

VINICIUS MARCILIO DA SILVA

**DINÂMICA DE GRUPOS FUNCIONAIS DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM
FLORESTA OMBROFILA DENSA**

**CURITIBA
2010**

VINICIUS MARCILIO DA SILVA

**DINÂMICA DE GRUPOS FUNCIONAIS DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA
EM FLORESTA OMBROFILA DENSA**

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: Márcia C. M. Marques

**CURITIBA
2010**

AGRADECIMENTOS

À toda sociedade brasileira pelo investimento em minha formação o qual tentarei honrar e retribuir com todo meu esforço e dedicação.

À Dr^a Márcia Cristina Mendes Marques, minha professora e orientadora, pela oportunidade, paciência, dedicação e empenho em orientar.

À Universidade Federal do Paraná pela formação de qualidade que me proporcionou chegar até aqui.

Ao CNPq pela ajuda financeira no custeamento de projetos e pelas bolsas a mim concedidas durante a graduação.

Aos meus colegas de laboratório pela ajuda, companheirismo e camaradagem.

Aos meus colegas de turma, de CAEB, ao Darkside e as minhas mãezinhas Clá e Aninha.

À minha família, Salete, Gerson, Thi e Lari, pela confiança, compreensão e apoio em todas as horas que precisei.

À Julinha pela compreensão, incentivo e afeto.

Aos amigos de sempre, que estão próximos ou longe, por todo o apoio e amizade incondicionais. Dip, Djo, Edison e Diogo, um grande abraço!

Aos membros da Sociedade dos Pensadores Livre pelas horas de debates que sempre fortaleceram a cultura do questionamento e o pensamento científico. Dudu, Betinho, Vá, Asaph, Carol e Rafa, muito obrigado pela amizade!!!

Ao inigualável Gil Brother pelos momentos de inspiração. *“Acho que ele esta aqui do meu lado...”*.

A todos que contribuíram de forma direta e indireta para que este trabalho fosse realizado.

Muito Obrigado!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	i
SUMÁRIO.....	ii
LISTA DE TABELAS.....	iii
LISTA DE FIGURAS.....	iv
RESUMO.....	v
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 MATERIAIS E METODOS.....	4
2.1 REGIÃO DE ESTUDO.....	4
2.2 COMPILAÇÃO DE DADOS DOS ATRIBUTOS DAS ESPÉCIES.....	6
2.3 VARIÁVEIS AMBIENTAIS.....	7
2.4 ANÁLISES.....	8
2.4.1 Análise de Componentes Principais (PCA).....	8
2.4.2 Manipulação das matrizes.....	8
2.4.3 Divergência e convergência de atributos.....	9
2.4.4 Modelos de diversidade na sucessão.....	12
3 RESULTADOS.....	13
4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	17
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Idade, cidade e a fonte bibliográfica das áreas utilizadas no presente estudo, em áreas de Floresta Ombrófila Densa, no sul e sudeste do Brasil.

Tabela 2. Atributos funcionais de plantas selecionados para a descrição das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Densa, no sul e sudeste 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.

Tabela 3. Padrões de assembléia de comunidades vegetais associadas às variáveis ambientais avaliadas: altitude, volume médio anual de precipitação e temperatura média anual. Resultados para todos os atributos (**Geral**) e também para os conjuntos de atributos que maximizam, em nível de comunidade, a expressão de **TCAP** e **TDAP**.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Floresta Atlântica no Brasil. Divisão em três blocos (a), sendo as linhas diagonais: Bloco Norte; linhas horizontais: Bloco Central; linhas verticais: Bloco Sul. Localização das 25 áreas desse estudo todas pertencentes ao bloco Sul da Floresta Atlântica (b).

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' (matriz B inversa) e W gerando a matriz T ($T = B'W$).

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 ($X = U'W$).

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

Figura 6. Padrões de assembléia de atributos funcionais e das 25 áreas do estudo. Os rótulos compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais (ver tabela 2) e aqueles compostos por seis ou sete caracteres representam as áreas de Mata Atlântica presentes no estudo (ver tabela 1).

Figura 7. Variação de padrões de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) por idade das áreas para todos os atributos (a), atributos que maximizam o TDAP (b), atributos que maximizam o TCAP (c).

Figura 8. Variação da riqueza de espécies por idade das áreas (gradiente sucessional).

RESUMO

Durante a sucessão, atributos do ecossistema como a diversidade de espécies e a complexidade estrutural são restaurados. Foi proposto no presente trabalho analisar a variação desses atributos durante a sucessão da Mata Atlântica utilizando a riqueza de espécies e a diversidade funcional com base na convergência e divergência de atributos (TCAP – *trait convergence assembly patterns* e TDAP – *trait divergence assembly patterns*, respectivamente) em 25 áreas com diferentes idades (de 4 a 120 anos após distúrbio) em um gradiente sucessional. Os dados foram analisados a partir da PCA (Análise de Componentes Principais) e de algoritmos baseados em multiplicação e correlações parciais entre diferentes matrizes, que possibilitam discriminar a relevância de TCAP e TDAP. Os resultados apontam respostas de convergência (TCAP) para a Mata Atlântica, ou seja, respostas relacionadas a filtros ambientais. Fatores abióticos (filtros ambientais) e bióticos (limitação de similaridade) exercem efeitos distintos em comunidades ao longo do gradiente sucessional e a relação entre riqueza de espécies e diversidade funcional é dependente do nível de organização da comunidade estudada.

Palavras-chave: sucessão; convergência de atributos; divergência de atributos; diversidade funcional; atributos funcionais; variáveis ambientais.

1 INTRODUÇÃO

Quando um habitat é perturbado – uma floresta desmatada, um campo queimado, um recife de coral varrido por um furacão, uma ilha coberta por cinzas vulcânicas -, a comunidade lentamente se reconstrói. A colonização sucessiva e contínua dessa área após o distúrbio por certas populações acompanhada da extinção de outras, é chamada de “sucessão ecológica” (Glenn-Lewin *et al* 1992; Ricklefs 2001; Begon 2006). Ao longo da sucessão, atributos dos ecossistemas maduros são restaurados, incluindo diversidade de espécies e complexidade estrutural (Odum 1969; Bazzaz 1975).

Quando o processo de sucessão ecológica é desencadeado após um distúrbio em uma área, o termo utilizado para se denominar as mudanças que ocorrem na composição das comunidades nessa área é “sucessão secundária”. Embora distúrbios naturais geralmente sejam os principais desencadeadores do processo de sucessão, os impactos humanos são, em escala global, os maiores responsáveis por distúrbios às florestas tropicais (Glenn-Lewin *et al* 1992; Chazdon 2008).

