



Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



Tese de Doutorado

Padrões de organização em comunidades de plantas herbáceas

Fernando Joner

Porto Alegre, Agosto de 2012

Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Tese de Doutorado

Padrões de organização em comunidades de plantas herbáceas

Fernando Joner

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências – ênfase em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Valério De Patta Pillar (UFRGS)

Co-orientadora: Prof.^a Dra. Madhur Anand (University of Guelph)

Banca examinadora:

Prof. Dr. Carlos R. Fonseca

Prof. Dr. Fernando L. F. de Quadros

Prof.^a Dra. Sandra Cristina Müller

Defesa pública: 24 de Setembro de 2012

AGRADECIMENTOS

Foram muitas as pessoas das quais obtive auxílio, credibilidade, compreensão e paciência durante todo o curso deste projeto e que contribuíram não somente para a realização desta tese de doutoramento mas também para a minha formação como pesquisador e docente.

Agradeço ao meu orientador Valério Pillar e minha co-orientadora, Madhur Anand.

Aos membros da banca: Carlos Fonseca, Fernando Quadros e Sandra Müller.

Aos meus colegas e amigos (pela ajuda, incentivo ou inspiração): Rodrigo Bergamin, Rafael Machado, Adriane Esquivel, Mark Leithead, Lucas Silva, Julie Anderson, Carolina Blanco, Pedro Maria Ferreira, Camila L. Bonilha, Amanda R. Backes, Grasiela Casas, Felícia Fisher, Gabriele Pilger, Luthiana Carbonel, Luciana Podgaiski, Camila Goldas, Claire Ferrando, Débora Balzan da Silva, Maximiliano S. de Oliveira, Rodrigo Baggio, Alessandra Fidelis, Eduardo Vélez, Bethânia Azambuja, Katia Zanini, Vanessa A. Panachuk, Leticia Dadalt, Marcos Carlucci, Fernanda Brum, Vanderlei Debastiani, Vinícius Bastazini, Pablo Viany Prieto, Armando M. Divan Junior, Marlon C. Vasconcelos, Fabiana Schneck, João Luiz Carraro, André Freiner Barbosa, Carols Guilherme Becker, Mônica F. Kersch-Becker, Alberto Antônio Brunetta, Carlos Eduardo Shnorr.

Aos professores e colaboradores: Gerhard Overbeck, Leandro Duarte, Ilsi Boldrini, Milton Mendonça, José Pedro Trindade.

Pelo apoio, à Silvana Barzoto e Omara Lange.

À coordenadora do Curso de Agronomia da UFFS, Ines C. Burg

Ao diretor da Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, Renato Levien

Às instituições: Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Ufrgs, EMBRAPA Pecuária Sul, UFFS, Secretaria Municipal do Meio-Ambiente (SEMA) de Porto Alegre.

Aos meus pais Gilberto e Bernardete, aos meus irmãos Henrique e Juliana e à minha esposa Gabriele.

A todos, muito obrigado!

Inventaron un cristal que dejaba pasar las moscas. La mosca venía, empujaba un poco con la cabeza y pop ya estaba del otro lado. Alegría enormísima de la mosca.

Todo lo arruinó un sabio húngaro al descubrir que la mosca podía entrar pero no salir, o viceversa, a causa de no se sabe qué macana en la flexibilidad de las fibras de este cristal que era muy fibroso. En seguida inventaron el cazamoscas con un terrón de azúcar adentro, y muchas moscas morían desesperadas. Así acabó toda posible confraternidad con estos animales dignos de mejor suerte.

Julio Cortázar (2008, p.89)

SUMÁRIO

Resumo	10
Abstract	13
Introdução	16
A Natureza da ordem.....	16
Padrões ou processos?.....	19
Apofenia e modelos nulos.....	20
Organização de comunidades biológicas: regras de montagem e filtros ambientais.....	21
Antecedentes históricos.....	23
Abordagens de avaliação de padrões de organização.....	25
Dos objetivos e estrutura da Tese.....	27
Capítulo 1 – Padrões de metaorganização: distinção entre organização de comunidades e metacomunidades	30
Introdução.....	31
Organização no nível de metacomunidades.....	33
Avaliação da organização de metacomunidades.....	36
Padrões de organização no nível de metacomunidades.....	37
Agradecimentos.....	40
Glossário.....	41
Referências bibliográficas.....	42
Capítulo 2 – Trait-convergence and divergence assembly patterns in a temperate forest herbaceous layer along the gradient of canopy closure	47
Abstract.....	48
Introduction.....	49
Methods.....	51
Study sites.....	51
Statistical analysis.....	53
Results.....	55
Discussion.....	57
Conclusion.....	61
Acknowledgements.....	62
References.....	63

Capítulo 3 – Padrões de convergência e divergência de atributos em um experimento de queima controlada em campo nativo.....	74
Introdução.....	75
Material e métodos.....	78
Área de estudo.....	78
Desenho experimental.....	79
Queima experimental.....	80
Vegetação.....	80
Atributos funcionais.....	81
Outras variáveis ambientais.....	82
Análise de dados.....	84
Removendo o efeito do tratamento.....	86
Outras análises.....	86
Resultados.....	87
Padrões de convergência e divergência relacionados ao fogo.....	87
Solo.....	91
Biomassa.....	92
Taxa de decomposição.....	93
Abundância de invertebrados.....	93
Discussão.....	94
Solo e biomassa.....	97
Decomposição e invertebrados.....	98
Agradecimentos.....	101
Referências bibliográficas.....	103
Considerações finais.....	107
Organização no nível de metacomunidades.....	108
Metaorganização: uma contribuição para a teoria geral dos sistemas.....	110
Efeitos antagônicos na estrutura das comunidades.....	111
Referências Bibliográficas.....	114
Apêndice.....	117
Apêndice A - Método de avaliação de padrões de convergência e divergência de atributos.....	118
Apêndice B - Média dos atributos para espécies do experimento de queima).....	121
Apêndice C - Levantamento da composição e proporção da cobertura de espécies do experimento de queima.....	123

LISTA DE FIGURAS

Introdução

Figura 1. Padrões de convergência e divergência de atributos como resultados de filtros ambientais e regras de montagem. Cada figura dentro do *pool* regional representa uma espécie diferente. As cores (azul, vermelho e verde), as formas (quadrado, círculo, triângulo e cruz) e o preenchimento das formas (vazado ou fechado) representam atributos funcionais..... 27

Capítulo 1

Figura 1. A estrutura das metacomunidades é composta pelas estruturas internas das comunidades locais e a variação destas ao longo de um gradiente ambiental ou espacial. Quadros verdes representam comunidades locais, as formas representam espécies diferentes, cujas cores representam atributos funcionais. Os padrões de convergência e divergência referem-se à variação do atributo cor entre espécies da mesma comunidade local (α) ou entre comunidades locais (β)..... 35

Figura 2. Padrões de metaorganização. Modelos de metacomunidades simuladas apresentando diferentes padrões de organização, comparando o padrão de dispersão de atributos ao longo da metacomunidade (i) com o padrão de dispersão interna das comunidades locais (ii). A estrutura das metacomunidades é montada a partir de três matrizes, onde **B** descreve oito espécies por um atributo quantitativo cujos estados variam de 1 a 8, **E** descreve um gradiente ambiental e **W** a presença ou ausência das espécies em 14 comunidades locais. Círculos pretos em (ii) representam as comunidades locais cuja diversidade funcional (dispersão de atributos) foi maior que o esperado ao acaso. Ver texto e métodos descritos em Pillar *et al.* (2009) para mais detalhes..... 44

Capítulo 2

Figure 1. PCoA of communities from site A showing species composition change from open to closed places in the canopy closure gradient. Species: *Cornus canadensis* (Coca), *Epigaea repens* (Epre), *Gaultheria procumbens* (Gapr), *Kalmia angustifolia* (Kaan), *Maianthemum canadensis* (Maca), *Melampyrum lineare* (Meli), *Platanthera obtusata* (Plob), *Pteridium aquilinum* (Ptaq), *Vaccinium angustifolium* (Vaam). PCoA was performed with chord distance between sampling units after double standardization by row and column totals..... 71

Figure 2. Average (A) and coefficient of variation (B) of specific leaf area (SLA in m^2/kg) in herbaceous communities along the canopy closure gradient (arcsine transformed). Data from the twenty quadrats of site A. Leaf figures represent patterns of SLA convergence (A) and divergence (B) along the canopy closure gradient..... 72

Figure 3. Average (A) and coefficient of variation (B) of leaf shape (length/width) in herbaceous communities along the canopy closure gradient (arcsine transformed). Data from the twenty quadrats of site A. Leaf figures represent patterns of leaf shape convergence (A) and divergence (B) along the canopy closure gradient..... 73

Capítulo 3

Figura 1. Distribuição das parcelas experimentais em experimento de queima realizado na Estação Experimental Agronômica da UFRGS. Figura adaptada de Luciana Podgaiski..... 79

Figura 2. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz T (com os atributos médios em cada parcela experimental), a partir das distâncias de corda entre unidades amostrais. Círculos cheios e vazios, respectivamente indicam tratamento queimado e controle, lf – largura da folha e ap – altura da planta..... 89

Figura 3. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz X, contendo a composição de espécies com ponderação difusa com base nos três atributos que maximizaram TDAP: altura da planta, largura da folha e área da folha. A diversidade funcional foi calculada pelo índice de Rao para cada comunidade com base nos mesmos atributos. Círculos fechados representam parcelas experimentais submetidas a queima e círculos abertos às parcelas controle..... 90

Figura 4. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz X, contendo a composição de espécies com ponderação difusa com base na área folhar específica. A diversidade funcional foi calculada pelo índice de Rao para cada comunidade a partir deste mesmo atributo. Círculos fechados representam parcelas experimentais submetidas a queima e círculos abertos as parcelas controle..... 91

Figura 5. O fogo pode afetar de formas antagônicas a estrutura funcional das comunidades, atuando de formas distintas em diferentes níveis da escala espacial, promovendo padrões de convergência e divergência, simultaneamente. Quadros representam o espaço n-dimensional constituído pelos atributos das espécies..... 97

RESUMO

A emergência da ordem e de padrões não-aleatórios na estrutura das comunidades biológicas é um dos tópicos mais complexos e controversos da ecologia de comunidades. Diferentes fatores atuam na forma como as espécies se associam formando distintos padrões de organização na estrutura das comunidades biológicas. Em uma abordagem funcional, esta estrutura é avaliada através dos atributos das espécies que compõem estas comunidades. Filtros ambientais, interações entre espécies e distúrbios afetam a colonização e exclusão das espécies de acordo com seus atributos funcionais, afetando a dispersão destes dentro e entre comunidades, gerando padrões de convergência e divergência de atributos. Em comunidades de plantas herbáceas estes padrões são facilmente acessados, variam localmente e ao longo de diversos gradientes ambientais e, além disso, respondem rapidamente aos distúrbios. Esta tese trata de como espécies de plantas herbáceas estão organizadas em comunidades gerando padrões não-aleatórios na dispersão de atributos funcionais e da inferência dos processos que geram estes padrões. As comunidades locais podem estar espacialmente arranjadas, conectadas entre si pela dispersão das espécies, formando uma metacomunidade. Os padrões de organização das comunidades locais são qualitativamente distintos dos padrões de organização no nível da metacomunidade. Neste contexto, as estruturas internas das comunidades locais são arranjadas espacialmente gerando a estrutura da própria metacomunidade. Este padrão de organização da organização interna é gerado

por um processo de metaorganização, responsável pela emergência de ordem em um nível superior às comunidades locais. A dispersão dos atributos das espécies apresenta variação dentro e entre comunidades, produzindo padrões de α -convergência e α -divergência, β -convergência e β -divergência e gradientes de α -convergência-divergência e β -convergência-divergência ao longo da estrutura da metacomunidade. A metodologia empregada nesta tese possibilita a avaliação dos padrões de dispersão de atributos estritamente relacionados e orientados ao longo de gradientes ambientais. Em comunidades do estrato herbáceo de uma floresta temperada (situada na Reserva ecológica Wolf Lake, Ontário - Canadá) foram avaliados padrões de dispersão de atributos ao longo do gradiente de cobertura do dossel. Em uma das três áreas avaliadas observou-se padrões claros tanto de convergência quanto de divergência de atributos. Em locais onde o dossel era mais fechado as comunidades de plantas herbáceas eram constituídas por espécies semelhantes em termos de SLA e forma da folha. Em locais mais abertos as espécies apresentaram maior discrepância em seus valores de SLA, área e forma da folha, demonstrando padrões significativos de divergência de atributos ao longo deste gradiente ambiental. As outras áreas do estudo não apresentaram padrões significativos, ainda que uma delas tenha apresentado um subconjunto ótimo de atributos semelhantes à primeira área. Analisando as áreas em conjunto averiguou-se um padrão significativo de convergência para a inclinação da planta. Em um experimento de queima controlada (conduzido na Estação Experimental Agronômica da UFRGS, Rio Grande do Sul- Brasil), as parcelas submetidas à queima apresentaram um incremento da diversidade funcional em relação às parcelas mantidas como controle. A heterogeneidade

causada pelo fogo afetou a estrutura funcional das comunidades de plantas produzindo ao mesmo tempo convergência e divergência de atributos. Parcelas queimadas apresentaram maior dissimilaridade de espécies quanto à altura da planta, largura da folha, área da folha e área foliar específica, revelando padrões de divergência. As parcelas mantidas como controle apresentaram espécies de maior porte e folhas mais estreitas e uma similaridade funcional maior dentre as espécies para estes atributos, revelando um padrão de convergência. Padrões significativos de dispersão de atributos também foram obtidos relacionados a outros fatores ambientais mensurados como biomassa área, variáveis do solo, taxa de decomposição e abundância de invertebrados. Observou-se que o fogo também afetou os padrões de organização relacionados a alguns destes gradientes. O fogo afeta estrutura de atributos das plantas de ecossistemas campestres de forma antagônica, promovendo simultaneamente padrões de convergência e divergência de atributos. As comunidades biológicas não são meras “associações fortuitas”, mas também não são organizadas de forma a apresentar padrões tão simplistas quanto muitas vezes se supõe.

Palavras-chave:

Campos, convergência, divergência, dispersão de atributos, filtros ambientais, fogo, metacomunidade, metaorganização, regras de montagem.

ABSTRACT

The emergence of order and non-random patterns on the structure of biological communities is one of the most complex and controversial topics of community ecology. Different factors role in how species are associated forming distinct patterns of organization in the structure of biological communities. In a functional approach, this structure is evaluated through the traits of the species that comprise these communities. Environmental filters, species interactions and disturbances affect colonization and exclusion of species according to their functional traits, affecting the dispersion within and between communities, generating patterns of trait convergence and divergence. In herbaceous plant communities these patterns are easily accessed, present local variation over several environmental gradients and moreover, respond rapidly to disturbances. This thesis is about how species of herbaceous plants are organized into communities generating non-random trait dispersion patterns and about the processes that generate these patterns. Local communities may be spatially arranged, interconnected by dispersal of species, forming a metacommunity. The assembly patterns of local communities may be qualitatively distinct from assembly patterns of the metacommunity level. In this context, the internal structures of local communities are spatially arranged generating the metacommunity structure. This pattern of organization of internal organization is generated by a meta-organization process, responsible for the emergence of order in a higher level than local communities. The dispersion of traits of species presents variation within and between communities, producing patterns

of α -convergence and α -divergence, β -convergence and β -divergence and gradients of α -convergence-divergence and β -convergence-divergence along the metacommunity structure. The methodology used in this thesis enables the evaluation of trait dispersion patterns closely related to environmental gradients. In the herbaceous communities of a temperate forest (situated on the Wolf Lake Reserve, Ontario - Canada) trait dispersion patterns were evaluated along the gradient of the canopy closure. In one of the three sites surveyed we found clear patterns of both trait-convergence and trait-divergence. Along the canopy closure gradient we observed communities formed by species with large SLA and long and narrow leaves being replaced by communities formed by species with smaller SLA and rounded leaves, which we interpret as environmental filtering producing such a trait-convergence. Further, communities located in more open sites contained more distinct species in terms of SLA, leaf area and leaf shape, i.e., indicating a divergence pattern along the canopy closure gradient. The other study sites showed no significant patterns when analyzed alone. When the three sites were analyzed jointly, a significant pattern of convergence for plant inclination was found. In a controlled burning experiment (conducted at the Agricultural Experimental Station of UFRGS, Rio Grande do Sul, Brazil), the plots subjected to burning showed an increase in functional diversity in relation to plots left untreated. The heterogeneity caused by fire affected the functional structure of plant communities while producing convergence and divergence of traits. Burned plots showed greater dissimilarity, revealing patterns of divergence for plant height, leaf width, leaf area and specific leaf area. The plots maintained as control showed taller species and narrower leaves and a greater functional similarity among species

for these traits, revealing a pattern of convergence. Significant patterns of dispersal traits were also obtained related to other environmental factors measured as aboveground biomass, soil variables, decomposition rate and abundance of invertebrates. It was observed that fire also affected dispersion trait patterns related to some of these gradients. The fire affects the structure of plant traits of grassland ecosystems antagonistically, while promoting patterns of convergence and divergence of traits. The biological communities are not merely "fortuitous associations", but they are not assembled as simplistic as frequently supposed.

Keywords:

Assembly rules, Campos, convergence, divergence, trait dispersion, environmental filters, fire, metacommunity, meta-organization.

INTRODUÇÃO

Natureza da Ordem

Auto-organização pode ser encontrada em diferentes sistemas biológicos e emergir simultaneamente em múltiplos níveis e escalas, emaranhando-se em um complexo tecido de camadas sobrepostas de interações. A organização surge de diferentes fatores. Em regra geral, fatores externos determinam boa parte dos padrões de organização de sistemas complexos, restringindo e limitando as interações entre os elementos do sistema. Quando o padrão de organização (ordem) é gerado por propriedades intrínsecas, de interações entre seus elementos, então este sistema possui como propriedade a auto-organização (Bossomaier e Green, 2000).

A vida pode ser descrita como um processo de organização da matéria (kauffman, 1993). Os elementos de qualquer sistema tendem a se dissipar, se desordenar ou se desorganizar com o tempo, seja este sistema, um gás, uma máquina, um organismo, uma empresa ou um ecossistema. Este fato é definido pela termodinâmica, em sua segunda lei, como entropia. A entropia mede o grau de desorganização de um sistema e sempre tende a aumentar com o tempo. O surgimento ou evolução da vida quando esta é vista isoladamente do restante do universo constitui um grande paradoxo, pois, se a entropia tende a aumentar com o tempo, como é possível que a matéria tenha se organizado de uma forma tão complexa produzindo estruturas orgânicas interagentes num *moto perpétuo*? Parte da explicação pode estar na quantidade de energia

requerida e dispersada para o desenvolvimento destes processos biológicos. Isto é, quando incluímos no sistema a quantidade de energia dissipada (todos os megatons diários de energia nuclear liberada pelo Sol necessários para manter a vida) então vemos que a entropia do sistema ainda aumenta. Tamanha quantidade de energia é capaz de gerar processos autopoieticos (de auto-organização) em todos os níveis de organização biológica. Compostos orgânicos complexos são produzidos e replicados, células são organizadas em tecidos, compostos de carbono são sintetizados formando o corpo das plantas verdes, estes compostos criam os corpos dos organismos heterotróficos e fornecem-lhes energia, um fluxo de materiais é mantido nos ecossistemas. Será que esta energia é suficiente para promover processos de auto-organização na estrutura das comunidades biológicas? Será que existem padrões organizados na forma como as espécies se distribuem no espaço ou interagem entre si para formar as comunidades biológicas? As espécies estão distribuídas de uma forma diferente do esperado do que seria uma distribuição aleatória?

O padrão dendrítico encontrado na forma como os rios ocupam as planícies ou como os galhos das árvores se espalham para formar suas frondosas copas, ou as veias e vasos sanguíneos que inervam o corpo todo são bons exemplos de padrões de organização encontrados com regularidade na natureza, inclusive na composição de comunidades biológicas. São arranjos que misturam padrões contraditórios (paradoxais). Por exemplo, as folhas das árvores se distribuem preferencialmente na periferia das copas e assim absorvem maior quantidade de luz e produzem maior quantidade de fotossíntese. O padrão de crescimento das árvores é grandemente

determinado pela fonte de radiação luminosa. As folhas se distribuem ainda de tal forma que o auto-sobreamento é minimizado, gerando um padrão disperso das folhas no alto das copas. Existe, entretanto, uma infinidade de alternativas no modo como os galhos poderiam gerar o mesmo padrão. Milhares de caminhos alternativos pelos quais poderiam ter seguido as gemas apicais em direção à copa da árvore. A exata forma como os galhos se contorceram na direção do céu é fruto de processos estocásticos. Dessa forma, o padrão de crescimento dos ramos e distribuição das folhas é uma mistura de estocasticidade (aleatoriedade), auto-organização (não auto-sobreamento) e “organização” determinada pela fonte de luz. Os padrões de organização biológica (complexificação) são produzidos por processos de limitação, restrição de processos aleatórios. A aleatoriedade é simplesmente o resultado de processos não determinísticos, de uma soma enorme de fatores que não podemos medir ou determinar.

Os processos de **gênese** na natureza são, com frequência, estocásticos e geram padrões aleatórios. A organização (complexificação) é gerada por processos de destruição, morte, selecionando e estruturando o que foi desenvolvido no processo de gênese. Um processo eliminatório organiza a natureza dissipando energia e exportando entropia. Este processo de organização reduz a entropia local, mas não impede que a entropia global sempre aumente. A morte de muitos organismos é o preço da auto-organização na natureza. É neste sentido que Edgar Morin afirma:

“[...] o processo de reorganização se encontra no próprio processo de desorganização. [...] é por ser super-regeneradora e superfênix que um ecossistema só pode viver nas condições da sua própria destruição, pois são as condições da sua regeneração” (Morin, 2002, p. 47 e 49).

Assim, o acúmulo gradual de exclusões ou das probabilidades de exclusão preferencial levaria a um padrão de organização biológica das comunidades, num processo análogo à seleção natural. Como exemplo disso, as sementes de todas as espécies de uma região chegam em um determinado local, mas apenas algumas apresentam as características que as possibilitam se estabelecer naquele tipo de solo para germinar. Dentre as que germinaram muitas requerem os mesmos recursos e irão competir levando à exclusão de algumas delas. A soma destes processos pode levar ao desenvolvimento de comunidades com estruturas organizadas.

Padrões ou processos?

A auto-organização é um padrão ou um processo? Um processo é uma sucessão de estados ou mudanças e um padrão é uma estrutura onde elementos se repetem. Na natureza, os padrões estão por onde quer que olhemos; na nervura das folhas, na pelagem dos animais ou na distribuição das flores em um campo, são facilmente percebidos e podem ser avaliados através de metodologias adequadas. Estes padrões são gerados por processos que modificam os diversos elementos e imprimem a manifestação destas mudanças na natureza, tal como a fotossíntese nas folhas, a seleção natural que promove maior adaptação de animais camuflados e a dispersão das sementes que espalham as plantas pelo campo. Os processos são avaliados e *inferidos* através das mudanças dos padrões. Dessa forma, a auto-organização é um processo, pois altera a configuração dos elementos de um sistema sendo que esta alteração é promovida pela interação dos mesmos elementos. Este

processo de auto-organização pode gerar padrões característicos nas estruturas biológicas que podemos definir como padrões de auto-organização, isto é, padrões gerados por processos de auto-organização. A mera descrição de padrões não deve ser objetivo da ecologia, pois constituiria apenas uma “coleção de selos” de pouca utilidade científica, social ou ambiental. Devemos pois, inferir os processos que os geram para conhecer as regularidades da natureza.

Apofenia e modelos nulos

Para lidar com a inundação constante de informações que recebe e interpretar o mundo o cérebro seleciona e agrupa estas informações em padrões. Este fenômeno cognitivo conhecido como apofenia (ou pareidolia) é o que nos faz reconhecer formas em dados aleatórios ou estocásticos, como por exemplo, observar rostos onde quer que encontremos dois pontos nivelados acima de um traço, ou ainda, visualizar formas em nuvens ou constelações. Tais formas são criações do cérebro para lidar com a complexidade do mundo, reconhecendo padrões onde há apenas aleatoriedade. É possível que seja mais vantajoso do ponto de vista evolutivo, incorrer no erro do tipo I, observar algo ruim, perigoso onde não há, do que no erro do tipo II, não reconhecer tal perigo onde de fato ele existe. Disso decorre nossa dificuldade em reconhecer ou reproduzir a aleatoriedade e nossa facilidade em subestimarmos ou negligenciarmos os efeitos da aleatoriedade (Diener e Thompson, 1985; Falk e Konold, 1997). Daí recorre o problema envolvido nesta tese: como reconhecer padrões não aleatórios na associação entre espécies que formam as comunidades biológicas? A simples observação direta da natureza não

possibilita distinguir tais padrões. Para tanto devemos comparar os padrões de distribuição das comunidades biológicas reais, obtidas em campo, com comunidades simuladas. Isto é, as comunidades observadas são reestruturadas, sorteando que espécies irão constituir cada comunidade. Este processo é repetido milhares de vezes de forma que se possa comparar se a estrutura das comunidades observadas difere estatisticamente da estrutura das comunidades simuladas deste modelo nulo. Através destas poderosas ferramentas de análise podemos driblar nossa tendência de encontrar padrões regulares ou ordem onde existe apenas caos.

