

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

Dissertação de Mestrado

Padrões de composição e diversidade funcionais de florestas do
Pampa no sul do Brasil

MARCELO ARAUJO FRANGIPANI

Porto Alegre, Maio de 2016

Padrões de composição e diversidade funcionais em florestas do bioma Pampa no sul do Brasil

Marcelo Araujo Frangipani

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Cristina Müller

Comissão Examinadora

Prof. Dr. André Tavares Corrêa Dias (UERJ)

Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira (UNISINOS)

Prof. Dr. João André Jarenkow (UFRGS)

Porto Alegre, Maio de 2016

Dedico este trabalho à minha família.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer, primeiramente a minha família. Meu pai Márcio e minha mãe Marta que sempre me apoiaram na minha carreira acadêmica e sempre estiveram dispostos a me ajudar no que fosse preciso. Meus irmãos Caio e Luca pelo apoio em casa e companheirismo e pelos inúmeros empréstimos de dinheiro para pagar o ônibus para me deslocar até a universidade. Agradeço a Thais, minha grande companheira de aventuras, também pelo apoio e pelo companheirismo que neste último ano venho tendo por parte dela, e pelas dicas de formatação e escrita que me deu para poder finalizar esse trabalho.

Agradeço a todos os integrantes do Laboratório de Ecologia Vegetal que sempre estiveram dispostos a ajudar a tirar minhas dúvidas e pelas discussões em laboratório que foram muito proveitosas para a produção dessa dissertação. Agradeço a eles, sobretudo, por tornarem o ambiente de trabalho divertido e agradável durante todo o tempo que estive presente. Agradeço em especial à Katia, com quem comecei a trabalhar quando entrei no laboratório, e que me levou para (in)cansáveis campos em Maquiné onde comecei a entender e me interessar por toda a parte de atributos funcionais me levando a tomar gosto pela pesquisa. Também não poderia deixar de citar o Berga, pelos campos que fizemos, pelas ajudas nas identificações botânicas, pelas discussões no laboratório e, não poderia deixar de comentar, pelos inúmeros churrascos assados durante essa minha jornada.

Gostaria de deixar um agradecimento muito especial para a minha orientadora Sandra Müller por ter me aceitado como orientado e por tornar esse trabalho possível. Pelos conselhos, ensinamentos, pelas milhares de dúvidas esclarecidas e principalmente por ter confiado em mim e acreditado no meu trabalho e ajudado na

construção desse projeto. Espero que possamos continuar trabalhando juntos em próximos projetos.

Agradeço também aos colegas da botânica Samuel e Guilherme por terem topado entrar de cabeça neste projeto e pelo companheirismo em todas as saídas de campo, e pela ajuda em vários outros momentos como seminários e apresentações. Ao professor Jarenkow pelos ensinamentos passados e também pela grande ajuda em campo. Aos colegas de PPG Vanderlei e Vinícius pela ajuda no R, ao Martin Molz pela identificação botânica, ao Eduardo Vélez por toda a logística do projeto, ao professor Valério Pillar pelos auxílios dados através do seu projeto PPBio Campos Sulinos, a todos aqueles que ajudaram no projeto.

Por último, mas não menos importante, gostaria de agradecer ao PPG Ecologia por toda a estrutura disponibilizada para a realização do meu mestrado, à CAPES pela bolsa concedida e ao CNPq pelo financiamento do projeto no qual estou inserido.

Resumo

Ecólogos de comunidades têm como um dos principais objetivos identificar padrões de abundância e distribuição de espécies ao longo das regiões e ambientes, e inferir sobre os processos norteadores desses padrões. Para tanto, duas linhas teóricas complementares são principalmente utilizadas: limitação de similaridade e filtros ambientais. Enquanto a primeira prediz que as espécies dentro de uma comunidade devem ser distintas nas suas características como resultado da competição (divergência), a segunda espera uma alta similaridade entre espécies coexistentes (convergência), uma vez que elas são filtradas sob certas condições ambientais. Estudos sobre diversidade funcional podem nos dar uma ideia da proporção de divergência e convergência na estruturação das comunidades, enquanto a composição funcional pode indicar a direção das respostas funcionais aos filtros ambientais. Ambientes campestres predominantemente cobrem o bioma Pampa, no sul do Brasil, e nesta região as florestas são restritas a zonas ribeirinhas e a pequenas encostas. As inundações são uma pressão comum em matas ribeirinhas, mas dadas as condições da região elas também são vulneráveis à dessecação por evapotranspiração e ventos. Em contraste, as florestas de encosta são mais sombreadas e úmidas. No presente trabalho, temos como objetivo principal caracterizar a diversidade e composição funcional destes ambientes florestais. Esperamos encontrar padrões de convergência para os atributos de florestas ciliares, devido às condições ambientais mais severas. Estabelecemos 18 unidades amostrais de 250 x 10 m em três regiões do Pampa, nove para cada tipo de floresta. Todas as árvores com pelo menos 5 cm de DAP (diâmetro à altura do peito) foram medidas. As regiões representam um gradiente de precipitação e temperatura. Seis atributos funcionais das espécies arbóreas foram avaliados: área foliar, área foliar específica (SLA), conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), altura máxima, síndrome de dispersão e tamanho do fruto. Índices de diversidade funcional e seus tamanhos de efeito padronizados (SES - *standardized effect size*) dada a riqueza local de espécies foram estimados para cada região e tipo florestal. A composição funcional foi analisada através de média dos atributos funcionais ponderada pelas abundâncias nas comunidades (CWM), com posterior análise de variância para verificar diferenças entre as florestas e regiões. Os valores de CWM de área foliar e proporção de zoocoria foram menores nas florestas ribeirinhas de todas as regiões, enquanto o tamanho do fruto, SLA e LDMC só foram influenciados pelo fator região, sendo a SLA menor na região de menor precipitação e temperatura médias anuais. Altura máxima média das comunidades diferiu tanto conforme o tipo de floresta (maior na encosta) quanto à região (maior na região com condições climáticas mais favoráveis). Os valores do SES para riqueza funcional e dispersão funcional não demonstraram padrões de divergência ou convergência significativos. Apenas a riqueza funcional para altura e tamanho de fruto foi distinta de acordo com o ambiente e a região das florestas avaliadas. Os resultados deste trabalho, ao contrário do esperado, demonstram não haver padrões de divergência e/ou convergência funcional para as florestas do Pampa, em termos do ambiente em que ocorrem (ciliar ou encosta) ou mesmo região. Contudo, a composição funcional variou tanto em relação ao ambiente quanto à região. Isso pode indicar uma seleção de espécies com distintas estratégias adaptativas de acordo com as diferentes influências ambientais em escala local e regional.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Diversidade funcional; Floresta ribeirinha; Floresta estacional; Convergência; Divergência.

Abstract

Community ecologists aim at identifying patterns of species abundance and distribution along regions and environments, inferring on their main driver processes. Two complementary approaches rule community assembly: limiting similarity and environmental filters. While the first predicts that species within a community should be distinct in traits to avoid competition (divergence), the second expects a high similarity between co-occurring species (convergence), since they are filtered out to occur under certain environmental conditions. Functional diversity can give us an idea of the proportion of divergence and convergence in the structure of communities, while the functional composition might indicate the direction of trait responses to the environmental filters. Grasslands predominantly cover the southern Brazilian Pampa, and the forests are restricted to riparian zones and hillslopes. Flooding is a common pressure on riparian forests, but given the environmental conditions of the region they are also vulnerable to desiccation by evapotranspiration and winds. In contrast, slope forests are more shaded and humid. We aimed at characterizing functional diversity and composition of these forest environments. We expected trait convergence for riparian forests because of the harsher environmental conditions. We established 18 sampling units of 250 x 10 m in three regions of the Pampa, nine for each forest type. All trees with at least 5cm DBH were measured. The regions represent a gradient in precipitation and temperature. Six functional traits of the tree species were assessed: leaf area, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), plant height, dispersal mode, and fruit size. Functional diversity indices and their standardized effect size (SES), considering the local species richness, were estimated for each region and forest. Functional composition was analyzed through community-weighted mean of traits (CWM), with further analysis of variance to verify differences between forests and regions. CWM of leaf area and zoochory were lower in riparian forests of all regions, while fruit size, SLA and LDMC were only influenced by the region. SLA was lower in the region with lower annual mean precipitation and temperature. Maximum height shows response for the type of forest (higher CWM in hillslope forests) and region (higher in the region under more favorable climatic conditions). SES of functional richness and dispersion did not show a recurrent pattern of significant divergence or convergence related to the factors. The results of SES, contrary to our expectation, are not indicating any patterns of trait divergence and/or convergence for the forests. Only the functional richness of height and fruit size differed according to the habitat and the region of the studied forests. However, both forest environments and regions differed in terms of functional composition, indicating the assembling of species with distinct adaptive strategies in relation to different environment influences for local and regional scale.

Key-words: Functional traits; Functional diversity; Riparian forests; Seasonal forests; Convergence; Divergence.

Sumário

Agradecimentos	IV
Resumo	VI
Abstract	VII
Sumário	8
Lista de figuras	9
Lista de tabelas	10
Introdução Geral	11
Introdução	26
Material e Métodos	32
Área de Estudo	32
Coleta de dados	34
Composição de espécies	34
Atributos funcionais.....	35
Análise de dados	39
Resultados	41
Composição funcional	41
Diversidade Funcional	43
Discussão	47
Padrões de composição funcional.....	47
Padrões de diversidade funcional	52
Diferenciação das florestas levando em conta atributos funcionais .	54
Referências	56
Considerações Finais	65
Apêndices	68

Lista de figuras

- Figura 1. Mapa adaptado do Projeto PPBio Campos Sulinos indicando as três unidades amostrais de paisagem (UAP) utilizadas neste estudo, no bioma Pampa, Rio Grande do Sul (RS), Brasil. Os marcadores centralizam a localização das UAP, porém estão em uma escala maior para facilitar a visualização das manchas florestais no seu interior. Nota-se uma distribuição naturalmente esparsa da vegetação florestal dentro do bioma Pampa predominantemente campestre, restringindo-se a pequenas manchas e a porções ribeirinhas, parte disso decorrente também da ação antrópica, restando somente 17,97% da cobertura original das florestas (Cordeiro & Hasenack 2009).....33
- Figura 2. Esquema representando parte de uma unidade amostral, ou seja, da parcela de 250 m de comprimento por 10 m de largura (setas contínuas). A amostragem a campo foi realizada em segmentos de 10 m, representados pelas linhas tracejadas. A delimitação das parcelas ribeirinhas foi padronizada a uma distância de 10 m da margem do curso d'água (setas tracejadas). Para as parcelas de encosta seguiu-se a curva de nível do terreno (linha vermelha).36
- Figura 3. Resultados da análise de variância considerando os dois fatores, bem como sua interação. Os gráficos mostram os valores de CWM para cada atributo de acordo com o ambiente (ribeirinha e encosta) e as regiões de estudo, diferenciadas pelo formato das linhas (*Serra do Sudeste*= tracejada; *Campanha*= pontilhada; *Missões*= contínua). A significância dos resultados de acordo com os fatores está representada por ***= <0.001; **= <0.01; *= <0.05; ns= não significativo, precedido pela letra do fator (R= região; A= ambiente) ou a interação (I). Onde (A): A= ***, R= ns, I= ns; (B) A= ns, R= *, I= ns; (C) A= ns; R= *, I= ns; (D) A= ns, R= *, I= ns; (E) A= *, R= ns, I= ns; (F) A= ***, R= ***, I= *.....42
- Figura 4. Gráficos representando os valores médios de riqueza funcional para os atributos de TF e AM de acordo com o ambiente florestal (ribeirinha e encosta) e as regiões de estudo, diferenciadas pelo formato das linhas (*Serra do Sudeste*= tracejada; *Campanha*= pontilhada; *Missões*= contínua). A significância dos resultados de acordo com os fatores está representada por ***= <0.001; *= <0.05; ns= não significativo, precedido pela letra do fator (R= região; A= ambiente) ou a interação (I). Onde (A): A= ns, R= ns, I= *; (B) A= ns, R= ***, I= ns.44
- Figura 5. Gráficos representando os valores de SES (*Standardized Effect Size*) para AM e TF, os quais demonstraram resultados significativos para FRic. Valores negativos representam valores de FRic menores do que o esperado ao acaso, dada a riqueza de espécies local, e valores positivos maiores do que o esperado ao acaso (linhas pontilhadas indicam o limiar de significância: 1,95 e -1,95). Em (A) temos os valores SES para altura máxima, e em (B) valores para o atributo TF. Os símbolos pretos representam florestas de encosta, em cinza florestas ribeirinhas. Os símbolos representam: □ ○ = *Missões*, □ = *Serra do Sudeste* e ◇ = *Campanha*.45

Lista de tabelas

- Tabela 1. Variáveis ambientais locais separadas pelo fator região e pelo fator ambiente (ripário e encosta). Os dados apresentados são os dados médios calculados a partir dos três sítios amostrais de cada ambiente. Dados de orientação das encostas são para cada um dos sítios amostrais de encosta.34
- Tabela 2. Relação dos atributos mensurados com distintos gradientes ambientais e seus potenciais efeitos na performance dos indivíduos e, conseqüentemente, espécies.38
- Tabela 3. Resultados totais separados pelo fator local (região) e pelo fator ambiente (ripário e encosta). Os dados apresentados são os dados médios calculados a partir dos três sítios amostrais de cada ambiente. Dados apresentados entre parênteses são os valores calculados com a matriz nula aleatorizada para os respectivos índices e atributos.46

Introdução Geral

Historicamente, encontramos duas linhas teóricas que tentam explicar como as comunidades são estruturadas na natureza (Grime 2006). A primeira é embasada em modelos de competição, ou seja, espécies tendem a se diferenciar em suas características em resposta a uma competição exacerbada por um determinado recurso, diminuindo assim a chance de exclusão competitiva de uma das espécies (Macarthur & Levins 1967; Grime 2006). A segunda linha teórica tem sua base nos primeiros estudos de biogeografia. Preconiza que as comunidades são estruturadas devido a forças abióticas (filtros ambientais), levando as espécies a apresentarem características mais semelhantes entre si por força desses filtros, que selecionam certas características melhor adaptadas à sobrevivência e estabelecimento das espécies (Weiher & Keddy 1999).

A partir da década passada, os trabalhos na área de ecologia voltaram bastante sua atenção para o estudo baseado em atributos funcionais (Díaz et al. 2007a). Os atributos funcionais, segundo a definição de Díaz et al. (2013), são características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas ou comportamentais, que são expressas no fenótipo dos organismos e são considerados relevantes na resposta desses organismos ao ambiente e/ou seus efeitos nas propriedades dos ecossistemas. Existe hoje uma grande discussão sobre quais são os melhores atributos para se averiguar determinadas facetas das comunidades e ecossistemas e o quanto um determinado atributo pode nos dizer sobre determinado processo (Jax 2005; Violle et al. 2007). Entretanto, sabe-se que os atributos funcionais têm uma maior relação com os processos atuantes na estruturação de comunidades do que a análise puramente taxonômica das espécies, porque através deles podemos observar a

resposta das espécies a tais processos (Díaz & Cabido 2001). Assim, essa abordagem funcional tem sido utilizada para entender melhor como as comunidades estão estruturadas e como as espécies, com seus respectivos atributos funcionais, atuam na manutenção dos processos ecossistêmicos (Mouchet et al. 2010; Hillerislambers et al. 2012).

