinco fisionomias do ecótono campo-cerrado, no Parque Estadual do Guartelá, PR.

## 4 Discussão

As análises de dinâmica de atributos funcionais em fitofisionomias no ecótono campo-cerrado mostraram pouca atuação dos padrões de convergência e divergência utilizando todos os atributos deste estudo, mas um significativo efeito dos atributos que maximizam divergência (TDAP), sugerindo que a comunidade é estruturada principalmente por fatores bióticos, ou seja, fatores referentes à competição, a qual favorece divergência de atributos (Pillar & Duarte 2010). Embora estudos de padrões de assembleia em comunidades florestais e campestres indiquem que estas sejam estruturadas tanto por fatores abióticos quanto bióticos (ou seja, com convergência e divergência de atributos) (Silva 2010; Pillar & Duarte 2010), os resultados aqui encontrados sugerem uma estruturação diferenciada em regiões ecotonais.

A ausência de padrão de assembleia utilizando todos os atributos, demonstra que este grupo de características escolhidas aparentemente não influencia significativamente a montagem da comunidade. Já a avaliação parcial dos atributos que maximizam a convergência (TDAP) e a divergência (TCAP) das espécies das comunidades indicam algumas tendências. Houve divergência entre as espécies para os atributos formas de vida fanerófito, hemicriptófito, terófito e caméfito, além de folhas compostas não pinadas, folhas pina-

das, área foliar, área foliar específica (SLA), altura máxima, dispersão zoocórica e anemocórica foram as mais relevantes. A divergência é fortemente influenciada pelos atributos referentes à forma de vida, já que a comunidade considerada inclui fisionomias variadas (campestres, florestais e savânicas) que estão relacionadas com fatores ambientais que as determinam, tais como microclima e características do solo (Cornelissen *et al.* 2003). Portanto, em cada uma destas fisionomias ocorre a predominância de determinadas formas de vida. Nas fisionomias campestres ocorre predominância de terófitas (plantas em que as raízes e partes aéreas morrem após a produção de sementes) e hemicriptófitas (plantas que perdem partes aéreas, porém mantêm o meristema próximo ao solo). No cerrado ocorrem principalmente hemicriptófitas e caméfitas (arbustos com até 50 cm, que têm altura limitada devido à substituições periódicas dos meristemas aéreos) e nas fisionomias florestais a predominância é de fanerófitas (plantas com mais de 50cm e que os meristemas não morrem periodicamente causando limitação de altura) (Cornelissen *et al.* 2003). Estas formas de vida, definidas por Raunkiaer (1934), referem-se à posição relativa dos tecidos meristemáticos e indicam adaptações ao clima. Quanto mais severo o clima ou as condições microambientais, as plantas tendem a manter os tecidos meristemáticos abaixo da superfície do solo (Cornelissen *et al.* 2003), o que deve ter ocorrido com as espécies presentes nas fisionomias campestres.

A expressão de TDAP representa a limitação de similaridade entre as espécies coexistentes em uma comunidade (MacArthur & Levins 1967), as quais são mais fortes em áreas pouco perturbadas (Dinnage 2009). Portanto, é possível que a divergência de atributos verificada no ecótono campo-cerrado, deve-se a uma condição mais estável destes ambientes em comparação com ambientes com perturbações antrópicas (Dinnage 2009), que resultou numa maior diversificação morfológica das espécies da comunidade.

A forte influência de TDAP na estruturação das comunidades foi acompanhada de uma tendência ( $p = 0,07$ ) para que alguns atributos maximizassem a convergência (TCAP), sendo eles folhas compostas não pinadas e conteúdo de matéria seca foliar. 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). A pouca atuação de fatores relacionados à convergência neste estudo pode indicar que, como as espécies do ecótono evoluíram em climas distintos dos locais (espécies do Cerrado, em climas mais setentrionais e espécies de Campos, mais meridionais), os atributos não convergiram para uma mesma característica presente do ecótono campo-cerrado.



Os índices de diversidade funcional demonstram que não ocorrem grandes diferenças entre as fitofisionomias, com uma pequena tendência à maior diversidade nas fisionomias cerrado e capão de floresta. Isto pode ser comparado à maior riqueza de espécies nestas fisionomias. Estes resultados se assemelham com as respostas obtidas por Tilman *et al.* (1997) e propostas por Lortie *et al.* (2004) em que o aumento da riqueza de espécies é acompanhado pelo aumento da diversidade funcional.

Embora o presente estudo tenha sido realizado numa escala espacial restrita e com um grupo taxonômico específico (Fabaceae), o que possivelmente limite as generalizações, a interpretação dos atributos das espécies das comunidades do ecótono campo-cerrado sugeriu que as regras de montagem de comunidades em regiões ecotonais podem ter padrões mais diversos do que as previamente descritas.