Organização de comunidades biológicas: regras de montagem e filtros ambientais

É certo que existem padrões homogêneos na forma como as espécies se distribuem no espaço, formando, por exemplo, as manchas de vegetação, florestas, campos. Podemos ver numa paisagem que as plantas mudam conforme olhamos uma área mais seca ou mais úmida. Estes padrões são ditados pelo ambiente físico. As espécies estão onde o ambiente lhes é propício. Mas será o ambiente a única força de organização das comunidades biológicas, de forma que estas sejam apenas um resultado da soma das lutas isoladas de cada espécie com seu ambiente? Qual seria a importância das interações biológicas na colonização e estabelecimento das espécies? Existem padrões de auto-organização em comunidades biológicas? Será a força da competição grande o suficiente para que espécies funcionalmente parecidas se excluam mutuamente?

O termo **regras de montagem** (“*assembly rules*”) foi primeiramente utilizado por Jared M. Diamond que cunhou este conceito em seu célebre trabalho “*Assembly of species communities*” em 1975. Nele, Diamond tenta mostrar como as comunidades de pássaros em Nova Guiné e ilhas associadas são estruturadas de forma que apenas algumas das possíveis combinações de espécies do *pool* regional são estáveis. De todas as combinações possíveis de espécies formando subconjuntos do *pool* regional, apenas algumas delas realmente existiriam na natureza. Estas combinações estáveis resistiriam às invasões de outras espécies que as transformariam em “combinações proibidas”. A estabilidade destas combinações dependeria ainda do tamanho da ilha ou quantidade de recursos, os quais possibilitariam comunidades com menor ou maior número de espécies. Estas regras de montagem que restringem as associações entre espécies são explicadas pela competição difusa entre as espécies de forma que coexistem as espécies que apresentam menor sobreposição de nicho. Diversas são as formas como os autores têm delimitado o que entendem por regras de montagem. O termo tem sido utilizado por alguns autores para se referir aos *processos* através dos quais as comunidades são formadas (Cole 1983, Hunt 1991), mas a maioria o utiliza para se referir aos *padrões* que evidenciam tais processos (Wilson 1999). Mais importante que a distinção entre padrões e processos é a divergência dos autores em delimitar quais tipos de padrões de organização de comunidades consideram como regras de montagem. Alguns autores (Weiher e Keddy por exemplo) consideram regras de montagem *qualquer* restrição que limite a coexistência das espécies na formação das comunidades locais, sejam limitações bióticas (interações entre espécies) e abióticas, ou seja padrões

mediados pelo ambiente, também denominados de **filtros ambientais**, mas a maioria reserva o termo apenas para padrões gerados através das interações entre as espécies. Como apontado por Wilson (1999), se considerarmos o termo regras de montagem para qualquer tipo de restrição implicada às comunidades biológicas, incluindo aquelas mediadas por fatores ambientais (filtros ambientais) então um novo termo teria de ser criado para se designar apenas aquelas relacionadas às interações entre as espécies (algo como “regras de montagem propriamente ditas” ou “regras de montagem *sensu stricto*”) o que agregaria apenas mais confusão ao já populoso bestário dos conceitos ecológicos. Nesta tese, consideramos que os padrões de organização das comunidades biológicas devem ser distinguidos de acordo com suas causas: *Filtros ambientais*, para os padrões mediados pelo ambiente (abióticos) e *regras de montagem*, devido às interações entre as espécies (bióticos).

Antecedentes históricos

“The truth of the principle that the greatest amount of life can be supported by great diversification of structure, is seen under many natural circumstances. In an extremely small area, especially if freely open to immigration, and where the contest between individual and individual must be very severe, we always find great diversity in its inhabitants.” (Darwin, 1859).

A ideia da coexistência entre espécies com diferentes características têm antecedentes ainda mais antigos que o trabalho de Diamond, de forma que podemos encontrar a semente da ideia de regras de montagem nos trabalhos de Darwin (1859) e Warming (1909). Em contraposição, a ideia de que as espécies vegetais coexistentes apresentam similaridades em suas

características de história de vida, morfologia e fisiologia já eram sustentadas por pioneiros da fitogeografia e fitossociologia como Raunkiaer (1934).

A discussão sobre as comunidades serem estruturadas por processos estocásticos ou, em oposição, por processos determinísticos é muito anterior à aparição do termo “regras de montagem” e nos remete ao debate do início do século XX que contrastava comunidades vistas como superorganismos, cujos membros estão intimamente associados, como partes de um organismo. Esta visão de Frederic Clements (1916) foi fortemente contrastada com o conceito individualista de comunidade por Gleason (1926), “*An association is not an organism ... but merely a coincidence*”. A relação entre as espécies coexistentes é simplesmente o resultado da similaridade das tolerâncias e necessidades individuais de cada espécie.

Alguns autores têm denunciado a falta de avaliação histórica deste tema e apontam que muitas questões já eram consideradas pelos ecólogos pioneiros Clements e Gleason. Regras de montagem e filtros ambientais são apenas conceitos modernos e abordagens novas para a solução de questões antigas (Booth e Larson, 1999). Entretanto, a reformulação de questões antigas sob a luz de novas abordagens e técnicas pode trazer novas respostas e um aprofundamento até então inviável. Em especial, a organização de comunidades biológicas sob a abordagem de regras de montagem e filtros ambientais pode esclarecer até que ponto e em que proporção as comunidades são estruturadas pelos diferentes processos de organização.

Abordagens de avaliação de padrões de organização

Diferentes abordagens têm sido utilizadas para avaliar padrões de organização de comunidades biológicas de acordo com o tipo de elementos observados como objetos de estudo nestas comunidades. Pode-se encontrar padrões não aleatórios na distribuição das **espécies**, dos **grupos funcionais** (ou guildas) ou na dispersão de **atributos funcionais**. Alguns tipos importantes de padrões são: coocorrência de espécies ou tabuleiro de xadrez (*Checkerboard*), limitação na riqueza de espécies, limitação de similaridade, proporcionalidade de guilda e convergência e divergência de atributos.

O padrão de **tabuleiro de xadrez** (*checkerboard*) é tipo de padrão de coocorrência das espécies baseado na presença e ausência de espécies. (Connor e Simberloff 1979). Este é possivelmente o primeiro tipo de regra de montagem proposto. Neste tipo de padrão as espécies do *pool* regional estão distribuídas nas comunidades locais de forma que algumas espécies coocorrem menos do que o esperado pelo acaso.

Limitações na riqueza de espécies: O número de espécies que podem coexistir localmente deve ser limitado pelo número de nichos em determinado ambiente (Ricklefs, 1987). Logo, deve haver uma constância no número de espécies, promovendo uma baixa variância na riqueza de espécies.

Limitação de similaridade: Há um limite em quão similares morfologicamente podem ser duas espécies coexistentes (MacArthur e Levins 1967). A coexistência das espécies é mantida pela diferenciação de seus nichos. Esta hipótese está ligada a diversos tipos de regras de montagem: limitação do número de espécies, proporcionalidade de guilda, divergência de atributos. Aqui, pressupõe-se sempre uma pequena sobreposição de nicho.

Proporcionalidade de guilda: Espécies com nichos similares competem mais, logo tendem a coocorrer em menor frequência. Uma restrição no processo de agrupamento das espécies em comunidades de forma que um número ou proporção limitada de espécies do mesmo grupo funcional (ou guilda) possa coexistir. Dessa forma, espera-se que a proporção do número de espécies dentro de cada grupo funcional seja constante. Este tipo de regra de montagem deve ser mais evidente quanto menor for a adversidade ambiental (Holdaway e Sparrow 2006). Alguns consideram a proporcionalidade de guilda uma forma indireta de avaliar regras de montagem baseadas em atributos, pois pressupõe diferenças funcionais entre as guildas.

Convergência e divergência de atributos: As espécies que coexistem nas comunidades locais podem apresentar uma grande similaridade funcional, isto é, uma convergência de atributos funcionais, quando condições ambientais limitam que espécies se estabelecem de acordo com suas tolerâncias ecológicas. Neste caso o ambiente opera como uma espécie de filtro (filtro ambiental). Um padrão oposto, de divergência de atributos, é esperado quando a força da competição entre as espécies restringe ou limita a coexistência de espécies funcionalmente similares (Figura 1). Este padrão é esperado em escalas espaciais menores ou quando as condições ambientais são menos adversas. A distribuição aleatória de atributos pode se dar pela sobreposição de ambos processos contraditórios, filtros ambientais e limitação de similaridade, mas também pela ausência de qualquer processo ou por processos estocásticos de dispersão e estabelecimento.

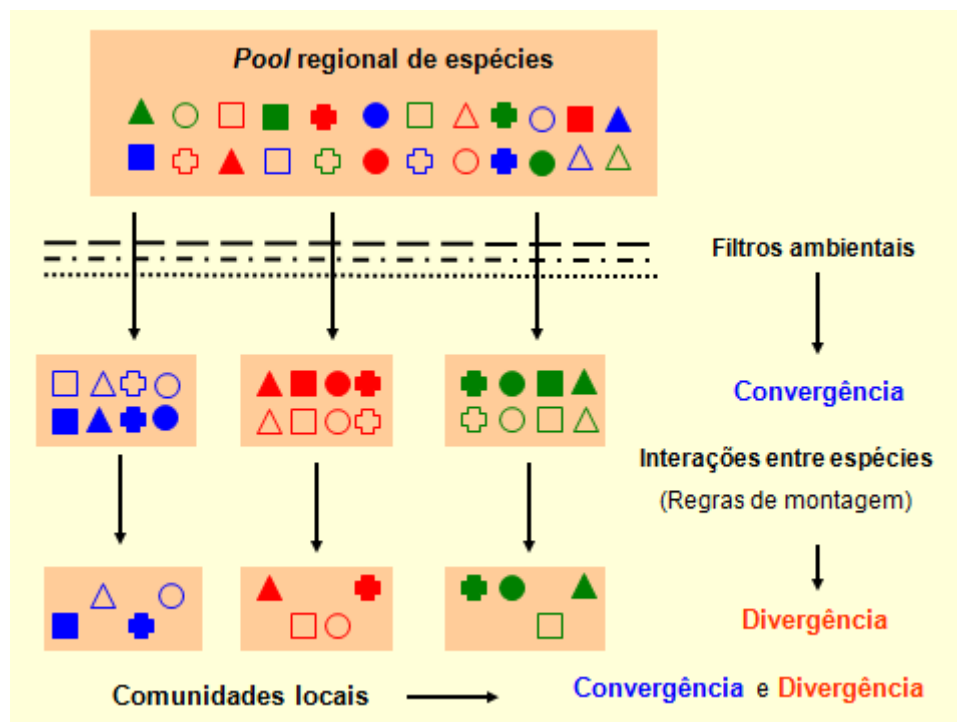


Figura 1. Padrões de convergência e divergência de atributos como resultados de filtros ambientais e regras de montagem. Cada figura dentro do *pool* regional representa uma espécie diferente. As cores (azul, vermelho e verde), as formas (quadrado, círculo, triângulo e cruz) e o preenchimento das formas (vazio ou fechado) representam atributos funcionais.

Dos objetivos e estrutura da Tese

Esta tese trata de como espécies de plantas herbáceas estão organizadas em comunidades gerando padrões não-aleatórios na dispersão de atributos funcionais e da inferência dos processos que geram estes padrões. O objetivo geral da tese é avaliar como comunidades de plantas herbáceas são estruturadas por filtros ambientais e regras de montagem originando padrões de convergência e divergência de atributos ao longo de diferentes gradientes ambientais. A maior contribuição teórica desta tese pretende ser a elucidação de alguns níveis de complexidade que muitas vezes são negligenciados na literatura acerca da organização das comunidades. Os padrões de organização

encontrados na escala da metacomunidade podem ser qualitativamente distintos dos padrões de organização das comunidades locais. Alguns processos são normalmente atribuídos exclusivamente a padrões de convergência ou divergência de atributos. Entretanto, na realidade, podem afetar simultaneamente de forma antagônica a estrutura das comunidades.

O tema é desenvolvido ao longo de três capítulos. O primeiro, intitulado *“Padrões de metaorganização: distinção entre organização de comunidades e metacomunidades”* é um artigo teórico, escrito para a tese sob a forma de nota científica em língua portuguesa, mas posteriormente será traduzido para a língua inglesa para publicação em periódico científico adequado. Nele apresento modelos e simulações nos quais se podem distinguir algumas diferenças da estrutura das comunidades locais para a estrutura da metacomunidade. O segundo capítulo, intitulado *“Trait-convergence and divergence assembly patterns in a temperate forest herbaceous layer along the gradient of canopy closure”* é um artigo aceito para publicação no periódico científico *Community Ecology*. Trata-se de uma avaliação da estrutura funcional da sinúcia herbácea em uma floresta mista, transição entre a floresta decídua ao sul e a floresta temperada ao norte da América do Norte. Este trabalho foi desenvolvido em Ontário (Canadá) sob a orientação de Madhur Anand, professora da Universidade de Guelph. O terceiro capítulo, intitulado *“Padrões de convergência e divergência de atributos em um experimento de queima controlada em campo nativo”* compila os resultados de um experimento de queima controlada em uma área de campo nativo da Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, situada na região da Depressão Central do Rio Grande do Sul (Brasil). Este experimento foi realizado em parceria com minha

colega, também doutoranda deste PPG em Ecologia, Luciana R. Podgaiski, que avalia os efeitos do fogo na estrutura funcional de artrópodes. Os resultados apresentados neste capítulo poderão mais tarde ser explorados em diferentes artigos de acordo com objetivos mais específicos. Aqui, avaliamos diferentes efeitos do fogo em padrões de distribuição de atributos e sua influência em padrões relacionados a outros fatores ambientais, discutindo seus efeitos contraditórios.

Capítulo 1

PADRÕES DE METAORGANIZAÇÃO: DISTINÇÃO ENTRE ORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES E METACOMUNIDADES



INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidades tem demonstrado alguns processos de estruturação das comunidades biológicas por fatores bióticos, abióticos e neutros. Uma grande variedade de abordagens, conceitos e metodologias enfocam diferentes aspectos da organização de comunidades que nenhum deles isoladamente é capaz de sintetizar. A mais recente e promissora abordagem para avaliar padrões de organização em comunidades biológicas é a abordagem de metacomunidades (Leibold e Mikkelsen, 2002; Leibold *et al.*, 2004; Logue *et al.*, 2011; Winegardner *et al.*, 2012), na qual uma metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais conectadas pela dispersão das espécies (Leibold *et al.*, 2004). Padrões não aleatórios são procurados tanto na estrutura interna das comunidades locais quanto na estrutura da metacomunidade, entretanto é notório a falta de distinção entre estas escalas. Neste contexto, as estruturas internas das comunidades locais são arranjadas espacialmente gerando a estrutura da própria metacomunidade. A este padrão de organização da organização interna chamamos neste artigo de metaorganização. Este trabalho não pretende ser uma proposta de mais um método para avaliar a organização de comunidades biológicas, mas mostrar que há uma distinção entre padrões de organização de comunidades e de metacomunidades.

Um grande avanço no estudo da organização de comunidades biológicas foi o surgimento da abordagem baseada em atributos que é potencialmente uma forma de integrar diferentes concepções teóricas dentro da ecologia de comunidades (Ackerly e Cornwell, 2007), unificando a teoria de nicho (Hutchinson, 1957; Macarthur e Levins, 1967) e o estudo de gradientes

ecológicos. Nesta abordagem, os processos que estruturam as comunidades locais são inferidos através de padrões não aleatórios na dispersão dos atributos das espécies: convergência e divergência.

Quando o ambiente estrutura as comunidades, restringindo o estabelecimento e a colonização de espécies de acordo com suas características e faixas de tolerância o resultado são comunidades locais constituídas por espécies funcionalmente similares, ou seja, convergência de atributos como resultado de filtros ambientais (Keddy, 1992; Weiher e Keddy, 1995; Weiher *et al.*, 1998; Wilson, 1999a). Entretanto, espécies funcionalmente similares tendem a se excluírem, resultando em comunidades cujas espécies apresentam pequena sobreposição de nicho, isto é, uma limitação de similaridade (Macarthur e Levins, 1967) detectável através de um padrão de divergência de atributos (Keddy, 1992; Weiher e Keddy, 1995; Wilson, 1999a). Este último tipo de organização de comunidades é uma forma de regra de montagem (Diamond, 1975), na qual as associações entre as espécies são restringidas pelas interações bióticas. Alguns autores têm utilizado este termo para qualquer tipo de restrição imposto ao *pool* regional de espécies, sejam bióticos ou abióticos (Götzenberger *et al.*; Keddy, 1992), outros restringem o termo às limitações por interações bióticas, distinguindo regras de montagem de filtros ambientais (Wilson, 1999b), como será abordado neste trabalho.

Entretanto, duas dificuldades em especial têm constrangido os ecólogos na compreensão da organização de comunidades biológicas. Em primeiro lugar, estes padrões de convergência e divergência de atributos podem ser de difícil constatação, pois os processos que geram estes padrões são antagônicos e podem se sobrepor resultando em aparente aleatoriedade (Wilson, 1999a; 2007).

Algumas tentativas têm sido sugeridas para contornar esta limitação, pela distinção entre alfa-nichos e beta-nichos (Stubbs e Wilson, 2004) por correlações matriciais parciais da dispersão de atributos com gradientes ambientais (Pillar *et al.*, 2009),

Outro problema igualmente importante é a falta de distinção da escala na qual se está procurando por padrões de organização. Em geral não se distinguem os padrões de organização de comunidades dos padrões de metacomunidades.

Organização no nível de metacomunidades

A organização de espécies (*species-sorting*) é um dos paradigmas conceituais para o estudo de metacomunidades (Leibold *et al.*, 2004; Logue *et al.*, 2011; Winegardner *et al.*, 2012). Neste contexto, diferentes estruturas podem ser avaliadas na escala de metacomunidades. A avaliação de matrizes de incidência (presença e ausência) de espécies por sítio possibilita o reconhecimento de diferentes aspectos da estrutura de metacomunidades (Leibold e Mikkelsen, 2002); coerência, *turnover* e limites (*boundary clumping*) e diferentes padrões como tabuleiro de xadrez, aninhamento, gradientes clementsianos, gleasonianos e homogêneos. Padrões mais sutis de organização de metacomunidades podem ser percebidos pela abordagem de atributos onde podemos avaliar padrões de *turnover* de atributos e de dispersão de atributos. Os padrões convencionais para avaliar a estrutura das comunidades locais, convergência e divergência de atributos, resultam de padrões não aleatórios na estrutura *interna* destas. Isto é, não há nestes padrões qualquer informação sobre a variação destas estruturas entre as comunidades locais, ou seja, ao longo da metacomunidade.

Em uma metacomunidade, as comunidades locais estão associadas e estruturadas espacialmente. Comunidades próximas tendem a ter composição de espécies similares pela dispersão das espécies, e estarem sob condições ambientais similares. Quando comunidades estão estruturadas em metacomunidades há uma estrutura da metacomunidade que não se limita a soma das estruturas das comunidades locais, mas agrega a informação de como as estruturas das comunidades locais variam de uma para outra. Assim há um padrão de organização na estrutura da metacomunidade que difere das organizações internas das comunidades locais. As comunidades locais apresentam uma estrutura interna caracterizada pela forma como as espécies estão associadas. Esta estrutura pode ser afetada por diferentes processos como filtros ambientais, interações entre espécies, gerando padrões não-aleatórios na composição de espécies ou sua estrutura funcional, padrões de convergência e divergência de atributos. Estes padrões variam entre as comunidades locais gerando padrões de organização na escala da metacomunidade. As estruturas internas das comunidades locais são arranjadas espacialmente gerando a estrutura das metacomunidades (Figura 1). A este processo de organização da organização interna chamamos de metaorganização.

Quando avaliamos padrões de organização na escala das comunidades locais o elemento que constitui a menor unidade é a espécie (ou o indivíduo em alguns casos), ou seja, a estrutura se constitui pelas interações entre estas unidades. São estas unidades que devem ser aleatorizadas nos modelos nulos. A avaliação de organização em metacomunidades cria um problema: qual é a unidade que forma a estrutura da metacomunidade, as espécies dentro das

comunidades locais ou são as próprias comunidades locais? A resposta talvez seja obrigatoriamente ambas.

Neste trabalho, propomos que para compreender integralmente a organização na escala de metacomunidades devemos avaliar não somente a estrutura interna das comunidades locais, padrões de convergência e divergência de atributos, mas como estes variam ao longo da metacomunidade. Nesta escala, os padrões de convergência e divergência de atributos podem ser desdobrados em pelo menos seis padrões diferentes (glossário): α -convergência, α -divergência, β -convergência, β -divergência, gradiente de α -convergência-divergência e gradiente de β -convergência-divergência.

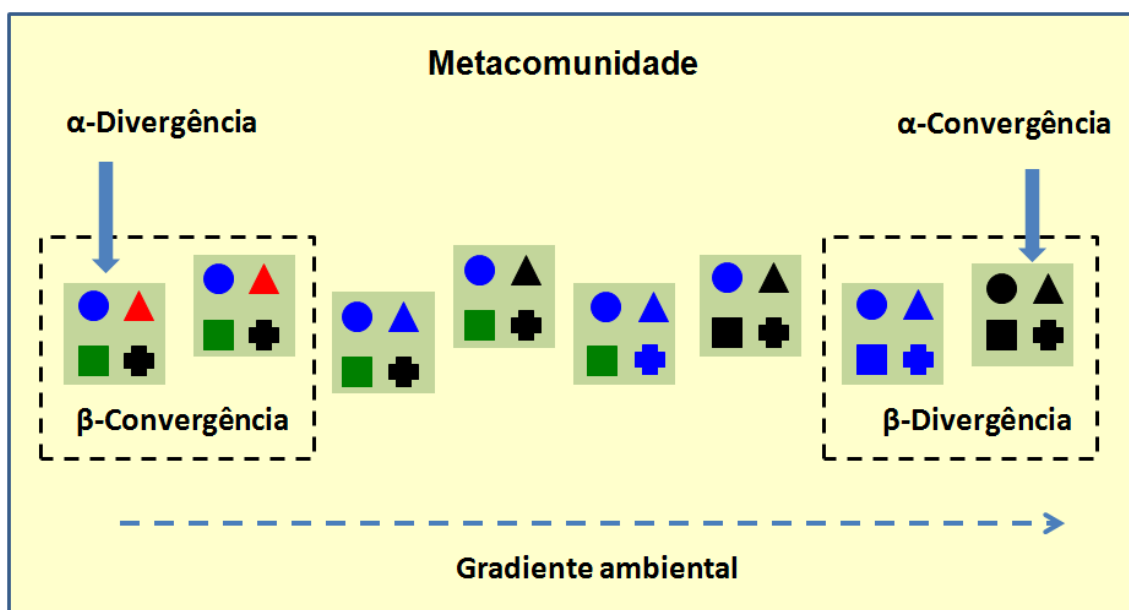


Figura 1. A estrutura das metacomunidades é composta pelas estruturas internas das comunidades locais e a variação destas ao longo de um gradiente ambiental ou espacial. Quadros verdes representam comunidades locais, as formas representam espécies diferentes, cujas cores representam atributos funcionais. Os padrões de convergência e divergência referem-se à variação do atributo cor entre espécies da mesma comunidade local (α) ou entre comunidades locais (β).

Avaliação da organização de metacomunidades

Já existem alguns elementos de uma metodologia capaz de avaliar estes padrões complexos de metaorganização. A diversidade funcional (FD), principalmente através da entropia quadrática de Rao (Rao, 1982), pode ser utilizada para avaliar o grau de similaridade de atributos entre espécies (Petchey e Gaston, 2002; 2006) e tem sido particionada em componentes intra e inter-comunidades (α e β FD, respectivamente) de forma semelhante à realizada por Whittaker (1975) para particionar a diversidade de espécies (Pavoine e Dolédec, 2005; Ricotta, 2005; De Bello *et al.*, 2009). De Bello *et al.* (2009) encontraram um padrão de convergência de atributos na escala das comunidades locais (α FD menor que o esperado ao acaso) e divergência de atributos entre as comunidades (β FD maior que o esperado ao acaso). De outra forma, os padrões encontrados naquele estudo podem descrever a metacomunidade com um padrão de metaorganização constituído por α -convergência e β -divergência. Entretanto, apesar de solucionar a partição da dispersão em elementos dentro e entre comunidades, este método não permite dissociar divergência e convergência quando ocorrem na mesma escala, dentro ou entre comunidades. Este paradoxo dificulta a investigação de padrões de organização (Wilson, 1999a; 2007; Pillar *et al.*, 2009), em especial aqueles governados por processos de limitação de similaridade (e.g. α -divergência). Um método capaz de dissociar os padrões de convergência e divergência de atributos associados a um gradiente ambiental foi proposto recentemente (Pillar *et al.*, 2009). Entretanto, este método não avalia padrões de organização no nível das comunidades locais. Os padrões de convergência e divergência de atributos (TCAP e TDAP, respectivamente) evidenciados por este método são padrões na escala de metacomunidades e, por

tanto, não podem ser particionados em componentes α e β , mas evidenciam um nível de organização em uma escala superior às comunidades locais.