Existem muitos estudos mostrando a importância dos atributos funcionais de uma ou de um conjunto de espécies no que se refere a sua influência nas propriedades dos ecossistemas. Assim, cada vez mais existe um consenso de que a quantificação de várias facetas dos atributos funcionais (média, variabilidade, abundância de valores, etc.) podem auxiliar na avaliação dessas propriedades (de Bello et al. 2010). Duas abordagens gerais, são levadas em conta nos estudos de padrões de atributos funcionais. Uma delas considera a contribuição em biomassa de uma determinada espécie dentro de uma comunidade (Grime 1998), propondo que quanto maior sua contribuição, maior são seus efeitos nela. Desta maneira, ponderando os valores dos atributos de cada espécie pela abundância da mesma na comunidade (denominado CWM, do inglês *community-weighted mean*), podemos observar o quanto cada atributo está contribuindo para a manutenção das propriedades daquela comunidade (Dias et al. 2013). Por outro lado, tem-se visto a importância de averiguar a dissimilaridade entre os valores dos atributos encontrados em uma comunidade (Dias et al. 2013). Logo, através da diversidade funcional (FD) mede-se como os valores de atributos estão dispersos dentro do espaço funcional existente em uma comunidade e o quão distante cada espécie está uma da outra, em relação a esse espaço, podendo-se inferir relações de coexistência das espécies dentro de uma determinada comunidade (Mouillot et al. 2011; Dias et al. 2013). Consequentemente, muitos estudos tentam

avaliar diferentes facetas funcionais das comunidades através de diferentes formas analíticas.

Uma vez que fatores climáticos, geográficos e edáficos em conjunto com mudanças no uso da terra e distúrbios podem mudar a estrutura funcional de uma comunidade (Mayfield et al. 2010; Mouillot et al. 2013), entender como essas variáveis estão agindo sobre os padrões funcionais de uma determinada comunidade se torna uma boa alternativa para elucidar como processos que levam à convergência e divergência desses atributos estão agindo nos padrões encontrados na comunidade (Mason et al. 2013). Seguindo essa linha de pensamento e agregando as linhas teóricas descritas acima, podemos relacionar padrões de (i) convergência de atributos a filtros ambientais, visto que filtros levam ao agrupamento de espécies com características mais parecidas entre si, e de (ii) divergência de atributos a processos de limitação de similaridade, pois espécies que coocorrem tendem a evitar a competição através de atributos distintos associados à captação de recursos e crescimento (Mason et al. 2013). Contudo, não podemos descartar a influência de outros fatores que afetam esses mecanismos de convergência e divergência funcionais (Freschet et al. 2011). Exclusão competitiva e interações mutualísticas também podem acarretar convergência funcional (Bruno et al. 2003; Elias et al. 2008; Mayfield & Levine 2010). Da mesma forma como podem causar divergência funcional processos como: mutualismo, distúrbios e heterogeneidade ambiental (Cavender-Bares et al. 2006; Grime 2006; Gross 2008). Dessa maneira, tentar identificar tais padrões de convergência e divergência não é uma tarefa fácil e tem sido alvo de interesse de pesquisadores nos últimos anos (Grime 2006; de Bello et al. 2009; Pillar et al. 2009a). Observar os padrões de agregação dos atributos (convergência e divergência) em diferentes ambientes pode nos dar uma ideia de como fatores ambientais agem na

formação das comunidades locais e, extrapolando para uma escala regional, como gradientes regionais podem afetar a estruturação delas (Biswas et al. 2015) e como estes padrões são observados em diferentes escalas (Freschet et al. 2011).

Dentre as diversas formações vegetais presentes no sul do Brasil, encontramos os Campos Sulinos (Overbeck et al. 2007), que abrangem os campos encontrados no bioma Mata Atlântica e os campos do bioma Pampa (IBGE 2004; Pillar et al. 2009b). Os campos do Pampa têm como característica formações campestres relictuais com manchas florestais naturais entremeadas no meio dos campos e ao longo dos rios que, devido a mudanças climáticas para um clima mais favorável ao desenvolvimento de árvores, vêm apresentando expansão sobre as áreas campestres (Behling & Pillar 2007). Porém, dado o potencial econômico da fisionomia campestre, nessa região é comum a prática de manejo dos campos com pecuária extensiva (Pillar et al. 2009). O uso com pecuária retroalimenta a manutenção dos campos sem ou com baixa densidade de lenhas que, em conjunto com a pressão da expansão agrícola sobre a região, retarda o fenômeno de expansão florestal (Müller et al. 2012). Assim, a vegetação florestal mantém-se restrita a manchas circundadas por vegetação campestre, geralmente nas encostas de morros e acompanhando cursos d'água onde há uma baixa intensidade de manejo, locais estes que apresentam melhores condições para o estabelecimento de florestas.

Desde o início do século XX é conhecida a existência de formações florestais junto aos campos em contínuas manchas junto a rios e a encostas (Lindman 1906; Rambo 1956), porém, ainda hoje, há uma carência de estudos que façam uma comparação taxonômica e/ou funcional entre estes dois tipos de ambientes com a finalidade de averiguar se processos distintos atuam na formação desses dois tipos de florestas. O que podemos encontrar na literatura são estudos pontuais em somente um

destes habitats e que não fazem nenhuma relação com padrões regionais e nem uma diferenciação com esses dois tipos de florestas (Kilca et al. 2011; Carlucci et al. 2012; Carlucci et al. 2015; Giehl & Jarenkow 2015). Todavia, as observações destes estudos nos permitem começar a inferir sobre potenciais diferenças e padrões entre as duas florestas. As principais diferenças observadas entre estes dois tipos de ambientes florestais seriam: (i) a periodicidade de inundações nas matas ribeirinhas, com eventos de distúrbio recorrente que influenciam a composição taxonômica e funcional das espécies (Giehl & Jarenkow 2015); (ii) a disposição das encostas em relação à radiação solar preponderante (Carlucci et al. 2015). Em uma escala mais ampla podemos também levar em conta (iii) a localização geográfica das florestas, considerando a influência de contingentes florísticos vindos do oeste (florestas de com uma característica mesófila) e do nordeste (florestas de característica mais higrófilas) no sul do Brasil (Leite 2002; Waechter 2002). Assim, esperamos encontrar diferenças funcionais entre as florestas que se encontram no Pampa, especialmente associadas às condições ambientais e de distúrbio dos locais onde ocorrem.

Diante desse cenário, a presente dissertação objetivou comparar funcionalmente diferentes comunidades de espécies arbóreas de florestas de encosta e de florestas ribeirinhas, em um gradiente geográfico e ambiental (distintas regiões), a fim de entender como padrões regionais e locais influenciam a composição e a diversidade funcional das florestas no bioma Pampa. Nossa premissa principal é que o distúrbio das inundações periódicas nas matas ribeirinhas e a disposição das mesmas no relevo (ambientes de encosta sul são mais favoráveis às florestas devido ao seu microclima, considerando a região do Pampa) acarrete em uma menor diversidade funcional, ou seja, um padrão de convergência de atributos determinado por filtros abióticos. Nas florestas de encostas, sob um ambiente menos restritivo,

esperamos um predomínio de padrões de divergência de atributos funcionais, regidos, possivelmente, por processos de interação entre as espécies. Para tanto, utilizamos os valores médios dos atributos ponderados pelas abundâncias das espécies em cada comunidade e também os índices de diversidade funcional para comparar padrões de assembleia de espécies de acordo com o ambiente (encosta *versus* ribeirinha) em três regiões no Pampa (Serra do Sudeste, Campanha e Missões). O estudo foi realizado utilizando-se da metodologia amostral adotada pelo projeto PPBio Campos Sulinos, com adaptações para as florestas do bioma Pampa.

Referências bibliográficas

- Abrams, P.A., & Rueffler, C. 2009. Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. *Ecology* 90: 812–822.
- Ackerly, D.D., Knight, C. a., Weiss, S.B., Barton, K., & Starmer, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449–457.
- Bässler, C., Ernst, R., Cadotte, M., Heibl, C., & Müller, J. 2014. Near-to-nature logging influences fungal community assembly processes in a temperate forest. *Journal of Applied Ecology* 51: 939–948.
- Behling, H., & Pillar, V.D. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 362: 243–251.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., & Harrison, P.A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873–2893.
- De Bello, F., Leps, J., & Sebastià, M.T. 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42: 824–833.
- de Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Clement, J.C., Macek, P., Sebastia, M.T., & Lavorel, S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20: 475–486.
- Biswas, S.R., Mallik, A.U., Braithwaite, N.T., & Wagner, H.H. 2015. A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. *Oikos* 125: 192–200.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 119–125.
- Brym, Z.T., Lake, J.K., Allen, D., & Ostling, A. 2011. Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understory woody plant community. *Journal of Applied Ecology* 48: 1098–1106.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W., & Yasui, S.E. 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 1–2.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Carlucci, M.B., Bastazini, V. a. G., Hofmann, G.S., de Macedo, J.H., Iob, G., Duarte, L.D.S., Hartz, S.M., & Müller, S.C. 2015. Taxonomic and functional diversity of woody plant communities on opposing slopes of inselbergs in southern Brazil. *Plant Ecology & Diversity* 8: 187–197.
- Carlucci, M.B., Jarenkow, J.A., Duarte, L.D.S., & Pillar, V.D. 2011. Conservação da Floresta com Araucária no Extremo Sul do Brasil. *Naturaza & Conservação* 9(1): 111–114.
- Carlucci, M.B., Streit, H., Duarte, L.D.S., & Pillar, V.D. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of*

- Vegetation Science* 23: 176–186.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., & Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: 109–122.
- Chase, J.M. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25: 319–322.
- Chazdon, R.L., Chao, A., Cowell, R.K., Lin, S., Norden, N., Letcher, S.G., Clark, D.B., Bryan, F., & Arroyo, J.P. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92: 1332–1343.
- Cordeiro, J.L.P., & Hasenack, H. 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M. de S., & Jacques, A.V.Á. (eds.), *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*, p. 403. MMA, Brasília.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G. a, Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornell, H. V., & Lawton, J.H. 1992. Species interactions , local and regional processes , and limits to the richness of ecological communities : a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1–12.
- Costa, F.R.C., & Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in Brazilian Amazonia. *Natureza a Conservacao* 8: 3–12.
- Dias, T.C., Berg, M.P., Bello, F. De, Oosten, A.R. Van, Bilá, K., & Moretti, M. 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology* 101: 29–37.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, a, Monserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Perez-Harguindeguy, N., Perez-Rontome, M.C., Shirvany, F. a, Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, a, Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, a, Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Díez, a, Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684–20689.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., & Pearse, W.D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958–2975.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.

- Duivenvoorden, J.F., & Cuello A, N.L. 2012. Functional trait state diversity of Andean forests in Venezuela changes with altitude. *Journal of Vegetation Science* 23: 1105–1113.
- Elias, M., Gompert, Z., Jiggins, C., & Willmott, K. 2008. Mutualistic Interactions Drive Ecological Niche Convergence in a Diverse Butterfly Community. *PLoS Biology* 6: 2642–2649.
- Falster, D.S., & Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 337–343.
- Falster, D.S., & Westoby, M. 2005. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos* 111: 57–66.
- Fonseca, C.R., Overton, J.M., Collins, B., & Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964–977.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., & Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees - Structure and Function* 19: 326–335.
- Freschet, G.T., Dias, A.T.C., Ackerly, D.D., Aerts, R., Bodegom, P.M. Van, Cornwell, W.K., Dong, M., Kurokawa, H., Liu, G., Onipchenko, V.G., Ordoñez, J.C., Peltzer, D.A., Richardson, S.J., Shidakov, I.I., Soudzilovskaia, N.A., Tao, J., & Cornelissen, J.H.C. 2011. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 20: 755–765.
- 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.P., Arnier, E.R.I.C.G., Ortez, J.A.C., Ille, G.E.B., Functional, P., Capture, M., Properties, E., Succession, D.S., Arnier, E.R.I.C.G., Ortez, J.A.C., & Ille, G.E.B. 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Giehl, E.L.H., & Jarenkow, J.A. 2015. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. *Journal of Vegetation Science* 26: 889–901.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260.
- Grime, J.P., Cornelissen, J.H.H.C., Thompson, K., & Hodgson, J.G. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489–494.
- Gross, K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters* 11: 929–936.
- Herrera, C.M. 1987. Vertebrate-Dispersed Plants of the Iberian Peninsula : A Study of Fruit Characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305–331.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hillerislambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., & Mayfield, M.M. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 43: 227–48.

- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- IBGE, & MMA. 2004. *Mapa de biomas do Brasil*.
- Jabot, F., Etienne, R.S.R., & Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308–1320.
- Jax, K. 2005. FORUM FORUM Function and ““ functioning ”” in ecology : what does it mean ? *Oikos* 111: 641–648.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* 145: 627–652.
- Jurinitz, C.F., & Jarenkow, J.A. 2003. Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste , Rio Grande do Sul , Brasil 1. *Revista Brasil. Bot.* 26: 475–487.
- Kaul, P.F.T. 1990. Geologia. In Mesquita, O.V. (ed.), *Geografia do Brasil*, pp. 29–54. Rio de Janeiro.
- Kilca, R. V, Jarenkow, J.A., Soares, J.C.W., & Garcia, E.N. 2011. Florística e fitofisionomias da planície de inundação do rio Piratini e a sua importância para conservação no Pampa do Rio Grande do Sul , Brasil. *Neotropical Biology and Conservation* 6: 227–249.
- Knight, R.S., & Siegfried, W.R. 1983. Inter-relationships between type, size and colour of fruits and dispersal in southern African trees. *Oecologia* 56: 405–412.
- Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M., & Davis, S.D. 2004. The limits to tree height. *Nature* 428: 851–854.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E., Fuller, S., & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580–582.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0–12.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Leite, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência & Ambiente* 24: 51–73.
- Levine, J.M. 2015. A trail map for trait-based studies. *Nature* 529: 163–164.
- Lindman, C.A.M. 1906. *A vegetação no Rio Grande do Sul*. Universal, Porto Alegre.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D., & Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 299–303.
- Lusk, C.H., & Warton, D.I. 2007. Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist* 176: 764–774.
- MacArthur, R., & Levins, R. 1967. The Limiting Similarity , Convergence , and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. de, & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for

- biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5: 21–26.
- Manly, B., & Sanderson, J.G. 2002. A note on null models: justifying the methodology. *Ecology* 83: 580–582.
- Marchiori, J.N.C. 1995. Vegetação e areais no sudoeste rio-grandense. *Ciênc. e ambiente* 11: 81–92.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794–806.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., & Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441–452.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. a. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for species and trait diversity responses to land use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423–431.
- Mayfield, M.M., & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- McDonald, P.G., Fonseca, C.R., Overton, J.M., & Westoby, M. 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology* 17: 50–57.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- McNeill, A.R. 1997. Leaning trees on sloping ground. *Nature* 386: 327–329.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N.W.H. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6: e17476.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J., & Pillar, V.D. 2012. Woody species patterns at forest-grassland boundaries in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207: 586–598.
- Oliveira-Filho, A.T., Budke, J.C., Jarenkow, J.A., Eisenlohr, P. V., & Neves, D.R.M. 2014. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology* 8: 242–260.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J., & Brooker, R.W. 2011. Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia* 167: 209–18.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-

- Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., & Cornelissen, J.H.C. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 23: 167–234.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- 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. de P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M. de S., & Jacques, A.V.Á. 2009. *Campos Sulinos - conservação e uso da biodiversidade* (V. de P. Pillar, S. C. Müller, Z. M. de S. Castilhos, & A. V. Á. Jacques, Eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- Rambo, B. 1956. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. Unisinos, Porto Alegre.
- Rijkers, T., & Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14: 77–86.
- Rowland, J.D., & Moore, R.D. 1992. Modelling solar irradiance on sloping surfaces under leafless deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 60: 111–132.
- Schleuter, A.D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., Monographs, S.E., & August, N. 2014. A user's guide to functional diversity indices A user's. *Ecological Monographs* 80: 469–484.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., & Argillier, C. 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1083–1095.
- Seidler, T.G., & Plotkin, J.B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4: 2132–2137.
- Sentelhas, P.C., Marin, F.R., Ferreira, A.S., & Santos de Sá, E.J. 2003. Banco de dados climáticos do Brasil. *Embrapa*.
- Shipley, B., de Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, É., Laughlin, D.C., & Reich, P.B. 2016. Reinforcing foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.
- Shipley, B., Paine, C.E.T., & Baraloto, C. 2012. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93: 760–769.
- Steinar, E., & Russel, L. 1996. Population Dynamic Models Generating Species Abundance Distributions of the Gamma Type. *Journal of Theoretical Biology* 178: 325–331.
- Streck, E.V., Kamp, N., Dalmolin, R.S.D., Klamt, E., Nascimento, P.C., Schneider, P., Giasson, E., & Pinto, L.F.S. 2008. *Solos do Rio Grande do Sul*. EMATER/RS, Porto Alegre.
- Tedesco, M.J., Gianello, C., Bissani, C.A., Bohnen, H., & Volkweiss, S.J. 1995. *Análise de solo, plantas e outros materiais*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Tiffney, B.H. 1984. Seed Size, Dispersal Syndromes, and the Rise of the

- Angiosperms : Evidence and Hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 551–576.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Waechter, J.L. 2002. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciência & Ambiente* 24: 93–108.
- Weiher, E., & Keddy, P. a. 1999. Relative Abundance and Evenness Patterns along Diversity and Biomass Gradients Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* 87: 355–361.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., & Wright, I.J. 2002. Plant Ecological Strategies : Some Leading Dimensions of Variation between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Westoby, M., & Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261–268.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size , gape width , and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808–818.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107-108: 163–174.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213–251.
- Wilson, J. 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18: 451–452.
- Wilson, P., Thompson, K., & Hodgson, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*. doi: 10.1016/j.cub.2011.03.016
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C. a, Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M., & Wright, S.J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99: 1003–1015.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M., & Zanne, A.E. 2013. Functional traits and the growth — mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664–3674.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Zimmerman, J.K., & Weis, I.M. 1983. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 61: 2309–2315.

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

Padrões de composição e diversidade funcionais em florestas do bioma Pampa no sul do Brasil*

* Este manuscrito foi formatado conforma as normas de publicação da revista JVS

Introdução

Como as comunidades naturais são formadas e, especialmente, como as características das espécies encontradas nelas estão relacionadas a variáveis bióticas (interações entre espécies) e abióticas são perguntas ainda atuais que vêm sendo feitas pelos ecólogos (Kraft et al. 2015; Levine 2015; Shipley et al. 2016). Identificar padrões de abundância das espécies e de suas características é um passo fundamental para podermos desvendar como as comunidades estão estruturadas e como estão interagindo com o ambiente que as cercam (Cornell & Lawton 1992; Zobel 1997; Jabot et al. 2008; Shipley et al. 2012). Processos como limitação de similaridade e filtragem ambiental são peças importantes nesse quebra-cabeça ecológico que resultam na formação das comunidades em diferentes ambientes (Grime 2006). Durante as décadas passadas, a avaliação puramente taxonômica das espécies presentes em uma comunidade vinha sendo a principal abordagem utilizada para tentar observar a relação das espécies com os processos que modelam a formação das comunidades (Whittaker 1972; Steinar & Russel 1996). Contudo, mais recentemente, novas formas de avaliar esta relação vêm sendo desenvolvidas levando em conta também diversas características dos indivíduos associadas ao seu desempenho, denominadas atributos funcionais (Díaz & Cabido 2001; Mason et al. 2005; Violle et al. 2007).

Teorias ecológicas sugerem uma série de processos que agem sobre as comunidades criando “regras” que determinam a composição e abundância das espécies em diferentes escalas (Weiher & Keddy 1999). Leibold et al. (2004) sugerem que, em escala local, tanto condições abióticas quanto interações entre espécies representam os principais condutores da formação das comunidades. Por outro lado, a medida em que a escala se torna mais abrangente, aumenta a influência relativa de variáveis abióticas na estruturação das comunidades (Chase 2014). De acordo com

essa perspectiva, as condições dos habitats servem como filtros que selecionam, a partir de um pool regional de espécies, indivíduos de espécies com características que permitem a ocorrência ou mesmo maximizam o fitness naquele local, resultando uma maior similaridade funcional local dada a ausência de espécies menos adaptadas. Por outro lado, interações bióticas (ex. competição) podem levar a uma diferenciação das características entre as espécies que coocorrem, devido a competição exacerbada por um determinado recurso limitante (MacArthur & Levins 1967; Grime 2006). Já em escalas regionais, processos associados à dispersão também influenciam a estruturação das comunidades, seja sob a perspectiva da teoria neutra (onde a limitação de dispersão aumenta com a distância independentemente das características funcionais das espécies, Hubbell (2001)) ou considerando que nem todas as espécies têm capacidades idênticas de se dispersar através dos ambientes (Leibold et al. 2004).

A ecologia funcional, através da relação dos atributos funcionais com o ambiente e o desempenho das espécies nas comunidades, busca avaliar quais processos estão contribuindo para a estruturação e manutenção das comunidades (Díaz & Cabido 2001; Díaz et al. 2007a). Há diferentes formas de explorar relações entre atributos funcionais de indivíduos ou espécies e processos que estruturam comunidades (Díaz et al. 2004; McGill et al. 2006; Cadotte et al. 2011). Fundamentalmente, é necessário escalonar a informação funcional das várias espécies que coocorrem para o nível da comunidade para entender como as comunidades estão funcionalmente estruturadas e, assim, conseguir fazer relações com os processos ecológicos que as modelam. Esse escalonamento da informação funcional de espécies para o nível das comunidades permeia dois aspectos complementares: a amplitude das características funcionais presentes nas comunidades (diversidade funcional) e a composição funcional média delas (Díaz et al. 2007a; Dias et al. 2013).

Na tentativa de mensurar o quão diversa é uma comunidade em termos funcionais, várias ferramentas estatísticas associadas a distintas facetas da diversidade funcional foram elaboradas (Villéger et al. 2008; Laliberté & Legendre 2010). Dentre os principais índices utilizados para tal, temos Riqueza Funcional (FRic), Equidade funcional (FEve), Divergência Funcional (FDiv) e Dispersão Funcional (FDis) (Mouchet et al. 2010). Estes índices procuram sintetizar num valor a informação da amplitude funcional presente na comunidade, seja considerando apenas a presença/ausência das espécies (FRic) ou as abundâncias relativas entre elas (demais índices) (Villéger et al. 2008). Dessa maneira, diversos estudos vêm discutindo como a diversidade funcional relaciona-se com o ambiente e como se dá a resposta das comunidades às limitações abióticas e interações bióticas (Brym et al. 2011; Pakeman et al. 2011; Schleuter et al. 2012; Mouillot et al. 2013; Bäessler et al. 2014).

Considerando as características funcionais de uma comunidade de plantas, diferentes atributos (ex. tamanho da folha, tamanho do fruto, altura máxima potencial, etc.) podem nos dar uma ideia das formas de adaptação das espécies para transpor determinados filtros (Ackerly et al. 2002; Abrams & Rueffler 2009; Cadotte et al. 2015). Por exemplo, ambientes mais restritivos levam a uma baixa diversidade funcional e uma composição funcional local mais específica (convergência funcional). Diversos estudos vêm avaliando a resposta dos atributos funcionais a mudanças ambientais (Díaz & Cabido 2001; Díaz et al. 2004; Franco et al. 2005; Díaz et al. 2007a; Duivenvoorden & Cuello 2012; Giehl & Jarenkow 2015), discutindo como diferenças ambientais acarretam estratégias diferentes das espécies. Por exemplo, distúrbios de pastejo e a aridez têm efeitos convergentes em alguns atributos na seleção de espécies de plantas com ciclos de vida curtos (de Bello et al. 2005). Por outro lado o efeito de gradientes de pluviosidade e de quantidade de nutrientes no solo acarretam um padrão de divergência (alta diversidade funcional) em termos de

tamanho das folhas, por exemplo, dada a ampla gama de condições físicas na escala local e as interações bióticas entre as espécies (Fonseca et al. 2000; McDonald et al. 2003). Além disso, a heterogeneidade ambiental em escala regional pode aumentar a divergência funcional entre locais (entre comunidades), restringindo a ocorrência de algumas espécies em determinadas porções do gradiente ambiental, visto que condições ambientais distintas sejam encontradas em diferentes pontos do gradiente. Isso leva a diferenciação das estratégias adaptativas das espécies ao longo do gradiente (Mason et al. 2007). Ainda, as respostas das comunidades podem responder a filtros ambientais mais amplos (regionais) ao mesmo tempo em que perturbações afetam as comunidades localmente, podendo as comunidades responderem, proporcionalmente de forma diferente a cada um desses processos. Portanto, as respostas funcionais e os processos ecológicos podem diferir em relação às escalas em que estão sendo observados, tanto entre regiões quanto localmente (de Bello et al. 2005; Díaz et al. 2007b).

No extremo sul do Brasil, na metade meridional e em parte da região noroeste do estado do Rio Grande do Sul, predominam as formações campestres pertencentes ao bioma Pampa (IBGE 2004). O predomínio dos campos na região está associado a condições ambientais atuais e históricas, bem como a fatores de distúrbio como pastejo e fogo (Pillar et al. 2009). Hoje, as condições climáticas são predominantemente favoráveis para o estabelecimento e expansão das florestas que, em geral, ainda se restringem às encostas de colinas e ao longo de corpos d'água (Lindman 1906; Rambo 1956). A maioria das espécies arbóreas presentes nessas florestas é de ampla distribuição e muitas têm seu limite sul de distribuição geográfica na região, uma vez que a dispersão das espécies florestais sobre o Pampa ocorreu principalmente por rotas migratórias, via Floresta Estacional a oeste e Mata Atlântica a leste (Marchiori 1995; Jurinitz & Jarenkow 2003; Carlucci et al. 2011; Oliveira-

Filho et al. 2014).

Diferenças de estrutura e composição, assim como de fatores ambientais, nessas florestas são pouco conhecidas, todavia alguns trabalhos apontam certas variáveis climáticas que permeiam diferenças florísticas e/ou de abundância em florestas localmente avaliadas (Kilca et al. 2011; Carlucci et al. 2012; Carlucci et al. 2015; Giehl & Jarenkow 2015). Considerando as florestas adjacentes a corpos d'água (ribeirinhas), uma condição peculiar que condiciona a ocorrência e os padrões de abundância das espécies no espaço é o alagamento periódico em determinadas épocas. Esse fator de estresse parece determinar a seleção de espécies conforme suas estratégias funcionais, como por exemplo a relação dos alagamentos com a seleção de determinadas características das espécies, ou a relação negativa com a frequência de alagamento e nutrientes do solo (Giehl & Jarenkow 2015). Outro fator importante relacionado a diferenças entre comunidades florestais do Pampa é a incidência solar. No hemisfério sul, áreas de encosta com exposição predominante sul apresentam menor radiação solar que encostas voltadas para o norte, propiciando um ambiente mais úmido e com menor flutuação em temperatura que reflete em florestas mais diversas, com características estruturais e funcionais distintas das que ocorrem na encosta oposta (Carlucci et al. 2015). Tendo em vista que no relevo da região do Pampa predominam planícies com leves ondulações (coxilhas ou morros de pequena altitude), espera-se que a incidência solar e seus fatores associados (ex. maior evapotranspiração) atuem nas florestas ribeirinhas de planície de forma similar ao observado para florestas em encostas voltadas para o norte. Assim, acreditamos que as florestas ribeirinhas, além das eventuais condições de alagamento, também estejam sob condições de maior restrição hídrica, dada a probabilidade recorrente de inundações, a maior incidência solar e a ação dos ventos sobre relevos predominantemente planos (ambientes de encosta estão mais protegidos de ventos).

O presente trabalho tem como objetivo caracterizar funcionalmente dois tipos florestais presentes no bioma Pampa (ambiente de encosta e ripário) numa escala regional com diferenças climáticas e biogeográficas, para identificar relações entre as potenciais diferenças funcionais e filtros locais (ambiente) e regionais. Para tanto, formulamos as seguintes hipóteses: (i) as florestas de encosta, devido às características ambientais mais amenas, apresentarão maior diversidade funcional como consequência de uma maior heterogeneidade ambiental nestes locais, permitindo um maior número de ‘estados’ de atributos das espécies. Porém, dadas as diferenças climáticas e biogeográficas na escala regional deste estudo, (ii) ocorrem variações na distribuição dos atributos dentro do espaço funcional, tanto em diversidade quanto em composição funcional, ao longo do gradiente ambiental regional, evidenciando diferentes estratégias das espécies independentemente da condição ambiental local (encosta *versus* ribeirinha).

Material e Métodos

Área de Estudo

O presente trabalho foi realizado em florestas localizadas no bioma Pampa, extremo sul do Brasil (IBGE 2004). As áreas de amostragem foram instaladas em três regiões geomorfológicas distintas, Serra do Sudeste, Campanha e Missões, respectivamente localizadas em três municípios: Santana da Boa Vista, São Gabriel e Santo Antônio das Missões (-30.8°S,-53.1°W; -30.3°S,-54.3°W; -28.5°S,-55.2°W; respectivamente) (Figura 1). Para fins de denominação das áreas de amostragem quanto ao fator região, nos referimos às respectivas regiões geomorfológicas ao longo do texto.

Na *Serra do Sudeste* a temperatura média anual em é de 18,6 °C e pluviosidade média anual em é de 1473 mm (Hijmans et al. 2005). A região da *Campanha* é caracterizada por uma temperatura média anual de aproximadamente 19 °C e a precipitação média anual é de 1500 mm (Hijmans et al. 2005). Já a região das *Missões* tem a temperatura média anual de 20,6 °C e pluviosidade média anual de 1730 mm (Hijmans et al. 2005). O solo dessas regiões tem diferentes origens podendo ser formações predominantemente basálticas, granítica ou apresentar uma mistura desses dois tipos. Além disso apresentam diferenças marcantes na sua matéria orgânica e quantidade de minerais (Kaul 1990; Streck et al. 2008). A vegetação florestal apresenta uma significativa variação florístico-estrutural, sendo influenciadas por diferentes formações florestais: a oeste pela Floresta Estacional com influência chaquenha, a leste pelo limite sul de distribuição de florestas da encosta atlântica, de caráter mais higrófilo (Rambo 1956; Marchiori 1995; Jurinitz & Jarenkow 2003; Carlucci et al. 2011).