## Referências bibliográficas

Ab'Sáber A.& Marigo L.C. 2006. Ecosistemas do Brasil. Metalivros, 300p.

Ab'sáber, A.N.2003. Os Domínios de Natureza do Brasil: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial. 159p.

Andrade, A.L.P., Miotto, S.T.S., Santos, E.P.2009. A subfamília Faboideae (Fabaceae Lindl.) no Parque Estadual do Guartelá, Paraná, Brasil. Hoehnea 36: 737-768.

Carmo, M. R. B. 2006. Caracterização fitofisionômica do Parque Estadual do Guartelá, Município de Tibagi PR. Tese doutorado UNESP-Rio Claro.

Carvalho, G. H., Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A. 2010. Plantminer: A web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. Environmental Modelling & Software Elsevier 25 815–81.

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.

Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8:463-474.

Díaz, S.; Acosta, A.; Cabido, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3:689-696.

Dinnage, R. 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an Old Field system. *Plos One* 4: 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.

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: 2630-2637.

Holdaway, R.J. & Sparrow, A.D. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94: 1092-1102.

Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.

Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.

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: 433- 438.

Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 01*, (ed) Plantarum, Nova Odessa.

Lorenzi, H. 2008. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 02*, (ed) Plantarum, Nova Odessa.

Lorenzi, H. 2009. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 03*, (ed) Plantarum, Nova Odessa.

Louault, F., Pillar, V. D., Aufrère, J., Garnier, E. & Soussana, J.-F. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160.

Maack, R. 1948. Notas preliminares sobre o clima, solos e vegetação do Estado do Paraná. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*. 3:99-200.

MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.

Moro, R. S. 2001. A vegetação dos Campos Gerais da escarpa Devoniana. In: Ditzel, C. H. M.; Sahr, C. L. L. (org.). *Espaço e Cultura – Ponta Grossa e os Campos Gerais*. Editora UEPG, Ponta Grossa.

Moro, R. S.; Schmitt, J. & Diedrichs, L. A. 2001. Estrutura de um fragmento da mata ciliar do Rio Cará-Cará, Ponta Grossa, PR. *Publicatio* 7: 19-38.

Moro, R. S 2010. Determinantes Biogeográficos do Cerrado nos Campos Gerais do Paraná. Relatório de pós-doutorado UFPR.

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.

Paraná. SEMA. 1995. Lista vermelha de plantas ameaçadas de extinção no Estado do Paraná. Curitiba: SEMA/GTZ, 139 p.

Pillar, V.D., Duarte, L.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.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13 , 587-596.

Pillar, V. D. & Orlóci, L. 2004. Character-Based Community Analysis; the Theory and an Application Program. Edição eletrônica disponível em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>

Pillar, V.D. & 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. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science* 10, 631-640.

Pillar, V.D. 2010. SYNCSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>

Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.

Raunkiaer, C. 1904. Biological types with reference to the adaptation of plants to survive the unfavourable season. In: *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; the Collected Papers of C. Raunkiaer*. Clarendon Press, Oxford.

Reitz, R. 1965. Plano de Coleção (Flora Ilustrada Catarinense). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC, Brasil.

Ritter, L.M.O., Ribeiro, M.C. & Moro, R.S. 2010. Composição florística e fitofisionomia de remanescentes disjuntos de Cerrado nos Campos Gerais, PR, Brasil – limite austral do bioma.

Silva, J.V., 2010. Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária. Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Skarpe, C. 1996 Plant functional types and climatic in a southern African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 7:397-404.

Sosinski Júnior E.E. & Pillar V.D. 2004. Respostas de tipos funcionais de plantas à intensidade de pastejo em vegetação campestre. *Pesquisa agropecuária brasileira*. 39:1-9.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. e Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300-1302.

Troppmair H. 1990. Perfil fitoecológico do estado do Paraná. *Bol Geogr* 8: 67-83.

UEPG-Universidade Estadual De Ponta Grossa. 2003. Caracterização do Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná. Projeto financiado pela Fundação Araucária e CNPq. Ponta Grossa.

Uhlmann, A.; Galvão, F.; Silva, S.M. 1988. Análise da estrutura de duas unidades fitofisionômicas de savana (cerrado) no sul do Brasil. *Acta botanica Brasilica*.12:231-247.

Veloso, H.P., Rangel Filho A.L.R. & Lima J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE – DERMA, Rio de Janeiro.

Warming, E. 1895. An introduction to the study of plant-communities. *Oecology of Plants*. Clarendon Press, Oxford

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. 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.

Zoltán, B. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.