Padrões de organização no nível de metacomunidades:

O método descrito por Pillar e colaboradores (2009) requer três matrizes e utiliza correlações matriciais para relacionar a estrutura funcional das comunidades com um gradiente ambiental. A matriz **B** contendo espécies descritas por atributos, a matriz **W** contendo comunidades descritas por espécies e a matriz **E**, comunidades descritas pelas variáveis ambientais (Apêndice A).

Metacomunidades hipotéticas foram montadas com dados artificiais para ilustrar os possíveis resultados de diferentes combinações de padrões de convergência e divergência ao longo de um gradiente ambiental (Figura 2). Construímos esses modelos para representar padrões evidentes quando comparando as matrizes **B**, **W** e **E**. Ao lado das matrizes cada modelo apresenta o resultado gráfico da avaliação da divergência interna de cada sub-comunidade medida pela comparação da diversidade funcional observada pela simulada ($Rao_{(obs)}/Rao_{(rand)}$). Estes modelos mostram diferentes estruturas de organização em metacomunidades. Ambos os padrões, convergência e divergência de atributos das comunidades podem estar ou não relacionados ao gradiente ambiental.

Dentre estes padrões podemos observar: convergência de atributos relacionada ao gradiente ambiental (2A), divergência de atributos relacionada ao gradiente ambiental (2B), convergência e divergência simultaneamente e ambas relacionadas ao gradiente ambiental (2C), sendo que cada qual responde a uma

parte diferente do gradiente. A figura 2D apresenta comunidades internamente divergentes, isto é, comunidades constituídas por espécies mais distintas funcionalmente do que o esperado por comunidades aleatoriamente montadas (limitação de similaridade). Entretanto, esta organização não está estruturada ao longo do gradiente ambiental e assim não é computada em $\rho(\mathbf{XE.T})$. Da mesma forma, o padrão apresentado em 2F se constitui de comunidades com espécies muito similares em termos de atributos, mas esta convergência de espécies dentro das comunidades não está estruturada ao longo do gradiente e assim não está contida em $\rho(\mathbf{TE})$. Em 2E as comunidades foram montadas aleatoriamente e não apresentam qualquer estrutura de organização no nível de comunidades ou metacomunidades. Por fim, o modelo 2G apresenta um padrão complexo de organização no qual as comunidades são todas constituídas por espécies similares em termos de atributos (convergência interna). Entretanto, a diferença funcional *entre* as comunidades aumenta ao longo do gradiente. Este padrão poderia ocorrer em metacomunidades cuja diversidade funcional beta estivesse estruturada ao longo de um gradiente, isto seria o equivalente ao incremento de uma “beta-divergência” ao longo de um gradiente. Podemos explicar a emergência de tal padrão de organização através de dois processos distintos. O primeiro seria o surgimento de comunidades tipicamente Clementsianas, as quais constituiriam comunidades discretas com composições de espécies distintas. O desenvolvimento de um tipo de comunidade ou de outro, dependeria de um processo histórico, ou seja, de que espécie ou grupo de espécies primeiro se estabeleceu no local. Este processo geraria alta beta diversidade funcional em um dos lados do gradiente e também seria computado em $\rho(\mathbf{XE.T})$ como divergência, uma vez que apresenta um padrão de divergência entre comunidades ao longo de

um gradiente E1 (um gradiente de beta-divergência na escala de metacomunidades). Entretanto, um segundo processo poderia *simular* este mesmo padrão, não obstante, seria apenas o resultado da interação de dois filtros ambientais em que um deles é desconhecido. Quando ambos os filtros ambientais são mensurados e constituem um gradiente ambiental complexo (E2) o que se observa é um simples padrão de convergência. Reordenando as comunidades pela segunda variável ambiental de E2 podemos perceber tratar-se de dois padrões antagônicos de convergência (Figura 2H). Neste caso, o efeito do primeiro filtro ambiental na estrutura funcional das comunidades está condicionado ao segundo filtro ambiental.

Estes modelos mostram que a estrutura da metacomunidade não pode ser caracterizada e compreendida unicamente pelas estruturas das comunidades locais. Padrões de organização de metacomunidades com esta abordagem já foram observados em campos naturais em gradientes de nitrogênio e pastejo, na colonização de manchas de floresta de Araucária (Pillar *et al.*, 2009), envolvendo gradientes filogenéticos (Pillar e Duarte, 2010), variação intra-específica (Carlucci *et al.*, 2012) e no estrato herbáceo de uma floresta temperada em um gradiente de cobertura de dossel (Joner *et al.*, in press).

Estruturas como coerência, *turnover* de espécies, aninhamento, limites (*boundary clumping*) e outros (Leibold e Mikkelsen, 2002) são de fato elementos da estrutura da metacomunidade e têm sido utilizados com êxito para encontrar padrões não aleatórios na escala da metacomunidade (Heino, 2005). Padrões mais sutis e complexos podem ser obtidos por uma abordagem de atributos funcionais, mas grande parte dos trabalhos, mesmo aqueles que utilizam a abordagem de metacomunidades, limita suas conclusões na compreensão de

como interações locais e processos regionais afetam a estrutura das *comunidades locais*, apenas. Compreender a organização da estrutura das comunidades locais, arrançadas em metacomunidades e compreender a organização da estrutura da metacomunidade são questões distintas.

Novas metodologias que possibilitem a partição da hiper-estrutura em elementos dentro e entre comunidades e que ao mesmo tempo consigam distinguir convergência e divergência dentro da mesma escala poderão integrar estes padrões de metaorganização.

Agradecimentos

Agradecemos Vanderlei J. Debastiani pela compilação do modelo nulo para avaliação de α -divergência, ao Leandro Duarte por valiosas contribuições e sugestões de modelos. À CAPES pela bolsa de doutorado de F.J.

Glossário

Padrões de metaorganização: hiperestrutura de atributos em metacomunidades. (Todos os padrões de organização e metaorganização descritos aqui podem ser funcionais ou filogenéticos).

Metaorganização: padrão de organização da metacomunidade no qual as estruturas internas das comunidades locais estão espacialmente estruturadas.

α -Convergência: padrão de organização interna das comunidades locais no qual as espécies apresentam maior similaridade que o esperado ao acaso.

α -Divergência: padrão de organização interna das comunidades locais no qual as espécies apresentam menor similaridade que o esperado ao acaso.

β -Convergência: maior similaridade entre as espécies de comunidades locais distintas, ou seja, convergência entre comunidades locais.

β -Divergência: menor similaridade entre as espécies de comunidades locais distintas, ou seja, divergência entre comunidades locais.

Gradiente de α -convergência-divergência: padrão de metaorganização no qual a similaridade das comunidades locais (α -convergência e divergência) varia ao longo da metacomunidade.

Gradiente de β -convergência-divergência: padrão de metaorganização no qual a similaridade das espécies entre as comunidades (beta β -convergência e divergência) varia ao longo da metacomunidade.

Turnover de espécies: substituição de espécies ao longo de um gradiente na metacomunidade.

Turnover funcional: substituição de espécies (ou outra unidade de descrição) com diferentes atributos ao longo de um gradiente na metacomunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 135-145, 2007.

CARLUCCI, M. B. et al. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 1, p. 176-186, 2012.

DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 3, p. 475-486, 2009.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. e DIAMOND, J. M. (Ed.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p.342-444.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, n. 1, p. 111-127, 2012.

HEINO, J. Metacommunity patterns of highly diverse stream midges: Gradients, checkerboards, and nestedness, or is there only randomness? **Ecological Entomology**, v. 30, n. 5, p. 590-599, 2005.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, n. 2, p. 415-427, 1957.

JONER, F.; ANAND, M.; PILLAR, V. Trait-convergence and divergence assembly patterns in a temperate forest herbaceous layer along the gradient of canopy closure. **Community Ecology**, in press.

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

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LOGUE, J. B. et al. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482-491, 2011.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377–385, 1967.

PAVOINE, S.; DOLÉDEC, S. The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 12, n. 2, p. 125-138, 2005.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002..

_____. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology Letters**, v. 13, n. 5, p. 587–596, 2010.

PILLAR, V. D. et al. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 334-348, 2009.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical Population Biology**, v. 21, p. 24-43, 4/23/2002 1982.

RICOTTA, C. A note on functional diversity measures. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 479-486, 2005.

STUBBS, W. J.; WILSON, J. B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 557-567, 2004.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, p. 159-164, 1995.

WEIHER, E.; PAUL CLARKE, G. D.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, v. 81, p. 309-322, 1998.

WHITTAKER, R. J., Ed. **Communities and ecosystems**. New Yourk: Macmillan, p.352ed. 1975.

WILSON, J. B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E. e KEDDY, P. A. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999a. p.130-164.

_____. Guilds, functional types and ecological groups. **Oikos**, v. 86, p. 507–522, 1999b.

_____. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, p. 451-452, 2007.

WINEGARDNER, A. K. et al. The terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 5, p. 253-254, 2012.

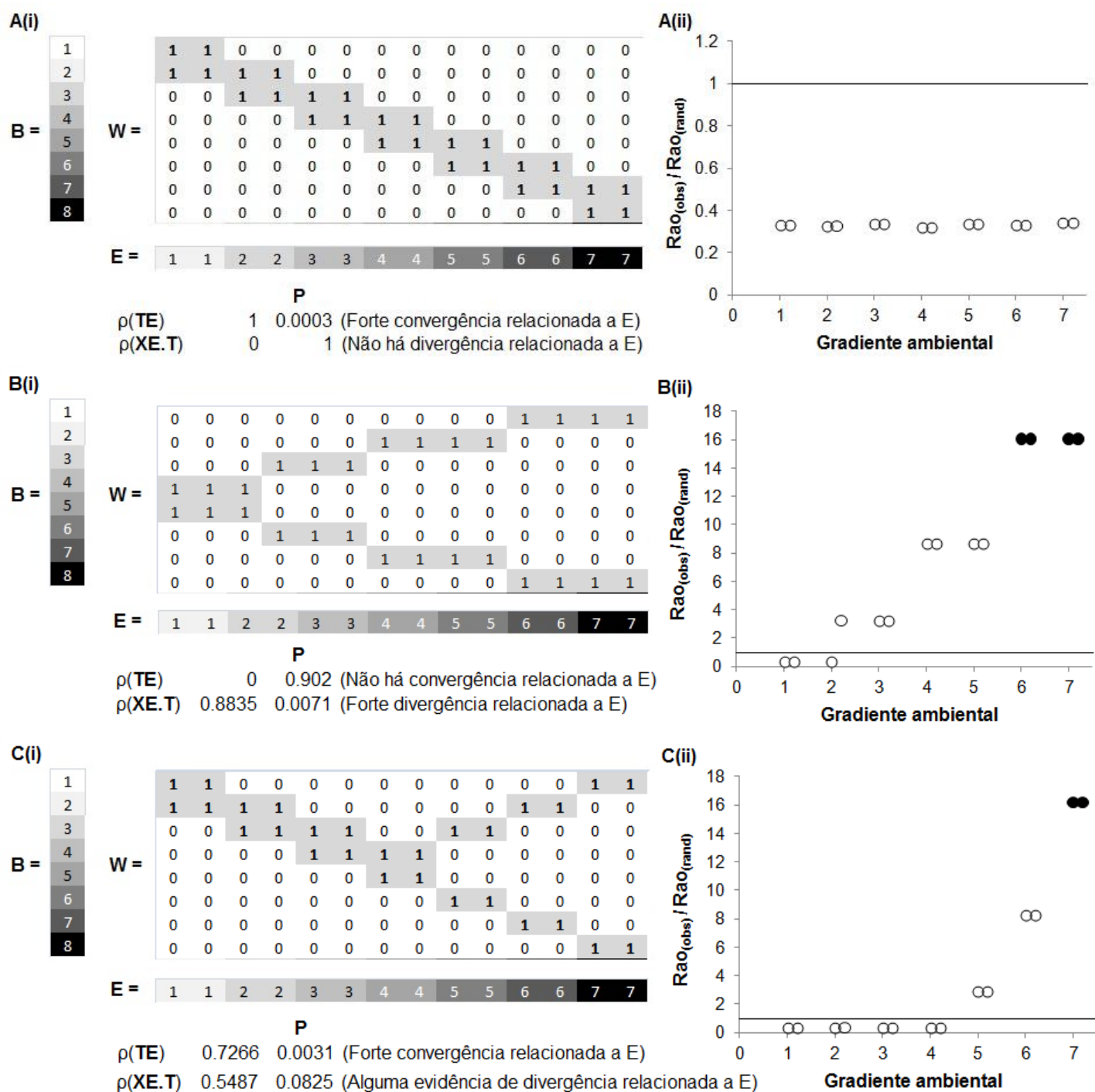


Figura 2. Padrões de metaorganização. Modelos de metacomunidades simuladas apresentando diferentes padrões de organização, comparando o padrão de dispersão de atributos ao longo da metacomunidade (i) com o padrão de dispersão interna das comunidades locais (ii). A estrutura das metacomunidades é montada a partir de três matrizes, onde **B** descreve oito espécies por um atributo quantitativo cujos estados variam de 1 a 8, **E** descreve um gradiente ambiental e **W** a presença ou ausência das espécies em 14 comunidades locais. Círculos pretos em (ii) representam as comunidades locais cuja diversidade funcional (dispersão de atributos) foi maior que o esperado ao acaso. Ver texto e métodos descritos em Pillar *et al.* (2009) para mais detalhes.

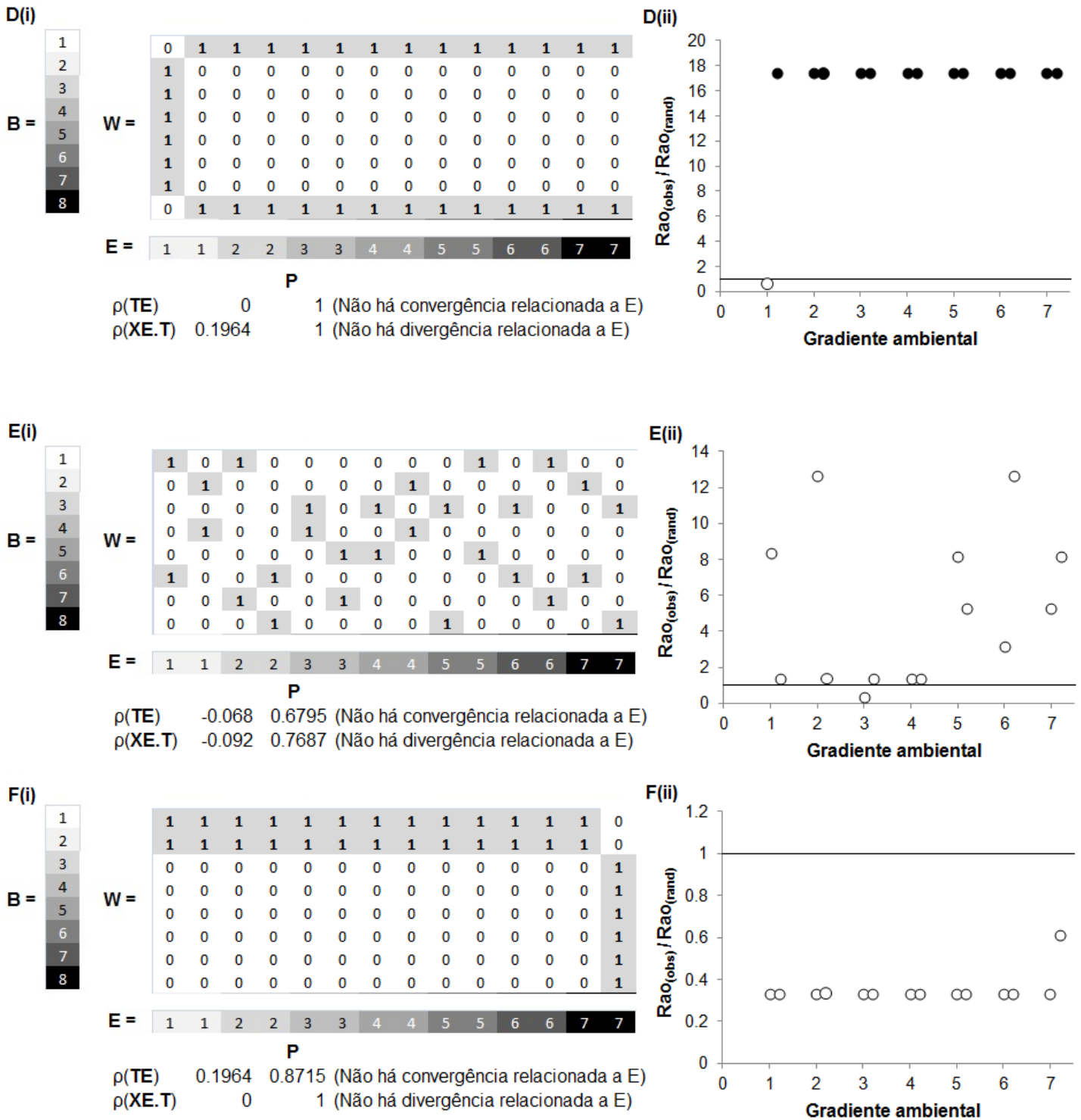


Figura 2. Padrões de metaorganização (Continuação).

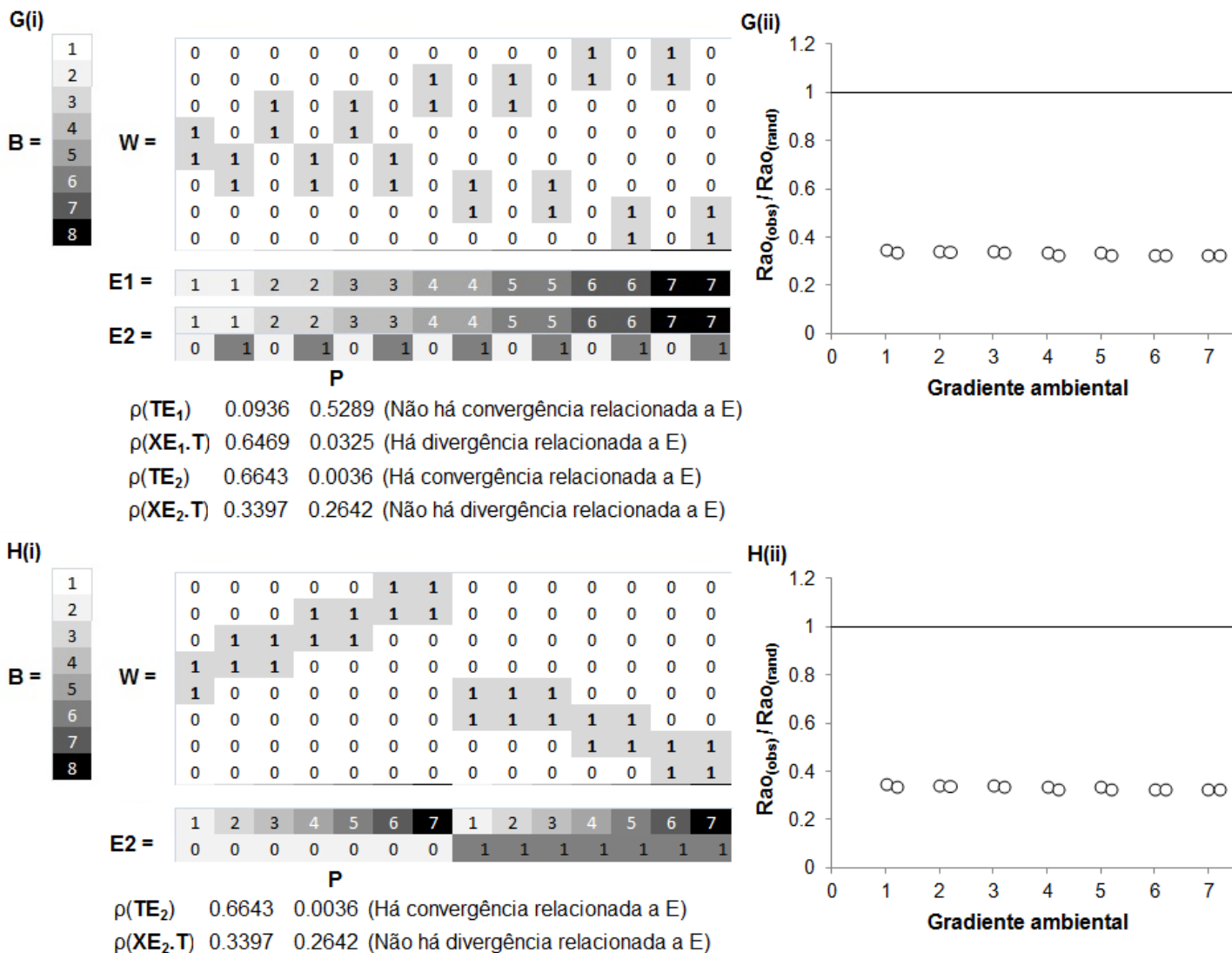


Figura 2. Padrões de metaorganização (Continuação).

Capítulo 2

TRAIT-CONVERGENCE AND DIVERGENCE ASSEMBLY PATTERNS IN A TEMPERATE FOREST HERBACEOUS LAYER ALONG THE GRADIENT OF CANOPY CLOSURE*



*Artigo aceito para publicação em *Community Ecology*

Co-autores: Madhur Anand e Valério D. Pillar

Keywords: assembly rules, deciduous, ecosystem functioning, environmental filters, evergreen, herbaceous synusia, limiting similarity, trait dispersion, forest understory.

ABSTRACT

Gradients of physical conditions and biological interactions of species may generate assembly patterns of trait-convergence and trait-divergence in the structure of plant communities. Here we report evidence on the effect of canopy closure on non-random patterns in the functional structure of herbaceous plant communities in temperate forest. We evaluated SLA (specific leaf area), leaf area and shape, dry matter content, presence of rhizomes, and plant height and inclination. In one of the three sites surveyed we found clear patterns of both trait-convergence and trait-divergence. Along the canopy closure gradient we observed communities formed by species with large SLA and long and narrow leaves being replaced by communities formed by species with smaller SLA and rounded leaves, which we interpret as environmental filtering producing such a trait-convergence. Further, communities located in more open sites contained more distinct species in terms of SLA, leaf area and leaf shape, i.e., indicating a divergence pattern along the canopy closure gradient. The other study sites showed no significant patterns when analyzed alone. When the three sites were analyzed jointly, a significant pattern of convergence for plant inclination was found. Although subjected to local variation and historical agents, our study presents consistent patterns of both trait-convergence and divergence and evidence of assembly rules and non-random patterns in communities of herbaceous plants along a canopy closure gradient.

Abbreviations: SLA – Specific leaf area; LDMC – Leaf dry matter content.

Nomenclature: IPNI (2012).

INTRODUCTION

Forest understory herbaceous layers are an important portion of forest plant diversity, presenting higher levels of species richness than other forest layers (Gilliam 2007), especially in fire maintained conifer forests (Platt et al 2006). In addition, the herb layer presents a key role in forest ecosystem functioning contributing with part of its primary productivity, but mainly by litter production with high nutrient concentration, which is critical for nutrient cycling in these ecosystems (Gilliam 2007). Further, species extinction rates are higher in this forest layer than in the overstory (Levin and Wilson 1976), therefore, disturbances and anthropogenic changes must lead to stronger and unexpected consequences. However, studies on this ecosystem compartment are still neglected and generally surrogated by woody species assessments.

Canopy closure, “the portion of the sky hemisphere obscured by vegetation when viewed from a single point” (according to Jennings 1999), is an important ecological gradient that affects different characteristics of the herb layer as its total cover, species richness and composition. Beyond light availability inside the forest, this variable affects other conditions at local scale such as precipitation, temperature, air humidity and soil moisture (Jennings 1999). Alterations in canopy species composition and canopy structure, due to climatic changes or natural disturbances for instance, may affect the herbaceous layer. Overstory composition affects herbaceous composition by altering light availability (Muller 2003, Neufeld and Young 2003), establishing a linkage between overstory and herb understory (Gilliam 2007). Thus community composition and functional structure of

herbaceous understory may be affected by changes in woody species distributions with important consequences to ecosystem functioning. With a functional trait based approach (Lavorel and Garnier 2002) we are able to obtain general patterns and so to predict *how* communities of herbaceous plant species will change with such alterations.

