

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**TRAÇOS FUNCIONAIS COMO PREDITORES DA SIMILARIDADE FUNCIONAL
ENTRE SUB-BOSQUES DE FLORESTAS ESTACIONAIS SEMIDECIDUAIS:
SUBSÍDIOS PARA A CONSERVAÇÃO DESTES ECOSSISTEMAS**

Jamir Afonso do Prado Júnior

Prof. Dr. Ivan Schiavini
(orientador)

UBERLÂNDIA – MG
FEVEREIRO – 2012

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

**TRAÇOS FUNCIONAIS COMO PREDITORES DA SIMILARIDADE FUNCIONAL
ENTRE SUB-BOSQUES DE FLORESTAS ESTACIONAIS SEMIDECIDUAIS:
SUBSÍDIOS PARA A CONSERVAÇÃO DESTES ECOSSISTEMAS**

Jamir Afonso do Prado Júnior

Prof. Dr. Ivan Schiavini
(orientador)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

UBERLÂNDIA – MG
FEVEREIRO – 2012

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

P896t

Prado Júnior, Jamir Afonso do, 1987-

Traços funcionais como preditores da similaridade funcional entre sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais : subsídios para a conservação destes ecossistemas / Jamir Afonso do Prado Júnior. - 2012.

84 p. : il.

Orientador: Ivan Schiavini.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Biologia vegetal.

Inclui bibliografia.

1. Botânica.- Teses. 2. Comunidades vegetais – Teses. 3. Ecologia vegetal – Teses. 4. Florestas - Preservação – Teses. I . Schiavini, Ivan. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Biologia vegetal. III. Título.

CDU:

581

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Jamir e Arlene, minhas irmãs, Thays e Luciana, que sempre me incentivaram a continuar os estudos e me possibilitaram tantos momentos de felicidade ao longo desses anos;

Ao Prof. Ivan Schiavini, pelas boas idéias, sempre me trazendo um artigo ou livro novo, por ter me acompanhado em todos os campo, por ter acreditado no meu trabalho e pelo incentivo a seguir a carreira acadêmica, sempre que algumas frustrações surgiram no meio do percurso;

À “velha guarda” do LEVe (Sérgio, Ana Paula, Vagner, Olavo, Maca, Pedro Paulo, Carol e Fran), pela ajuda nos campos e por me proporcionar boas discussões teóricas, sempre intercaladas por momentos de descontração, desde a época de graduação. Aos “incipientes” (Thiago, Jéfferson, Kim, Renata(s), Hudson, Lucas e Andressa), por toda a ajuda nos campos, escaneamento e pesagem das folhas, que muitas vezes pareciam intermináveis. Um agradecimento especial ao Sérgio e Vagner, pelos butecos de sexta a tarde e por sempre me incentivarem a continuar na vida acadêmica, “sobre ombros de gigantes”. Sérgio, obrigado por ter me disponibilizado todo o seu banco de dados do doutorado e por todos os campos em que me convidou. Vagner, obrigado pelas ajudas estatísticas, pela ajuda no inglês e por tantas vezes ter parado o que estava fazendo para ler e discutir sobre meus “devaneios”;

Aos professores e colegas da Pós-Graduação em Biologia Vegetal, pela oportunidade de cursar o mestrado e pela amizade desenvolvida nestes anos que passaram tão rápido;

À CAPES, pela concessão de minha bolsa de estudos;

A tantos amigos não mencionados aqui que, mesmo sem compreenderem o que foi o mestrado, me acompanharam e incentivaram para que eu pudesse chegar aqui;

A Deus, que esteve ao meu lado em muito momentos difíceis e nos de maior inspiração dessa caminhada;

Muito obrigado a todos vocês!