A teoria da sucessão é originária do começo do século XX com estudos de Cowles (1899), Clements (1904, 1916), Gleason (1926) e Tansley (1935). Durante anos autores produziram e criticaram várias teorias para o processo de sucessão, aprimorando conceitos e gerando novas informações, pontos de vista e modelos. Assim como a ciência é a busca de padrões reproduzíveis, a ecologia de comunidades deve ser a busca desses padrões em comunidades (Wilson 1999).

Três modelos conceituais são aplicados a estudos da dinâmica de vegetação durante a sucessão. O primeiro modelo examina o papel de fatores determinísticos (previsíveis) *versus* os estocásticos (imprevisíveis) na dinâmica de vegetação. O segundo modelo baseia-se no tempo de colonização das espécies durante a sucessão e contrasta a composição florística inicial com a florística da comunidade subsequente (Egler 1954). O terceiro modelo enfoca a importância relativa da história de vida das espécies com as interações entre elas no equilíbrio dos mecanismos de tolerância, inibição e facilitação durante a sucessão (Connell & Slatyer 1977, Rees *et al.* 2001).

Com a grande dificuldade em se definir fronteiras entre as comunidades estudadas, se torna necessário considerar que a percepção dos padrões é diretamente afetada pela escala de observação, sendo que características e composição de espécies 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). Dessa forma a convergência e a divergência de atributos funcionais são as duas principais condições da estruturação das comunidades. 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) aptos às condições ambientais têm 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 (Pillar *et al.* 2010). 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.* 2010).

Para ajudar na comunicação e poderem ser feitas generalizações, há uma proposta de classificar as espécies em grupos relativamente homogêneos (Swaine & Whitmore 1988). A classificação das espécies em grupos funcionais impõe um grau de simplificação que reduz o teor da informação, mas revela padrões gerais e facilita as previsões sobre os processos florestais (Swaine & Whitmore 1988). No geral o termo “grupos funcionais” é utilizado para agrupamentos não filogenéticos de espécies com funções similares no ecossistema, baseado em um conjunto de atributos comuns (Lavorel *et al.* 1997). Os grupos funcionais podem ser vistos como assembléias de espécies com certos atributos funcionais em comum (Skarpe 1996, Cornelissen *et al.* 2003).

Muitos são os exemplos de terminologias e classificações utilizados por vários autores na caracterização de grupos funcionais. Em estudos feitos na savana sul-africana, Skarp (1996) sugeriu a divisão das espécies presentes em 11 grupos funcionais: árvores sempre verdes, árvores decíduas de folhas finas, árvores decíduas de folhas largas, árvores decíduas pequenas de folha larga, caméfitas, geófitas, arbustos perenes de folhas estreitas, arbustos perenes de folhas intermediárias, arbustos perenes de folhas largas, arbustos anuais e ervas

anuais. Grupos funcionais relacionados com o processo sucessional foram propostos por Budowski (1965) que apresentou um sistema de grupos sucessionais para a floresta tropical com quatro categorias: pioneiras, secundárias inicial, secundárias tardia e clímax. Swaine & Whitmore (1988) definiram para o mesmo assunto, grupos sucessionais da floresta tropical, um sistema com dois grupos: pioneiras e não pioneiras. Além destes, vários outros sistemas de classificação em grupos funcionais foram propostos (por exemplo, Denslow 1980, Viana 1989, Brokaw 1985, Whitmore 1989) e podem ser relevantes para a compreensão da dinâmica sucessional em comunidades tropicais como, por exemplo, a Mata Atlântica.

A Mata Atlântica já cobriu, antes da colonização portuguesa que se deu a partir de 1500, quase toda a costa brasileira com cerca de 1.350.000 km² existentes, cerca de 15% do território nacional, englobando 17 estados brasileiros, atingindo até o Paraguai e a Argentina. Somado à magnitude destes números, um outro dado modifica a percepção sobre a imensidão desse bioma: cerca de 93% de sua formação original já foi devastado até 2010 (SOS Mata Atlântica INPE, 2010). Estima-se que este bioma seja o habitat de cerca de 20000 espécies de plantas, 688 de aves, 261 de mamíferos, 200 de répteis e 280 de anfíbios (Ribeiro *et al.* 2009). Pela extensão que ocupa do território brasileiro, a Mata Atlântica apresenta um conjunto de ecossistemas com processos ecológicos interligados. A extração de madeira e a derrubada da floresta para a agricultura e pecuária é que levaram aos elevados níveis de fragmentação e de posteriores extinções de espécies (Morellato & Haddad 2000). Por esses motivos a Mata Atlântica é considerada um *hot spot* de conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000).

No presente trabalho foi avaliada a dinâmica sucessional em áreas florestais que sofreram distúrbio e foram abandonadas entre 4 e 120 anos. Foi feita uma compilação de dados florísticos em 25 localidades no sul e sudeste do Brasil, a partir da qual foram buscadas informações sobre os atributos ecológicos do total de espécies. Assumiu-se que a cronosequência (série de comunidades com idades seqüenciais) apresenta padrões florísticos e de diversidade que podem representar a dinâmica sucessional nas florestas desta região e assim buscou-se responder às seguintes perguntas: a) quais são os atributos que convergem e que divergem nas comunidades? b) Como as diversidades de espécies e de grupos funcionais se alteram durante a sucessão?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 REGIÃO DE ESTUDO

A florística e a diversidade da Mata Atlântica são altamente variáveis ao longo de sua área de ocorrência, devido a diferenças de latitude e processos históricos (Morellato & Haddad 2000; Scarano 2002). Neste estudo é focada especificamente a Mata Atlântica do bloco sul, que engloba os estados do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina, e representa uma das três regiões biogeográficas (Blocos Norte, Central e do Sul) da Mata Atlântica brasileira (Silva & Shepherd 1986, Leitão-Filho 1994, Thomas *et al.* 1998, Oliveira-Filho & Fontes 2000, Aguiar *et al.* 2003). Trata-se de uma região onde a Mata Atlântica encontra-se muito fragmentada, com manchas de floresta localizadas principalmente nas encostas íngremes impróprias para a agricultura ou em áreas protegidas (Silva *et al.* 2007). Uma grande parte dos fragmentos remanescentes é de florestas secundárias renovadas após corte e queima (técnica da coivara) praticada durante os últimos dois séculos (Liebsch *et al.* 2008).

Nesta região de ocorrência, compilaram-se 25 listas de espécies arbóreas de estudos fitossociológicos. Em todas as áreas, casos de corte e queima foram registrados antes do uso para pastagem ou agricultura de subsistência. Depois que as áreas foram abandonadas, processos sucessionais ocorreram resultando no estabelecimento de florestas secundárias. As 25 localidades (Tabela 1, Figura 1) utilizadas apresentam idades entre 4 e 120 anos de abandono após distúrbio. As listas de espécies resultaram em uma matriz com 435 espécies. Destas, foram eliminadas as espécies com apenas um indivíduo e uma ocorrência (31,7 % do total), resultando em 297 espécies que foram posteriormente avaliadas em seus atributos ecológicos. Este procedimento foi adotado a fim de assegurar a complementação de todos os dados dos atributos. Desta forma, assumiu-se que as espécies mais abundantes expressam boa parte (se não a totalidade) do padrão de organização das comunidades vegetais (Garnier *et al.* 2004).