By describing biological communities using species composition and their functional traits, one is able to search for non-random patterns in trait dispersion of these communities. Thus, communities may present a pattern of trait divergence (overdispersion), in which the set of species in a given spot would be less similar to each other than expected at random. On the one hand, such a pattern is expected wherever communities are constrained by assembly rules (Diamond 1975) such as limiting similarity, which states that the niche similarity of coexisting species is restricted by environmental resources (MacArthur and Levins 1967). On the other hand, a trait convergence pattern (underdispersion), *i.e.*, species in a given spot would be more similar to each other than expected at random, arises from constraints imposed by environmental filters (Keddy 1992; Weiher and Keddy 1995; Weiher et al. 1998; Wilson 1999). However, some authors have pointed that competition may also result in convergence patterns when competitive ability differences are larger than niche differences (Mayfield and Levine 2010). In both cases (convergent and divergent patterns), a biological community is far beyond a merely random gathering of species. One problem of detecting these patterns, especially trait-divergence, is that environmental filtering and assembly rules (*i.e.* species interactions) may interact and blur the patterns (Wilson 1999). A recently published method (Pillar et al. 2009) enables to sort out divergence and convergence by matrix multiplication and partial Mantel correlation. By this method

we can determine convergence and divergence patterns related to the environmental gradient, that is, the gradient of trait-convergence and divergence related to a given environmental gradient.

Here we (i) search for sets of traits maximizing the expression of patterns of trait divergence and convergence in herbaceous communities related to canopy closure gradient, and (ii) predict changes in functional structure along the canopy closure gradient following possible assembly rules.

METHODS

Study sites

The study was conducted in July 2008 at Wolf Lake Reserve (46°51N, 80°37'W), Ontario, Canada; a 1600 ha well preserved area of the Great Lakes-St Lawrence forest. This forest is characterized by a gradual transition between the south temperate forest and the northern boreal forest, presenting tree species from both forest formations. Typical species of boreal forest include: *Pinus resinosa*, *Picea mariana* and *Betula papyrifera*, and typical temperate forest species occurring in this region include: *Pinus strobus*, *Acer rubrum* and *Quercus rubra* (Leithead et al. 2010).

Understory herbaceous species were assessed by 60 1m x 1m quadrats distributed in three hillsides. In each hillside 20 quadrats were placed 20m apart from each other along a 400m transect avoiding gaps. Hillsides were separated at most by 2 km and presented similar ground slope ($15^\circ \pm 8^\circ$ SD), altitude (350 m above sea level) and similar weather conditions. However, sites A and B were west faced and site C was south east faced.

Percent cover of each species was visually estimated using the following categories: less than 1%, between 1 and 5% and subsequently in intervals of 10% from 10 to 100 (Londo 1976). For the analyses we used the percentage class midpoints as quantitative values (not ordinal scores). Canopy closure was measured in each quadrat with spherical densiometer, taking four measurements at 1.5 m above the ground, one for each of the four cardinal directions (Strickler 1959) and arcsine transformed for all analyses.

The following functional traits were measured in five individuals for each species: plant inclination, standing biomass height, leaf shape, leaf area, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LMDC) and rhizome presence (Table 1). For data analysis the trait averages per species were used. Leaf traits were measured in two leaves (or photosynthetic units) of each individual. Leaf area was measured by a leaf area meter, and leaves were oven-dried at 70°C for two days before obtaining dry matter. Measured individuals were selected from different locations inside each site. Plant inclination as a trait reflected growth form and differences in architecture (height and positioning of leaves), for which plants were categorized in prostrate (rosettes and other plants with basal foliage), semi-erect (herbaceous species with decumbent foliage, intermediate form between prostrate and erect) and erect (cespitose, erect foliage, occupying vertical space).

We distinguished deciduous and evergreen herbaceous species. Evergreen and deciduous species present different strategies in relation to light availability that may be reflected in functional traits associated to the canopy closure gradient, especially leaf traits such as SLA and LDMC.

Statistical analysis

The investigation of trait assembly patterns in this article follows the methods described in detail by Pillar et al. (2009), in which three data matrices are required: Matrix **B** with species described by traits, matrix **W** with species cover in the communities (quadrats) standardized to unit total in each quadrat, and matrix **E** with the vector of canopy closure measured in the quadrats. By multiplying **B'W** we obtained matrix **T** with community weighted means of each trait. A Mantel correlation of the dissimilarity matrices based on **T** and **E**, i.e., $\rho(\mathbf{TE}) = \rho(\mathbf{D}_T; \mathbf{D}_E)$, measured the congruence between variation of trait means and canopy closure, i.e. the correlation approaches 1 as more communities that are similar by the species traits are also similar regarding canopy closure. $\rho(\mathbf{TE})$ is a measure of trait-convergence. Its significance was tested against a null model by permuting between the row vectors (species) of matrix **B** and, after thousands of iterations, obtaining the probability of generating by chance a null value $\rho_{\text{null}}(\mathbf{TE})$ as high as the observed $\rho(\mathbf{TE})$.

The evaluation of trait-divergence requires the definition of matrix correlation $\rho(\mathbf{XE})$ that expresses both convergence and divergence. For this, we obtained matrix **U** with degrees of belonging of species to fuzzy sets based on the species trait similarities computed from matrix **B**. By matrix multiplication, $\mathbf{X} = \mathbf{U}'\mathbf{W}$ is defined containing fuzzy-weighted species composition in the quadrats. The Mantel partial correlation:

$$\rho(\mathbf{XE.T}) = \frac{\rho(\mathbf{XE}) - \rho(\mathbf{XT})\rho(\mathbf{TE})}{\sqrt{1 - \rho(\mathbf{XT})^2} \sqrt{1 - \rho(\mathbf{TE})^2}}$$

measured the strength of the relation between a trait-divergence pattern in the communities and the canopy closure gradient in **E**. $\rho(\mathbf{XE.T})$ was tested against a

null model based on the shifting between rows of **U**, obtaining after thousands of iterations a probability to generate at random a null $\rho_{null}(\mathbf{XE.T})$ as high as the observed value $\rho(\mathbf{XE.T})$.

After identifying significant trait patterns and the set of traits that maximized both convergence and divergence, we performed further analysis to interpret the patterns. Average ranks and coefficients of variation of traits that significantly contributed to trait patterns were correlated with the canopy closure gradient to interpret these relations. Average ranks and coefficients of variation were measured for each community based on trait levels without weighing by species abundances. To help assessing species composition patterns, Principal Coordinates Analysis (PCoA) of the species by communities matrix was performed.

Considering that the three hillsides investigated differed in species composition and historical and environmental factors, such as orientation, we evaluated trait dispersion patterns separately for each hillside as well as with the whole dataset to evaluate these patterns at the regional scale.

Trait dispersion patterns were evaluated using the software SYNCOSA. Correlation and ANOVA by permutation and PCoA were done using MULTIV. Both software applications are available at <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.

RESULTS

A total of 13 species occurred in the three hillsides. The number of species in 1m x 1m quadrats varied from 1 to 7 species. Most dominant species were *Vaccinium angustifolium*, *Pteridium aquilinum* and *Maianthemum canadense*. Slight differences were found in the species abundances between the three hillsides (Table 2). Sites A and C presented more *Vaccinium angustifolium* and less *Pteridium aquilinum* than site B. No differences were found in canopy closure between sites (N = 60, P = 0.523).

In site A we found strong trait assembly patterns of both, convergence and divergence compared to the patterns found in sites B and C (Table 3). Canopy closure was fairly homogeneous, ranging from 92% to 100%, whereas the composition of herbaceous plant communities varied mainly by *Pteridium aquilinum* abundance (Figure 1). The PCoA indicates a change in the species composition from open to closed sites. The first two axes together explained 65% of the variation, the first axis (35%) was negatively correlated with the abundance of *Pteridium aquilinum* and positively correlated with *Cornus canadensis*, while axis 2 (30%) was positively correlated with *Vaccinium angustifolium* and negatively correlated with *Maianthemum canadense*. The correlation between canopy closure with both axes 1 and 2 was 0.53 and -0.21 respectively.

In site A, traits that maximized divergence, at a highly significant level (ρ (XE.T) = 0.30, P = 0.0003), were SLA, leaf area and leaf shape. Two of these traits, SLA and leaf shape, also expressed maximum convergence (ρ (TE) = 0.31, P = 0.0011). In Fig. 2, the means and coefficients of variation of these traits are examined across the gradient of canopy closure. Both SLA (Figure 2a) and leaf

shape (Figure 3a) decreased with canopy closure as well as their coefficients of variation (Figures 2b and 3b).

SLA decreased from 31.7 to 10.5 m²/kg (67%) when canopy closure increased from 92% to 100%, while its coefficient of variation decreased from 0.49 to 0.12 (24%). For the same canopy closure increase, leaf shape index (length / width) decreased from 3.5 to 2.3 (65%) and its coefficient of variation decreased by 56%. That is, on this gradient there is a replacement of species with higher SLA and longer leaves in more open areas, toward species of lower SLA and more rounded leaves in the more closed areas. Furthermore, the dissimilarity of the species in these communities decreased in shaded sites (low coefficient of variation). Leaf area did not present such patterns in average rank or coefficient of variation, though it was included in the optimal set of traits that maximized the divergence along the gradient of canopy closure.

Evergreen species (*Cornus canadensis*, *Epigaea repens*, *Mainthemum canadense*, *Kalmia angustifolia*, *Gaultheria procumbens*, *Deschampsia flexuosa* and *Waldsteinia fragarioides*) presented in our sites a mean SLA of 19.3 m²/Kg, whereas deciduous species (*Vaccinium angustifolium*, *Platanthera obtusata*, *Platanthera orbiculata*, *Melampyrum lineare*, *Pteridium aquilinum* and *Trientalis borealis*) presented a mean SLA of 34.9 m²/Kg, *i.e.* deciduous species had double SLA than evergreens ($t = 2.59$ $P = 0.025$). This difference reflected on the community trait average and its relation to canopy closure. In site A, where we found a negative relation between SLA and canopy closure, the community mean for SLA decreased with the increasing proportion of evergreen species ($R^2 = 0.63$ $P = 0.00003$) and the proportion of evergreen species increased on the canopy closure gradient ($R^2 = 0.27$ $P = 0.0182$). However, when we correlate SLA with

canopy closure separately for evergreen and deciduous species no relation is found ($R^2 = 0.11$ and $R^2 = 0.00$, respectively, both $P = \text{non-significant}$).

Site B showed no clear patterns of both convergence and divergence. In site C, however, SLA, leaf area and plant inclination maximized divergence ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0.52$) and SLA and plant inclination maximized convergence ($\rho(\mathbf{TE}) = 0.58$). Nevertheless both patterns were only marginally significant ($P = 0.078$ and $P = 0.0849$, respectively).

Pooling the three sites and evaluating the whole dataset we found a well defined pattern of convergence associated to plant inclination ($\rho(\mathbf{TE}) = 0.28$, $P = 0.038$) and a slight pattern of divergence associated with SLA, leaf shape and plant inclination ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0.52$, $P = 0.0928$).

DISCUSSION

A recent review (Götzenberger *et al.* 2011) surveying a total of 59 papers on assembly rules on plant communities concluded that random patterns are frequently found. However, whether these findings reflect lack of order in plant communities or merely methodological shortcomings was not possible to be defined. The majority of the reports in these papers seek non-random patterns assuming these are the direct result of the assembly process. Our results show, at least in one of the sites, clear patterns of convergence and divergence of traits by means of a method that was able to differentiate these opposing overlapping patterns that often result in randomness (Pillar *et al.* 2009). In particular, to find and distinguish patterns of divergence has been a notable challenge in community ecology (Wilson 1999) in comparison with patterns of convergence of traits that only demonstrate the relationship between organisms and their environment,

which is already known in plant ecology since long ago (e.g. Raunkiaer 1934). Distinguishing patterns of divergence is important because it demonstrates that communities are not simply a fortuitous meeting of species presenting characteristics that enable them to pass through environmental filters and establish in a given location, but also result from the associations and interactions between species (assembly rules, Diamond 1975, Weiher and Keddy 1999).

Site A presented more consistent patterns of both, convergence and divergence than the other sites. These differences may be due to specific local factors and historical events at each site. Some traits were associated to both convergence and divergence, like SLA and plant inclination. This is likely to occur when convergence and divergence occur in different portions of the same gradient.

Trait distribution patterns reported in this work are patterns of convergence and divergence strictly related to canopy closure. Divergence in this case is the result of the process of species assemblage in communities, related to this gradient. Therefore, it is possible that a portion of the intrinsic divergence (limiting similarity) existing within the communities, and that is not related to any environmental gradient, could be evaluated by other methods (Stubbs and Wilson 2004). Otherwise, this particular trait dispersion would hardly be distinguished from convergence generated by environmental filters that act in the opposite direction. We observed well-defined patterns of both convergence and divergence along the gradient of canopy closure in site A and some evidences of the same pattern in site C involving a similar set of traits. The patterns found in site A show relations between SLA, leaf area, leaf shape and the gradient of canopy closure. Along this gradient there is a turnover of species in such a way that communities formed by

species with large SLA and long and narrow leaves are replaced by communities formed by species with smaller SLA and rounded leaves. In addition, communities located in more open spots contain more discrepant species in terms of SLA, leaf area and leaf shape, which reflects a divergence pattern along the canopy closure gradient.

The relation of SLA with canopy closure remains controversial in the literature. There is evidence showing that species with low SLA are favored in shadow (Meers et al. 2010) whilst presenting low taxes of relative growth (Grime 1979, Saverimuttu and Westoby 1996, Westoby 1998, Cornelissen et al. 2003, Reich et al. 2003), which is corroborated by our results. However, there is also evidence that many shadow species present thin leaves (Wilson et al. 1999) *i.e* with high SLA. This apparent contradiction may be consequence of differing strategies between deciduous and evergreen-leafed species (Lusk et al. 2008). Shadow deciduous species present higher SLA than light adapted species, whereas the reverse occurs with evergreens (Lusk et al. 2008). It is important to note that we are not referring to the intra-specific variation of this trait, since shadow individuals tend to present higher SLA (Elemans 2004). Evergreen species in our work presented much lower SLA than deciduous species and increased in proportion towards the shaded side of the gradient. Therefore, the decrease of SLA along the canopy closure gradient seems a result of the turnover of deciduous towards evergreen species. Our results thus corroborate that shadow slow growth species present a low SLA. Less shaded sites constitute less stressful spots and thus where competitive species and less stress-tolerant species are likely to be found (Grime 1979, Dahlgren et al. 2006). The trait divergence pattern we found in less shaded spots may be related to competition to local resources,

generating communities with species with contrasting levels of SLA, leaf area and leaf shape than expected at random. Recent works have also presented non-random divergent patterns concerning SLA (Watkins and Wilson 2003, Mason et al 2011, Siefert 2012, Carlucci et al. 2012), showing this trait may commonly relate to a limiting similarity process.

The analysis of trait-convergence and trait-divergence patterns and trait distribution along a resource gradient that we reported here may enable us to predict changes in the herb layer community functional composition. For instance, studies in global change have shown southern tree species migration in North American forests, expanding the range of northward migrating species facilitated by treefall gaps (Leithead et al. 2010). The migration of deciduous species increasing their importance in northern forests may change the patterns of canopy closure, exposing the herb layer to an increased light incidence and climate variability. Thus, a change in herb community is expected, in which rounded-leaved and low SLA assemblies are substituted by long-leaved and high SLA (although more variable species) assemblies by the turnover of species due to changes in canopy closure. In short, assemblies of shade-tolerant herb species are replaced by competitive non-shade-tolerant species.

However, the evidence of such patterns was site dependent and scale dependent. It is interesting to note that at the individual site scale there was evidence of both divergence and convergence while when we considered the three sites together only a convergence pattern was found. Divergence patterns are expected to occur at smaller spatial scales where limiting similarity processes involving species interactions may be more clearly perceived. At wider spatial scales, however, environmental filters become more important in the assembly

process and therefore trait-convergence patterns are more clearly expressed (Weiher and Keddy 1999).

CONCLUSION

We show that the functional structure of the herbaceous layer community in a temperate forest is affected by the canopy closure gradient. We found consistent patterns of both trait-convergence and divergence related to SLA, leaf shape, leaf area and plant inclination. Our study highlights assembly rules and non-random patterns on the assembly process. Nevertheless, these patterns are subjected to local variation, historical agents and are scale dependent.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Mark Leithead, Lucas Silva and Julie Anderson for help in the field work, Sandra Müller, Gerhard Overbeck and Leandro da S. Duarte for helpful comments and discussions. We thank Melissa Tonge for proofreading the manuscript. We also thank Peter Ryser for offering lab structure for the measurement of plant traits. F.J received support from CAPES and V.P. from CNPq. Field work and analysis were supported by NSERC and the Canada Research Chair program (M.A.).

REFERENCES

- Carlucci, M. B., Streit, H., Duarte, L.D.S and Pillar, V.D. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *J. Veg. Sci.* 23: 176-186.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. and Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. and Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. pp 342-444.
- Dahlgren, J.P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M. and Ehrlén, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *J. Veg. Sci.* 17: 487–492.
- Elemans, M. 2004. Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecol.* 26: 197-202.
- Gilliam, F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57: 845-858.
- Götzeberger, L., De Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. and Zober, M. 2011. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.* 87: 111-127.
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

- IPNI - The International Plant Names Index, 2012. URL: [Http://www.ipni.org](http://www.ipni.org) [accessed 5 March 2012].
- Jennings, S. B., Brown N. D. and Sheil, D. 1999. Assessing forest canopies and understory illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*. 72: 59-73.
- Keddy, E. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3: 157-164.
- Lavorel, S. and Garnier, E. 2002 Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: 545-556.
- Leithead, M., Anand, M. and Silva, L.C.R. 2010. Northward migrating trees establish in treefall gaps at the northern limit of the temperate-boreal ecotone, Ontario, Canada. *Oecologia* 164: 1095-1106.
- Levin D. A. and Wilson, A. C. 1976. Rates of evolution in seed plants: Net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 73: 2086-2090.
- Londo, G. 1976. The decimal scale for relevés for permanent quadrats. *Vegetatio* 33: 61 – 64.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D. and Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends Ecol. Evol.* 23: 299-303.
- MacArthur, R.; Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101: 377–385.

- Mason, N.W.H, De Bello, F., Doležal, J. and Lepš, J. 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *J. Ecol.* 99: 788-796.
- Mayfield, M.M. and Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.* 13: 1085-1093.
- Meers, T.L., Kasel, S., Bell, T. and Enright, N.J. 2010. Conversion of native forest to exotic *Pinus radiata* plantation: response of understorey plant composition using a plant functional trait approach. *Forest Ecol. Manag.* 259: 399-409.
- Muller, R.N. 2003. Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems. In: Gilliam, F.S. and Roberts, M.R. (eds.), *The herbaceous layer in forests of eastern North America*. New York: Oxford University Press. pp15-37.
- Neufeld, H.S. and Young D.R. 2003. Ecophysiology of the herbaceous layer in temperate deciduous forests. In: Gilliam, F.S. and Roberts, M.R. (eds.), *The herbaceous layer in forests of eastern North America*. New York: Oxford University Press. pp 38-90.
- Platt, W. J., Carr, S. M., Reilly, M. and Fahr J. 2006. Pine savanna overstory influences on ground-cover biodiversity. *Appl. Veg. Sci.* 9: 37-50.
- Pillar, V.D, Duarte, L. S., Sosinski, E.E. and Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci.* 20: 334-348.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography; the collected papers of C. Raunkiaer*. Clarendon Press, Oxford, GB.

- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., and Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164: 143-164.
- Saverimuttu, T. and Westoby, M., 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J. Ecol.* 84: 681–689.
- Siefert, A. 2012. Spatial patterns of functional divergence in old-field plant communities. *Oikos.* 121: 907-914.
- Strickler, G. S. 1959. Use of densitometer to estimate density of canopy on permanent sample plots. *USDA. Forest Service Research Note* No 180.
- Stubbs, W.J. and Wilson, B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *J. Ecol.* 92: 557-567.
- Watkins, A.J. and Wilson, B. 2003. Local texture convergence: a new approach to seeking assembly rules. *Oikos.* 102: 525-532.
- Weiher, E. and Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models and trait dispersion – New questions from old patterns. *Oikos* 74: 159 – 164.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P., and Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309-322.
- Weiher, E. and Keddy, P. 1999. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats.* Cambridge University press, Cambridge.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213–227.
- Wilson, J.B. 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher, E. and Keddy, P.A. (eds.), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 130-164.

Wilson, P.J., Thompson, K. and Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.

Table 1. Species functional trait averages. SLA (m²/kg), LDMC (%), Leaf area (cm²), Leaf shape (long/width), Plant height (cm), Rhizome presence (1 for presence, 0 for absence), Plant inclination (1 prostrate, 2 semi-erect, 3 erect)

Species	SLA	LDMC	Leaf area	Leaf shape	Plant height	Rhizome presence	Plant inclination
Evergreen							
<i>Cornus canadensis</i>	26.24	82.00	12.52	1.80	20	1	2
<i>Deschampsia flexuosa</i>	8.75	90.26	1.08	200.00	30	0	2
<i>Epigaea repens</i>	13.63	78.00	11.93	1.33	5	0	3
<i>Gaultheria procumbens</i>	17.87	71.96	5.93	1.50	5	0	3
<i>Kalmia angustifolia</i>	20.79	74.15	7.12	2.67	30	0	3
<i>Maianthemum canadense</i>	20.31	51.43	32.51	2.00	10	1	1
<i>Waldsteinia fragarioides</i>	31.22	85.61	8.55	1.33	5	1	2
Deciduous							
<i>Melampyrum lineare</i>	59.41	88.82	2.89	6.00	20	0	1
<i>Platanthera orbiculata</i>	34.44	23.73	70.80	2.33	5	0	1
<i>Platanthera obtusata</i>	37.75	26.79	52.51	2.80	10	0	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	26.57	89.56	5.49	4.00	50	1	2
<i>Trientalis borealis</i>	26.91	78.74	2.87	3.00	10	1	2
<i>Vaccinium angustifolium</i>	24.16	86.99	4.70	3.00	30	0	1

Table 2. Species relative cover in each site.