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
Capítulo 1: Padrões de diversidade florística, fenologia foliar e síndrome de dispersão em sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais	3
Resumo	4
Abstract	5
Introdução	6
Material e Métodos	7
Resultados	12
Discussão	20
Referências Bibliográficas	27
Capítulo 2: Traços funcionais foliares e de arquitetura arbórea em espécies de sub-bosque: estratégias aos diferentes regimes de perturbação	35
Resumo	36
Abstract	37
Introdução	38
Material e Métodos	39
Resultados	46
Discussão	64
Considerações Finais	73
Referências Bibliográficas	74
Considerações Gerais	80

INTRODUÇÃO GERAL

A ecologia funcional de plantas parte do pressuposto de que a distribuição dos organismos vegetais não é randômica e, portanto, existe um vínculo entre as diferenças funcionais das plantas e sua distribuição em habitats contrastantes (Duarte 2007). Uma questão central a ser respondida pelos ecólogos funcionais está relacionada à alta diversidade alfa encontrada nas comunidades vegetais tropicais, ou seja, como um elevado número de espécies pode coexistir em escalas espaciais tão pequenas (Wright 2002).

A coexistência de espécies tem sido explicada pela teoria de diferenciação de nichos (MacArthur 1969). Como as espécies exploram os recursos de maneiras diferentes, a heterogeneidade espacial do ambiente permite a ocorrência da espécie onde for melhor competidora (Rosenfeld 2002; Wright 2002). Esta teoria baseia-se na diferenciação das espécies, independentemente de classificações taxômicas, mas de acordo com a variabilidade dos traços funcionais de cada espécie (Violle et al. 2009). Os traços funcionais podem ser definidos como atributos capazes de influenciar significativamente o estabelecimento, sobrevivência ou fitness de uma espécie em seu ambiente natural (Reich et al. 2003).

Muitos traços funcionais de plantas são afetados diretamente pelo gradiente vertical microclimático, resultante da estratificação nas florestas tropicais (Swaine and Whitmore 1988). Avaliar os padrões de distribuição de espécies e dos traços funcionais por estrato da vegetação pode auxiliar a compreensão de respostas das comunidades florestais às alterações ambientais relacionadas à perturbação. O sub-bosque, em especial, é o estrato mais sensível às perturbações ambientais (Mulkey and Pearcy 1992).

As florestas estacionais semidecíduais estão entre os ecossistemas mais ameaçados e fragmentados da Terra (Miles et al. 2006). Estas florestas ocorrem em regiões tropicais submetidas à pronunciada sazonalidade na distribuição das chuvas, resultando em um longo período (3-7 meses) de baixa precipitação (< 100 mm), onde se concentra menos de 10% da pluviosidade anual total (Pennington et al. 2006). Esse período de deficiência hídrica condiciona alterações nos principais processos ecológicos funcionais, como crescimento e reprodução dessas comunidades florestais (Pennington et al. 2006), refletindo em características florísticas e funcionais peculiares a este tipo de formação vegetal.

Este estudo objetivou (1) descrever a diversidade de espécies e a similaridade florística entre os sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais sob diferentes intensidades de perturbação (Capítulo 1) e, (2) investigar a influência do regime de perturbação na diversidade florística e diversidade funcional destes sub-bosques (Capítulo 2).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Duarte C.M. 2007. Methods in comparative Functional Ecology. In: Pugnaire, F.I. and Valadares, F. (eds). Functional plant ecology, 2nd ed. CRC Press pp. 1-6
- MacArthur R.H. 1969. Patterns of communities in the tropics. Biological Journal of the Linnean Society 1: 19–30.
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V. and Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. Journal of Biogeography 33: 491-505.
- Mulkey S.S. and Pearcy R.W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. Functional Ecology 6: 719–729.
- Pennington R.T., Lewis G.P. and Ratter J.A. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forests. In: Pennington, R.T., Lewis, G.P. and Ratter J.A. (eds.). Neotropical savannas and dry forests: diversity, biogeography and conservation. The Systematics Association Especial Volume Series 69, CRC Press, London. Pp 1-29.
- 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. International Journal of Plant Science 164(S3): S143-S164.
- Rosenfeld J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos 98:156–162
- Swaine M.D. and Whitmore T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio 75: 81-86.
- Violle C. and Jiang L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. Journal of Plant Ecology 2(2): 87-93.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia 130: 1–14.