Tabela 1. Idade, localidade e a fonte bibliográfica das áreas utilizadas no presente estudo, em áreas de Floresta Ombrófila Densa, no sul e sudeste do Brasil.

Nº de referência (Figura 1)	idade	Localidade	Referência
1	4	Antonina - PR	Cheung (2006)
2	13	Blumenau - SC	Schorn & Galvão (2006)
3	15	Antonina - PR	Borgo (2010)
4	15	Iporanga - SP	Aidar et al. (2001)
5	15	Iporanga - SP	Torezan (1995)
6	15	Morretes - PR	Guapyassu (1994)
7	20	Antonina - PR	Liebsch <i>et al.</i> (2007)
8	20	Blumenau - SC	Schorn & Galvão (2006)
9	22,5	Antonina - PR	Borgo (2010)
10	25	Angra dos Reis - RJ	Oliveira (2004)
11	25	Iporanga - SP	Aidar et al. (2001)
12	25	Morretes - PR	Guapyassu (1994)
13	35	Antonina - PR	Borgo (2010)
14	36	Iporanga - SP	Aidar <i>et al.</i> (2001)
15	50	Antonina - PR	Borgo (2010)
16	50	Iporanga - SP	Torezan (1995)
17	50	Peruíbe - SP	Oliveira <i>et al.</i> (2001)
18	60	São Pedro de Alcântara - SC	Siminiski <i>et al.</i> (2004)
19	80	Antonina - PR	Liebsch <i>et al.</i> (2007)
20	120	Antonina - PR	Liebsch <i>et al.</i> (2007)
21	120	Blumenau - SC	Schorn & Galvão (2006)
22	120	Cananéia - SP	Melo & Mantovani (1994)
23	120	Campos dos Goytacazes - RJ	Moreno <i>et al.</i> (2003)
24	120	Morretes - PR	Silva (1994)
25	120	Morretes - PR	Guapyassu (1994)

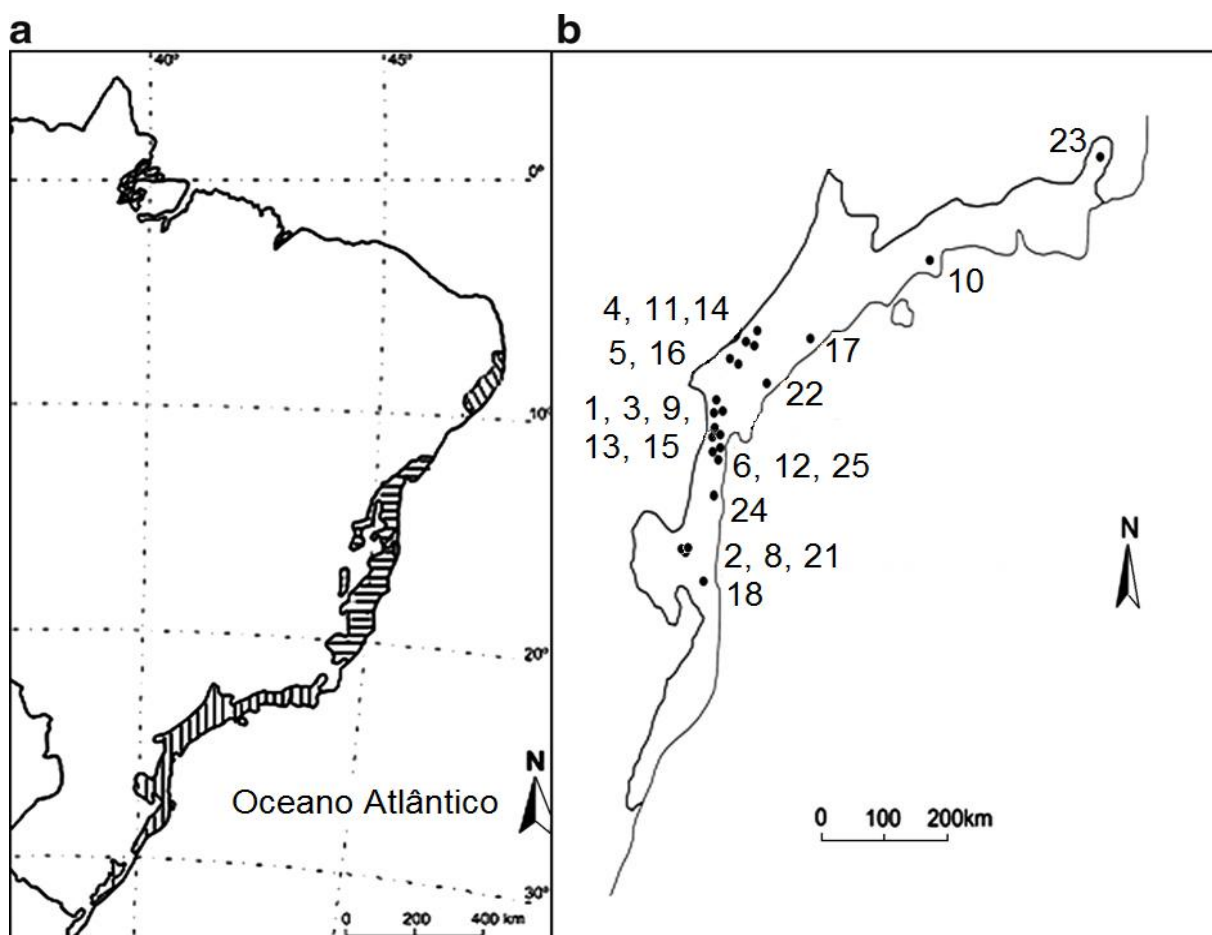


Figura 1. Floresta Atlântica no Brasil. Divisão em três blocos (a), sendo as linhas diagonais: Bloco Norte; linhas horizontais: Bloco Central; linhas verticais: Bloco Sul. Localização das 25 áreas desse estudo todas pertencentes ao bloco Sul da Floresta Atlântica (b).

2.2 COMPILAÇÃO DE DADOS DOS ATRIBUTOS DAS ESPÉCIES

A partir da lista de 297 espécies vegetais, foi preparada uma matriz (matriz W) com atributos funcionais das espécies. Dado o grande número de espécies, foram escolhidos apenas atributos que fossem acessíveis na literatura, fáceis de mensurar e com medição padronizada em diferentes regiões e biomas terrestres (Cornelissen *et al.* 2003). Os atributos escolhidos foram: síndromes de dispersão, estrato de ocorrência, comprimento e largura foliar, síndrome de polinização, hábito e partição do limbo (Tabela 2).