Species	Site A	Site B	Site C
Evergreen			
<i>Maianthemum canadense</i>	17.65	21.14	11.69
<i>Kalmia angustifolia</i>	7.76	2.60	10.26
<i>Cornus canadensis</i>	1.88	3.64	0.75
<i>Gaultheria procumbens</i>	1.65	1.21	2.10
<i>Epigaea repens</i>	0.82	0.52	0.00
<i>Waldsteinia fragarioides</i>	0.00	2.60	0.75
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.00	1.82	0.00
Deciduous			
<i>Vaccinium angustifolium</i>	35.18	25.48	39.33
<i>Pteridium aquilinum</i>	29.18	37.69	31.46
<i>Platanthera obtusata</i>	4.24	1.65	2.77
<i>Melampyrum lineare</i>	1.65	0.35	0.15
<i>Trientalis borealis</i>	0.00	1.30	0.37
<i>Platanthera orbiculata</i>	0.00	0.00	0.37

Table 3. Functional traits that maximized trait divergence and trait convergence assembly patterns related to canopy closure for each sampling site (Sites A, B and C). Traits: SLA (specific leaf area), LDMC (leaf dry matter content), la (leaf area), sh (leaf shape), ph (plant height), rh (rhizome presence), pi (plant inclination)

	Trait-divergence assembly pattern			Trait-convergence assembly pattern		
	Optimal traits	ρ (XE.T)	P	Optimal traits	ρ (TE)	P
Site A (N = 20)	SLA, la, sh	0.2985	0.0003	SLA, sh	0.3111	0.0011
Site B (N = 20)	la, rh	0.4183	0.1184	rh, pi	0.4047	0.1499
Site C (N = 20)	SLA, la, pi	0.5216	0.0789	SLA, pi	0.577	0.0849
Overall (N = 60)	SLA, sh, pi	0.2657	0.0928	pi	0.2837	0.038

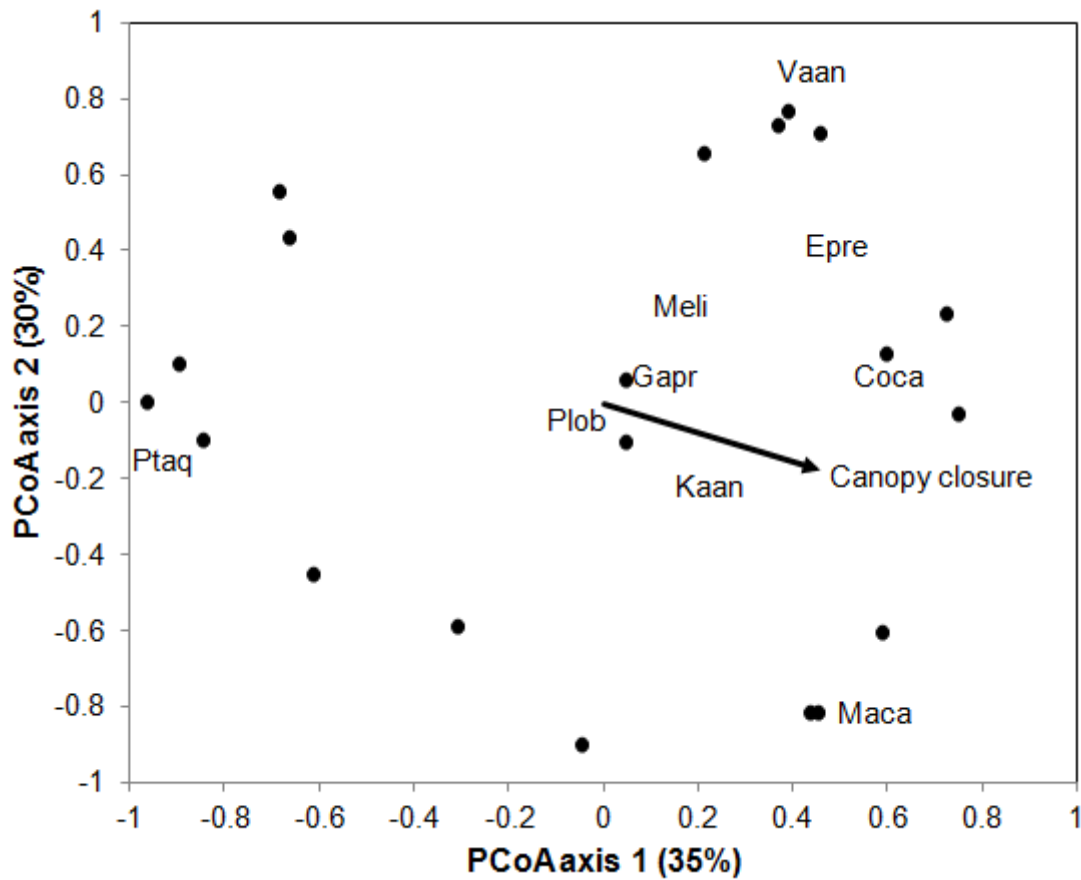


Figure 1. PCoA of communities from site A showing species composition change from open to closed places in the canopy closure gradient. Species: *Cornus canadensis* (Coca), *Epigaea repens* (Epre), *Gaultheria procumbens* (Gapr), *Kalmia angustifolia* (Kaan), *Maianthemum canadensis* (Maca), *Melampyrum lineare* (Meli), *Platanthera obtusata* (Plob), *Pteridium aquilinum* (Ptaq), *Vaccinium angustifolium* (Vaan). PCoA was performed with chord distance between sampling units after double standardization by row and column totals.

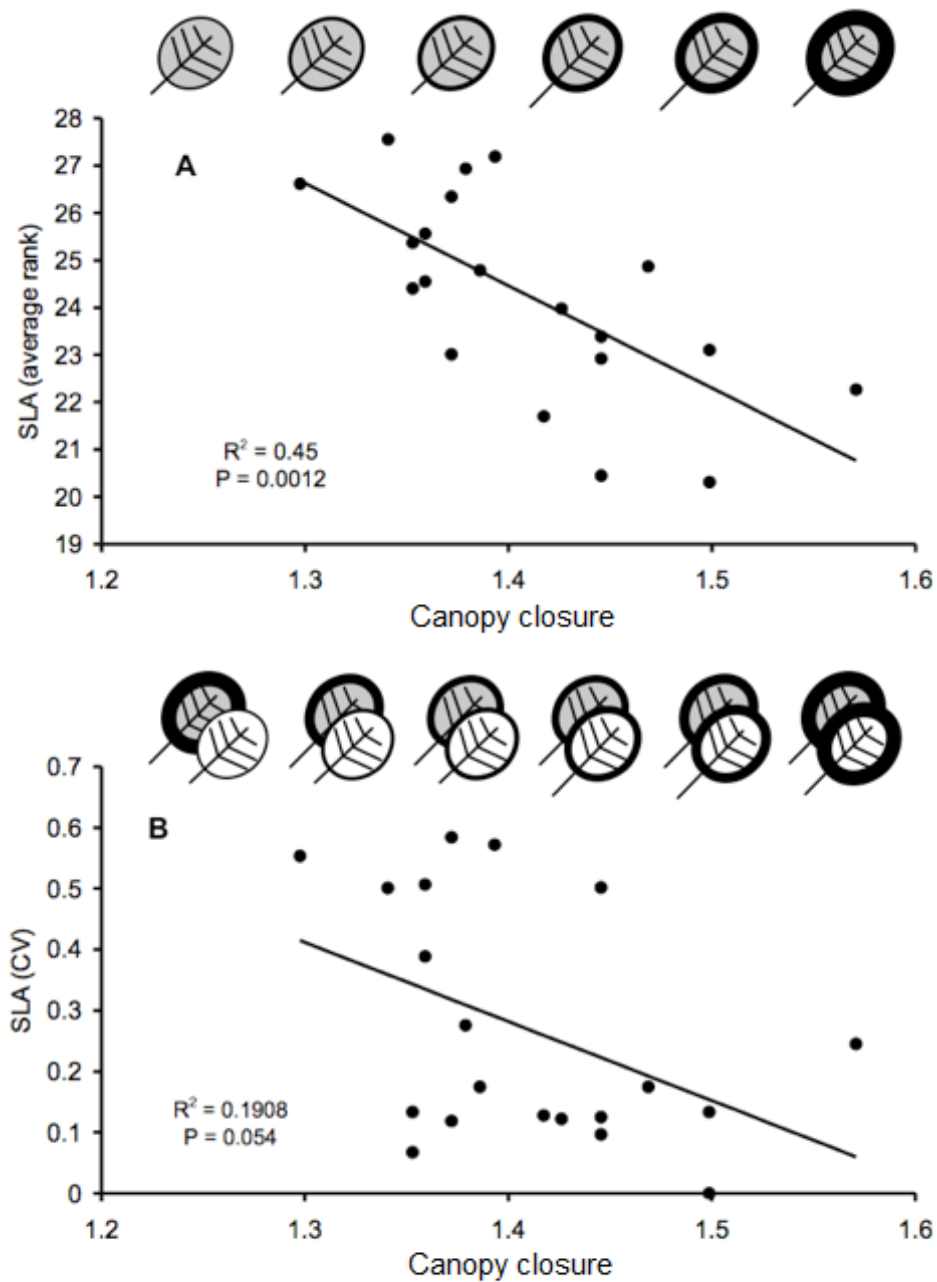


Figure 2. Average (A) and coefficient of variation (B) of specific leaf area (SLA in m^2/kg) in herbaceous communities along the canopy closure gradient (arcsine transformed). Data from the twenty quadrats of site A. Leaf figures represent patterns of SLA convergence (A) and divergence (B) along the canopy closure gradient.

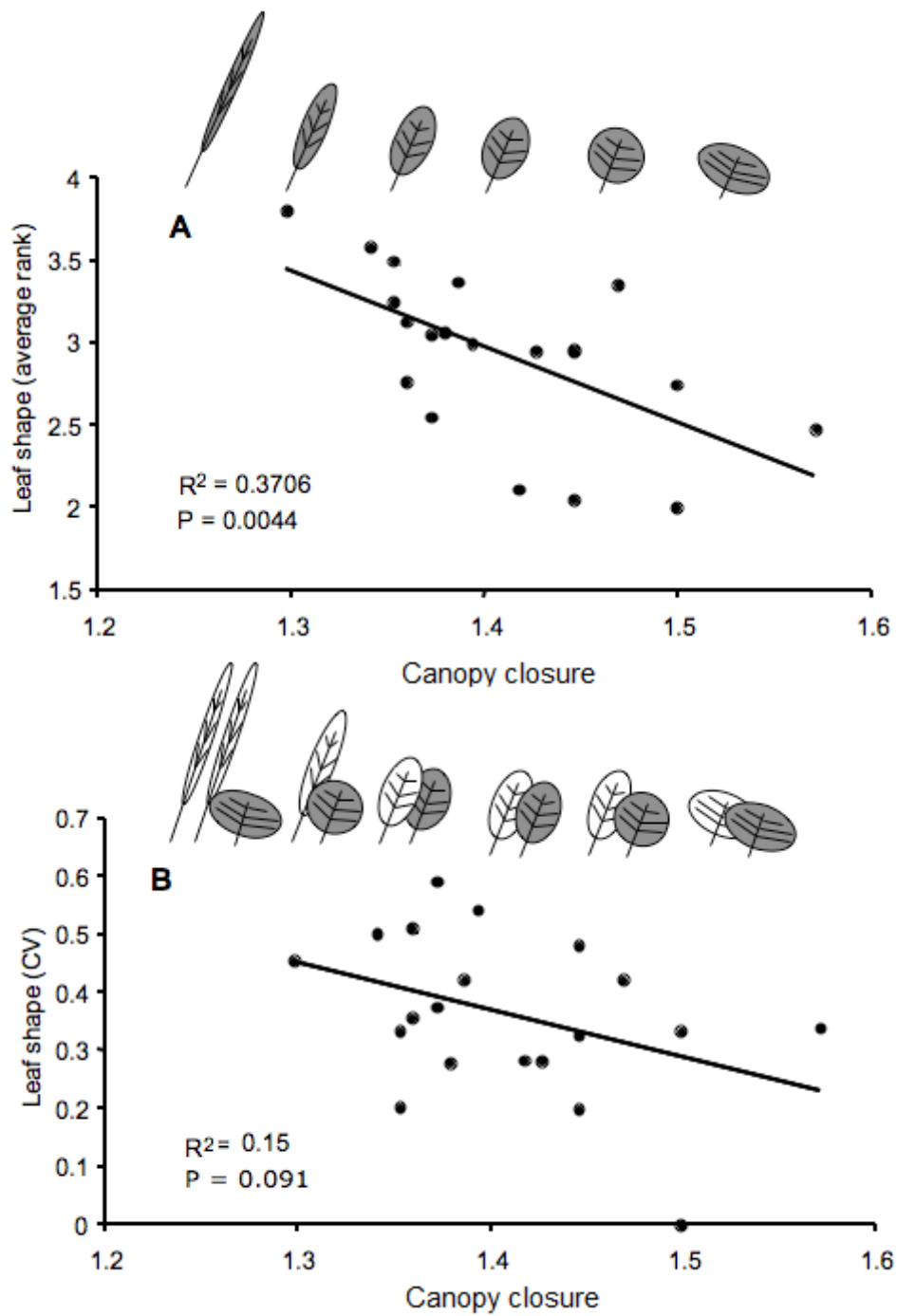


Figure 3. Average (A) and coefficient of variation (B) of leaf shape (length/width) in herbaceous communities along the canopy closure gradient (arcsine transformed). Data from the twenty quadrats of site A. Leaf figures represent patterns of leaf shape convergence (A) and divergence (B) along the canopy closure gradient.

Capítulo 3

PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DE ATRIBUTOS EM UM EXPERIMENTO DE QUEIMA CONTROLADA EM CAMPO NATIVO



INTRODUÇÃO

O fogo é um distúrbio importante em campos, pradarias, estepes e savanas espalhados por todo o globo afetando diferentes aspectos da estrutura da vegetação (Whelan, 1995; Bond e Keeley, 2005). Muitos ecossistemas são adaptados ou mesmo dependentes de queimadas eventuais na manutenção da sua biodiversidade e dinâmica, desempenhando um papel tão importante no controle dos ecossistemas quanto a herbivoria (Bond e Keeley, 2005).

O fogo pode afetar diferentes aspectos da estrutura da vegetação como a biomassa, altura das plantas, diversidade, número de estratos, diversidade funcional, número de grupos funcionais e a fisionomia da paisagem. São conhecidos alguns efeitos que o fogo causa na diversidade de espécies (Christensen, 1985; Whelan, 1995; Bond e Van Wilgen, 1996) e diversos trabalhos mostram o aumento da riqueza de espécies logo após o fogo (Collins, 1987; Harrison *et al.*, 2003; Overbeck *et al.*, 2005; Collins e Calabrese, 2012; Fidelis *et al.* 2012). Nos campos naturais, tanto a variação espacial e temporal da produtividade quanto dos distúrbios implicam na manutenção da riqueza de espécies das comunidades herbáceas, mas podem afetar de formas distintas a estrutura de atributos das comunidades (Grime, 2006).

Entretanto, a resposta da composição e da diversidade ao fogo depende de outros fatores como o clima e o solo, podendo variar entre regiões diferentes (Collins, 1987). Os campos do sul do Brasil apresentam uma heterogeneidade mediada pelo fogo e pastejo (Pillar e Quadros, 1997) e evidências fitogeográficas e palinológicas sustentam que os campos são relicários de um clima anterior mais frio e seco, mantidos atualmente por regimes de distúrbio (Rambo, 1956; Klein, 1975; Behling, 2002; Behling *et al.*, 2004). Em muitos destes campos o fogo afeta

a estrutura da vegetação, mantendo a vegetação campestre em regiões cujo clima e solo comportam florestas (Pillar e Quadros, 1997; Overbeck *et al.*, 2005) e mantendo a diversidade alta (Overbeck *et al.*, 2005; Fidelis *et al.* 2012).

Campos excluídos de qualquer tipo de distúrbio tendem a se tornar mais homogêneos fisionomicamente e menos diversos, pois espécies competidoras tornam-se dominantes pelo processo de exclusão competitiva. Entretanto, a competição será menos importante em ecossistemas controlados por consumidores (Hairston *et al.*, 1960) e também pelo fogo, uma vez que este pode ter um papel equivalente nestes ecossistemas (Bond, 2008). Contudo, pouco se sabe de como o fogo afeta a forma como as espécies se agrupam formando as comunidades e como afetam os padrões de dispersão de atributos, isto é, como o fogo afeta e produz regras de montagem (Diamond, 1975).

A estrutura funcional das comunidades de plantas dos campos pode ser afetada por diferentes fatores ambientais (filtros ambientais) que limitam o estabelecimento das espécies de acordo com seus atributos funcionais. Estes filtros ambientais estruturam as comunidades de forma que sejam constituídas por espécies com atributos semelhantes resultando em convergência de atributos (Keddy, 1992; Weiher e Keddy, 1995a). Por outro lado, um processo de limitação de similaridade (Macarthur e Levins, 1967) no qual, espécies com requerimentos similares, e por tanto com atributos funcionais similares, tendem a se excluir mutuamente, resultam na coexistência de espécies funcionalmente distintas (Diamond, 1975), gerando um padrão de divergência de atributos nas comunidades locais (Keddy, 1992; Weiher e Keddy, 1995a; Wilson, 1999). Ambos os processos operam sobre os atributos e podem gerar padrões não-aleatórios.

O fogo pode promover e afetar estes padrões de distribuição de atributos de formas diferentes, antagônicas. Como um filtro ambiental, o fogo pode agir seletivamente na composição de espécies, promovendo um padrão de convergência de atributos (espécies adaptadas ao fogo) (Pausas e Verdú, 2008; Van Der Plas *et al.*, 2012). Por outro lado, como distúrbio, o fogo reduz a biomassa e cobertura das espécies dominantes, abrindo espaço nas comunidades para a coexistência de espécies com maior diferenciação de atributos produzindo padrões de divergência de atributos (Grime, 2006).

Além do fogo, outros fatores podem afetar os padrões de organização das comunidades biológicas. Assim como os filtros de distúrbio, os filtros de produtividade (ou recursos) também têm implicações na estrutura das comunidades (Lavorel e Garnier, 2002; Grime, 2006). Entretanto, os atributos relacionados à produtividade (*i.e.* taxa de crescimento, longevidade da folha, dureza da folha) são aparentemente menos variáveis na escala local e comumente associados aos padrões de convergência. Não há consenso de que os diferentes tipos de filtros atuam em conjuntos diferentes de atributos (Douma *et al.*, 2012) e se tais filtros produzem convergência ou divergência (Grime, 2006; De Bello *et al.*, 2012). Além disso, tanto os filtros ambientais produzem os padrões de convergência e divergência nas comunidades de plantas, como também, estes padrões podem afetar processos ecossistêmicos (Lavorel e Garnier, 2002), serviços ambientais (Fukami *et al.*, 2010; Dickie *et al.*, 2012) e a estrutura de outros níveis tróficos (Van Der Plas, Anderson *et al.*, 2012).

Processos antagônicos na estruturação das comunidades podem se sobrepor dificultando a detecção de padrões não aleatórios na dispersão de atributos (Wilson, 1999). Entretanto, uma metodologia permite distinguir os

padrões de organização de divergência de atributos (TDAP) dos padrões de convergência de atributos (TCAP) relacionados a gradientes ambientais em uma abordagem de metacomunidades (Pillar *et al.*, 2009). Neste trabalho conduzimos um experimento de queima controlada em uma área de campo nativo em uma estação experimental para avaliar 1) o efeito do fogo em padrões de convergência e divergência em comunidades de plantas herbáceas e quais conjuntos de atributos estão associados a ambos os padrões e 2) padrões de organização relacionados aos gradientes de biomassa aérea, componentes do solo, decomposição, abundância de invertebrados e avaliar como o fogo afeta estes padrões.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O experimento de fogo foi realizado em uma área de campo nativo de 50 hectares da Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA-UFRGS). A EEA-UFRGS localiza-se no município de Eldorado do Sul na região da Depressão Central do estado do Rio Grande do Sul (30°05'27" S e 51°40'18"W). O clima, de acordo com a classificação de Koeppen, é do tipo Cfb, com precipitação anual média de 1440 mm e temperaturas médias mensais entre 9 e 25 °C (Moreno, 1961). A área utilizada para o experimento apresenta solos rasos e um terreno ondulado com áreas de topo, encosta e baixada. Foi mantida sob regime de pastejo até novembro de 2006. Desde então a área foi excluída de pastejo.

Desenho experimental

Para o experimento de queima, 14 parcelas de 10 x 10 metros agrupadas aos pares (desenho experimental com sete blocos casualizados) foram estabelecidas em zonas de encosta da área de estudo. As parcelas foram alocadas a um dos seguintes tratamentos (1) queima da vegetação no início do experimento e (2) sem queima. Estes tratamentos foram aleatoriamente designados dentro do bloco. As parcelas pareadas foram estabelecidas lado a lado em áreas fisionomicamente homogêneas de encosta, posicionadas perpendicularmente à inclinação do terreno e distanciadas 6 metros entre si. Os blocos foram dispostos mantendo uma distância mínima de 50 metros (Figura 1).



Figura 1. Distribuição das parcelas experimentais em experimento de queima realizado na Estação Experimental Agronômica da UFRGS. Figura adaptada de Luciana Podgaiski.

Queima experimental

Em dezembro de 2009, uma das parcelas de 10 x 10m de cada bloco foi submetida à queima controlada autorizada pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul (SEMA). Como medida de segurança, para evitar incêndio, uma faixa de três metros de largura foi roçada ao redor das parcelas e a biomassa vegetal foi removida evitando que o fogo se propagasse para fora das parcelas. Esta área de aceiro foi molhada antes da queima, aumentando a segurança. Um caminhão pipa foi disponibilizado pela EEA-UFRGS para auxiliar no controle das chamas no aceiro.

Vegetação

Em outubro de 2009 (antes da queima) e em agosto de 2010 (nove meses após o fogo) a composição da vegetação foi avaliada em cinco quadros de 1 x 1 m distribuídos aleatoriamente dentro das parcelas experimentais de 10 x 10 m, em cada uma dessas ocasiões. A localização de todos os quadros de ambas as datas de amostragem foi determinada simultaneamente antes do experimento, impossibilitando a reamostragem do mesmo quadro. Nestes quadros, a cobertura percentual de cada espécie foi visualmente estimada dentro das seguintes categorias: até 1%, de 1 a 5%, de 5 a 10% e então de 10 em 10% até 100% (adaptado de Londo, 1976). O valor máximo de cada categoria foi utilizado como valores quantitativos, isto é, não transformados em escores ordinais. Após a avaliação de cada quadro sua biomassa vegetal aérea foi cortada rente ao solo para pesagem de seu peso verde. De cada amostra, uma alíquota de aproximadamente 20%, foi separada para secar em estufa a 60 °C por pelo menos

três dias para determinação de seu peso seco, permitindo uma estimativa do peso seco total da biomassa área de cada quadro de 1 x 1 m. Para avaliar os padrões (TCAP e TDAP), conforme método descrito adiante, as parcelas experimentais (de 10 x 10m) foram utilizadas como unidade amostral. A abundância das espécies para cada parcela foi obtida pela média das coberturas de cada espécie dos cinco quadros avaliados em cada parcela por data amostral. Características morfológicas das plantas com possíveis implicações funcionais (atributos funcionais) foram medidas ou determinadas para as espécies mais abundantes ou frequentes. De um total de 114 espécies observadas neste estudo, medimos atributos funcionais de 52. Como critério de seleção foram avaliados atributos das espécies que apresentaram cobertura mínima de 10% em pelo menos um quadro e as espécies que estiveram presentes em pelo menos 30 dos 140 quadros amostrados neste experimento. Esta amostragem compreende, desta forma, as espécies mais abundantes e também as mais frequentes. Apesar de apenas 46% das espécies terem tido seus atributos avaliados, estas compreendem 88% da cobertura total avaliada.

Atributos funcionais

Os atributos funcionais medidos neste experimento foram; altura da planta, comprimento da folha, largura da folha, forma da folha (razão comprimento-largura), resistência à tração, força de tensão foliar, área da folha, área foliar específica (SLA – *specific leaf area*), conteúdo de matéria seca da folha (LDMC – *leaf dry matter content*) e tipo biológico (graminóides e ervas não-graminóides). Os atributos foliares foram medidos em uma folha (ou unidade fotossintética, i.e.

folíolos) de cinco indivíduos diferentes de cada espécie, coletados na área de estudo (nas adjacências das parcelas). A área da folha foi mensurada em um medidor de área foliar e seu peso foi determinado antes e após secagem em estufa a 60 °C por pelo menos 72 horas. A resistência à tração foi determinado por um medidor de ruptura (adaptado de Hendry e Grime 1993) que mede quanta força (em kgf) a folha suporta antes de ser romper. A força de tensão foliar foi medida pela razão da resistência à tração pela largura da folha ($N \cdot mm^{-1}$).

Outras variáveis ecossistêmicas

Avaliamos nas parcelas experimentais outras variáveis ecossistêmicas que também podem estar relacionadas aos diferentes padrões de organização. Antes da aplicação dos tratamentos (queima controlada) avaliamos para cada parcela, a biomassa aérea (conforme metodologia descrita anteriormente), variáveis do solo, níveis de N, P, K, Al, proporção de matéria orgânica particulada (MO%) e pH, abundância de invertebrados associados à biomassa vegetal aérea e abundância de invertebrados de serapilheira. Após a queima, avaliamos a taxa de decomposição para cada parcela e reavaliamos a biomassa, e a abundância de ambos os grupos de invertebrados. É importante notar que os padrões de comunidade relacionados às variáveis do solo foram avaliados apenas antes da queima, os padrões de comunidade relacionados à taxa de decomposição apenas após a queima e os demais foram avaliados em ambas as datas. O solo foi coletado em amostras compostas de cada parcela e analisado no Laboratório de Análises de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS, Porto Alegre.

Os invertebrados associados à biomassa vegetal aérea foram coletados por rede entomológica em dez transecções paralelas e equidistantes por parcela,

com dez passagens de rede por transecção. Os invertebrados de serapilheira foram coletados por armadilhas do tipo *pitfall*, constituídas por recipientes de plástico com aberturas 10 cm de diâmetro. Foram expostas em cada parcela cinco armadilhas durante cinco dias. Todos os invertebrados foram triados posteriormente em laboratório e identificados até o nível taxonômico de Ordem.

A taxa de decomposição em cada parcela foi avaliada com a utilização de *litter bags*, constituídos por bolsas de tela de polietileno com 10 x 10 cm em malha de 1 mm², com quatro perfurações de 4 mm² para facilitar a entrada da fauna de solo. Em cada *litter bag* foram colocados 3 g de biomassa senescente da área de estudo, constituída por uma mistura de folhas de quatro espécies dentre as mais abundantes na área de estudo; *Andropogon lateralis* (Poaceae, 1,5g), *Baccharis trimera* (Asteraceae, 0,5g), *Pteurocaulum sp.* (Asteraceae, 0,5g) e *Eryngium horridum* (Apiaceae, 0,5g). Após o fogo, todos os *litter bags* foram instalados em campo e removidos em grupos de 3 a 5 por parcela após 38 dias (1 mês), 182 dias (6 meses) e 368 dias (1 ano) de exposição. Em laboratório a matéria seca remanescente foi pesada após limpeza e secagem em estufa (65°C por 72 horas) para determinação da taxa de decomposição (perda de massa) ao longo do tempo.