Capítulo 1

Padrões de diversidade florística, fenologia foliar e síndrome de dispersão em sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais

RESUMO: (Padrões de diversidade florística, fenologia foliar e síndrome de dispersão em sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais) As variáveis ambientais do sub-bosque condicionam o desenvolvimento de uma flora e, conseqüentemente, de uma estrutura funcional muito específica para este estrato. Este estudo avaliou a diversidade florística e a fenologia foliar e síndrome de dispersão das espécies arbóreas em nove sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais sob diferentes estádios de perturbação e testou a hipótese de que o aumento na intensidade de perturbação da comunidade afeta diretamente a diversidade florística e a estrutura funcional dos sub-bosques. Foram avaliados os parâmetros fitossociológicos das espécies e famílias, e a estrutura de cada sub-bosque e nos sub-bosques como um todo. A similaridade florística foi avaliada entre os nove sub-bosques e, entre os sub-bosques sob mesma intensidade de perturbação. A fenologia foliar e síndrome de dispersão das espécies foi comparada entre o sub-bosque e os estratos superiores em cada área e, entre os sub-bosques. Os resultados apontaram Myrtaceae, Rubiaceae, Celastraceae, Siparunaceae e Meliaceae como as cinco famílias mais importantes. As cinco espécies mais representativas foram *Cheiloclinium cognatum*, *Cordia sessilis*, *Siparuna guianensis*, *Siphoneugena densiflora* e *Trichilia catigua*. As análises de similaridade florística mostraram maior similaridade florística entre os sub-bosques sob mesma intensidade de perturbação e que, algumas espécies e famílias podem ser indicadoras do estágio de perturbação do sub-bosque. As comparações de fenologia foliar e síndrome de dispersão mostraram uma proporção muito baixa de espécies decíduas e anemocóricas no sub-bosque em relação aos estratos superiores. Nas comparações destes traços entre os sub-bosques, observou-se um aumento significativo nas proporções de espécies decíduas nos estádios mais perturbados, mas não nas proporções de espécies anemocóricas. Os resultados obtidos mostraram que, mesmo com diversidades florísticas muito distintas, foi possível estabelecer padrões funcionais relacionados à fenologia foliar e síndrome de dispersão dos sub-bosques e, sugerem que a análise destes traços pode servir como parâmetro na classificação dos estádios sucessionais das florestas estacionais semidecíduais em uma perspectiva global de comparação.

Palavras-chave: estratificação, traços funcionais, regime de perturbação, similaridade florística, similaridade funcional.

ABSTRACT: (Patterns of floristic diversity, leaf phenology and dispersal syndromes in understories of semideciduous seasonal forests)

The understory environmental variables guide to a very specific flora to this stratum, and thus a distinct functional structure from the rest of the community. This study evaluated the floristic diversity, leaf phenology and dispersal of tree species in nine understories of semideciduous forests in different stages of disturbances. Was tested the hypothesis that environmental changes of this stratum, with the increase in disturbance intensity, directly affects the floristic diversity and understory functional structure. Phytosociological parameters were evaluated to species and families of each understory and to all nine understory altogether. Floristic similarity was evaluated between the nine understories, and among understories under the same disturbance intensity. The leaf phenology and dispersal syndrome of species were compared between the understory and the upper strata in each area and among the nine understories. Myrtaceae, Rubiaceae, Celastraceae, and Meliaceae Siparunaceae were the five most important families. The five most representative species were *Cheiloclinium cognatum*, *Cordia sessilis*, *Siparuna guianensis*, *Siphoneugena densiflora* and *Trichilia catigua*. The floristic similarity revealed a higher floristic similarity between the understory under the same disturbance intensity. Some species and families were indicative of disturbance to the understory. Comparisons about leaf phenology and dispersion syndrome demonstrated a very low proportion of deciduous and anemochoric species in the understory compared to the upper layers. Was observed a significant increase in deciduous species proportion to the more disturbed forests but not to the anemochory.

Even with very distinct floristic diversity, was possible to establish functional patterns to leaf phenology and dispersal syndrome to the understory, and then can be use as a parameter in the classification of successional stages of seasonal forests.

Key words: stratification, functional traits, disturbance, floristic similarity, functional similarity

INTRODUÇÃO

A dificuldade em compreender os processos ecológicos que regem as florestas tropicais se deve, principalmente, ao elevado número de espécies que coexistem em pequenas escalas espaciais (Wright 2002). Além disso, a baixa similaridade florística entre os fragmentos florestais, fortemente influenciada pela distância entre eles, restringe os estudos a uma escala regional de comparação (Nekola and White 1999; Condit et al. 2002; Cornelissen et al. 2003). Agrupar as espécies de plantas com base em seus traços funcionais reduz a complexidade destas florestas, já que possibilita classificar as espécies de acordo com suas funções no ecossistema (Noble and Gitay 1997; Cornelissen et al. 2003; Reich et al. 2003).