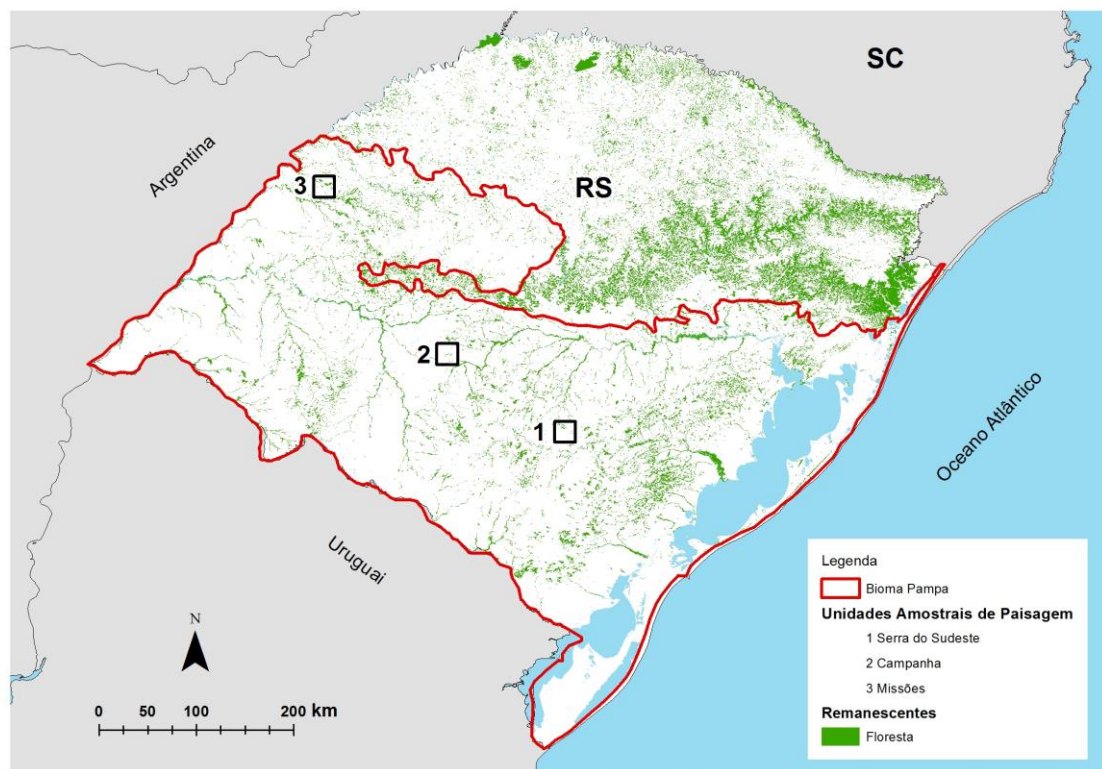


Figura 1. Mapa adaptado do Projeto PPBio Campos Sulinos indicando as três unidades amostrais de paisagem (UAP) utilizadas neste estudo, no bioma Pampa, Sul do Brasil. Os marcadores centralizam a localização das UAP, porém estão fora de escala para facilitar a visualização das manchas florestais no seu interior. Nota-se uma distribuição naturalmente esparsa da vegetação florestal dentro do bioma Pampa predominantemente campestre, restringindo-se a pequenas manchas e a porções ribeirinhas, parte disso decorrente também da ação antrópica, restando somente 17,97% da cobertura original das florestas (Cordeiro & Hasenack 2009).

Para caracterizar ambientalmente as áreas de estudo e relacionar os padrões funcionais observados nas respectivas florestas (encosta e ribeirinha) e regiões de amostragem (Serra do Sudeste, Campanha e Missões), foram coletados ou compilados dados acerca das condições climáticas e edáficas. O solo foi caracterizado a partir da coleta de seis amostras de solo de 10 cm de profundidade, depois homogêneas numa amostra composta, por sítio amostral. A fertilidade do solo foi analisado no Laboratório de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, considerando parâmetros de concentração de nutrientes e textura (Tedesco et al. 1995). Além das variáveis edáficas, registramos a orientação solar principal das florestas de encosta, através de imagens de satélite. Dados de

temperatura e pluviosidade foram retirados do banco de dados *WordClim* (Hijmans et al. 2005). Dados de evapotranspiração real média anual foram obtidos do banco de dados climáticos da Embrapa (Sentelhas et al. 2003). Uma síntese das variáveis ambientais de cada sítio amostral pode ser visualizada na Tabela 1.

Tabela 1. Variáveis ambientais locais separadas pelo fator região e pelo fator ambiente (ribeirinho e encosta). Os dados apresentados são os dados médios calculados a partir dos três sítios amostrais de cada ambiente. Dados de orientação das encostas são para cada um dos sítios amostrais de encosta.

Variáveis ambientais	<i>Serra do Sudeste</i>		<i>Campanha</i>		<i>Missões</i>	
	Ribeirinho	Encosta	Ribeirinho	Encosta	Ribeirinho	Encosta
CLIMA						
Temperatura média anual (°C)	18,52	18,33	19,15	19,00	20,72	20,63
Pluviosidade média anual (mm)	1434,67	1448	1569,67	1580,67	1723,00	1737,67
Evapotranspiração média anual (mm)	68	68	75	75	80	80
Radiação solar global média anual (cal cm ⁻² dia ⁻¹)	351,81	351,81	357,42	357,42	363,86	363,86
SOLO						
% Argila	16,00	16,66	22,00	25,33	53,33	26,00
% Areia	59,33	57,67	52,33	58,00	11,33	35,00
% Matéria orgânica	3,80	5,53	3,20	3,67	6,80	7,17
CTC*	13,10	17,33	20,67	11,93	58,03	31,90
RELEVO						
Exposição solar predominante na encosta (3 sítios)	-	O-SO S NE-L	-	S-SO SO S-SE	-	S-SE S-SE S

* CTC: capacidade de troca catiônica

Coleta de dados

Composição de espécies

A área de estudo foi delimitada em conjunto com a *Rede Campos Sulinos*, que selecionou e delimitou, para o Rio Grande do Sul, oito unidades amostrais de paisagem (UAP) de 5 x 5 km para estudos da vegetação campestre, nos biomas Pampa e Mata Atlântica. Para o presente estudo, utilizamos três UAP do Pampa, uma em cada região descrita acima (Figura 1). Em cada UAP selecionada, o desenho

amostral seguiu as linhas gerais do protocolo RAPELD (Magnusson et al. 2005; Costa & Magnusson 2010; e <http://ppbio.inpa.gov.br/instalacao>). Em cada UAP, foram selecionados seis sítios amostrais permanentes (totalizando 18), sendo três em floresta de encosta e três em floresta ribeirinha. A distância entre os sítios variou de acordo com a disponibilidade de áreas florestadas em cada unidade amostral de paisagem. A amostragem em cada sítio foi realizada ao longo de uma faixa com 250 m de comprimento e 10 m de largura, onde todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) igual ou maior a 5 cm foram mensurados, totalizando 4,5 ha de amostragem. Nas florestas de encosta, a delimitação das parcelas seguiu a curva de nível na porção média da encosta, enquanto nas florestas ribeirinhas elas foram delimitadas a partir de uma distância de 10 m da margem do rio (Figura 2). Além do DAP, os indivíduos tiveram a altura estimada com o auxílio de uma trena digital e foram identificados ao nível de espécie. As espécies consideradas nesse trabalho foram aquelas que apresentaram uma abundância suficiente para serem caracterizadas como espécies indicadoras de algum determinado ambiente através de uma análise de espécies indicadoras (ver Chazdon et al. 2011). Os dados utilizados, então, representam 93,68% da abundância total encontrada para os sítios.

Atributos funcionais

A fim de investigar e caracterizar os padrões funcionais, as espécies foram descritas por atributos funcionais. A seleção dos atributos foi baseada em informações já conhecidas sobre sua relação com habilidade competitiva, estratégias energéticas, balanço hídrico, tolerância a estresses, capacidade e distância de dispersão, longevidade foliar e taxas fotossintéticas (Westoby et al. 2002; Cornelissen et al. 2003; Wright et al. 2004; Westoby & Wright 2006; Wright et al. 2007; Kraft et al. 2008; Wright et al. 2013). Os atributos selecionados foram: área foliar (cm²; LA),

área foliar específica ($\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$; SLA), conteúdo de matéria seca foliar ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$; LDMC), altura máxima estimada nos locais de estudo (m; AM), dispersão zoocórica (1/0; ZO) e tamanho do fruto pelo valor médio do comprimento e largura (mm; TF). A relação de cada atributo com o ambiente e sua potencial funcionalidade para o fitness dos indivíduos estão descritas na Tabela 2.

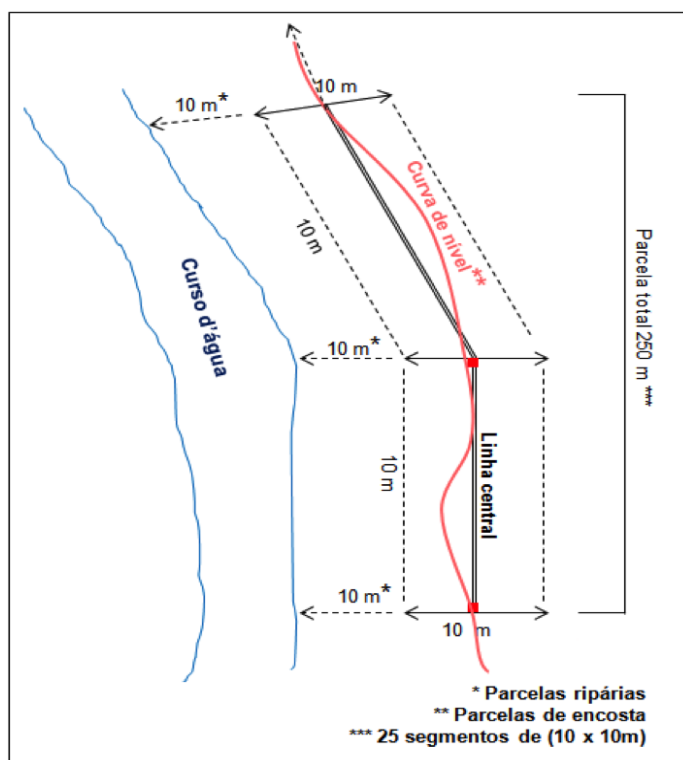


Figura 2. Esquema representando parte de uma parcela de 250 m de comprimento por 10 m de largura (setas contínuas). A amostragem a campo foi realizada em segmentos de 10 m, representados pelas linhas tracejadas. A delimitação das parcelas ribeirinhas foi padronizada a uma distância de 10 m da margem do curso d'água (setas tracejadas). Para as parcelas de encosta seguiu-se a curva de nível do terreno (linha vermelha).

Para medir os atributos foliares, foram coletadas amostras de folhas de no mínimo seis indivíduos adultos já em idade reprodutiva para cada região e para cada ambiente, respeitando a ocorrência de cada espécie. Cada amostra era composta por 10 folhas maduras, expostas ao sol. As folhas deveriam estar em bom estado fitossanitário, sem apresentar marcas de herbivoria ou enfermidades. Cada coleta foi

acondicionada em sacos de papel úmidos, sendo estes colocados em sacos plásticos *zip-lock*, preservados sob baixa temperatura em sacolas térmicas para evitar perda de água até a pesagem em laboratório.

No laboratório, as folhas eram pesadas e depois digitalizadas para obtenção da AF com o auxílio do *software ImageJ*. Após, elas foram acondicionadas e mantidas por 72h sob uma temperatura de 60 °C, para posterior pesagem do seu peso seco. Com esses dados pode-se então calcular a SLA e o LDMC. Essas medidas seguiram as orientações gerais do protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) e, a partir dos dados por indivíduo, fez-se médias para as espécies. O valor de AM foi obtido a partir das estimativas das alturas em campo. ZO e TF foram retirados de informações da literatura e também complementados por dados disponíveis no Laboratório de Ecologia Vegetal (dados não publicados). Os valores dos atributos médios por espécie são apresentados no Apêndice 1.

Tabela 2. Relação dos atributos mensurados com distintos gradientes ambientais e seus potenciais efeitos na performance dos indivíduos e, conseqüentemente, espécies.

Atributo	Gradientes	Respostas ao gradiente	Efeito na performance do indivíduo	Referências
Área foliar (LA)	Disponibilidade de luz, temperatura do ar, umidade	Ambientes mais úmidos e sombreados com maior valor. Ambientes mais quentes e secos com menor valor.	Trade-off entre área foliar para absorção de luz (taxa fotossintética) e o balanço hídrico foliar.	Westoby 1998; Lusk et al. 2008
Área foliar específica (SLA)	Disponibilidade de luz, nutrientes no solo	Menor em ambientes mais restritivos, e em espécies com folhas mais longevas	Trade-off entre maior captação de luminosidade (taxa fotossintética) e investimento por folha (longevidade foliar)	Cornelissen et al. 2003; Wright et al. 2004
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	Perturbações, variação na severidade das condições ambientais	Valores mais altos em ambientes com distúrbios; ou sob condições ambientais mais adversas	Maior resistência foliar a distúrbios físicos (ex. herbivoria); tem relação negativa com crescimento e positiva com longevidade foliar	Cornelissen et al. 2003
Altura máxima (AM)	Nutrientes do solo, luminosidade, disponibilidade hídrica	Competição por luz; transporte de seiva da raiz às folhas menor em indivíduos mais altos, sob déficit hídrico	Maior disponibilidade de luz sobre o dossel, investimento em crescimento e estruturas condutoras	Rijkers & Bongers 2000; Falster & Westoby 2003; Koch et al. 2004
Tamanho do fruto (TF)	Pouco conhecido	Limitação de dispersores, distância de dispersão e taxas germinativas	Frutos menores apresentam uma dispersão a distâncias maiores, frutos maiores tendem a apresentar uma taxa de germinação maior	Zimmerman & Weis 1983; Wheelwright 1985; Wheelwright 1993
Zoocoria (ZO)	Pouco conhecido	Dependente do tipo de dispersor	Alcance de dispersão, rotas de dispersão e destino do propágulo	Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Van der Pijl 1982

Análise de dados

Para avaliar os padrões da composição funcional das comunidades, primeiramente foi calculada a média ponderada pela abundância (nº de indivíduos) das espécies nas comunidades (CWM, do inglês *community weighted mean*) para cada atributo (Garnier et al. 2004). A matriz de abundância das espécies para cada sítio e a matriz das espécies com seus valores de atributos foram utilizadas para essa análise e também as seguintes. Como descritores da diversidade funcional, foram utilizados riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDis); e seus respectivos tamanhos de efeito padronizados (*standardized effect size*= SESFRic e SESFDis) que, segundo Mason et al. (2013), melhor representam os processos que estão atuando na estruturação e na distribuição das espécies nas comunidades, em resposta ao ambiente. Os valores de SES representam o quanto o valor observado difere de valores aleatórios esperados sob um modelo nulo, utilizando uma matriz de permutação (Manly & Sanderson 2002). Neste estudo, utilizamos o modelo nulo de aleatorização da riqueza das comunidades (*independentswap*) tanto para os valores de riqueza funcional como para os valores de dispersão funcional para averiguar se caracteres funcionais das espécies estão ocorrendo mais ou menos frequentemente do que o esperado ao acaso, o que nos dá uma ideia de padrões de convergência e divergência funcionais (Mason et al. 2007). Os valores de SES foram calculados para cada sítio amostral separadamente, a fim de manter a característica taxonômica das regiões. Os índices de diversidade foram estimados para AM, TF e ZO separadamente e, com o intuito de visualizar melhor como o espaço funcional está preenchido, os atributos foliares foram agrupados para estimar os valores de diversidade funcional .