Assim como o fator experimental (fogo), as variáveis do solo são interpretadas aqui como fatores ambientais (afetando a estrutura funcional), a taxa de decomposição e a abundância dos invertebrados (da serapilheira e da vegetação) são interpretadas como efeitos da estrutura funcional. No entanto é mais difícil estabelecer uma relação de causa e efeito para a biomassa aérea. A biomassa aérea, junto com as variáveis do solo, representa um gradiente de produtividade ao qual responde a estrutura funcional das comunidades, mas

também pode responder aos atributos médios e a diversidade funcional das comunidades.

Análise de dados

A investigação de padrões de montagem (organização) neste artigo segue o método descrito em detalhe em Pillar et. al. (2009), para o qual três matrizes de dados são requeridas. A matriz **B** contendo espécies descritas por atributos (espécies X atributos), a matriz **W** contendo comunidades descritas por espécies (comunidades X espécies) e a matriz **E**, comunidades descritas pelas variáveis ambientais, sejam elas fatores ou efeitos (comunidades X variável ambiental). A cobertura de cada espécie na matriz **W** é transformada em proporções, de tal maneira a ter um total unitário em cada comunidade. Multiplicando **B'** pela matriz **W** obtemos a matriz **T** (comunidades X atributos) contendo as médias de cada atributo em cada comunidade. Uma correlação matricial de Mantel das matrizes de dissimilaridade de **T** e **E**, $\rho(\mathbf{TE})$ mede como os atributos estão relacionados com o gradiente ambiental, i.e. esta congruência se aproxima de 1 (um) quanto mais pares de comunidades similares quanto às médias dos atributos também o forem quanto ao fator ambiental. Logo, $\rho(\mathbf{TE})$ é uma medida da relação do *gradiente de convergência dos atributos* com o *gradiente ambiental*. Testamos a significância desta correlação por um modelo nulo, aleatorizando as linhas da matriz **B**, obtendo uma probabilidade de gerar, ao acaso, um valor nulo de congruência $\rho_{\text{nulo}}(\mathbf{TE})$ tão alto quanto o valor observado.

A divergência de atributos, entretanto, requer uma correlação parcial de Mantel, na qual a porção de convergência $\rho(\mathbf{TE})$ é removida da congruência $\rho(\mathbf{XE})$ definida a seguir e que expressa ambos, convergência e divergência. Para tanto,

obtemos uma matriz **U** (espécies X espécies) contendo a similaridade de cada espécie com todas as mesmas com base em seus atributos. Cada linha da matriz **U** é a seguir padronizada para total unitário. Na matriz **U** cada espécie define um grupo difuso, ao qual todas as espécies pertencem com um certo grau de pertinência que é proporcional à similaridade entre as espécies. A matriz **U'** é multiplicada por **W** resultando na matriz **X** (comunidades X espécies difusas) contendo a probabilidade de ocorrência de uma dada espécie numa dada comunidade a partir da sua similaridade com as espécies que foram efetivamente encontradas na comunidade. A correlação das matrizes de dissimilaridade das matrizes **X** e **E** resulta em um valor de congruência $\rho(\mathbf{XE})$ que mede quanto os padrões de convergência e divergência de atributos estão correlacionados com o gradiente considerado. A significância da divergência, exclusivamente, pode ser obtida pela correlação parcial de Mantel:

$$\rho(\mathbf{XE.T}) = \frac{\rho(\mathbf{XE}) - \rho(\mathbf{XT})\rho(\mathbf{TE})}{\sqrt{1 - \rho(\mathbf{XT})^2} \sqrt{1 - \rho(\mathbf{TE})^2}}$$

A divergência de atributos pode ser então testada por um modelo nulo permutando as linhas da matriz **U** entre si, obtendo a probabilidade de gerar uma correlação de Mantel sob esse modelo nulo ($\rho_{nula}(\mathbf{XE.T})$) tão alta ou maior do que o valor real observado $\rho(\mathbf{XE.T})$.

Através de um método iterativo, subconjuntos de atributos da matriz **B** são utilizados para obter os valores máximos das congruências $\rho(\mathbf{XE.T})$ e $\rho(\mathbf{TE})$. O algoritmo processa cada combinação de atributos da matriz **B**, iniciando com apenas um atributo e adicionando atributos a cada passo. Para cada subconjunto

de atributos todos os passos analíticos descritos acima para obtenção dos valores das congruências são executados. A saída de resultados indicará qual o subconjunto de atributos que maximiza o valor da congruência e indicará também outros subconjuntos subótimos.

Removendo o efeito do tratamento

Nas avaliações realizadas após o fogo, o tratamento (queima x controle) deve afetar todos os gradientes ambientais analisados (matriz **E**) e seus respectivos padrões de convergência e divergência. Para avaliar os padrões relacionados às variáveis após o fogo sem o efeito do tratamento, os resíduos das variáveis foram utilizados nas correlações de Mantel, utilizando o tratamento como covariável. Diferenças obtidas nos padrões utilizando ou não o tratamento como covariável devem indicar possíveis efeitos do fogo nestes padrões.

Outras análises

Para a avaliação de como os padrões estão orientados ao longo das diferentes variáveis ambientais compreendidas neste trabalho, realizamos algumas análises exploratórias envolvendo as matrizes de dados. Realizamos uma análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz **T**, reduzindo este espaço de atributos médios por comunidade em poucos eixos principais, utilizando distância de corda entre unidades amostrais como medida de semelhança. Os atributos médios, que juntos maximizam estes padrões de convergência, e o fator ambiental associado, são contrastados no gráfico (*biplot*) para avaliação de como os atributos variam em relação ao gradiente considerado. Para o exame dos padrões de divergência, o mesmo método é aplicado, mas com

a matriz X , que irá mostrar como as comunidades variam em um espaço constituído pelas diferenças funcionais entre as espécies. Para avaliar como o grau de similaridade funcional varia ao longo dos gradientes ambientais, ou de parcelas submetidas à queima para as controle, a diversidade funcional é contrastada no gráfico da PCoA (*biplot*). Esta diversidade funcional é calculada através do índice de Rao, apenas com os atributos que maximizaram o padrão de divergência. Os padrões de dispersão de atributos (TCAP e TDAP), foram avaliados no pacote estatístico SYNCOSA e as demais análises (PCoA e correlações por permutação) no MULTIV, ambos disponíveis em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.

RESULTADOS

Padrões de convergência e divergência relacionados ao fogo.

Altura máxima da planta e largura da folha são os atributos que maximizaram o padrão de convergência associado aos tratamentos de queima e controle ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,56$; $P = 0,001$, Tabela 1). As espécies de plantas herbáceas encontradas nas parcelas queimadas apresentaram em média menor altura e folhas mais largas que as espécies encontradas nas parcelas controle. Estes padrões podem ser observados pela análise de Coordenadas Principais (PCoA) da matriz T com um *biplot* contendo os atributos para os quais há convergência, altura da planta e largura da folha (Figura 2).

Estes mesmos atributos, altura da planta e largura da folha, juntamente com área da folha, maximizaram o padrão de divergência entre parcelas queimadas e controle ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,39$; $P = 0,0076$, Tabela 1). Através de uma PCoA da matriz X com a composição de espécies após ponderação difusa

utilizando estes atributos podemos observar como as comunidades locais de parcelas queimadas e controle diferem neste espaço. A diversidade funcional, então calculada a partir destes atributos e das abundâncias das espécies é maior nas parcelas queimadas do que nas parcelas mantidas como controle (Figura 3) Isto é, as comunidades das parcelas queimadas apresentam espécies mais distintas quanto à altura da planta, largura e área da folha do que as comunidades das parcelas não queimadas. Além disso, a área folhar específica, constituiu sozinha um conjunto sub-ótimo relacionado à TDAP ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,33$; $P = 0,0265$). A diversidade funcional calculada a partir da área folhar específica das espécies das comunidades mostra um gradiente de divergência para este atributo em um espaço de similaridade das espécies para este atributo (Figura 4), mostrando que as comunidades submetidas à queima apresentaram espécies mais distintas em relação à área folhar específica que as parcelas controle.

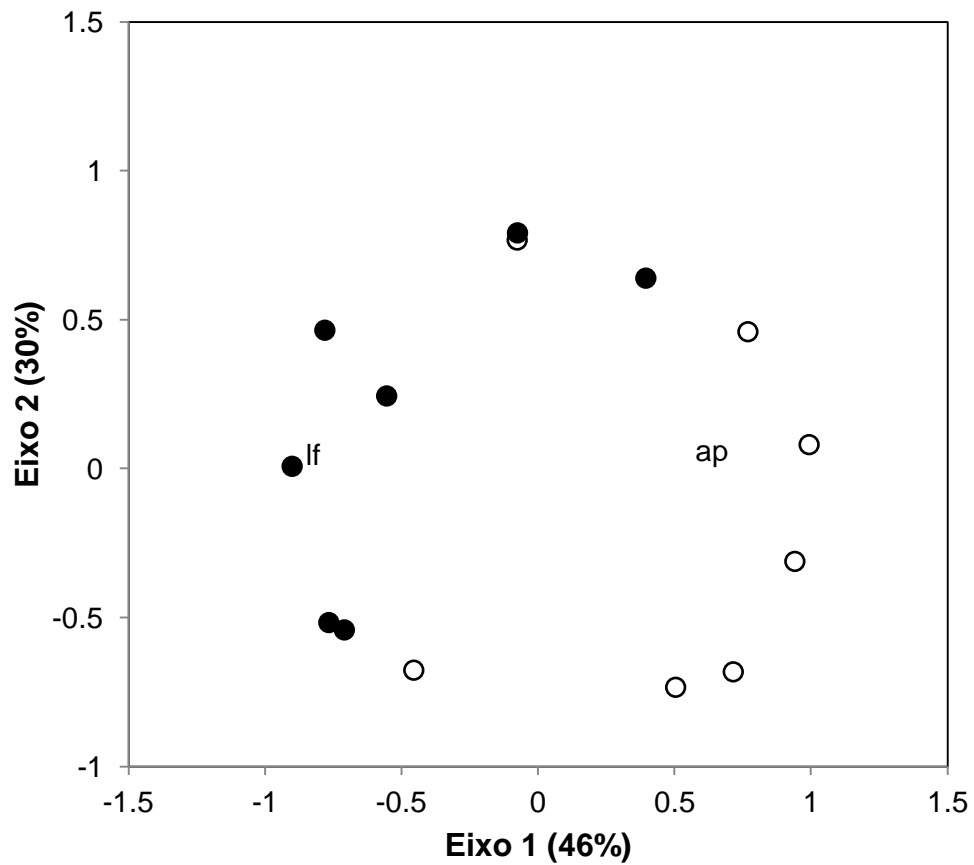


Figura 2. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz T (com os atributos médios em cada parcela experimental), a partir das distâncias de corda entre unidades amostrais. Círculos cheios e vazios, respectivamente indicam tratamento queimado e controle, lf – largura da folha e ap – altura da planta.

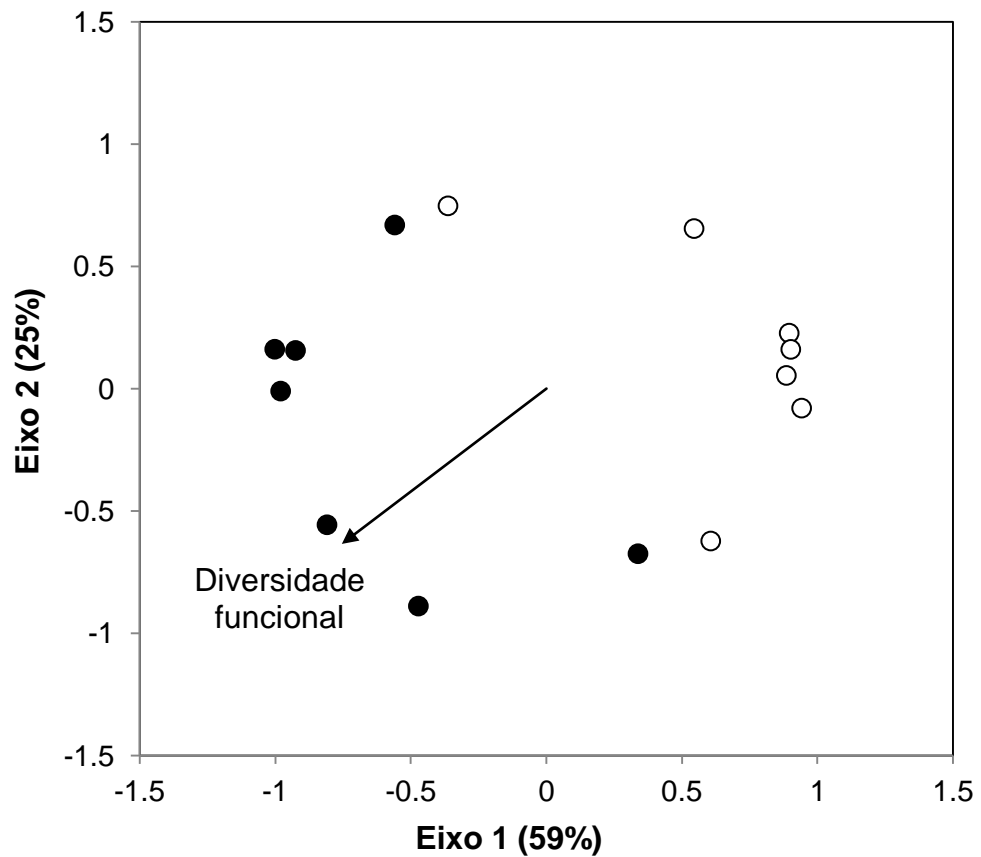


Figura 3. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz **X**, contendo a composição de espécies com ponderação difusa com base nos três atributos que maximizaram TDAP: altura da planta, largura da folha e área da folha. A diversidade funcional foi calculada pelo índice de Rao para cada comunidade com base nos mesmos atributos. Círculos fechados representam parcelas experimentais submetidas a queima e círculos abertos às parcelas controle.

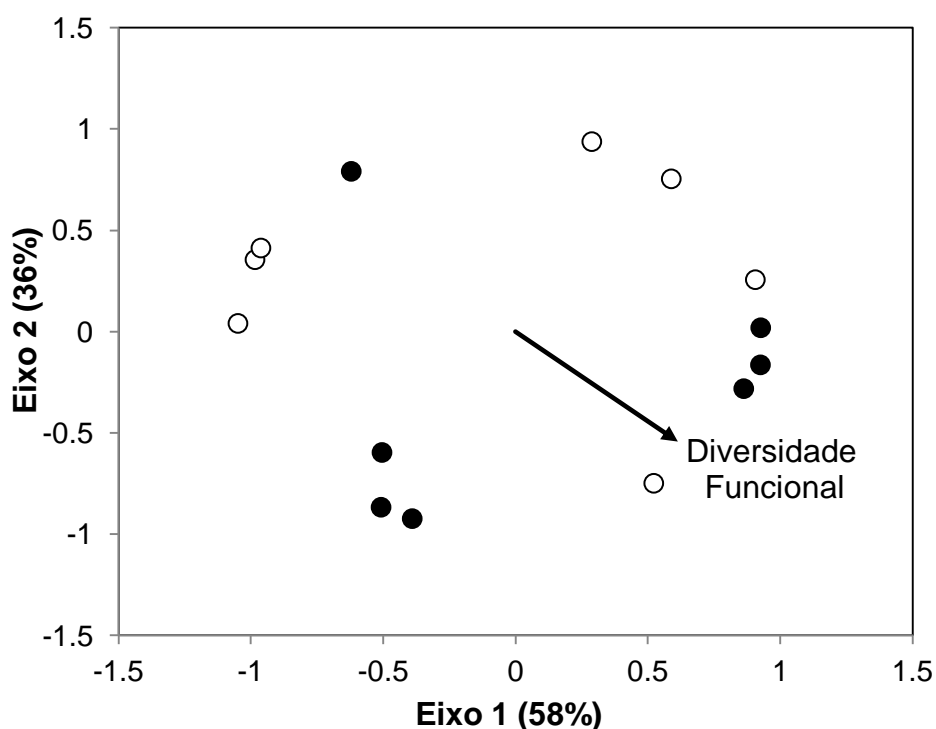


Figura 4. Análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz **X**, contendo a composição de espécies com ponderação difusa com base na área foliar específica. A diversidade funcional foi calculada pelo índice de Rao para cada comunidade a partir deste mesmo atributo. Círculos fechados representam parcelas experimentais submetidas a queima e círculos abertos as parcelas controle.

Solo

Das seis variáveis do solo avaliadas antes do experimento de queima, foram encontrados padrões significativos de convergência relacionados às concentrações de N, P e porcentagem de matéria orgânica e de divergência relacionados ao N, matéria orgânica e Al (Tabela 1). Destes, os padrões mais significativos são os relacionados à porcentagem de matéria orgânica, seguido pelo gradiente de N, indicando uma forte relação entre estes gradientes e a dispersão de alguns atributos funcionais das espécies. Os atributos tipo biológico e conteúdo de matéria seca parecem ser atributos importantes na distribuição das espécies ao longo destes gradientes, respectivamente para os níveis de N e para a porcentagem de matéria orgânica.

Biomassa

A biomassa aérea das plantas avaliada antes do experimento de queima não apresentou variação consistente com o padrão de convergência de atributos. Entretanto, os resultados mostraram um padrão de divergência dado por largura da folha e tipo biológico ao longo do gradiente de biomassa ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,23$; $P = 0,0496$, Tabela 1). Padrões bastante consistentes foram obtidos nove meses após a queima como mostra a Tabela 1, tanto para TCAP ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,48$; $P = 0,0002$) quanto para TDAP ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,38$; $P = 0,0018$). Entretanto, estes padrões estão possivelmente relacionados ao fogo como fator ambiental e não somente à biomassa, pois há uma diferença muito grande na biomassa aérea acumulada entre os tratamentos. De fato, os conjuntos de atributos que maximizam TCAP e TDAP relacionados à biomassa após o fogo são os mesmos que estão relacionados ao fogo (Tabela1), com a adição de um atributo em TDAP. Além disso, os próprios valores das correlações matriciais e níveis de significância são bastante próximos. Para distinguir o efeito do tratamento na relação da biomassa com os padrões de dispersão de atributos reanalizamos os padrões utilizando o fogo como covariável, buscando TCAP e TDAP relacionados aos resíduos da variável biomassa. Altura da planta, área folhar específica e tipo biológico foram os atributos que revelaram TCAP ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,22$; $P = 0,0364$) e altura da planta, sozinha, revelou ao TDAP ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,28$; $P = 0,0204$) relacionados aos resíduos da variável biomassa após remover o efeito da queima.

Taxa de decomposição

Os padrões de dispersão de atributos relacionados ao gradiente de decomposição não foram consistentes quando não removemos o efeito do tratamento (Tabela 1). Entretanto, utilizando os resíduos da taxa de decomposição como gradiente ambiental, controlando estatisticamente o tratamento (queima e controle), obtemos um TDAP significativo relacionado aos atributos altura da planta, largura da folha, forma da folha e força de tensão foliar ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,31$; $P = 0,0222$), indicando uma relação do gradiente de decomposição com o padrão de dispersão destes atributos dentro ou entre as comunidades. TCAP não foi significativamente relacionado a este gradiente.

Abundância de invertebrados

A abundância de invertebrados coletados na vegetação por meio de rede de varredura não mostrou nenhuma relação com TDAP. Aparentemente, a distribuição dos atributos das espécies vegetais não afeta a abundância total desta fauna composta basicamente por orthopteros, aranhas e formigas. Por outro lado, a abundância dos invertebrados que constituem a fauna de solo, coletados por meio de *pitfall*, estão relacionados aos padrões de dispersão dos atributos das plantas, antes e após a queima. Antes da queima, os atributos altura da planta, comprimento da folha e largura da folha maximizaram TCAP ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,55$; $P = 0,0018$), mas TDAP foi apenas marginalmente significativo, maximizado pela altura da planta, largura da folha, área da folha e área folhar específica ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,30$; $P = 0,0594$). A segunda amostragem de invertebrados de serapilheira, coletados nove meses após a queima, na mesma data da

amostragem da vegetação também mostrou padrões significativos de convergência para largura da folha ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,34$; $P = 0,008$) e de divergência para altura da planta, área folhar específica e conteúdo de matéria seca ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,20$; $P = 0,0462$). Ao usarmos o resíduo da abundância como gradiente, removendo assim o efeito do tratamento, o padrão de convergência torna-se desimportante, mas o padrão de divergência ainda persiste, relacionado à altura da planta, força de tensão foliar, SLA ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,27$; $P = 0,0379$). Assim, a abundância de invertebrados da serapilheira parece ser afetada pela forma como os atributos das espécies estão distribuídos entre as comunidades locais.

DISCUSSÃO

O fogo é um importante agente em ecossistemas campestres afetando diversos aspectos da estrutura da vegetação (Whelan, 1995; Bond e Keeley, 2005). O fogo não é um distúrbio homogêneo nos campos e produz manchas queimadas em diferentes períodos produzindo um ambiente heterogêneo. Esta heterogeneidade pode promover padrões de distribuição de atributos na escala da metacomunidade, onde ocorre variação na dispersão dos atributos dentro e entre as comunidades locais.

Trabalhos recentes mostram que o fogo afeta a estrutura funcional das comunidades promovendo padrões de convergência de atributos associados à frequência deste distúrbio, atuando como filtro ambiental (Pausas e Verdú, 2008; Cianciaruso *et al.*, 2012; Van Der Plas *et al.*, 2012). Em regra geral, fatores ambientais afetam a dispersão de atributos promovendo TCAPs pela exclusão inicial ou limitação no estabelecimento das espécies incapazes de tolerar o

ambiente físico-químico, funcionando como filtros ambientais (Keddy, 1992; Weiher e Keddy, 1995; Wilson, 1999). Entretanto, o fogo também pode promover a coexistência entre plantas com diferentes estratégias (*i.e.* competidoras e ruderais) (Crawley e May, 1987; Campbell *et al.*, 1991; Grime e Mackey, 2002; Grime, 2006) pela geração de heterogeneidade espacial e temporal. Distúrbios ecológicos também podem ser entendidos como filtros ambientais, mas estes “filtros de distúrbio”, como proposto por Grime (2006) são fatores importantes na diferenciação de atributos e na coexistência das espécies na escala local, promovendo TDAPs. Dessa forma, o fogo gera padrões de divergência de atributos, pois promove a coexistência de espécies diferentes ao consumir e reduzir a biomassa das espécies dominantes (Grime, 2006).

Nosso experimento mostra que o fogo pode produzir simultaneamente ambos os padrões de organização, convergência e divergência. As parcelas queimadas apresentaram um conjunto de espécies com altura da planta e largura da folha similares entre si e diferente do conjunto de espécies que formam as comunidades das parcelas não queimadas. Esta mudança nos níveis dos atributos médios entre comunidades submetidas ou não à queima é expressa por TCAP ($\rho(\mathbf{TE}) = 0,56$). As comunidades das parcelas submetidas à queima apresentaram espécies de folhas mais largas e as comunidades das parcelas controle apresentam espécies mais altas.

A divergência observada para o conjunto de atributos altura da planta, largura da folha e área da folha ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,39$) e também para área folhar específica ($\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,33$) indicam uma diferença na variação destes atributos entre as parcelas queimadas e não queimadas. Para ambos os padrões significativos de divergência observados, as comunidades das parcelas

submetidas à queima apresentaram um incremento na diversidade funcional. É importante notar aqui que os atributos não foram mensurados por indivíduos, mas por espécies, logo esta variação nos níveis dos atributos se deve unicamente ao *turnover* das espécies entre as comunidades locais, não às respostas fisiológicas ou à variação intraespecífica. Outros trabalhos mostram que a variação individual também parece ter um papel importante em padrões de organização (Carlucci *et al.* 2012, Cianciaruso *et al.* 2012).

Nossos resultados mostram que a heterogeneidade causada pelo fogo além de promover a divergência na estrutura funcional das comunidades locais também produziu padrões de convergência. Isto é, o fogo enquanto filtro de distúrbio, pode afetar a dispersão de atributos de formas distintas (Figura 5), agindo como um filtro ambiental ordinário (*i.e.* permitindo a ocorrência de espécies com folhas mais largas) ou promovendo o aumento da diversidade funcional, também entendida como maior dissimilaridade entre as espécies coexistentes. Esta dissimilaridade pode ser promovida pelo fogo de duas formas; (1) pela redução das espécies dominantes, similares em suas habilidades competitivas (*i.e.* alta taxa de crescimento, maior tamanho ou altura) conforme o modelo C-S-R (Grime, 1977), promovendo a coexistência de espécies distintas e (2) pela limitação de similaridade das espécies colonizadoras destes novos espaços. Nosso experimento não foi delineado para distinguir qual dos processos causou os padrões de divergência relacionados ao fogo. Apesar disso, há evidências experimentais de que o fogo pode promover efeitos antagônicos na organização das comunidades de campos nativos.