As informações sobre os atributos das espécies foram obtidas nas seguintes fontes: Flora Ilustrada Catarinense (Reitz 1965), Árvores Brasileiras (Lorenzi 2002, 2008, 2009), Flora Brasiliensis (Von Martius 1906). Além disso, algumas informações específicas foram obtidas em Marques & Britez (2005), Melo & Mantovani (1994), Matallana *et al.* (2005), Goldenberg & Reginato (2006). Foram também obtidos dados morfométricos em material do

Herbário do Departamento de Botânica da UFPR (UPCB) e de fontes digitais, tais como Biblioteca Digital de Ciências (UNICAMP), Flora Digital do Rio Grande do Sul (UFRS), JSTOR Plant Science (Journal Storage).

Tabela 2. Atributos funcionais de plantas selecionados para a descrição das comunidades vegetais em áreas de Floresta Ombrófila Densa, no sul e sudeste 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.

Atributo	Estado (rótulo)	Escala
Síndrome de dispersão	1: Zoocoria (SD)	0/1
Estrato	1: Dossel (ES)	0/1
Comprimento Foliar	1: Média (CF)	cm
Largura Foliar	1: Média (LF)	cm
Síndrome de Polinização	1: Entomófila Generalista (PG)	0/1
	2: Entomófila Especialista (PS)	
	3: Anemófila (PA)	
	4: Ornitófila (PO)	
	5: Quiropterófila (PC)	
Hábito	1: Arbóreo (HA)	0/1
Partição do Limbo	1: Simples (PL)	0/1

2.3 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Uma compilação dos dados ambientais das localidades de estudo (comunidades) foi realizada para a confecção da matriz E. As variáveis utilizadas foram altitude, precipitação média anual e temperatura média anual, as quais foram obtidas no próprio artigo consultado.

2.4 ANÁLISES

2.4.1 Análise de componentes principais (PCA):

Utilizando-se de todos os atributos e as variáveis ambientais das 25 áreas foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), utilizando o software PC-ORD 5.0 (McCune & Grace 1999), a fim de identificar agrupamentos das mesmas. Para essa análise foram geradas duas matrizes: uma principal e outra secundária. A matriz principal foi composta pelas espécies e os sete atributos funcionais selecionados, e a matriz secundária pelas vinte e cinco áreas e as variáveis ambientais (Altitude, precipitação média anual e temperatura média anual).

2.4.2 Manipulação das matrizes:

A fim de padronizar a entrada de dados no programa, 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 (ver Tabela 2). Isto é, atributos qualitativos foram decompostos em atributos binários (por exemplo, o atributo correspondente à síndrome de polinização foi decomposto em todas as síndromes presentes entre as espécies presentes nesse trabalho, de forma que a presença de uma síndrome de polinização para a espécie determina a ausência das demais síndromes para essa).

Foram geradas matrizes que descrevem as comunidades (para fins de análise, cada área amostrada é considerada uma comunidade) a partir da presença das espécies selecionados para este estudo (matriz W). Paralelamente, as espécies (ou OTUs – unidade taxonômica operacional em Pillar *et al.* 2009) de cada área 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) (Figura 2)(Pillar 1999, Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte, 2010).

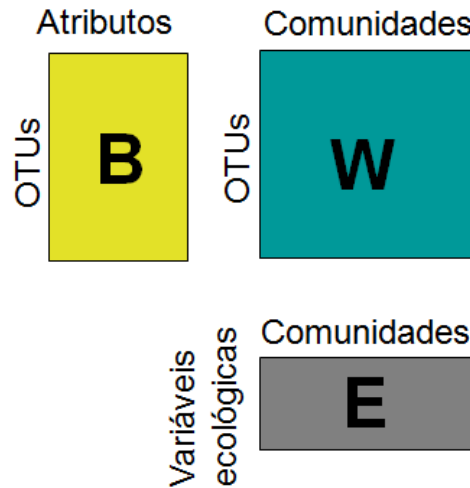


Figura 2. Organização das matrizes B, W e E para o escalonamento (*scaling-up*) (Pillar 1999, Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte, 2010).

2.4.3 Divergência e convergência de atributos:

Para a obtenção dos padrões de divergência e convergência foi utilizado o método proposto por Pillar *et al.* (2009) implementado no software SYNCSEA 2.6.9 (Pillar 2010a). O método consiste 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 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 – *trait convergence assembly patterns*), como explicado mais adiante.

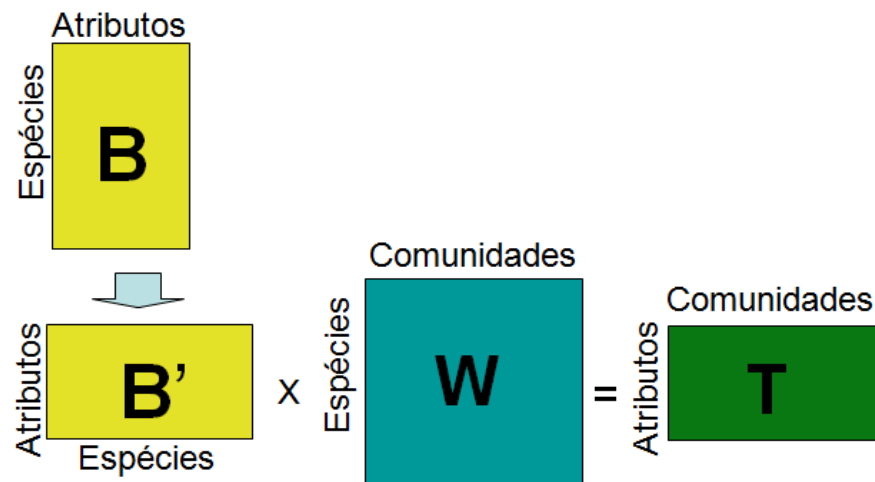


Figura 3. Escalonamento (*scaling-up*): multiplicação das matrizes B' (matriz B inversa) e W gerando a matriz T ($T = B'W$).

Para a percepção dos padrões de divergência de atributos (TDAP – *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 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.