O CWM e os índices de diversidade funcional foram calculados através do pacote FD (Laliberté & Legendre 2010; Laliberté et al. 2014) no programa RStudio (R Core Team 2013). Para comparar os valores obtidos entre os dois tipos de ambientes (ripário e de encosta) e as diferentes regiões de estudo, uma análise de variância bifatorial foi realizada levando em conta os fatores “região” (*Serra do Sudeste, Campanha, Missões*) e “ambiente” (ripário e encosta), como também a interação entre estes dois fatores. Para averiguar diferenças entre as regiões foi utilizado o teste de Tukey depois de feita a análise de variância.

Resultados

O número total de indivíduos amostrados foi 6284, o que representa uma densidade de 1396 ind.ha⁻¹. Ao todo, 53 espécies arbóreas indicadoras foram identificadas e tiveram atributos funcionais coletados (Apêndice 2).

Composição funcional

No que se refere a composição funcional das áreas, os atributos apresentaram padrões diferenciados entre si de acordo com os dois fatores avaliados. Os valores para cada região e ambiente florestal de acordo com o atributo considerado podem ser observados na Tabela 3. Os atributos AF, ZO e AM tiveram diferenças significativas apenas para o fator ambiente ($p < 0,05$) sendo estes maiores nas florestas de encosta (Figura 3 A,E,F).

Os atributos SLA, LDMC, TF e AM apresentaram diferenças significativas para o fator região ($p < 0,05$). Para SLA, os valores mais baixos foram na *Serra do Sudeste*, sem variação entre os ambientes. As *Missões* e a *Campanha* não apresentaram diferenças entre si, e tiveram maior SLA. Porém, enquanto a área das *Missões* apresentou valores relativamente constantes entre os ambientes, na *Campanha* os maiores valores foram no ambiente ripário (Figura 3 B). LDMC apresentou um padrão inverso ao do SLA, portanto a região da *Serra do Sudeste* apresentou os maiores valores para este atributo, ficando a *Campanha* com os menores valores. Quanto as *Missões* não diferiu significativamente de nenhuma das outras duas regiões (Figura 3 C). Para TF, *Missões* apresentou maiores valores em comparação a *Serra do Sudeste*. *Campanha* não apresentou diferença de nenhuma das outras regiões (Figura 3 D). Para AM *Missões* novamente apresentou os valores mais altos, ficando a *Campanha* e a *Serra do Sudeste* com valores mais baixos, uma vez

que não houve diferença entre elas (Figura 3 F). Vale ressaltar que o atributo AM também obteve significância para a interação dos fatores ($p < 0.05$) (Figura 3 F).

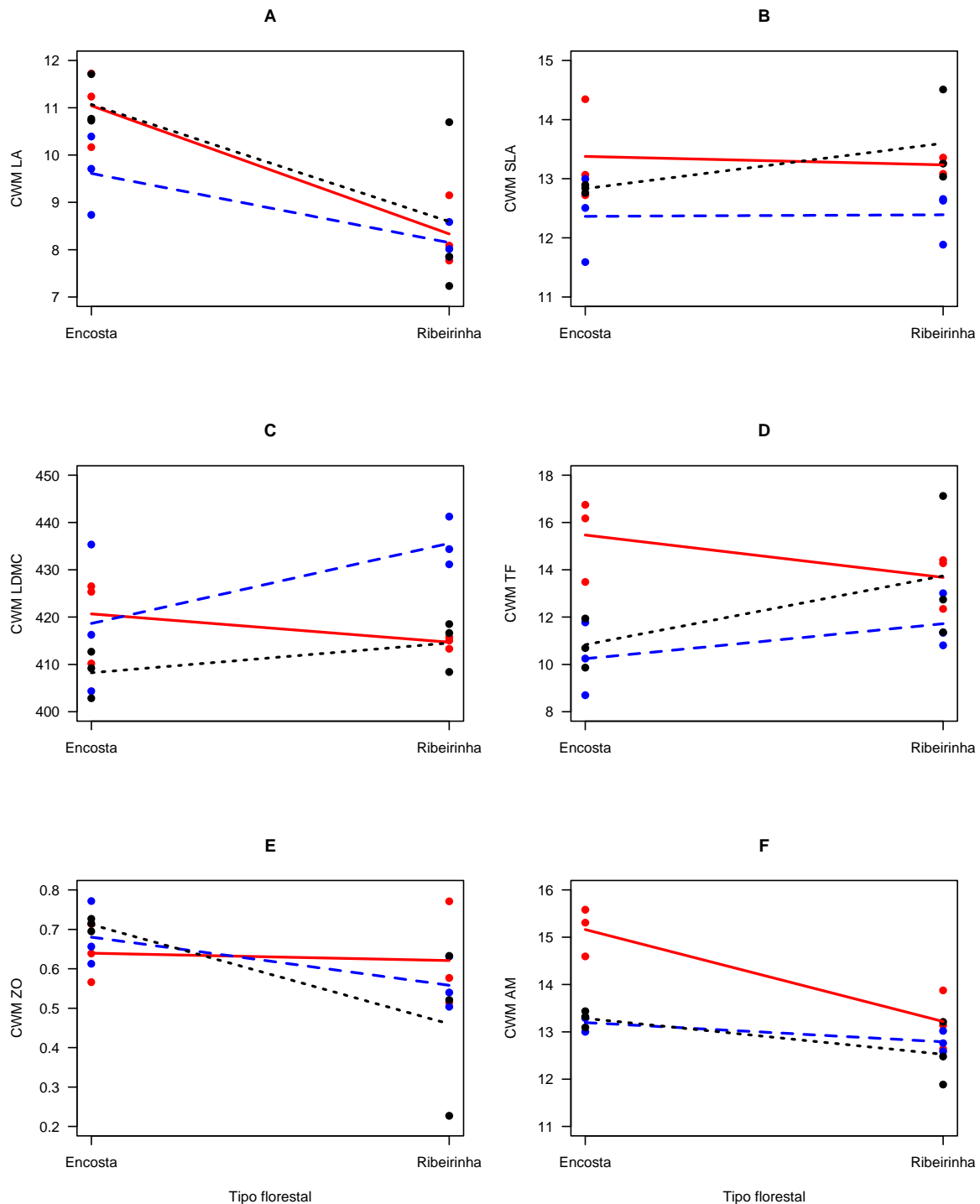


Figura 3. Resultados da análise de variância considerando os dois fatores, bem como sua interação. Os gráficos mostram os valores médios de CWM para cada atributo de acordo com o ambiente (encosta e ribeirinha) e as regiões de estudo, diferenciadas pelas cores das linhas (*Serra do Sudeste*= Azul; *Campanha*= Preta; *Missões*= Vermelha). A significância dos resultados de acordo com os fatores está representada por ***= <0.001 ; **= <0.01 ; *= <0.05 ; ns= não significativo, precedido pela letra do fator (R= região; A= ambiente) ou a interação (I). Onde (A): A= ***, R= ns, I= ns; (B) A= ns, R= *, I= ns; (C) A= ns; R= *, I= ns; (D) A= ns, R= *, I= ns; (E) A= *, R= ns, I= ns; (F) A= ***, R= ***, I= *.

Diversidade Funcional

Os valores de todos os índices de acordo com a região e o ambiente florestal constam na Tabela 3. Somente o índice de riqueza funcional (FRic) apresentou diferenças significativas, considerando TF e AM. Para TF a interação entre os fatores foi significativa, sendo o FRic maior nas florestas ribeirinhas que nas de encosta para as regiões *Serra do Sudeste* e *Campanha*, e menor para a região das *Missões* (Figura 4A). Já para AM, somente o fator região apresentou diferenças significativas, sendo a FRic maior na *Serra do Sudeste*, intermediária na *Campanha* e menor nas *Missões* (Figura 4B). A dispersão funcional não apresentou diferenças significativas.

As análises levando em conta o *SES* demonstraram que os valores de FRic e FDis diferem do esperado dada a riqueza de espécies local para apenas algumas comunidades estudadas, não havendo um padrão claro de menor do que o esperado ou maior que o esperado nem entre os ambientes, nem entre as regiões (Figura 5). Novamente, a dispersão funcional (SESFDis) não apresentou nenhum valor estatístico significativo.

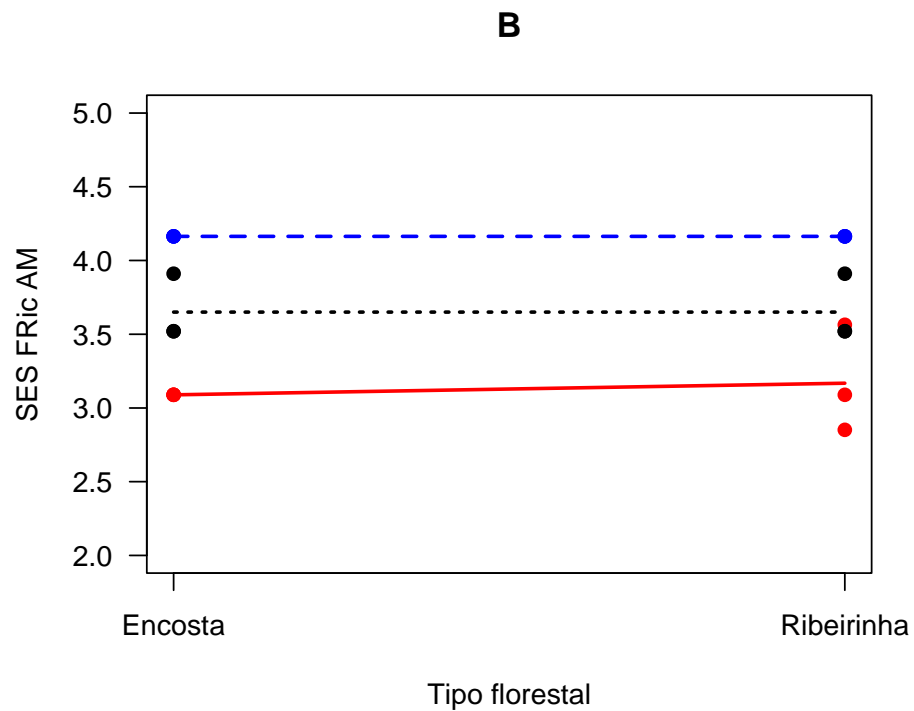
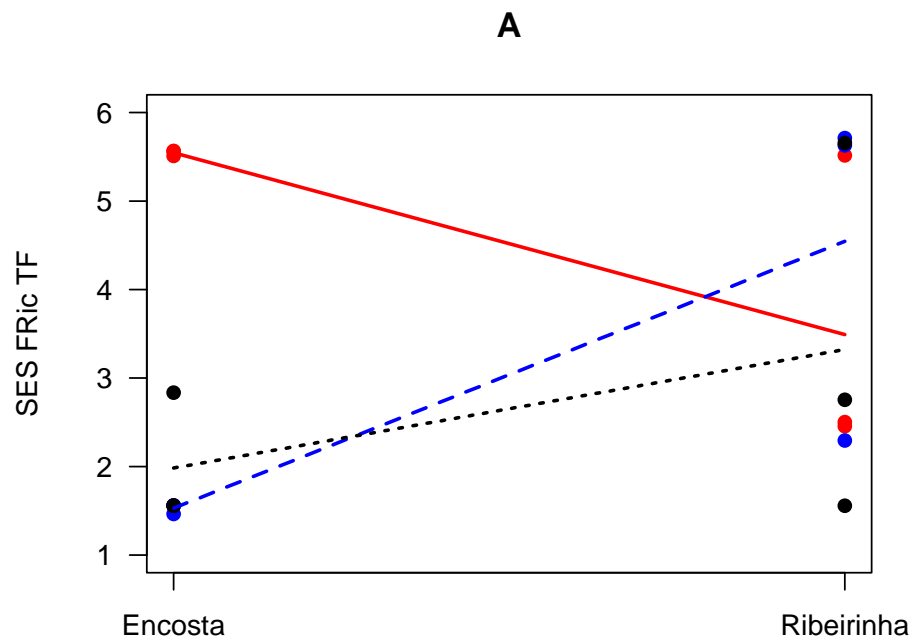


Figura 4. Gráficos representando os valores médios de riqueza funcional para os atributos de TF e AM de acordo com o ambiente florestal (encosta e ribeirinha) e as regiões de estudo, diferenciadas pelas cores das linhas (*Serra do Sudeste= azul; Campanha= preta; Missões= vermelha*). A significância dos resultados de acordo com os fatores está representada por ***= <math><0.001</math>; *= <math><0.05</math>; ns= não significativo, precedido pela letra do fator (R= região; A= ambiente) ou a interação (I). Onde (A): A= ns, R= ns, I= *; (B) A= ns, R= ***; I= ns.