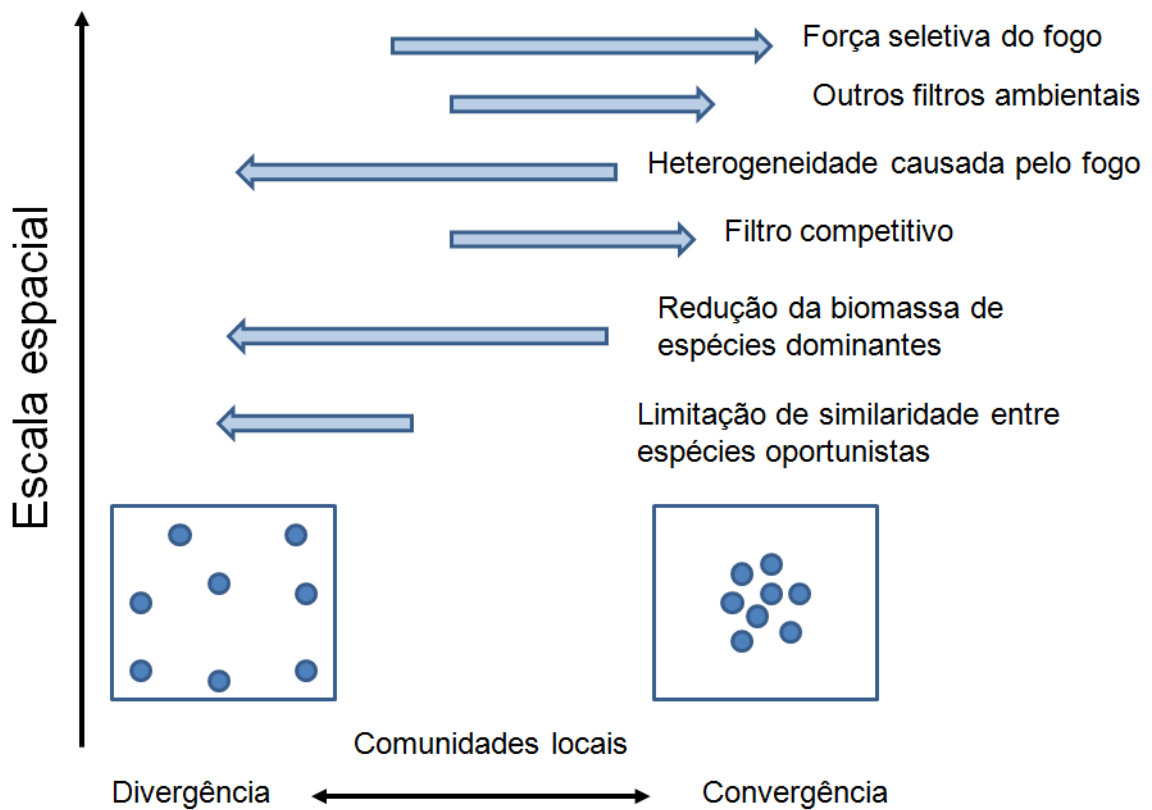


Figura 5. O fogo pode afetar de formas antagônicas a estrutura funcional das comunidades, atuando de formas distintas em diferentes níveis da escala espacial, promovendo padrões de convergência e divergência, simultaneamente. Tamanho das setas indicam a importância do fator naquela escala espacial. Quadros representam o espaço n-dimensional constituído pelos atributos das espécies.

Solo e biomassa

Outras variáveis ecossistêmicas avaliadas neste experimento também apresentaram variação correlacionada significativamente com os padrões de organização das comunidades, entretanto é mais difícil estabelecer o que é causa e o que é efeito para algumas dessas variáveis. Os gradientes de biomassa aérea e variáveis do solo podem ser interpretados como gradientes de produtividade que, potencialmente, produzem e resultam de padrões de convergência com atributos relacionados à estratégia de crescimento das plantas como a taxa de crescimento potencial, longevidade da folha, defesa contra herbívoros generalistas e taxa de decomposição da folha (Grime, 2006). No presente

trabalho, os atributos mensurados relacionados a estas funções são a altura da planta, resistência à tração, força de tensão folhar, área folhar específica e conteúdo de matéria seca da folha. Para estes atributos esperávamos padrões de convergência (TCAP) relacionados às variáveis do solo e à biomassa. Destes, apenas a força de tensão folhar não apareceu entre os atributos que maximizaram os padrões de convergência. Entretanto, também foram obtidos padrões de divergência relacionados a estes gradientes. Um conjunto de espécies com diferentes histórias de vida ou maior dissimilaridade entre as espécies podem incrementar a produtividade local, uma vez que a diversidade funcional está associada à produtividade (Díaz e Cabido, 2001; Hooper *et al.* 2005). Alguns estudos mostram uma relação positiva da diversidade funcional com a produtividade da biomassa aérea (Cadotte *et al.*, 2009; Wacker *et al.*, 2009), outros mostram que tanto os atributos médios das comunidades quanto a diversidade funcional afetam este processo (Diaz *et al.*, 2007; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher e Roscher, 2009; Roscher *et al.*, 2012).

Decomposição e invertebrados

Não se constatou uma relação significativa entre a estrutura de atributos das comunidades e a taxa de decomposição, mas tal relação se torna evidente quando removemos o efeito do tratamento da taxa de decomposição de material padrão. A variação da decomposição entre as parcelas queimadas e controle pode limitar a constatação dos padrões, que são revelados quando utilizamos os resíduos da taxa de decomposição controlando o efeito dos tratamentos. O fogo deve exercer um papel mais importante na decomposição, reduzindo a cobertura do solo, do que a variação dos atributos das plantas que cobrem o solo. Ao

remover o efeito dos tratamentos, encontramos que a variação da altura da planta, largura da folha, forma da folha e força de tensão folhar, está associada à taxa de decomposição.

Ao relacionarmos a estrutura de atributos da vegetação com a abundância de invertebrados pressupomos um efeito da estrutura da vegetação como habitat ou alimento sobre a comunidade de invertebrados e não o inverso, por meio de algum efeito seletivo da herbivoria. Van Der Plas *et. al.* (2012) mostraram evidências de que o controle base-topo é mais importante em padrões de organização multitrófica de comunidades. A fauna associada à biomassa aérea (capturados por rede) e a fauna associada à serapilheira (*pitfall*) apresentaram resultados diferentes. Enquanto nenhum padrão de organização revelados pelos atributos avaliados parece ter afetado a abundância total dos invertebrados coletados na parte área, tanto antes quanto depois da queima (mesmo removendo o efeito do tratamento) a abundância de invertebrados da serapilheira parece ser afetada pela dispersão dos atributos. Os resultados diferem antes e após a queima e também diferem quando o efeito do tratamento foi controlado estatisticamente, mostrando uma possível interação do fogo neste processo.

A busca por padrões de convergência e divergência tenta esclarecer o grande dilema da ecologia de comunidades sobre a organização de comunidades biológicas contrastando as forças seletivas dos filtros ambientais e da competição entre espécies gerando padrões antagônicos na dispersão de atributos. De forma geral, atribui-se padrões de convergência aos filtros ambientais e padrões de divergência à competição entre espécies por força da limitação de similaridade. Entretanto, filtros ambientais de distúrbio, como o fogo, além de promoverem padrões de convergência, podem também promover divergência de atributos de

duas formas: (1) ao consumir a biomassa de plantas dominantes o fogo abre espaço para o estabelecimento de novas espécies resultado em comunidades com maior dissimilaridade funcional entre as espécies, como sustentado por Grime (2006). Além disso, (2) a competição entre estas espécies colonizadoras pode gerar um padrão de divergência (por limitação de similaridade). Por outro lado, a competição, além de promover a divergência de atributos por limitação de similaridade, pode também promover um padrão de convergência de atributos por meio de um “filtro competitivo” no qual apenas espécies com características de espécies competidoras permanecem na comunidade (i.e. alta taxa de crescimento, área folhar específica, altura ou biomassa da planta). Sugerimos que a elaboração de novos métodos estatísticos e experimentais, através das quais seja possível isolar estas forças ecológicas por meio de hipóteses, é preciso para inferir os processos que geram estes padrões de convergência e divergência na dispersão de atributos e distinguir seus efeitos no funcionamento dos ecossistemas.

Neste trabalho apresentamos evidências experimentais de que o fogo afeta a estrutura de atributos das comunidades de forma antagônica, produzindo tanto padrões de convergência quanto divergência. Além disso, o fogo afeta os padrões de distribuição de atributos relacionados a outro gradientes ambientais, tendo possíveis consequências na taxa de decomposição e abundância de invertebrados de solo.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos a Luciana Podgaiski, Camila Goldas, Claire Röpke Ferrando, Maximiliano de Oliveira, Débora Balzan, Felícia Fischer, Gabriele Pilger, Carolina Blanco e Rodrigo Baggio por contribuições nos trabalhos de campo, de levantamento de dados, coleta de plantas, mensuração de atributos, manejo com o fogo e triagem e identificação de invertebrados. A Ilsi Boldrini, Pedro Maria de Abreu Ferreira, Gerhard Overbeck, por contribuição a identificação de espécies vegetais. Alessandra Fidelis, Sandra Müller e Gerhard Overbeck contribuíram com discussões. Ao José Pedro Trindade pela viabilização de recursos. Este trabalho foi financiado pela EMBRAPA Pecuária Sul, CNPq e F.J foi custeado por uma bolsa de doutorado da CAPES.

Tabela 1. Padrões de convergência e divergência de atributos (TCAP e TDAP respectivamente) relacionados às diferentes variáveis ambientais avaliadas antes, após a queimada ou em ambas as datas. Fatores medidos após o fogo foram avaliados também considerando o fogo como covariável (covar). Atributos: ap – altura da planta, cf – comprimento da folha, lf – largura da folha, ff – forma da folha, rt – resitência à tração, ft – força de tensão folhar, af – área da folha, afe – área folhar específica, cmsf – conteúdo de matéria seca da folha e tb – tipo biológico. Padrões significativos são mostrados em negrito, * $\alpha = 0,05$; ** $\alpha = 0,01$; *** $\alpha = 0,001$.

Variável ambiental			TCAP		TDAP	
			$\rho(\text{TE})$	Atributos	$\rho(\text{X.E.T})$	Atributos
Fogo Solo	após o fogo antes do fogo	Fogo	0,56***	ap, lf	0,39**	ap, lf, af
		N	0,34**	tb	0,46***	cf, ff, tb
		P	0,24*	rt	0,31	ap
		K	0,17	todos	0,26	ap, ff, cmsf
		MO%	0,50***	lf, cmsf, tb	0,48***	ap, af, cmsf
		Al	0,23	cf, ff, afe lf, rt, afe,	0,34*	cf, ff, af
		pH	0,13	cmsf	0,27	ap, ff, afe
Biomassa	antes do fogo após o fogo	Biomassa	0,16	gf	0,23*	lf, tb
		Biomassa	0,48***	ap, lf	0,38**	ap, lf, af, cmsf
		Biomassa e fogo (covar)	0,22*	ap, afe, tb	0,28*	ap
Decomposição	após o fogo	Decomposição	0,09	cf, ft, afe	0,24	afe
		Decomposição e fogo (covar)	0,10	cf, ft, afe	0,31*	ap, lf, ff, ft
Invertebrados (rede)	antes do fogo após o fogo	Abundância	0,23	rt, afe, tb	0,27	lf, rt, af
		Abundância	0,35	ap, lf	0,28	ap, lf, af
		Abundância e fogo (covar)	0,25	ap	0,28	ff, afe
Invertebrados (<i>pitfall</i>)	antes do fogo após o fogo	Abundância	0,55**	ap, cf, lf	0,30	ap, lf, af, afe
		Abundância	0,34**	lf	0,20*	ap, afe, cmsf
		Abundância e fogo (covar)	0,01	lf	0,27*	ap, ft, afe

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grassland during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19-27, 2002.

BEHLING, H. et al. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, p. 277-297, 2004.

BOND, W. J. What Limits Trees in C4 Grasslands and Savannas? **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 641-659, 2008.

BOND, W. J.; KEELEY, J. E. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 7, p. 387-394, 2005.

BOND, W. J.; VAN WILGEN, B. W. **Fire and Plants**. Population and Community Biology Series 14. London: Chapman & Hall, 1996.

CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PLoS ONE**, v. 4, n. 5, 2009.

CAMPBELL, B. D.; GRIME, J. P.; MACKAY, J. M. L. A trade-off between scale and precision in resource foraging. **Oecologia**, v. 87, n. 4, p. 532-538, 1991.

CARLUCCI, M. B. et al. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 1, p. 176-186, 2012.

CHRISTENSEN, N. L. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. In: PICKETT, S. T. A. e WHITE, P. S. (Ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. San Diego: Academic Press, 1985. p.85-100.

CIANCIARUSO, M. V. et al. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 3, p. 205-216, 2012.

CRAWLEY, M. J.; MAY, R. M. Population dynamics and plant community structure: Competition between annuals and perennials. **Journal of Theoretical Biology**, v. 125, n. 4, p. 475-489, 1987.

COLLINS, S. L. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. **Ecology**, v. 68, n. 5, p. 1243-1250, 1987.

COLLINS, S. L.; CALABRESE, L. B. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 3, p. 563-575, 2012.

DE BELLO, F. et al. Different plant trait scaling in dry versus wet Central European meadows. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 4, p. 709-720, 2012.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. e DIAMOND, J. M. (Ed.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p.342-444.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DIAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, Dec 2007.

DICKIE, I. A. et al. Do assembly history effects attenuate from species to ecosystem properties? A field test with wood-inhabiting fungi. **Ecology Letters**, v. 15, n. 2, p. 133-141, 2012.

DOUMA, J. C. et al. Disturbance and resource availability act differently on the same suite of plant traits: Revisiting assembly hypotheses. **Ecology**, v. 93, n. 4, p. 825-835, 2012.

FIDELIS, A., BLANCO, C.C., MÜLLER, S.C., PILLAR, V.D. & PFADENHAUER, J. Short-term changes caused by fire and mowing in Brazilian Campos grasslands with different long-term fire histories. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, p. 552-562, 2012.

FUKAMI, T. et al. Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood decomposer communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 6, p. 675-684, 2010.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1169-1194, 1977.

_____. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.

GRIME, J. P.; MACKEY, J. M. L. The role of plasticity in resource capture by plants. **Evolutionary Ecology**, v. 16, n. 3, p. 299-307, 2002.

HAIRSTON, N. G.; SMITH, F. E.; SLOBODKIN, L. B. COMMUNITY STRUCTURE, POPULATION CONTROL, AND COMPETITION. **American Naturalist**, v. 94, n. 879, p. 421-425, 1960.

HARRISON, S.; INOUE, B. D.; SAFFORD, H. D. Ecological heterogeneity in the effects of grazing and fire on grassland diversity. **Conservation Biology**, v. 17, n. 3, p. 837-845, 2003.

HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. P. **Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual**. London: Chapman & Hall, 1993.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3-35, 2005.

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

KLEIN, R. M. Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of upper Quaternary climatic changes in the floristic distribution. **Boletim Paranense de Geociências**, v. 33, p. 67-88, 4/23/2002 1975.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem function from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.

LONDO, G. The decimal scale for relevés of permanent quadrats. **Vegetatio**, v. 33, p. 61-64, 1976.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377-385, 1967.

MOKANY, K.; ASH, J.; ROXBURGH, S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 5, p. 884-893, 2008.

MORENO, J. A., Ed. **Clima do Rio Grande do Sul**: Secretaria da Agricultura, RS, p.41ed. 1961.

OVERBECK, G. E. et al. Fine-scale post-fire dynamics in southern Brazilian subtropical grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, p. 655-664, 2005.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. Fire reduces morphospace occupation in plant communities. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2181-2186, 2008.

PILLAR, V. D. et al. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 334-348, 2009.

PILLAR, V. D.; QUADROS, F. L. F. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. **Coenoses**, v. 12, p. 119-126, 1997.

RAMBO, B. **A fisionomia do Rio Grande do Sul**. 2. Porto Alegre: Selbach, 1956.

ROSCHER, C. et al. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, 2012.

SCHUMACHER, J.; ROSCHER, C. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. **Oikos**, v. 118, n. 11, p. 1659-1668, 2009.

VAN DER PLAS, F.; ANDERSON, T. M.; OLFF, H. Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: Multitrophic community assembly at work. **Ecology**, v. 93, n. 4, p. 836-846, 2012.

WACKER, L. et al. Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 637-648, 2009.

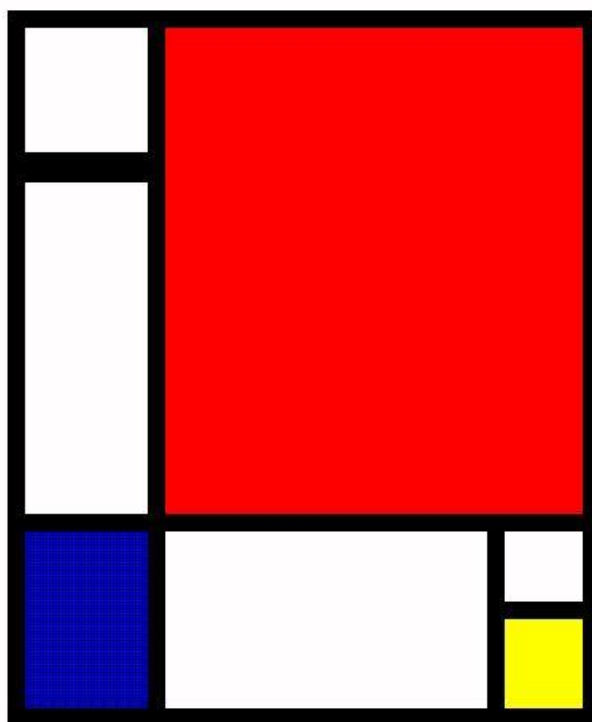
WEIHER, E.; KEDDY, P. A. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos**, v. 73, n. 3, p. 323-335, 1995a.

_____. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, p. 159-164, 1995b.

WHELAN, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

WILSON, J. B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E. e KEDDY, P. A. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. p.130-164.

CONSIDERAÇÕES FINAIS



Composição com vermelho, amarelo e azul de Piet Mondrian

Ao longo desta tese abordei o tema da organização das comunidades biológicas de forma teórica, por modelos e simulações, por levantamentos de campo e também através de experimento. Nestas diferentes abordagens foram elucidados alguns aspectos da estrutura das comunidades que ainda não foram apresentados de forma satisfatória na literatura.

Alguns aspectos da estrutura das comunidades devem ser levados em consideração, (i) a diferença da organização de comunidades locais e metacomunidades, (ii) os padrões de organização da metacomunidade são padrões de metaorganização e (iii) um mesmo processo pode afetar de forma antagônica a estrutura das comunidades.

Organização no nível de metacomunidades

A metacomunidade é definida como um conjunto de comunidades locais conectadas pela dispersão das espécies (Leibold e Mikkelsen, 2002; Leibold *et al.*, 2004). Esta abordagem é utilizada para compreender como a dinâmica espacial e as interações locais modelam a estrutura das *comunidades locais* (Logue *et al.*, 2011). Se a estrutura da metacomunidade é formada pela variação das estruturas das comunidades locais, portanto, a organização da metacomunidade não pode ser explicada unicamente pelas organizações internas das comunidades. Em um nível, a estrutura das comunidades locais é composta

pelas espécies que apresenta. Esta estrutura pode ser caracterizada pela sua composição taxonômica, riqueza e diversidade de espécies, diversidade funcional e pela dispersão dos atributos de suas espécies. A estrutura da metacomunidade, por outro lado, é composta pelas comunidades que apresenta e pode ser caracterizada pela variação das estruturas destas. Existem trabalhos mostrando padrões de organização não aleatórios na estrutura da metacomunidade quanto à distribuição das espécies, gerando os padrões de tabuleiro de xadrez, *turnover* de espécies, aninhamento, gradientes Clementsianos e Glesonianos (Heino, 2005; Logue *et al.*, 2011). Entretanto, a estrutura de atributos avaliada na literatura normalmente corresponde à escala das comunidades locais, são poucos estudos que mostram padrões de dispersão de atributos na escala da metacomunidade. A abordagem estatística utilizada nesta tese (Pillar *et al.*, 2009) permite a distinção entre padrões de convergência e divergência na escala de metacomunidades e tem sido implementada para distinguir padrões puramente ecológicos de padrões filogenéticos (Pillar e Duarte, 2010) e utilizada para avaliar padrões na variação individual (Carlucci *et al.*, 2012), mas apresenta algumas limitações. Os padrões avaliados nesta abordagem não são de fácil interpretação e requerem métodos exploratórios adicionais utilizando as matrizes de dados para averiguar a orientação da variação dos padrões de dispersão ao longo do gradiente ambiental. Em adição à esta limitação, os padrões envolvem um conjunto de atributos que podem responder de forma complexa ao gradiente ambiental, tornando difícil a interpretação de como dissimilaridade das espécies está associada ao gradiente. Além disso, o modelo não possibilita a distinção da variação de atributos dentro e entre comunidades. Em um trabalho recente, De Bello (2009) propõe a partição da diversidade funcional em componentes alfa e

beta (dentro e entre comunidades) para avaliar padrões de convergência e divergência nas duas escalas, mas não possibilita distinguir processos contraditórios dentro da mesma escala. Em suma, ainda faltam abordagens e métodos capazes de lidar com a complexidade hiperdimensional da organização no nível de metacomunidades.

Metaorganização: uma contribuição para a teoria geral dos sistemas

Alguns tipos de sistemas apresentam características constitutivas, isto é, que não são explicáveis a partir das características das partes isoladas, pois dependem das relações entre seus elementos (Bertalanffy, 1968). Não somente as comunidades locais podem apresentar estas características, pois as interações biológicas podem desempenhar papel importante em sua estrutura, mas também a própria metacomunidade, quando as comunidades locais estão espacialmente arrançadas.

De forma geral, comunidades biológicas podem ser sistemas dissipativos não-lineares (Schneider, 1987; Ulanowicz & Hannon, 1987) nos quais o aumento da energia disponível para realizar trabalho tende a aumentar a ordem da estrutura dos sistema. O aumento da disponibilidade de recursos pode ter efeitos não lineares na resposta da organização da estrutura das comunidades (Drake *et al.*, 1999). Alguns trabalhos mostram relação da organização das comunidades com gradientes de produtividade (Weiher e Keddy, 1999), como o aumento da dispersão de atributos com o aumento de P no solo (Weiher *et al.*, 1998), por exemplo.

Não somente as comunidades locais são organizadas por fatores diversos, incluindo interações bióticas promovendo auto-organização (Drake *et al.*, 1999), mas também há emergência da ordem em um nível superior, da metacomunidade. Estes padrões de metaorganização (organização da organização) são padrões não aleatórios na ordenação espacial das comunidades locais de acordo com a variação do seu grau de organização interna.

Efeitos antagônicos na estrutura das comunidades

Grande parte dos artigos que tratam de regras de montagem e filtros ambientais apresentam uma introdução muito similar. Logo após citarem o trabalho de Jared Diamond (1975) os autores, em regra geral, jogam filtros ambientais e interações ecológicas em lados opostos da balança atribuindo que os primeiros farão o ponteiro se inclinar para o lado da convergência de atributos e as interações para o lado da divergência (Weiher e Keddy, 1995; Stubbs e Wilson, 2004). Os padrões de divergência ou sobredispersão de atributos (espécies coexistentes são mais distintas do que o esperado ao acaso) são atribuídos à limitação de similaridade (Stubbs e Wilson, 2004), em que as espécies coexistentes divergem em seus atributos devido à competição (Macarthur e Levins, 1967). Entretanto, a competição poderia levar também a um padrão de convergência de atributos uma vez que apenas espécies com determinadas características (as espécies competidoras do modelo C-S-R) restarão na comunidade em seu estágio avançado de sucessão, após a exclusão competitiva das espécies pioneiras e ruderais (Grime, 1979; Grime, 2006). A competição poderia atuar de forma antagônica na estrutura das comunidades.

Enquanto filtro competitivo, a competição pode atuar sobre atributos relacionados ao crescimento levando a um padrão de convergência, principalmente em comunidades que sofrem pouco distúrbio ou em estágio avançado de sucessão. Por outro lado, a limitação de similaridade pode ter um efeito importante dentre as espécies que passam pelo tal “filtro competitivo” atuando em outros atributos ou poderia ter um efeito maior em estágios anteriores de sucessão, promovendo padrões de divergência de atributos.