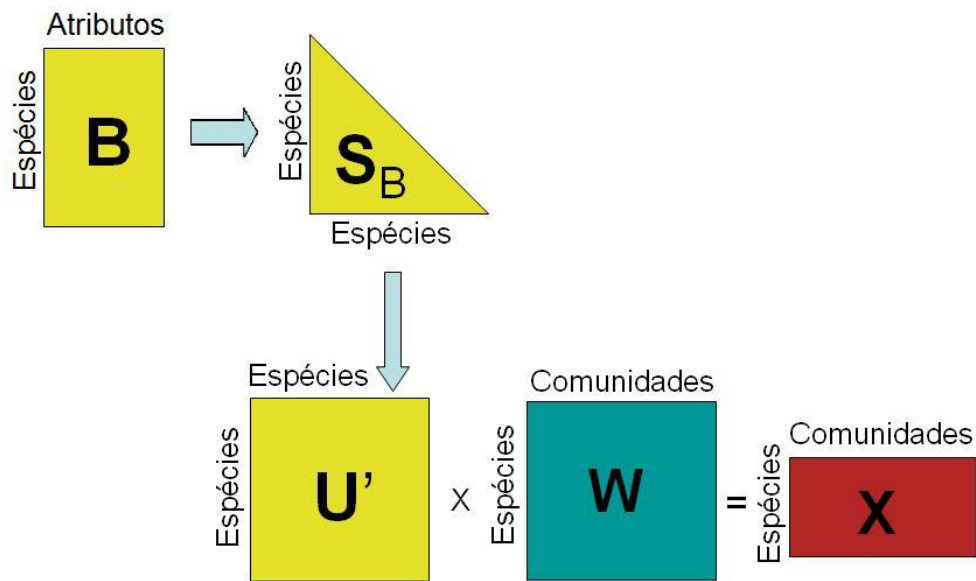


Figura 4. Matriz com os graus de pertencimento entre as espécies (matriz U) e a multiplicação das matrizes U' (U inversa) e W, resultando na matriz X ($X= U'W$).

Posteriormente, é avaliada a relação das matrizes (T e X) com as variáveis ambientais (E) através de correlação matricial; 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 (D_T), de X (D_X) e de E (D_E) (Figura 5) e, de forma análoga à correlação do teste de Mantel, são estimadas correlações matriciais (ρ) 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.

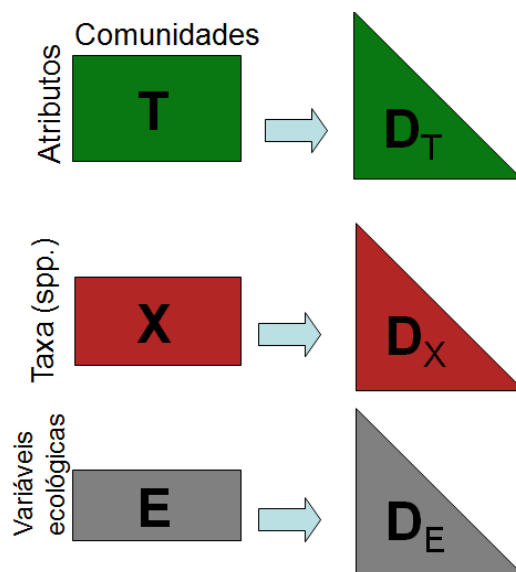


Figura 5. Matrizes de distância das comunidades a partir de T (D_T), de X (D_X) e de E (D_E).

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 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, $\rho(\text{TE})$ 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. A significância das correlações parciais foi sempre testada por permutação em comparação a um modelo nulo (Pillar *et al.* 2009).

2.4.4 Modelos de diversidade na sucessão

Foi observado o padrão de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao), gerado pelo *software* SYNCOSA 2.6.8 (Pillar 2010a), para o total das áreas de Mata Atlântica 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 uma medida de diversidade funcional (Zoltán 2005).

A partir dos dados de diversidade funcional de Rao e dos valores de riqueza de espécies de cada uma das comunidades, foram realizadas regressões entre a idade das comunidades e os valores de diversidade (funcional e específica). Foram testados modelos lineares e logaritmizados e escolhido aquele que melhor se ajustava aos pontos.

3 RESULTADOS

A PCA extraiu quatro principais componentes de variação que juntos explicaram 74% da variação dos dados. O componente 1 foi responsável por 29,9% da variação (autovalor de 3,285), o componente 2 por 18,1% (autovalor de 1,993), o componente 3 por 14,7% (autovalor 1,620) e o componente 4 por 11,5% (autovalor de 1,261) da variação. Com a análise do gráfico gerado pelos dados da PCA (Figura 6), não foram formados agrupamentos distintos por gradientes de idade.