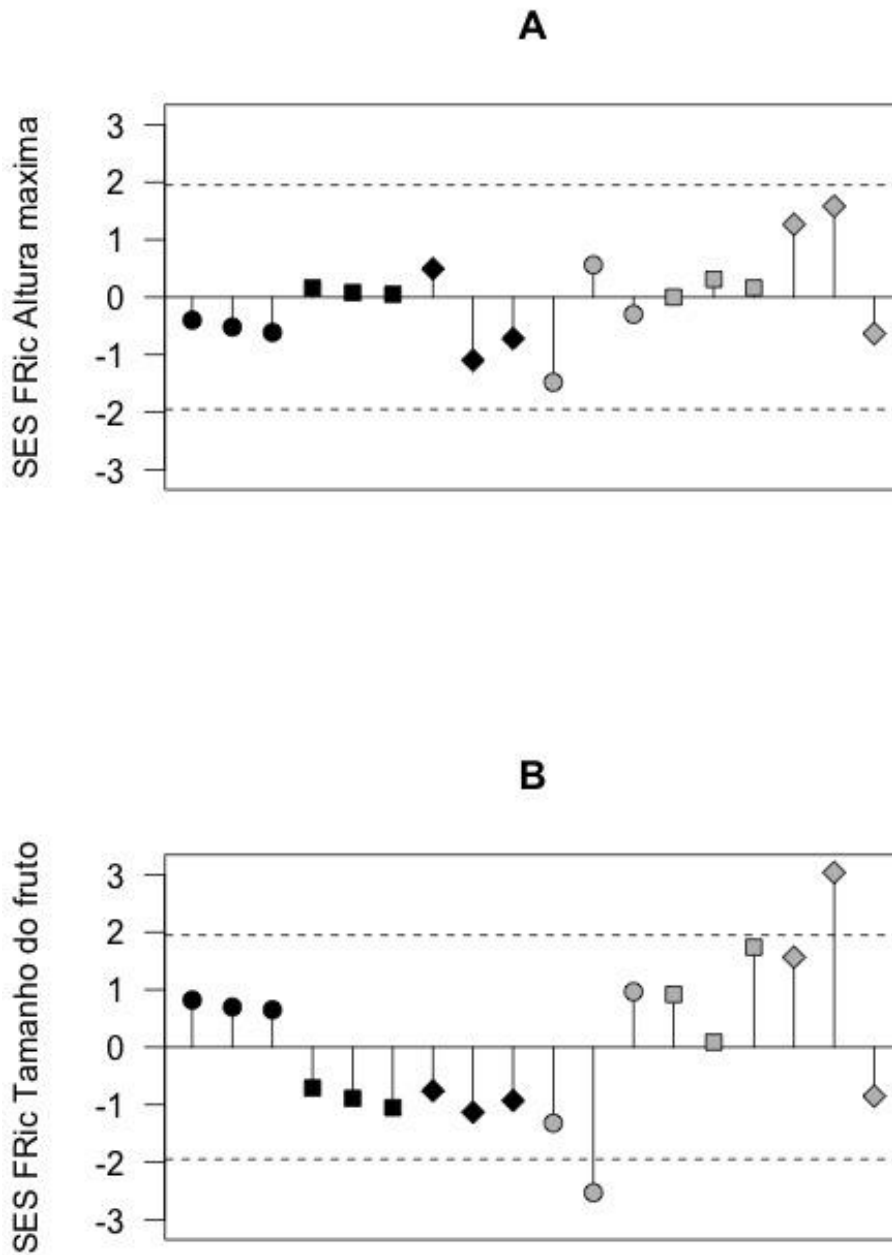


Figura 5. Gráficos representando os valores de SES (*Standardized Effect Size*) para AM e TF, os quais demonstraram resultados significativos para FRic. Valores negativos representam valores de FRic menores do que o esperado ao acaso, dada a riqueza de espécies local, e valores positivos maiores do que o esperado ao acaso (linhas pontilhadas indicam o limiar de significância: 1,95 e -1,95). Em (A) temos os valores SES para altura máxima, e em (B) valores para o atributo TF. Os símbolos pretos representam florestas de encosta, em cinza florestas ribeirinhas. Os símbolos representam: ● = Missões, ■ = Serra do Sudeste e ◆ = Campanha.

Tabela 3. Resultados totais separados pelo fator local (região) e pelo fator ambiente (ripário e encosta). Os dados apresentados são os dados médios calculados a partir dos três sítios amostrais de cada ambiente. Dados apresentados entre parênteses são os valores calculados com a matriz nula aleatorizada para os respectivos índices e atributos.

Ambiente	Serra do Sudeste		Missões		Campanha	
	ribeirinha	encosta	ribeirinha	encosta	ribeirinha	encosta
CWM						
Área foliar (cm ²)	8,15	9,61	8,33	11,04	8,59	11,07
Área foliar específica(mm ² /mg)	12,39	12,36	13,23	13,38	13,60	12,83
Conteúdo de matéria seca foliar(mg.g ⁻¹)	435,60	418,65	414,69	420,69	414,52	408,23
Altura máxima (m)	12,79	13,20	13,22	15,16	12,52	13,28
Síndrome de dispersão	0,56	0,68	0,62	0,64	0,46	0,71
Tamanho do fruto (mm)	11,72	10,24	13,68	15,47	13,74	10,83
Fric (SES)						
Atributos foliares	7,41 (-0,97)	8,69 (0,55)	7,14 (-0,18)	11,28 (0,57)	10,38 (-0,01)	12,62 (0,03)
Altura máxima	4,16 (0,16)	4,16 (0,10)	3,17(-0,41)	3,09(-0,51)	3,65(0,74)	3,65(-0,44)
Tamanho do fruto	4,54 (0,91)	1,53 (-0,88)	3,49 (-0,96)	5,55 (0,72)	3,32 (1,25)	1,98 (-0,94)
Fdis (SES)						
Atributos foliares	0,64 (-0,16)	0,81 (-0,30)	0,95 (-0,84)	1,06 (0,64)	1,02 (0,65)	1,04 (-0,57)
Altura máxima	0,73 (0,39)	0,67(-0,32)	0,67 (-1,21)	0,83(0,38)	0,54 (-0,34)	0,63(0,47)
Tamanho do fruto	0,27 (0,76)	0,20 (-0,35)	0,28 (-0,44)	0,25 (0,49)	0,36 (0,51)	0,23 (-0,46)

Discussão

O presente trabalho teve como objetivo comparar e diferenciar os padrões funcionais de composição e diversidade entre florestas ribeirinhas e de encosta no bioma Pampa, assim como avaliar padrões regionais da distribuição destes parâmetros funcionais. Os resultados demonstraram que além de certas diferenças funcionais entre os dois tipos de habitats, também existem fatores regionais que levam à uma diferenciação das florestas. Alguns atributos foram mais influenciados pelas condições locais (ex. área foliar, síndrome de dispersão) e outros apresentaram um padrão de diferenciação mais regional (ex. SLA, LDMC, tamanho do fruto). De modo geral, a composição funcional das comunidades melhor respondeu ao tipo de ambiente, já a diversidade funcional variou regionalmente. Discutiremos a seguir os resultados para cada parâmetro funcional.

Padrões de composição funcional

Houve uma clara distinção entre os ambientes quanto à área foliar. Ambientes de encosta apresentam predomínio de espécies com uma maior área foliar, se comparados a ambientes ribeirinhos numa mesma região, indicando estratégias diferenciadas de captação luminosa, taxa fotossintética e regulação hídrica dos indivíduos. McNeill (1997) observou para espécies em ambientes de encostas uma inclinação ótima de tronco associada à taxa de sobrevivência e à incidência luminosa desses ambientes em comparação a áreas planas mostrando a influência da luz na morfologia das espécies. Considerando atributos foliares, espécies sob condições de menor disponibilidade luminosa tendem a apresentar folhas maiores para maximizar a captação de luz (Westoby 1998; Lusk & Warton 2007; Carlucci et al. 2012). Esse padrão foi consistente nas três regiões estudadas, mostrando que independente das variáveis regionais, nos ambientes de encosta, as espécies são selecionadas por apresentarem folhas de maior área, seja por

condições de luminosidade seja pelo potencial menor de estresse hídrico desses ambientes quando comparados às florestas ribeirinhas.

Com relação à área foliar específica e ao conteúdo de matéria seca foliar, estes apresentaram padrões diferentes aos da AF, uma vez que se mantiveram similares em nível local, mas foram afetados regionalmente. Como visto na Tabela 1, existe uma variabilidade ambiental, principalmente climática, entre as áreas amostradas, o que parece influenciar nos resultados encontrados. Para SLA a diferença se deu principalmente para a região da *Serra do Sudeste*, que teve os menores valores para o atributo comparado com as outras regiões. Partindo da premissa que SLA reflete como os recursos adquiridos pelos indivíduos estão sendo investidos (Wilson et al. 1999) e que maiores valores de SLA representam maior produtividade e um menor investimento em longevidade e resistência foliar (Grime et al. 1996; Cornelissen et al. 2003), podemos atribuir os baixos valores de SLA na *Serra do Sudeste* a um ambiente mais restritivo, ao contrário das outras duas regiões que apresentaram valores mais elevados de SLA. Isso implica em estratégias de aquisição e uso de recursos mais conservativas das espécies da Serra do Sudeste uma vez que os valores mais baixos de temperatura e pluviosidade média anual, junto com os valores baixos de parâmetros edáficos relacionados à fertilidade, tornam essa região mais desfavorável em termos ambientais. Do mesmo modo, uma vez que SLA e LDMC apresentam uma correlação negativa (Wilson et al. 1999), e os resultados para LDMC mostraram o padrão inverso aos de SLA, tendo a *Serra do sudeste* os maiores valores de LDMC, se constatou valores mais conservativos em termos de alocação de recursos adquiridos para esse atributo, pois valores altos de LDMC refletem folhas com mais investimento em estrutura, mais resistentes e longevas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) confirmando o que foi discutido sobre diferenças ambientais regionais.

Outro ponto importante a se ressaltar aqui seria a influência da distribuição geográfica das regiões quanto a sua proximidade aos contingentes florestais de florestas costeiras (higrófilas) e florestas estacionais (mesófilas) (Oliveira-Filho et al. 2014) e suas influências históricas na composição das espécies presentes, o que por sua vez reflete na composição funcional local visto que espécies decíduais apresentem valores mais relacionados com estratégias menos conservativas (Ackerly et al. 2002; Leite 2002).

O valor médio da comunidade para altura máxima das espécies apresentou tanto diferenças entre ambientes quanto entre regiões. A altura máxima das árvores está diretamente relacionada com a sua capacidade de captação de luz, porém existem outros fatores relacionados à altura que não necessariamente a disponibilidade de luz (Falster & Westoby 2003). Koch et al. (2004) demonstraram que a disponibilidade hídrica, relacionada à capacidade fisiológica de transporte da água até os ramos mais altos, é um outro fator que afeta a ocorrência de indivíduos mais altos em uma comunidade. Uma maior altura também significa maior investimento em estrutura aérea e subterrânea, ou seja, um maior gasto energético para formar estruturas rígidas, mas ao mesmo tempo menos propensas a tombamentos e quebras causadas por intempéries. Essas características refletem um “trade-off” entre altura e assimilação de carbono estrutural (Rijkers & Bongers 2000; Falster & Westoby 2005). Isso pode explicar a diferenciação regional deste atributo, uma vez que a região das *Missões* apresentou o maior valor de AM e têm maior disponibilidade hídrica, permitindo que as espécies alcancem uma altura maior sem afetar o transporte passivo de água do solo até suas folhas mais altas.

A diferença entre ribeirinhas e encostas em termos de AM pode decorrer tanto pela disponibilidade hídrica, quanto pela luz. No hemisfério sul, ambientes de encosta predominantemente sul apresentam menor incidência luminosa, padrão este que é acentuado em direção aos polos (Rowland & Moore 1992). Contrapondo essa

característica, observamos que as florestas ribeirinhas do Pampa em geral estão sobre relevos mais planos, onde a luz incide mais diretamente ao longo de todo o dia. Assim, considerando que a luz não seja um fator limitante crucial, que as áreas planas estão mais expostas a ventos e que existe maior probabilidade de alagamento nas florestas ribeirinhas, a baixa estatura das espécies parece constituir uma estratégia de sucesso nestas comunidades. O impacto físico causado pela água durante alagamentos, aliado ao vento, pode causar o tombamento de espécies de maior altura. Como consequência de distúrbios como esse, também é esperada uma vantagem para aquelas espécies que investem em crescimento rápido e/ou com habilidade de rebrote pós distúrbio (Falster & Westoby 2005), ou seja, com baixa estatura, alto SLA e baixo LDMC.

A contribuição de espécies zoocóricas nas florestas apresentou resultados significativos para o fator ambiente, sendo menor nas florestas ribeirinhas. Como o valor médio da comunidade é ponderado pela abundância dos indivíduos, este resultado reflete a dominância de determinadas espécies com dispersão autocórica no ambiente ripário, como por exemplo, as da família Euphorbiaceae (*Sebastiania brasiliensis*, *Sebastiania commersoniana* e *Actinostemon concolor*). Vale lembrar que, apesar desta diferença na proporção entre os ambientes, a grande maioria das espécies presentes neste estudo tem dispersão zoocórica. Espécies anemocóricas também podem ser mais abundantes nas matas ribeirinhas, onde há maior incidência de ventos que facilitam a dispersão de propágulos. Além disso, os propágulos de espécies autocóricas podem ser transportados pela água durante as cheias, depositando-os nas áreas adjacentes ao leito do rio (Van der Pijl 1982). Padrões de agregação entre espécies que compartilham um tipo de dispersão já foram evidenciados, podendo ser maior entre espécies auto e anemocóricas do que entre zoocóricas (Seidler & Plotkin 2006).

Para o tamanho de fruto, a diferença se deu no fator regional, mostrando que as comunidades têm um tamanho médio maior de frutos na região noroeste do Estado (*Missões*) e menor na porção centro-sul (*Serra do Sudeste* e *Campanha*). Esse padrão está associado à presença e abundância de espécies com frutos secos grandes (cápsulas e vagens) nas áreas da região *Missões*, como por exemplo *Handroanthus heptaphyllus* (Bignoniaceae), *Aspidosperma australe* e *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae). Estas, por sua vez, são comumente associadas a florestas estacionais, cuja corrente migratória para as áreas do Pampa é mais acentuada no oeste do Estado (Oliveira-Filho et al. 2014). Além disso, considerando espécies dispersadas por animais, sabe-se que os frutos são especializados para atraí-los por sua cor, tamanho e benefício nutricional ao dispersor (Van der Pijl 1982; Herrera 1987) e há uma limitação de tamanho de fruto em relação ao tipo de dispersor (Jordano 1995). Aves apresentam um potencial de dispersão maior em comparação com outros animais, porém o tamanho dos frutos que elas são capazes de dispersar é reduzido (Van der Pijl 1982; Knight & Siegfried 1983). Assim, frutos menores aparentemente têm uma capacidade de se dispersar a maiores distâncias. Isso reforça a ideia de que mais próximo da matriz florestal da floresta estacional, a probabilidade de apresentar frutos maiores aumenta em comparação com aquelas florestas mais distantes. Ou seja, nas áreas mais centrais no Estado, onde a distância das matrizes florestais é maior e prevalecem campos ao redor, as espécies florestais que conseguem chegar são aquelas que têm uma capacidade de se dispersar a maiores distâncias (Tiffney 1984), o que gera um padrão de frutos menores nas comunidades.

Padrões de diversidade funcional

Riqueza funcional

Os índices de diversidade funcional utilizados para avaliar a distribuição dos valores de atributos dentro do espaço funcional das comunidades (Mouchet et al. 2010; Mouillot et al. 2013) revelaram valores significativos somente para FRic dos atributos TF e AM. Os valores relativos aos atributos foliares não diferiram regionalmente, nem localmente, indicando que a extensão funcional do volume multidimensional existente entre e dentro de cada comunidade foi semelhante (Villegger et al. 2008).

A FRic relativa ao tamanho do fruto mostrou significância na interação entre os fatores revelando que diferenças regionais afetam o padrão das diferenças locais entre os habitats. Nas regiões do centro-sul do Estado (*Serra do Sudeste* e *Campanha*) a FRic foi maior nas florestas ribeirinhas que nas de encosta, enquanto que nas *Missões* o padrão local foi contrário. Considerando os resultados discutidos para o CWM do tamanho do frutos, assumimos que a proximidade da matriz florestal estacional das áreas das *Missões* influencia na presença de espécies com frutos maiores. Entretanto, isso não impede que as mesmas florestas apresentem espécies com frutos menores também. Como o índice FRic não leva em consideração a abundância das espécies, por mais que a maioria dos indivíduos apresente frutos maiores, o que influencia os valores de FRic é a amplitude de valores entre as espécies presentes. Assim, as áreas da *Serra do Sudeste* e da *Campanha*, além de terem em média frutos menores, têm também menor variação de tamanho entre as espécies presentes, o que indica um padrão de convergência deste atributo, especialmente maior nas florestas de encosta.