O fogo é um fator ambiental muito importante em ecossistemas campestres (Whelan, 1995) e pode afetar de diferentes formas a sua estrutura. Como filtro ambiental o fogo pode atuar seletivamente na composição de espécies, promovendo convergência, mas enquanto distúrbio o fogo reduz a dominância das espécies competitivas, abrindo espaço para espécies com atributos distintos, gerando padrões de divergência de atributos (Grime, 2006).

Neste trabalho, mostramos experimentalmente que o fogo pode gerar ambos os tipos de padrões afetando a estrutura funcional das comunidades, principalmente relacionados à altura potencial da planta, largura da folha e área da folha e aumentando a diversidade funcional das parcelas queimadas, pela supressão das espécies dominantes e criação de heterogeneidade espacial. Outros fatores ambientais, de solo, gradientes de biomassa aérea, decomposição e invertebrados de solo, também estão associados aos padrões de dispersão dos atributos das comunidades de plantas. O fogo parece afetar a relação de alguns desses gradientes ambientais com os padrões de organização. É incerto relacionar os padrões de divergência de atributos encontrados neste trabalho com limitação de similaridade, pois como vimos, uma miríade de processos distintos

pode contribuir para o padrão de organização das comunidades. Se, por um lado, as comunidades biológicas não são apenas “associações fortuitas”, também não são organizadas de forma tão “simplista” que imprimiria na natureza padrões minimalistas como num quadro de Mondrian.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BERTALANFFY, L. V. **General systems theory - Foundations, developments, applications**. New York: George Braziller, 1968.

BOOTH, B. D., LARSON, D. W. Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules In: WEIHER, E. e KEDDY, P. A. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. p.206-229.

BOSSOMAIER, T. R. J., GREEN, D. G. **Complex systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

CARLUCCI, M. B. et al. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 1, p. 176-186, 2012.

CLEMENTS, F. E. Plant succession. Publication number 242. Washington: **The Carnegie Institution**, 1916.

COLE, B. J. Assembly of mangrove on communities: patterns of geographical distribution. **Journal of Animal Ecology**, v. 52, p. 339-347, 1983.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition. **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, 1979.

CORTAZAR, J. **Cuentos completos 2**. Buenos Aires: Punto de Lectura, 2008.

DARWIN, C. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. London: Murray, 1859.

DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 3, p. 475-486, 2009.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. e DIAMOND, J. M. (Ed.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p.342-444.

DIENER, D., THOMPSON, W. B. Recognizing randomness. **American Journal of Psychology**, v. 98, p. 433-447, 1985.

DRAKE, J. A. et al. On the nature of the assembly trajectory. In: WEIHER, E. e KEDDY, P. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p.233-250.

FALK, R., KONOLD, C. Making sense of randomness: Implicit encoding as basis for judgment. **Psychological Review**, v. 104, n. 2, p. 301-318, 1997.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p. 7-26, 1926.

GRIME, J. P. **Plant strategies and vegetation processes**. New York: John Wiley & Sons, 1979.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.

HEINO, J. Metacommunity patterns of highly diverse stream midges: Gradients, checkerboards, and nestedness, or is there only randomness? **Ecological Entomology**, v. 30, n. 5, p. 590-599, 2005.

HOLDAWAY, R. J.; SPARROW, A. D. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1092-1102, 2006.

HUNT, G. L. Jr. Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations and oceanographic factors. **Polar Research**, v. 10, p. 553-559, 1991.

KAUFFMAN, S. A. **The origins of order**. Oxford: Oxford University Press, 1993.

LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LOGUE, J. B. et al. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482-491, 2011.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377-385, 1967.

MORIN, E. **O método II: a vida da vida**. Porto Alegre: Sulina, 2002.

PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology Letters**, v. 13, n. 5, p. 587-596, 2010.

PILLAR, V. D. et al. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 334-348, 2009.

RAUNKIAER, C. **The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography**. Oxford: Oxford University Press, 1934.

RICKEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167-171, 1987.

SCHNEIDER, E. D. Schödinger shortchanged. **Nature**, v.328, p. 300, 1987.

STUBBS, W. J.; WILSON, J. B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 557-567, 2004.

ULANOWICZ, R. E.; HANNON, B. M. Life and the production of entropy. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 232. p. 181-192, 1987.

WARMING, E. **Oecology of Plants: An introduction to the study of plant-communities**. Oxford: Clarendon Press, 1909.

WHELAN, R. J. **The ecology of fire**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

WEIHER, E.; CLARKE, G. D. P.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, v. 81, n. 2, p. 309-322, 1998.

WEIHER, E.; KEDDY, P. Assembly rules as general constraints on community composition. In: WEIHER, E. e KEDDY, P. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances and retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p.251-271.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, p. 159-164, 1995.

WILSON, J. B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E. e KEDDY, P. A. (Ed.). **Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. p.130-164.

APÊNDICE

APÊNDICE A – Método de avaliação de padrões de convergência e divergência de atributos.

O método descrito por Pillar e colaboradores (2009) requer três matrizes e utiliza correlações matriciais para relacionar a estrutura funcional das comunidades com um gradiente ambiental. A matriz **B** contendo espécies descritas por atributos (espécies X atributos), a matriz **W** contendo comunidades descritas por espécies (comunidades X espécies) e a matriz **E**, comunidades descritas pelas variáveis ambientais (comunidades X variável ambiental). A cobertura de cada espécie na matriz **W** é transformada em proporções, de tal maneira a ter um total unitário em cada comunidade. Multiplicando **B'** pela matriz **W** obtemos a matriz **T** (comunidades X atributos) contendo as médias de cada atributo em cada comunidade. Uma correlação matricial de Mantel das matrizes de dissimilaridade de **T** e **E**, $\rho(\mathbf{TE})$ mede como os atributos estão relacionados com o gradiente ambiental, i.e. esta congruência se aproxima de 1 (um) quanto mais pares de comunidades similares quanto às médias dos atributos também o forem quanto ao fator ambiental. Logo, $\rho(\mathbf{TE})$ é uma medida da relação do *gradiente de convergência dos atributos* com o *gradiente ambiental*. Testamos a significância desta correlação por um modelo nulo, aleatorizando as linhas da matriz **B**, obtendo uma probabilidade de gerar, ao acaso, um valor nulo de congruência $\rho_{\text{nulo}}(\mathbf{TE})$ tão alto quanto o valor observado.

A divergência de atributos, entretanto, requer uma correlação parcial de Mantel, na qual a porção de convergência $\rho(\mathbf{TE})$ é removida da congruência $\rho(\mathbf{XE})$ definida a seguir e que expressa ambos, convergência e divergência. Para tanto, obtemos uma matriz **U** (espécies X espécies) contendo a similaridade de cada

espécie com todas as mesmas com base em seus atributos. Cada linha da matriz **U** é a seguir padronizada para total unitário. Na matriz **U** cada espécie define um grupo difuso, ao qual todas as espécies pertencem com um certo grau de pertinência que é proporcional à similaridade entre as espécies. A matriz **U'** é multiplicada por **W** resultando na matriz **X** (comunidades X espécies difusas) contendo a probabilidade de ocorrência de uma dada espécie numa dada comunidade a partir da sua similaridade com as espécies que foram efetivamente encontradas na comunidade. A correlação das matrizes de dissimilaridade das matrizes **X** e **E** resulta em um valor de congruência $\rho(\mathbf{XE})$ que mede quanto os padrões de convergência e divergência de atributos estão correlacionados com o gradiente considerado. A significância da divergência, exclusivamente, pode ser obtida pela correlação parcial de Mantel:

$$\rho(\mathbf{XE.T}) = \frac{\rho(\mathbf{XE}) - \rho(\mathbf{XT})\rho(\mathbf{TE})}{\sqrt{1 - \rho(\mathbf{XT})^2} \sqrt{1 - \rho(\mathbf{TE})^2}}$$

A divergência de atributos pode ser então testada por um modelo nulo permutando as linhas da matriz **U** entre si, obtendo a probabilidade de gerar uma correlação de Mantel sob esse modelo nulo ($\rho_{\text{nula}}(\mathbf{XE.T})$) tão alta quanto ao valor real observado $\rho(\mathbf{XE.T})$.

Através de um método iterativo, subconjuntos de atributos da matriz **B** são utilizados para obter os valores máximos das congruências $\rho(\mathbf{XE.T})$ e $\rho(\mathbf{TE})$. O algoritmo processa cada combinação de atributos da matriz **B**, iniciando com apenas um atributo e adicionando atributos a cada passo. Para cada subconjunto de atributos todos os passos analíticos descritos acima para obtenção dos valores

das congruências são executados. A saída de resultados indicará qual o subconjunto de atributos que maximiza o valor da congruência e indicará também outros subconjuntos subótimos.

APÊNDICE B – Média dos atributos para espécies do experimento de queima (Capítulo 3). Atributos ap – altura da planta (cm), cf – comprimento da folha (cm), lf – largura da folha (cm), ff – forma da folha (compr./larg), rt – resistência à tração (kgf), ft – força de tensão folhar ($N \cdot mm^{-1}$), af – área da folha (cm^2), afe – área folhar específica ($m^2 \cdot kg^{-1}$), cmsf – conteúdo de matéria seca da folha ($mg \cdot g^{-1}$) e tb – tipo biológico (1-graminóides, 2- herbáceas não graminoides).

Espécie	ap	cf	lf	ff	rt	ft	af	afe	cmsf	tb
<i>Andropogon lateralis</i>	100,00	35,65	0,60	60,42	5,04	8,24	15,11	8,26	394,07	1
<i>Aristida jubata</i>	45,00	16,98	0,12	144,27	1,12	9,15	1,70	4,67	552,13	1
<i>Aristida levis</i>	45,00	39,65	0,31	134,72	3,45	10,80	7,09	6,09	521,74	1
<i>Aspilia montevidense</i>	4,80	3,70	1,20	3,15	0,32	0,26	3,18	17,75	233,13	2
<i>Axonopus affinis</i>	15,00	3,94	0,47	8,26	0,64	1,34	1,14	27,80	350,62	1
<i>Bacharis dracunculifolia</i>	200,00	3,77	0,63	6,03	0,20	0,31	1,14	14,30	354,52	2
<i>Bacharis trimera</i>	50,00	4,81	0,53	9,51	0,32	0,59	1,64	15,89	297,93	2
<i>Borreria verticilata</i>	15,80	2,72	0,79	3,54	0,20	0,25	1,25	37,23	161,98	2
<i>Brisa subaristata</i>	28,60	20,09	0,47	42,44	0,92	1,91	6,44	16,28	345,94	1
<i>Centella asiatica</i>	9,00	3,42	3,66	0,93	0,40	0,11	10,37	20,78	208,92	2
<i>Chaptalia graminifolia</i>	18,42	16,18	0,98	16,46	0,60	0,60	10,12	17,39	204,38	2
<i>Chaptalia sinuata</i>	3,00	6,50	3,64	1,79	2,12	0,57	15,59	14,39	163,69	2
<i>Clitoria nana</i>	17,90	3,56	1,60	2,23	0,64	0,39	4,03	10,85	367,82	2
<i>Cuffea glutinosa</i>	5,40	0,96	0,46	2,09	0,20	0,43	0,31	16,22	440,61	2
<i>Cynodon dactylon</i>	8,80	6,39	0,35	18,55	0,20	0,57	1,28	33,88	295,35	1
<i>Desmanthus virgatum</i>	25,00	0,90	0,16	5,74	0,20	1,22	0,10	26,56	332,84	2
<i>Desmodium barbatum</i>	30,00	2,88	1,50	1,91	0,88	0,58	2,62	14,78	376,33	2
<i>Desmodium incanum</i>	28,50	3,40	2,27	1,50	1,27	0,55	5,21	13,81	416,68	2
<i>Dichantherium sabulorum</i>	18,00	4,69	0,72	6,48	0,80	1,08	2,18	23,55	330,22	1
<i>Dicondra sericia</i>	3,70	1,77	1,88	0,94	0,30	0,16	2,88	26,86	383,01	2
<i>Elyonurus sp,</i>	37,00	49,43	0,40	122,55	2,08	5,06	10,74	12,04	358,29	1
<i>Eragrostis aeroides</i>	95,00	38,16	0,54	71,76	3,16	5,74	13,53	9,04	505,30	1
<i>Eragrostis plana</i>	40,00	45,09	0,48	105,11	5,27	10,76	13,00	9,14	443,65	1
<i>Eringium ciliatum</i>	3,33	7,83	2,65	2,96	2,77	1,02	17,68	15,46	134,89	2
<i>Eringium horridum</i>	68,40	68,30	1,16	58,88	6,00	5,07	76,29	5,20	286,10	2
<i>Euphorbia selowii</i>	15,00	3,47	0,67	5,31	0,00	0,00	1,53	16,41	302,04	2
<i>Fimbristylis diphylla</i>	39,60	19,73	0,47	46,17	0,68	1,43	3,70	19,55	288,98	1

APÊNDICE B – (continuação)

Espécie	ap	cf	lf	ff	rt	tf	af	afe	cmsf	tb
<i>Galiante fastigiata</i>	2.25	5.04	1.76	2.86	1.32	0.74	6.39	9.07	121.26	2
<i>Glandularia sp.</i>	12.80	2.28	1.26	1.81	0.40	0.31	1.68	12.88	360.28	2
<i>Kynllinga vaginata</i>	43.00	14.23	0.33	43.15	0.28	0.82	3.07	72.85	194.39	1
<i>Lucilia acutifolia</i>	25.33	1.12	0.28	3.94	0.20	0.69	0.25	22.03	390.00	2
<i>Paspalum notatum</i>	16.62	12.89	0.80	16.11	1.08	1.32	8.11	21.02	275.90	1
<i>Paspalum pauciflorum</i>	30.00	5.04	0.44	11.56	0.48	1.07	1.16	19.08	396.29	1
<i>Paspalum plicatulum</i>	57.50	15.78	0.44	38.14	0.66	1.48	4.77	17.20	381.42	1
<i>Paspalum pumilum</i>	3.60	5.41	0.78	6.95	0.88	1.11	3.41	19.11	328.66	1
<i>Peltodon longipes</i>	10.00	6.62	3.54	1.87	2.12	0.59	14.16	18.23	206.92	2
<i>Pfafia tuberosa</i>	25.00	5.44	2.73	2.32	0.68	0.24	8.19	10.28	194.29	2
<i>Piptochaetium montevidensis</i>	27.40	6.39	0.10	63.93	0.34	3.33	0.64	10.57	450.86	1
<i>Plantago miosurus</i>	3.10	5.78	2.24	2.58	0.60	0.26	11.23	25.09	103.93	2
<i>Pteurocaulon sp</i>	43.17	4.70	1.43	3.28	0.63	0.43	5.00	9.49	440.07	2
<i>Richardia grandiflora</i>	20.60	3.16	0.66	4.79	0.20	0.30	1.46	10.81	137.36	2
<i>Ruelia morongii</i>	2.50	5.06	3.34	1.51	1.16	0.34	10.39	17.88	229.85	2
<i>Scenecio brasiliense</i>	44.20	4.95	0.55	9.06	0.20	0.36	1.60	22.45	175.29	2
<i>Scenecio selowii</i>	15.00	5.11	2.42	2.18	0.96	0.39	7.86	13.88	159.07	2
<i>Schisachyrium microstachium</i>	150.00	19.59	0.62	30.81	2.00	3.16	9.87	19.66	535.41	1
<i>Setaria parviflora</i>	36.60	8.73	0.48	18.85	0.68	1.39	2.70	23.29	281.72	1
<i>Sida rombifolia</i>	72.00	3.75	1.73	2.22	0.40	0.23	4.32	23.77	266.54	2
<i>Sorgastrum stipoides</i>	116.00	60.97	0.86	77.36	6.00	6.84	25.48	6.75	518.10	1
<i>Sporobolus indicus</i>	41.80	30.79	0.59	51.72	1.92	3.17	13.03	17.05	346.34	1
<i>Stylosantes leiocarpa</i>	10.00	1.80	0.42	4.80	0.24	0.56	0.41	22.05	261.53	2
<i>Vernonia flexuosa</i>	16.60	11.95	2.22	5.38	2.72	1.20	18.18	13.32	136.84	2
<i>Vernonia nudiflora</i>	22.00	5.71	0.29	17.81	0.68	2.33	0.84	10.51	342.07	2

APÊNDICE C – Levantamento da composição e proporção da cobertura de espécies do experimento de queima (Capítulo 3), antes da queima.
F – Fogo, C – Controle.

Tratamento	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	F	F	F	F	F	C	C	C
Parcela	1A	1A	1A	1A	1A	1B	1B	1B	1B	1B	2A	2A	2A	2A	2A	2B	2B	2B	2B	2B	3A	3A	3A
Quadro	1A1	1A2	1A3	1A4	1A5	1B1	1B2	1B3	1B4	1B5	2A1	2A2	2A3	2A4	2A5	2B1	2B2	2B3	2B4	2B5	3A1	3A2	3A3
Solo exposto	5	0	5	10	0	1	1	1	0	5	1	0	0	0	0	10	0	0	5	5	10	0	0
<i>Aeschynomene falcata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Andropogon lateralis</i>	10	10	20	30	20	5	80	5	10	30	60	30	30	30	20	30	10	30	1	0	10	15	1
<i>Aristida jubata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	30	0	0	0	20	10
<i>Aristida laevis</i>	0	0	0	0	0	40	0	30	5	5	0	0	40	30	30	0	0	0	40	30	0	20	0
<i>Aristida venustula</i>	30	20	0	5	20	20	5	5	0	0	0	20	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	5
<i>Aristolochia sessilifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aspilia montevidensis</i>	0	1	5	5	5	5	5	0	1	10	1	1	0	1	5	1	5	0	0	1	0	1	1
<i>Axonopus affinis</i>	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baccharis coridifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0	5	0
<i>Baccharis trimera</i>	10	5	1	5	10	1	5	5	20	5	1	5	0	1	1	1	5	10	30	0	20	1	1
<i>Borreria brachystemonoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Borreria eryngioides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Brassica sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Briza lamarkiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Briza subaristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bulbostylis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campomanesia aurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Centella asiatica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaptalia graminifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaptalia runcinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaptalia sinuata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Chevreulia acuminata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	5	0	0	0	0	1	0
<i>Chevreulia sarmentosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cliococca selaginoides</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Clitoria nana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Coelorachis selloana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tratamento	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	F	F	F	F	F	C	C	C
Parcela	1A	1A	1A	1A	1A	1B	1B	1B	1B	1B	2A	2A	2A	2A	2A	2B	2B	2B	2B	2B	3A	3A	3A
Quadro	1A1	1A2	1A3	1A4	1A5	1B1	1B2	1B3	1B4	1B5	2A1	2A2	2A3	2A4	2A5	2B1	2B2	2B3	2B4	2B5	3A1	3A2	3A3
<i>Krapovickasia macrodon</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Kyllinga vaginata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidium sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lucilia acutifolia</i>	5	1	5	1	10	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Mecardonia tenella</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Noticastrum decumbens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis conorrhiza</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Oxalis eriocarpa</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	5	0	1	1	1	0
<i>Oxalis lasiopetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxypetalum sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Panicum bergii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum notatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	0	0	0	10	0	0	5	0	0
<i>Paspalum paucifolium</i>	0	0	20	10	5	10	5	0	0	20	0	5	0	0	0	0	5	1	5	0	0	0	0
<i>Paspalum plicatulum</i>	20	5	5	5	10	5	1	10	40	10	5	10	0	10	5	5	0	0	5	0	0	0	0
<i>Peltodon longipes</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Piptochaetium montevidense</i>	30	10	10	5	5	10	10	10	20	5	10	20	5	5	0	10	30	5	1	5	5	5	0
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
<i>Piriqueta selloi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago myosuroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scenecio selowii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala linoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala pumila</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Polygala adenophylla</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium luridum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocaulon sp.</i>	1	0	0	1	5	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rebunium richardianum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Rhynchospora tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia grandiflora</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Tratamento	C	C	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C	C	C	C	C	F	
Parcela	3A	3A	3B	3B	3B	3B	3B	4A	4A	4A	4A	4A	4B	4B	4B	4B	4B	5A	5A	5A	5A	5A	5B
Quadro	3A4	3A5	3B1	3B2	3B3	3B4	3B5	4A1	4A2	4A3	4A4	4A5	4B1	4B2	4B3	4B4	4B5	5A1	5A2	5A3	5A4	5A5	5B1
<i>Lepidium sp.</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lucilia acutifolia</i>	0	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0	1	5	1	1	1	5	1	5
<i>Mecardonia tenella</i>	1	1	1	5	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Noticastrum decumbens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis sp.</i>	1	1	1	5	5	5	5	5	1	5	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Oxalis conorrhiza</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Oxalis eriocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis lasiopetala</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oxypetalum sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panicum bergii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum notatum</i>	0	5	5	0	0	5	0	5	10	5	30	20	0	0	0	0	0	5	5	5	5	0	20
<i>Paspalum paucifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum plicatulum</i>	10	0	10	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	10	0	0	0	5	10	0	0	5	0
<i>Peltodon longipes</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Piptochaetium montevidense</i>	5	5	0	5	10	0	1	5	10	5	20	5	10	5	5	30	5	20	20	10	20	5	5
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Piriqueta selloi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago myosuroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scenecio selowii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Polygala linoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala pumila</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala adenophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium luridum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocaulon sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	5
<i>Rebunium richardianum</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Rhynchospora tenuis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia grandiflora</i>	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Richardia stellaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ruellia morongii</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0

Tratamento	F	F	F	F	C	C	C	C	C	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C
Parcela	5B	5B	5B	5B	6A	6A	6A	6A	6A	6B	6B	6B	6B	6B	7A	7A	7A	7A	7A	7B	7B	7B	7B	7B
Quadro	5B2	5B3	5B4	5B5	6A1	6A2	6A3	6A4	6A5	6B1	6B2	6B3	6B4	6B5	7A1	7A2	7A3	7A4	7A5	7B1	7B2	7B3	7B4	7B5
<i>Cuphea glutinosa</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Cynodon dactylon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyperaceae</i>	1	5	0	0	5	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Danthonia secundiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Desmanthus virgatus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Desmodium barbatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Desmodium incanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dichanthelium sabulorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Dichondra sericea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dodonaea viscosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elionurus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eragrostis airoides</i>	0	1	0	10	5	0	10	50	30	0	0	5	0	10	10	10	0	0	10	0	20	10	0	20
<i>Eragrostis neesii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eragrostis panicoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eragrostis plana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	20	0	0	5	0
<i>Erianthus angustifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eryngium ciliatum</i>	5	20	10	10	1	5	10	0	0	10	10	20	0	5	1	10	10	10	20	0	0	1	5	1
<i>Eryngium horridum</i>	10	0	1	0	0	1	10	0	0	0	30	0	1	20	20	0	0	0	5	0	0	0	20	40
<i>Eupatorium ascendens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphorbia selloi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Evolvulus sericeus</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
<i>Galactia marginalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galianthe fastigiata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gamochaeta americana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glandularia sp.</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	1	0	5	1	0	0	0
<i>Helianthemum brasiliense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Hydrocotyle exigua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypochaeris chillensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5	5	0	1	5	10	5	5	5	1	5	0	1	10
<i>Krapovickasia macrodon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kyllinga vaginata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	5	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0

Tratamento	F	F	F	F	C	C	C	C	C	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C
Parcela	5B	5B	5B	5B	6A	6A	6A	6A	6A	6B	6B	6B	6B	6B	7A	7A	7A	7A	7A	7B	7B	7B	7B	7B
Quadro	5B2	5B3	5B4	5B5	6A1	6A2	6A3	6A4	6A5	6B1	6B2	6B3	6B4	6B5	7A1	7A2	7A3	7A4	7A5	7B1	7B2	7B3	7B4	7B5
<i>Lepidium sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lucilia acutifolia</i>	5	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	5	5	10
<i>Mecardonia tenella</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Noticastrum decumbens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxalis sp.</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	10	5	5	5	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Oxalis conorrhiza</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>Oxalis eriocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Oxalis lasiopetala</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Oxypetalum sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panicum bergii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum notatum</i>	30	0	20	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum paucifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum plicatulum</i>	5	10	10	20	20	40	5	0	10	5	0	1	0	0	10	0	5	0	5	0	0	0	5	0
<i>Peltodon longipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Piptochaetium montevidense</i>	5	5	5	10	0	0	10	10	5	5	10	0	0	1	1	10	1	1	0	5	20	10	20	10
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Piriqueta selloi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago myosuroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scenecio selowii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0
<i>Polygala linoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala pumila</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala adenophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Psidium luridum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocaulon sp.</i>	10	1	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	1	5	1	0
<i>Rebunium richardianum</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora tenuis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	5	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia grandiflora</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Richardia stellaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ruellia morongii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