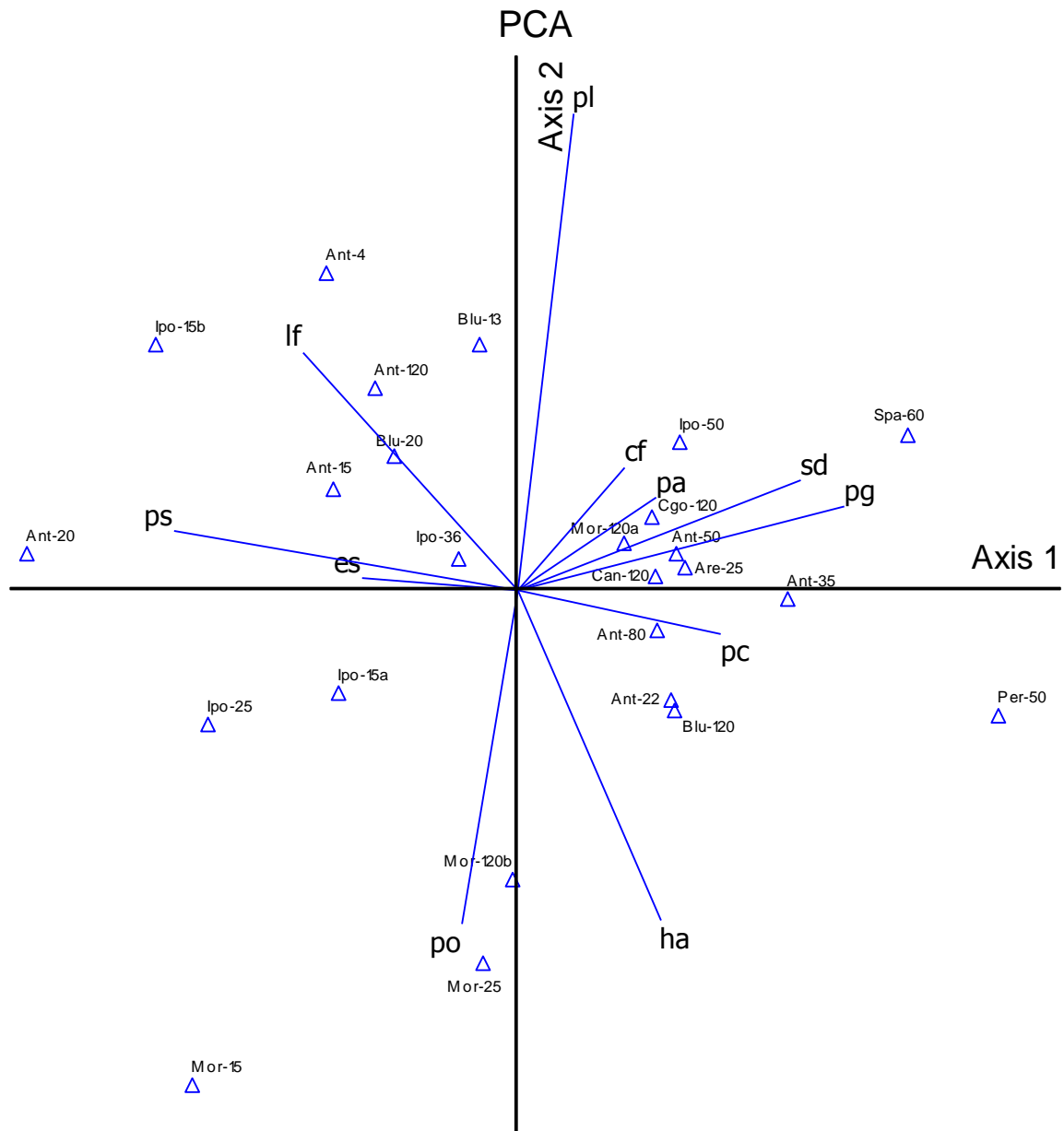


Figura 6. Padrões de assembléia de atributos funcionais e das 25 áreas do estudo. Os rótulos compostos por dois caracteres representam os atributos funcionais (ver tabela 2) e aqueles compostos por seis ou sete caracteres representam as áreas de Mata Atlântica presentes no estudo (ver tabela 1).

Não foram encontrados padrões de assembléia ($p>0,05$) quando utilizados todos os atributos na análise (Tabela 3). Esse resultado revela que o conjunto total de atributos não revela padrões significativos de grupos funcionais para a área, associando essas variáveis ambientais. Utilizando o subconjunto de atributos que maximizam a expressão de divergência (TDAP) obtivemos padrões de assembléia de comunidades vegetais ($\rho(\mathbf{XE.T})$) relevantes ($p<0,05$) para a associação com as variáveis ambientais levadas em consideração. Sendo igualmente relevante para o subconjunto de atributos que maximizam a expressão de convergência (TCAP) expresso por $\rho(\mathbf{TE})$.

Tabela 3. Padrões de assembléia de comunidades vegetais associadas às variáveis ambientais avaliadas: altitude, volume médio anual de precipitação e temperatura média anual. Resultados para todos os atributos (**Geral**) e também para os conjuntos de atributos que maximizam, em nível de comunidade, a expressão de **TCAP** e **TDAP**. A descrição dos atributos está presente na Tabela 2.

	Geral	P	TDAP	P	TCAP	P
Atributos	<i>SD, ES, CF, LF, PG, PS, PA, PO, PC, HA, PL</i>		<i>LF, PG, HA, PL</i>		<i>ES, PO, PL</i>	
$\rho(\mathbf{TE})$	0,120639	0,178	-0,0384684	0,712	0,261885	0,011
$\rho(\mathbf{XE.T})$	-0,00127261	0,553	0,277587	0,001	0,0549915	0,195
$\rho(\mathbf{XT})$	0,0182705		0,691322		0,25063	
$\rho(\mathbf{TE.X})$	0,120642		-0,222949		0,241887	

As relações entre tempo e diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) para cada área em cada uma das três situações analisadas, utilizando todos os atributos funcionais, os atributos funcionais que maximizaram o TDAP e os atributos funcionais que maximizaram o TCAP (Figura 7a, 7b e 7c), mostraram uma tendência de aumento de diversidade com o tempo, mas apenas usando TCAP foi significativa ($R^2= 0,66$ $P<0,05$).

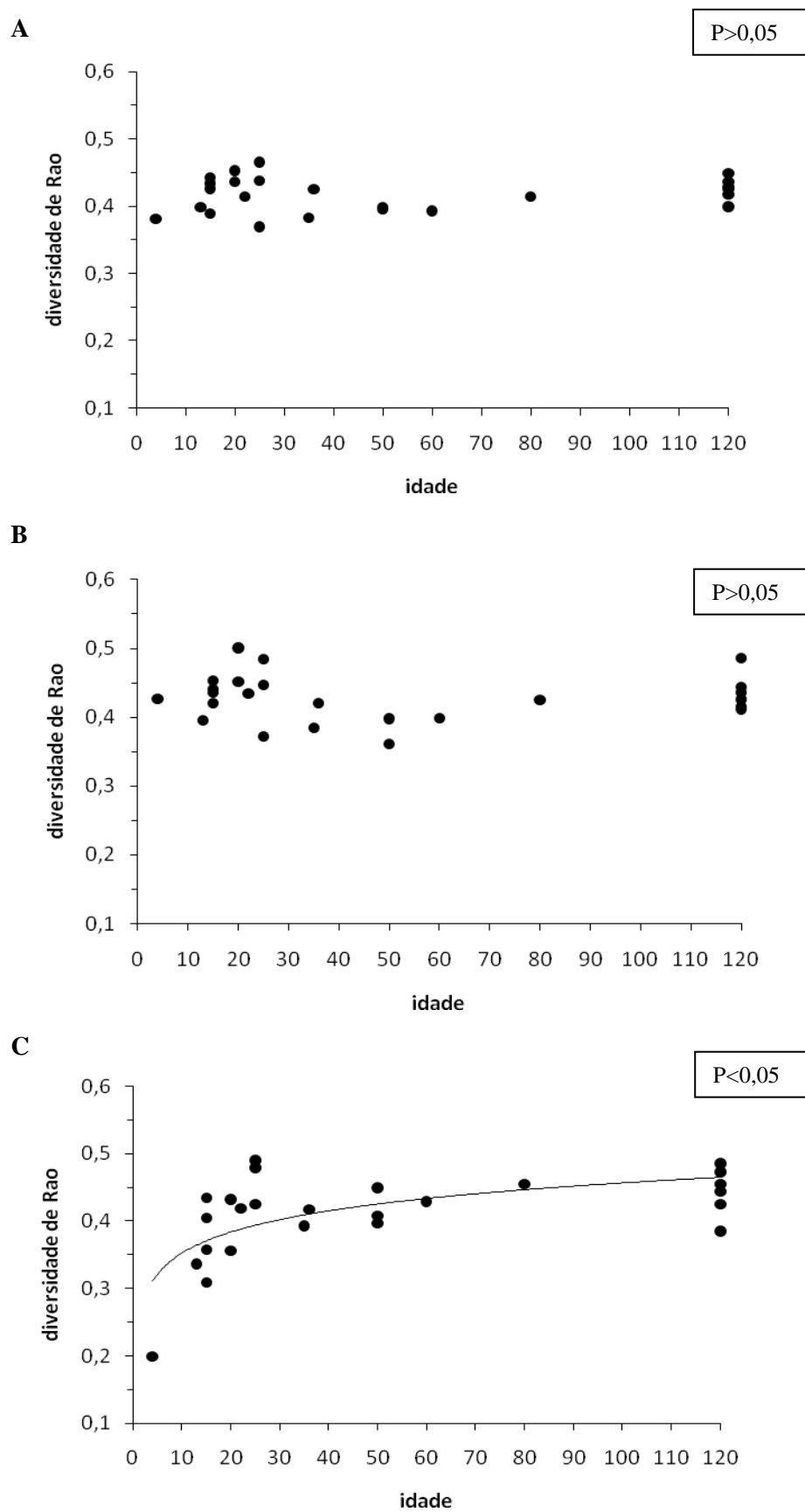


Figura 7. Variação de padrões de diversidade funcional (entropia quadrática de Rao) por idade das áreas para todos os atributos (a), atributos que maximizam o TDAP (b), atributos que maximizam o TCAP (c).