A FRic da altura máxima das espécies variou regionalmente, sendo na *Serra do Sudeste* maior, intermediária na *Campanha* e menor nas *Missões*. Isso pode estar relacionado com a quantidade de recursos disponíveis, em termos de luminosidade,

pluviosidade e temperatura, uma vez que há um ligeiro gradiente das áreas da *Serra do Sudeste* (menor radiação solar, temperatura e pluviosidade) às áreas da região *Missões* (maiores valores; Tabela 1). A aparente menor limitação de luz e água nas *Missões* pode estar proporcionando uma condição de menor competição entre as espécies presentes, preponderando indivíduos de espécies com maior altura (maior CWM e menor FRic). Já na *Campanha* e *Serra do Sudeste*, a menor disponibilidade de recursos, parece refletir em comunidades com gradativa maior variação em termos da altura máxima que as espécies atingem, indicando uma possível limitação de similaridade (estratégias diferenciadas entre indivíduos que coocorrem) para evitar a competição por luz e água (Grime 2006; Wilson 2007). Assim, observamos um aumento na FRic nas áreas com menos recursos adequados a formações florestais – *Serra do Sudeste* (Mason et al. 2013). A diferença não significativa entre o fator local para FRic da AM corrobora essa premissa. Os resultados para a média da comunidade revelam uma diferença local de estratégias para a captação de luz, demonstrando que as áreas de encosta apresentam comunidades mais adaptadas a uma menor incidência luminosa (ou seja mais competição por ela) como não houve diferença para FRic entre os ambientes acreditamos que o que leva a região das missões a apresentar menor FRic seria as condições mais favoráveis do ambiente.

Já é sabido que o índice de riqueza funcional tem correlação com a riqueza de espécies (Schleuter et al. 2014), com isso, foram calculados os “*Standardized Effect Size*” para determinar o quanto há de convergência ou divergência de atributos independente da influência da riqueza das espécies no local. Os resultados para os SES da FRic demonstraram que a maioria das comunidades apresenta padrões de convergência e divergência aleatórios, ou seja, que não diferem daquele esperado dada a riqueza de espécies. Por outro lado, algumas comunidades apresentaram valores significativos (Figura 5). Porém, não foi possível identificar um padrão consistente associado aos

fatores ambientais foco deste estudo, ou seja, mesmo levando em conta o ambiente das florestas (ribeirinha ou de encosta) e/ou as regiões pode-se observar padrões nítidos de convergência ou divergência dos atributos. Assim, não podemos descartar a possibilidade de outros fatores locais, como diferentes graus de distúrbios, estarem afetando a riqueza funcional das comunidades estudadas.

Dispersão funcional

Este índice não capturou qualquer diferença entre as regiões e os ambientes estudados. Ou seja, as espécies que estruturam as diferentes comunidades florestais estudadas no Pampa são igualmente distintas quanto aos atributos foliares, reprodutivos e de altura máxima, não evidenciando processos de convergência ou divergência. As espécies que conseguiram se dispersar da sua região de origem até as florestas do Pampa (Oliveira-Filho et al. 2014) já passaram por um processo de filtragem ambiental anterior, uma vez que no sul do Brasil as condições históricas sempre foram menos favoráveis às formações florestais. Assim, considerando os padrões de abundância das espécies nas comunidades, é possível que a maioria delas apresentem determinadas características similares (melhor adaptadas) que lhes proporcionam um maior fitness. Ou seja, o quanto cada valor de atributo das espécies está distanciado do valor médio daquele atributo para a comunidade (Villéger et al. 2008), foi minimizada e não distinta do esperado dada a riqueza de espécies local.

Diferenciação das florestas levando em conta atributos funcionais

Alguns padrões funcionais foram observados no presente trabalho, porém, ao contrário das nossas expectativas, não houve evidências de mudança na diversidade funcional em relação aos ambientes de floresta ribeirinhas e de encosta no bioma Pampa.

Somente quanto à região de estudo foi observada diferença na riqueza funcional da altura máxima das espécies, corroborando parcialmente nossa segunda hipótese. Quanto à composição funcional, alguns atributos foram sensíveis ao tipo de ambiente. A assembleia de espécies em florestas ribeirinhas teve em média folhas menores e maior contribuição de espécies não-zoocóricas, indicando diferentes estratégias funcionais das árvores quanto à captação de luz e tolerância à dessecação, bem como à dispersão de propágulos nessas florestas, se comparadas às de encosta de uma mesma região. A composição funcional também variou em escala regional, demonstrando que estratégias mais conservativas (ex. menor SLA) e com maior capacidade de dispersão a longas distâncias (frutos menores) predominaram nas assembleias de árvores sob condições regionais mais restritivas, como é o caso *Serra do Sudeste* em comparação às *Missões*, onde a influência de fatores climáticos e provavelmente edáficos propiciam a ocorrência de espécies mais aquisitivas. Assim, observamos que tanto fatores locais quanto regionais têm influência, embora variável, sobre a organização das espécies florestais considerando suas estratégias de crescimento e dispersão. Porém, esses mesmos fatores não evidenciaram padrões significativos de convergência ou divergência na assembleia das comunidades estudadas.

Referências

- Abrams, P.A., & Rueffler, C. 2009. Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. *Ecology* 90: 812–822.
- Ackerly, D.D., Knight, C. a., Weiss, S.B., Barton, K., & Starmer, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449–457.
- Bässler, C., Ernst, R., Cadotte, M., Heibl, C., & Müller, J. 2014. Near-to-nature logging influences fungal community assembly processes in a temperate forest. *Journal of Applied Ecology* 51: 939–948.
- Behling, H., & Pillar, V.D. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 362: 243–251.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., & Harrison, P.A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873–2893.
- De Bello, F., Leps, J., & Sebastià, M.T. 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42: 824–833.
- de Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Clement, J.C., Macek, P., Sebastia, M.T., & Lavorel, S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20: 475–486.
- Biswas, S.R., Mallik, A.U., Braithwaite, N.T., & Wagner, H.H. 2015. A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. *Oikos* 125: 192–200.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 119–125.
- Brym, Z.T., Lake, J.K., Allen, D., & Ostling, A. 2011. Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understorey woody plant community. *Journal of Applied Ecology* 48: 1098–1106.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W., & Yasui, S.E. 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 30: 1–2.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.

- Carlucci, M.B., Bastazini, V. a. G., Hofmann, G.S., de Macedo, J.H., Iob, G., Duarte, L.D.S., Hartz, S.M., & Müller, S.C. 2015. Taxonomic and functional diversity of woody plant communities on opposing slopes of inselbergs in southern Brazil. *Plant Ecology & Diversity* 8: 187–197.
- Carlucci, M.B., Jarenkow, J.A., Duarte, L.D.S., & Pillar, V.D. 2011. Conservação da Floresta com Araucária no Extremo Sul do Brasil. *Naturaza & Conservação* 9(1): 111–114.
- Carlucci, M.B., Streit, H., Duarte, L.D.S., & Pillar, V.D. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science* 23: 176–186.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., & Miles, B. 2006. PHYLOGENETIC STRUCTURE OF FLORIDIAN PLANT COMMUNITIES DEPENDS ON TAXONOMIC AND SPATIAL SCALE. *Ecology* 87: 109–122.
- Chase, J.M. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25: 319–322.
- Chazdon, R.L., Chao, A., Cowell, R.K., Lin, S., Norden, N., Letcher, S.G., Clark, D.B., Bryan, F., & Arroyo, J.P. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92: 1332–1343.
- Cordeiro, J.L.P., & Hasenack, H. 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M. de S., & Jacques, A.V.Á. (eds.), *Campos Sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade*, p. 403. MMA, Brasília.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G. a, Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornell, H. V., & Lawton, J.H. 1992. Species interactions , local and regional processes , and limits to the richness of ecological communities : a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1–12.
- Costa, F.R.C., & Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity - the experience of the program for biodiversity research in Brazilian Amazonia. *Natureza a Conservacao* 8: 3–12.
- Dias, T.C., Berg, M.P., Bello, F. De, Oosten, A.R. Van, Bilá, K., & Moretti, M. 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology* 101: 29–37.
- Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, a, Montserrat-Marti, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Diez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Perez-Harguindeguy, N., Perez-Rontome, M.C., Shirvany, F. a, Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, a, Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, a, Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Diez, a, Shaw, S., Siavash, B., Villar-

- Salvador, P., & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20684–20689.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., & Pearse, W.D. 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3: 2958–2975.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Duivenvoorden, J.F., & Cuello A, N.L. 2012. Functional trait state diversity of Andean forests in Venezuela changes with altitude. *Journal of Vegetation Science* 23: 1105–1113.
- Elias, M., Gompert, Z., Jiggins, C., & Willmott, K. 2008. Mutualistic Interactions Drive Ecological Niche Convergence in a Diverse Butterfly Community. *PLoS Biology* 6: 2642–2649.
- Falster, D.S., & Westoby, M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 337–343.
- Falster, D.S., & Westoby, M. 2005. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos* 111: 57–66.
- Fonseca, C.R., Overton, J.M., Collins, B., & Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964–977.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Rundel, P., & Coradin, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees - Structure and Function* 19: 326–335.
- Freschet, G.T., Dias, A.T.C., Ackerly, D.D., Aerts, R., Bodegom, P.M. Van, Cornwell, W.K., Dong, M., Kurokawa, H., Liu, G., Onipchenko, V.G., Ordoñez, J.C., Peltzer, D.A., Richardson, S.J., Shidakov, I.I., Soudzilovskaia, N.A., Tao, J., & Cornelissen, J.H.C. 2011. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 20: 755–765.
- 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.P., Arnier, E.R.I.C.G., Ortez, J.A.C., Ille, G.E.B., Functional, P., Capture, M., Properties, E., Succession, D.S., Arnier, E.R.I.C.G., Ortez, J.A.C., & Ille, G.E.B. 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Giehl, E.L.H., & Jarenkow, J.A. 2015. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. *Journal of Vegetation Science* 26: 889–901.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260.
- Grime, J.P., Cornelissen, J.H.H.C., Thompson, K., & Hodgson, J.G. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489–494.
- Gross, K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters* 11: 929–936.
- Herrera, C.M. 1987. Vertebrate-Dispersed Plants of the Iberian Peninsula : A Study of Fruit Characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305–331.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hillerislambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., & Mayfield, M.M. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 43: 227–48.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- IBGE, & MMA. 2004. *Mapa de biomas do Brasil*.
- Jabot, F., Etienne, R.S.R., & Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308–1320.
- Jax, K. 2005. FORUM FORUM Function and ““ functioning ”” in ecology : what does it mean ? *Oikos* 111: 641–648.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* 145: 627–652.
- Jurinitz, C.F., & Jarenkow, J.A. 2003. Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste , Rio Grande do Sul , Brasil 1. *Revista Brasil. Bot.* 26: 475–487.

- Kaul, P.F.T. 1990. Geologia. In Mesquita, O.V. (ed.), *Geografia do Brasil*, pp. 29–54. Rio de Janeiro.
- Kilca, R. V, Jarenkow, J.A., Soares, J.C.W., & Garcia, E.N. 2011. Florística e fitofisionomias da planície de inundação do rio Piratini e a sua importância para conservação no Pampa do Rio Grande do Sul , Brasil. *Neotropical Biology and Conservation* 6: 227–249.
- Knight, R.S., & Siegfried, W.R. 1983. Inter-relationships between type, size and colour of fruits and dispersal in southern African trees. *Oecologia* 56: 405–412.
- Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M., & Davis, S.D. 2004. The limits to tree height. *Nature* 428: 851–854.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E., Fuller, S., & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580–582.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0–12.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Leite, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência & Ambiente* 24: 51–73.
- Levine, J.M. 2015. A trail map for trait-based studies. *Nature* 529: 163–164.
- Lindman, C.A.M. 1906. *A vegetação no Rio Grande do Sul*. Universal, Porto Alegre.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D., & Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 299–303.
- Lusk, C.H., & Warton, D.I. 2007. Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytologist* 176: 764–774.
- MacArthur, R., & Levins, R. 1967. The Limiting Similarity , Convergence , and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. de, & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity

- surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5: 21 – 26.
- Manly, B., & Sanderson, J.G. 2002. A note on null models: justifying the methodology. *Ecology* 83: 580–582.
- Marchiori, J.N.C. 1995. Vegetação e areais no sudoeste rio-grandense. *Ciênc. e ambiente* 11: 81–92.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794–806.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., & Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441–452.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. a. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for species and trait diversity responses to land use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423–431.
- Mayfield, M.M., & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- McDonald, P.G., Fonseca, C.R., Overton, J.M., & Westoby, M. 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology* 17: 50–57.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- McNeill, A.R. 1997. Leaning trees on sloping ground. *Nature* 386: 327–329.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N.W.H. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6: e17476.
- Müller, S.C., Overbeck, G.E., Pfadenhauer, J., & Pillar, V.D. 2012. Woody species patterns at forest-grassland boundaries in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207: 586–598.

- Oliveira-Filho, A.T., Budke, J.C., Jarenkow, J.A., Eisenlohr, P. V., & Neves, D.R.M. 2014. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology* 8: 242–260.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Pakeman, R.J., Lennon, J.J., & Brooker, R.W. 2011. Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia* 167: 209–18.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., & Cornelissen, J.H.C. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 23: 167–234.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- 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. de P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M. de S., & Jacques, A.V.Á. 2009. *Campos Sulinos - conservação e uso da biodiversidade* (V. de P. Pillar, S. C. Müller, Z. M. de S. Castilhos, & A. V. Á. Jacques, Eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília/DF.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- Rambo, B. 1956. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. Unisinos, Porto Alegre.
- Rijkers, T., & Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14: 77–86.
- Rowland, J.D., & Moore, R.D. 1992. Modelling solar irradiance on sloping surfaces under leafless deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 60: 111–132.
- Schleuter, A.D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., Monographs, S.E., & August, N. 2014. A user's guide to functional diversity indices A user's. *Ecological Monographs* 80: 469–484.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., & Argillier, C. 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global*

- Ecology and Biogeography* 21: 1083–1095.
- Seidler, T.G., & Plotkin, J.B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4: 2132–2137.
- Sentelhas, P.C., Marin, F.R., Ferreira, A.S., & Santos de Sá, E.J. 2003. Banco de dados climáticos do Brasil. *Embrapa*.
- Shipley, B., de Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, É., Laughlin, D.C., & Reich, P.B. 2016. Reinforcing foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.
- Shipley, B., Paine, C.E.T., & Baraloto, C. 2012. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93: 760–769.
- Steinar, E., & Russel, L. 1996. Population Dynamic Models Generating Species Abundance Distributions of the Gamma Type. *Journal of Theoretical Biology* 178: 325–331.
- Streck, E.V., Kamp, N., Dalmolin, R.S.D., Klamt, E., Nascimento, P.C., Schneider, P., Giasson, E., & Pinto, L.F.S. 2008. *Solos do Rio Grande do Sul*. EMATER/RS, Porto Alegre.
- Tedesco, M.J., Gianello, C., Bissani, C.A., Bohnen, H., & Volkweiss, S.J. 1995. *Análise de solo, plantas e outros materiais*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Tiffney, B.H. 1984. Seed Size, Dispersal Syndromes, and the Rise of the Angiosperms: Evidence and Hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 551–576.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Waechter, J.L. 2002. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciência & Ambiente* 24: 93–108.
- Weiher, E., & Keddy, P. a. 1999. Relative Abundance and Evenness Patterns along Diversity and Biomass Gradients Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* 87: 355–361.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., & Wright, I.J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.