Houve, também, relação entre idade da floresta e riqueza de espécies ($R^2= 0,65$; $P<0,05$; Figura 8).

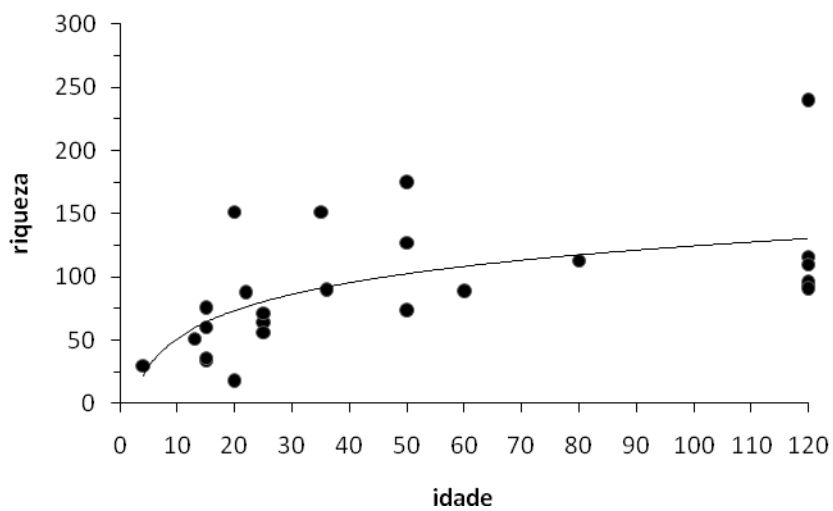


Figura 8. Variação da riqueza de espécies por idade das áreas (gradiente sucessional).

4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A análise da dinâmica de atributos funcionais de espécies arbóreas durante a sucessão da Floresta Atlântica no sul e sudeste do Brasil mostrou um padrão pouco direcional das mudanças funcionais das comunidades ao longo do tempo após o distúrbio.

A avaliação dos atributos funcionais e das variáveis ambientais não revelou padrões de agrupamentos no gradiente sucessional, o que indica uma possível ausência de padrão na distribuição de atributos funcionais durante o gradiente sucessional. Análises semelhantes foram feitas por Liebsch *et al.* (2008) com 18 áreas, utilizadas no presente trabalho, revelando padrões de distribuição das espécies com grande influência por parte da idade das florestas.

Para as áreas e condições ambientais consideradas, os atributos que maximizam o TCAP (estrato, polinização ornitófila e partição do limbo) revelaram agrupamentos funcionais para as áreas do estudo, enquanto o total de atributos e os atributos que maximizam o TDAP (largura da folha, polinização entomófila generalista, hábito e partição do limbo) não mostraram tais agrupamentos. 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 o TDAP pode representar limitação de similaridade entre as espécies coexistentes (MacArthur & Levins 1967). Em estudo comparando comunidades vegetais de Floresta Ombrófila Mista, em duas idades distintas (Vicente 2010), demonstrou-se que as comunidades eram estruturadas tanto por fatores abióticos quanto bióticos (interação entre espécies, levando à limitação por similaridade). Os presentes resultados para a Floresta Ombrófila Densa indicam uma estruturação das comunidades por fatores abióticos (filtros ambientais). As diferenças de resultados entre esses trabalhos podem ser relacionadas a padrões diferenciados da composição das espécies para essas formações vegetais distintas, pela diferença de atributos funcionais utilizados em cada análise ou, ainda, por ambos os fatores.

A riqueza de espécies e de grupos funcionais que compõe uma determinada comunidade influencia de forma significativa os processos do ecossistema local (Tilman *et al.* 1997). Apesar de décadas de pesquisas, permanece controverso se as comunidades ecológicas convergem no sentido de uma estrutura comum determinada pelas condições ambientais, independentemente da história de montagem. Tilman *et al.* (1997) exemplifica como o aumento da riqueza de espécies é relacionado ao aumento da riqueza de grupos funcionais. Fukami *et al.* (2005) em seu trabalho com campos de pradaria abandonados, demonstrou que

as variações primárias na composição de espécies levaram essa comunidade a ter um aumento da divergência de espécies (aumento da riqueza de espécies) e, ao mesmo tempo, uma grande convergência em atributos de espécies (diminuindo a diversidade funcional) (Fukami *et al.* 2005).

Nesse trabalho com áreas da Floresta Atlântica ao longo de uma trajetória sucessional, representada pelo gradiente de idades das áreas, podemos perceber que existe uma relação entre o aumento da diversidade funcional e da riqueza de espécies, corroborando com as respostas esperadas por Tilman *et al.* (1997). Como proposto por Fukami *et al.* (2005), os resultados desse trabalho em comparação com resultados de outros trabalhos (Tilman *et al.* 1997 e Fukami *et al.* 2005) apontam que a relação entre riqueza de espécies e diversidade funcional dependem do nível de organização das comunidades estudadas.

Os resultados desse trabalho indicam que as comunidades vegetais pertencentes à formação Floresta Ombrófila Densa, analisadas a partir de um gradiente sucessional, através de atributos funcionais, são estruturadas por fatores abióticos (filtros ambientais) que geram convergência desses atributos.

As diferentes respostas encontradas para a relação entre riqueza de espécies e diversidade funcional, nesse e em outros trabalhos citados, enfatizam a idéia proposta por Fukami *et al.* (2005) de que essa relação depende do nível de organização da comunidade considerada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, A.P., Chiarello, A.G., Mendes, S.L., Matos, E.N. 2003. The Central and Serra do Mar Corridors in the Brazilian Atlantic Forest. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America*. Center for Applied Biodiversity Science, Washington, pp. 118–132.
- Aidar, M.P.M., Godoy, J.R.L., Bergmann, J., Joly, C.A. 2001. Atlantic Forest succession over calcareous soil, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 24, 455–469.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56, 485–488.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2006. Ecological Applications at the Level of Communities and Ecosystems: Management Based on the Theory of Succession, Food Webs, Ecosystem Functioning and Biodiversity. In: *Ecology: from individuals to ecosystems*, 633–658.
- Biblioteca Digital de Ciências 2006. Laboratório de tecnologia educacional. UNICAMP. [www. ib.unicamp.br/lte/bdc/](http://www.ib.unicamp.br/lte/bdc/) acessado em fevereiro de 2010.
- Borgo, M. 2010. A floresta atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e capacidade de estoque de biomassa ao longo do processo sucessional. Tese de Doutorado apresentada ao programa de Pós Graduação Em Engenharia Florestal - Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brasil.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Tree falls regrowth and community structure in tropical forests. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, N. York, pp. 53–69.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. *Turrialba*, 15, 40–42.
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W.P., Schnitzer, S.A., (eds.). *Tropical Forest Community Ecology*, 384–408.
- Cheung, C.C. 2006. Regeneração natural em áreas de Floresta Atlântica na Reserva Natural Rio Cachoeira, Antonina, PR. MSc thesis, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brazil.
- Clements, F.E. 1904. *The Development and Structure of Vegetation*. Botanical Survey of Nebraska 7. Studies in the Vegetation of the Stat. Lincoln, NE.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute Publication 242. Washington, DC.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession In natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111, 1119–1144.

- 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.
- Cowles, H.C. 1899. The ecological relations of vegetations on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27, 95-391.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Denslow, S.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12, 47-55.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts: I. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development. *Vegetation* 4, 412-417.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & Van der Putten, R.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8, 1283–1290
- 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, 7-26.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: *Plant Succession: Theory and prediction*, 11-44.
- Goldenberg, R., Reginato, M. 2006. Sinopse da família Melastomataceae na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *BOL. MUS. BIOL. MELLO LEITÃO* 20, 33-58.
- Guapyassú, M.S. 1994. Caracterização fitossociológica de três fases sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa Submontana Morretes – Paraná . MSc thesis, Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brasil.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Tree* 12, 474-478.
- Leitão-Filho, H.F. 1994. Diversity of arboreal species in Atlantic rain Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66, 91–96.

- Liebsch, D., Goldenberg, R., Marques, M.C.M. 2007. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Paraná. *Acta Botanica Brasilica* 21, 983–992.
- Liebsch, D., Marques, M.C.M. & Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141, 1717-1725.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 02*, (ed) Plantarum, Nova Odessa – SP
- Lorenzi, H. 2008. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 01*, (ed) Plantarum, Nova Odessa - SP.
- Lorenzi, H. 2009. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil vol. 01*, (ed) Plantarum, Nova Odessa - SP.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Marques, M. C. M. & Brites, R. M. 2005. *História Natural e Conservação da Ilha do Mel*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 266p.
- Matallana, G. Wendt, T., Araujo, D. S. D., Scarano, F.R., 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* 92, 1513-1519.
- McCune B., Grace M.J.B. 1999. *Analysis of Ecological Communities*. Oregon, USA. MjM Software Design.
- Melo, M.M.R.F., Mantovani, W. 1994. Composição florística e estrutura de trecho de Mata Atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* 9, 107–158.
- Melo, M.M.R.F., Mantovani, W. 1994. Composição florística e estrutura de trecho de Mata Atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brazil). *Boletim do Instituto de Botânica* 9, 107–158.
- Morellato, L.P.C., Haddad, C.F.B. 2000. The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32, 786–792.
- Moreno, M.R., Nascimento, M.T., Kurtz, B.C. 2003. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais da Mata Atlântica de encosta da Região do Imbé, RJ. *Acta botanica Brasilica* 17, 371–386.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.

- Oliveira, R.J., Mantovani, W., Melo, M.M.R.F. 2001. Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da Floresta Atlântica de encosta, Peruíbe-SP. *Acta Botanica Brasilica* 15, 391-412.
- Oliveira, R.R. 2004. Aão antrópica e resultantes sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. *Rodriguésia* 53, 33–58.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793–810.
- Pillar, V.D. & Duarte, L.d.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13 (5), 587-596.
- Pillar, V.D. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science* 10, 631-640.
- Pillar, V.D. 2010a. SYNCSA Character-Based Community Analysis, Version 2.6.9. Disponível em: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/main.html>
- 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.P. & Sosinski Jr., E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* 14, 323- 332.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293, 650-655.
- Reitz, R. 1965. *Flora Ilustrada Catarinense*.
- Ricklefs, R.E. 2003. O desenvolvimento da comunidade. *A Economia da Natureza*, 388-405.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plants communities in stressful habitats marginal to Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90, 517–524.
- Schorn, L. A.; Galvão, F. 2006. Dinâmica da Regeneração Natural em três Estágios Sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa em Blumenau, SC. *Revista FLORESTA*, Curitiba, 36, 59-74.
- Silva, A.F., Shepherd, G.J. 1986. Comparações florísticas entre algumas matas brasileiras utilizando análise de agrupamento. *Revista Brasileira de Botânica* 9, 81–86.
- Silva, F.C. 1994. Composição florística e estrutura fitossociológica da Floresta Tropical Ombrófila da encosta atlântica no município de Morretes – Estado do Paraná . *Acta Biológica Paranaense* 23, 1–54.

- Silva, W.G.S., Metzger, J.P., Simões, S., Simonetti, C. 2007. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. *Brazilian Journal of Biology* 67, 403–411.
- Siminski, A., Mantovani, M., Reis, M.S., Fantini, A.C. 2004. Sucessão florestal secundária no município de São Pedro de Alcântara, litoral de Santa Catarina: estrutura e diversidade. *Ciência Florestal* 14, 21–33.
- Skarpe, C. 1996. Plant functional types and climate in a southern African savanna. *Journal of vegetation Science* 7, 397-404.
- SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais 2010. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica. <http://www.sosmatatlantica.org.br> acesso em outubro de 2010.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetation*, 7, 81-86.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 77, 561-567.
- Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J., Arbeláez, A.L., 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brasil. *Biodiversity and Conservation* 7, 311–322.
- 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.
- Torezan, J.M.D. 1995. Estudo da sucessão secundária na Floresta Ombrófila Densa Submontana, em áreas anteriormente cultivadas pelo sistema de “coivara”, em Iporanga-SP. MSc thesis, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brasil.
- Viana, V.M. 1989. Seed dispersal and gap regeneration: the case of three Amazonian species. Harvard University, PhD thesis.
- Vicente, J.S., 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.
- Von Martius, C.F.P., Eichler, A.W. & Ignatz Urban, I. 1906. *Flora Brasiliensis*.
- 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.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups o forest trees. *Ecology*, 70, 536-438.
- 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, 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.