- Westoby, M., & Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 261–268.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808–818.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107-108: 163–174.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213–251.
- Wilson, J. 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18: 451–452.
- Wilson, P., Thompson, K., & Hodgson, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*. doi: 10.1016/j.cub.2011.03.016
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C. a, Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M., & Wright, S.J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 99: 1003–1015.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M., & Zanne, A.E. 2013. Functional traits and the growth — mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664–3674.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Zimmerman, J.K., & Weis, I.M. 1983. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 61: 2309–2315.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266–269.

Considerações Finais

O presente trabalho não apresentou resultados que demonstrassem padrões significativos de convergência e/ou divergência para os atributos ou índices analisados. Contudo, demonstrou que existem certas diferenças entre os diferentes tipos de florestas avaliados no bioma Pampa. As diferenças foram principalmente em termos de composição funcional das comunidades (valor médio do atributo considerando a abundância das espécies nas respectivas áreas) e, apesar de existirem diferenças locais entre florestas ribeirinhas e de encosta, as diferenças foram mais pronunciadas para o fator regional. Ou seja, verificou-se uma influência maior do gradiente regional entre áreas da *Serra do Sudeste*, *Campanha* e *Missões*, que por sua vez apresentam certas diferenças em termos de fatores climáticos, edáficos e florísticos.

A falta de padrões para convergência e divergência funcional nos resultados pode estar relacionada com o desenho amostral utilizado e a quantidade de unidades amostrais representativa de cada fator. Como inicialmente a amostragem foi planejada para adequar-se ao levantamento da vegetação campestre nos moldes metodológicos do programa PPBio, a seleção das áreas de estudo, a quantidade de sítios e o tamanho das parcelas não foi ideal para o levantamento da vegetação florestal e a avaliação dos fatores aqui considerados (ambiente ripário e de encosta, variação regional). Mesmo após alguns ajustes para a amostragem das florestas e dos indivíduos arbóreos presentes nas parcelas padrão da metodologia PPBio, demandou-se muito tempo para os levantamentos, forçando assim a diminuição das unidades amostrais que compuseram o trabalho. Talvez, com um maior número de sítios amostrais, padrões distintos dos aqui encontrados pudessem ser revelados.

Ainda assim, este trabalho evidenciou que existem diferenças quanto à

composição funcional das comunidades de espécies arbóreas entre florestas ribeirinhas e florestas de encosta encontradas no bioma Pampa. Os principais resultados deste trabalho mostraram que localmente a diferenciação entre os dois tipos de habitat se dá como resposta à disposição dos ambientes quanto à intensidade e permanência da incidência solar. Atributos relacionados com a competição por luz e economia d'água demonstraram esse padrão de diferenciação mais expressivamente, reforçando a ideia de que localmente a disponibilidade de luz e água são fatores importantes para a seleção de espécies com distintas estratégias funcionais. Regionalmente, os resultados demonstraram padrões mais claros para a diferenciação das comunidades florestais quanto aos atributos analisados. Atributos relacionados com as estratégias de aquisição de recursos (atributos foliares e altura máxima) das espécies e associado à dispersão das mesmas (tamanho de fruto) foram os que responderam melhor ao gradiente regional, demonstrando que, independente do habitat em que as comunidades estão ou interagindo com o mesmo, há diferenças biogeográficas e ambientais entre as regiões *Serra do Sudeste*, *Campanha* e *Missões* (leste-sul-oeste) no bioma Pampa que afetam a estrutura funcional das comunidades.

A maior parte dos estudos relacionados a florestas realizados na região do extremo sul do país apresenta um panorama local e basicamente fitossociológico das comunidades. Logo, a principal contribuição desse trabalho foi a de analisar funcionalmente como estão estruturadas as diferentes florestas do bioma tanto em escala local como também fazendo uma relação com a escala regional. Constatar diferenças entre as comunidades florestais da região demonstra a importância, em termos de conservação dos diversos aspectos da biodiversidade, de preservar florestas em distintas regiões, a fim de abranger toda a gama de composição e diversidade funcional presente nas florestas do Pampa. Além disso, diferentes processos ecossistêmicos estão potencialmente associados às diferenças de atributos funcionais aqui observadas, até mesmo em termos locais, onde florestas

ribeirinhas exibem características e, por conseguinte, serviços ecossistêmicos distintos das florestas de encosta.

Outro ponto que gostaria de ressaltar aqui é a importância de empregar análises funcionais intraespecíficas nos trabalhos que visam determinar estruturas funcionais de comunidades. A variação intraespecífica, relacionada com parâmetros de nicho das espécies pode demonstrar outros padrões de diferenciação de como as florestas do Pampa estão estruturadas. Com os dados coletados para a realização deste trabalho (atributos coletados de diferentes indivíduos de uma espécie para cada fator) temos material suficiente para avaliar esse aspecto, sendo este o próximo passo a dar em relação ao estudo das florestas do bioma Pampa.

Apêndices

Apêndice 1 . Valores médios dos atributos por espécie. Para o atributo dispersão por zoocoria: 1 = fruto zoocórico; 0 = não zoocórico.

Espécie	Área foliar (cm ²)	Área foliar específica (mm ² /mg)	Conteúdo de matéria seca foliar (mg .g ⁻¹)	Altura máxima (m)	Tamanho do fruto (mm)	Zoocoria
<i>Achatocarpus praecox</i>	16,54	17,48	337,41	15	6,25	1
<i>Actinostemon concolor</i>	15,38	10,70	444,52	8	6,50	0
<i>Allophylus edulis</i>	9,74	15,35	401,24	14	10,51	1
<i>Aspidosperma australe</i>	18,02	20,16	347,87	18	37,50	0
<i>Banara tomentosa</i>	17,84	21,99	309,46	12	3,00	1
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	5,02	12,12	428,31	19	9,00	1
<i>Calliandra tweediei</i>	0,09	20,57	493,04	8	34,50	0
<i>Calyptanthes concinna</i>	12,99	8,17	488,73	9	5,00	1
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	24,09	17,93	378,02	17	18,75	1
<i>Casearia decandra</i>	10,49	19,01	368,94	15	9,00	1
<i>Casearia sylvestris</i>	15,54	12,50	419,31	14	4,25	1
<i>Celtis iguanea</i>	11,77	24,41	315,75	12	5,80	1
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	29,38	12,83	416,69	17	46,50	1
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	5,61	12,84	379,20	14	12,00	1
<i>Chytarexylum montevidensis</i>	18,69	8,53	396,58	13	10,00	1
<i>Chomelia obtusa</i>	2,93	16,94	392,30	8	8,50	1
<i>Cordia americana</i>	8,55	14,28	391,96	21	5,14	0
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	12,26	14,52	264,34	14	17,50	0
<i>Diospyros inconstans</i>	13,58	11,96	398,32	14	18,80	1
<i>Erythrina cristagalli</i>	20,43	17,99	217,05	17	120,00	0
<i>Eugenia subterminalis</i>	6,50	11,79	418,33	12	12,50	1
<i>Eugenia uniflora</i>	7,16	12,08	451,77	17	15,00	1
<i>Eugenia uruguayensis</i>	9,04	9,18	412,32	12	10,75	1
<i>Ficus luschnathiana</i>	59,17	10,96	284,47	19	18,50	1
<i>Guettarda uruguayensis</i>	18,68	22,80	334,16	9	6,75	1
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	14,20	13,95	412,48	20	132,50	0
<i>Helietta apiculata</i>	6,89	10,67	363,10	18	20,00	0
<i>Holocalix balansae</i>	0,78	18,48	418,16	18	16,75	1
<i>Lithraea brasiliensis</i>	10,77	8,69	413,33	13	5,36	1
<i>Lithraea molleoides</i>	4,31	9,96	413,61	16	5,00	1
<i>Luehea divaricata</i>	35,60	14,20	401,99	18	14,59	0
<i>Myrcia palustris</i>	7,9	9,84	412,15	12	6,65	1
<i>Myrcia selloi</i>	5,67	9,35	405,28	12	4,11	1
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	3,67	8,97	428,42	14	5,25	1
<i>Myrcianthes gigantea</i>	9,54	7,27	454,19	13	10,75	1
<i>Myrcianthes pungens</i>	10,22	7,58	473,91	17	35,00	1
<i>Ocotea acutifolia</i>	11,80	8,20	49,20	14	14,00	1
<i>Ocotea pulchella</i>	9,52	8,94	483,86	16	9,50	1

Espécie	Área foliar (cm ²)	Área foliar específica (mm ² /mg)	Conteúdo de matéria seca foliar (mg .g ⁻¹)	Altura máxima (m)	Tamanho do fruto (mm)	Zoocoria
<i>Parapiptadenia rigida</i>	0,17	13,19	436,73	20	61,25	0
<i>Plinia rivularis</i>	10,56	10,76	503,75	12	10,00	1
<i>Pouteria salicifolia</i>	14,66	7,33	508,78	12	50,00	1
<i>Quillaja brasiliensis</i>	11,07	7,72	404,58	17	7,50	0
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	9,56	17,32	374,22	18	5,00	0
<i>Scutia buxifolia</i>	4,74	12,79	492,66	13	4,67	1
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	8,21	11,87	377,29	12	12,50	0
<i>Sebastiania commersoniana</i>	6,63	12,68	439,69	14	7,03	0
<i>Strychnos brasiliensis</i>	6,03	18,47	312,77	16	12,77	1
<i>Styrax leprosus</i>	13,07	10,04	426,23	11	9,25	1
<i>Trichilia catigua</i>	8,73	12,90	443,12	11	12,50	1
<i>Trichilia clausenii</i>	21,85	10,88	455,23	12	11,04	1
<i>Vitex megapotamica</i>	16,32	16,57	328,85	15	16,22	1
<i>Zanthoxylum fagara</i>	1,79	12,77	330,04	13	7	1
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	4,50	16,13	340,49	14	3,79	0

Apêndice 2 . Relação das espécies e suas abundâncias para cada sítio amostral. ME= Missões encosta; MR= Missões ribeirinha; CE= Campanha encosta; CR= Campanha ribeirinha; SE= Serra do Sudeste encosta; SR= Serra do Sudeste ribeirinha.

Espécies	ME	ME	ME	MR	MR	MR	CE	CE	CE	CR	CR	CR	SE	SE	SE	SR	SR	SR
<i>Achatocarpus praecox</i>	0	27	5	7	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Actinostemon concolor</i>	20	36	40	37	9	0	25	19	2	0	0	48	0	0	0	0	0	0
<i>Allophylus edulis</i>	0	0	2	17	7	9	9	10	39	13	8	11	21	0	5	11	10	27
<i>Aspidosperma australe</i>	4	3	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Banara tomentosa</i>	4	6	0	0	3	0	1	4	15	0	0	8	0	16	3	0	8	1
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0	0	0	0	0	0	11	3	6	1	0	3	29	25	10	34	8	12
<i>Calliandra tweediei</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	14	5	1	0	0	6	5	1
<i>Calyptranthes concinna</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	1	1
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	0	15	1	0	2	0	2	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Casearia decandra</i>	0	1	0	2	10	2	4	4	10	0	4	7	3	17	1	4	0	0
<i>Casearia sylvestris</i>	5	1	1	0	0	0	70	45	52	0	0	0	0	37	39	0	0	0
<i>Celtis iguanea</i>	0	0	0	0	1	0	2	2	0	42	12	3	0	5	4	0	9	5
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	0	6	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	0	0	3	1	2	0	11	6	28	0	2	15	3	9	4	1	0	0
<i>Chytarexylum montevidensis</i>	0	0	0	0	1	1	2	0	18	1	3	3	1	3	0	4	1	2
<i>Chomelia obtusa</i>	10	21	1	11	34	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cordia americana</i>	15	18	39	0	2	1	19	21	3	0	0	1	0	2	1	0	0	0
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	0	0	0	0	0	0	16	20	23	3	3	8	0	3	6	2	0	0
<i>Diospyros inconstans</i>	0	0	0	0	0	0	9	4	20	0	1	6	0	19	4	1	0	0
<i>Erythrina cristagalli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	1	0	2
<i>Eugenia subterminalis</i>	1	1	17	75	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eugenia uniflora</i>	78	64	95	85	69	106	43	73	51	106	43	29	68	18	25	100	31	58

Espécies	ME	ME	ME	MR	MR	MR	CE	CE	CE	CR	CR	CR	SE	SE	SE	SR	SR	SR
<i>Eugenia uruguayensis</i>	1	0	0	20	2	2	10	0	18	16	10	2	2	31	22	34	0	0
<i>Ficus luschnathiana</i>	1	1	2	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Guettarda uruguensis</i>	1	1	0	22	8	30	11	3	9	7	11	10	0	3	3	7	0	0
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	3	1	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Helietta apiculata</i>	2	0	15	0	3	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocalix balansae</i>	4	10	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lithraea brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	3	9	13	0	3
<i>Lithraea molleoides</i>	0	0	0	0	0	0	10	10	24	0	5	1	4	0	3	1	0	0
<i>Luehea divaricata</i>	13	1	4	0	15	0	5	0	21	0	3	5	8	11	2	1	0	0
<i>Myrcia palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	4	6	13	6	5
<i>Myrcia selloi</i>	0	0	0	3	6	35	13	12	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	0	0	0	6	1	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrcianthes gigantea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	1	1	15	3	0
<i>Myrcianthes pungens</i>	13	3	16	5	12	0	9	1	30	0	1	10	14	12	1	3	0	0
<i>Ocotea acutifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	1	20	13
<i>Ocotea pulchella</i>	0	0	0	0	0	0	8	23	6	0	1	1	15	5	8	14	2	1
<i>Parapiptadenia rigida</i>	2	3	2	19	5	25	3	0	0	43	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plinia rivularis</i>	1	1	28	0	0	0	32	10	0	0	0	29	0	0	0	0	0	0
<i>Pouteria salicifolia</i>	0	0	0	2	12	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	5
<i>Quillaja brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	3	0	2
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	8	3	15	21	13	17	7	7	2	11	0	2	0	0	0	0	3	1
<i>Scutia buxifolia</i>	0	0	0	5	2	1	5	2	0	12	9	6	0	0	1	11	3	2
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	2	0	11	87	15	50	21	3	31	3	160	39	3	30	7	38	0	7
<i>Sebastiania commersoniana</i>	0	0	0	118	13	63	24	18	58	59	194	30	49	72	75	118	96	118
<i>Strychnos brasiliensis</i>	0	0	0	28	11	6	23	10	2	7	5	4	0	0	0	0	0	0
<i>Styrax leprosus</i>	0	0	0	0	0	0	5	20	0	0	0	0	1	2	2	2	1	0

Espécies	ME	ME	ME	MR	MR	MR	CE	CE	CE	CR	CR	CR	SE	SE	SE	SR	SR	SR
<i>Trichilia catigua</i>	0	2	12	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichilia clausenii</i>	0	0	0	0	0	0	0	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vitex megapotamica</i>	3	2	0	0	1	0	11	2	16	0	0	0	4	8	3	5	0	0
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	13	0	2	0	0
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	0	0	0	0	0	0	2	9	0	0	8	0	0	3	7	0	0	2