Muitos traços funcionais de plantas são afetados diretamente pelo gradiente vertical microclimático, resultante da estratificação nas florestas tropicais (Swaine and Whitmore 1988; Westoby 1998). Partindo do sub-bosque para o dossel, o gradiente de condições abióticas inclui o aumento na disponibilidade de luz, temperatura e exposição ao vento, e a diminuição na umidade e concentração de CO₂ (Yoda 1974; Fathi-Moghadam 2007). Assim, são esperadas diferenças entre os estratos verticais, não apenas quanto aos padrões florísticos, como na composição e diversidade de espécies, mas também quanto aos processos ecofisiológicos, relacionados às suas características funcionais (Poorter et al. 2006).

A fenologia foliar, definida como o período do ano em que a copa da árvore está fotossinteticamente ativa (Chabot and Hicks, 1992), é um traço funcional frequentemente associado à disposição da espécie no estrato vertical da comunidade (Uemura 1994; Kisanuki 2008; Ishii & Asano 2010). Em ambientes muito sombreados predominam espécies perenifólias (sempre-verdes), enquanto ambientes com alta insolação tendem a favorecer o desenvolvimento de espécies com menor longevidade foliar (Uemura 1994). Traços funcionais reprodutivos, como a síndrome de dispersão, também podem refletir a capacidade adaptativa das espécies à heterogeneidade ambiental associada à estratificação (Howe and Smallwood 1982). A ocorrência de espécies anemocóricas, por exemplo, está comumente ligada a ambientes abertos, com maior exposição ao vento e, em comunidades florestais, sua ocorrência está praticamente restrita ao dossel (Gentry 1982; Howe and Smallwood 1982).

Avaliar os padrões de distribuição de espécies e dos traços funcionais por estrato da vegetação pode auxiliar a compreensão de respostas das comunidades florestais às alterações ambientais relacionadas à perturbação. O sub-bosque, em especial, é o estrato mais sensível às perturbações ambientais (Field 1988; Mulkey and Pearcy 1992). Em áreas muito perturbadas,

a irradiância que atinge o solo pode representar mais de 30% do total que atinge o dossel e, a temperatura do ar aumentar em 4-10°C (Fetcher et al. 1985; Poorter et al. 2006). Essa condição alterada sujeita as espécies de sub-bosque a um maior estresse hídrico (Mulkey and Pearcy 1992) e exposição ao vento (Cassiani et al. 2008), favorecendo o desenvolvimento de espécies decíduas e anemocóricas nos sub-bosques de comunidades perturbadas.

Grande parte do conhecimento sobre os traços funcionais das florestas tropicais provém de estudos em florestas úmidas (Swaine and Whitmore 1988; Poorter et al. 2006; Santiago and Wright 2007; Kraft et al. 2008; Chazdon et al. 2010), sendo comum a extrapolação destas informações para as florestas estacionais. Estas florestas, no entanto, apresentam características funcionais fenológicas e reprodutivas muito próprias (Murphy and Lugo 1986; Mooney et al. 1995), relacionadas à capacidade adaptativa das espécies ao longo período de déficit hídrico (dois a seis meses). As florestas estacionais tropicais estão entre os ecossistemas mais fragmentados e ameaçados no mundo (Janzen 1988; Miles et al. 2006) e, a complexidade de sua estrutura funcional, que envolvem deciduidade e restrição aos períodos reprodutivos de muitas espécies, aumentam sua suscetibilidade à perturbação (Murphy and Lugo 1986; Kalacska et al. 2004).

Neste estudo, os objetivos foram (1) descrever a diversidade de espécies e a similaridade florística entre os sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais sob diferentes intensidades de perturbação e, (2) investigar a influência do regime de perturbação nos padrões de diversidade florística, de fenologia foliar e síndrome de dispersão das espécies do sub-bosque, a partir das seguintes hipóteses: (a) embora as espécies decíduas e/ou anemocóricas tenham grande importância nas florestas estacionais semidecíduais, no sub-bosque a proporção destas espécies é baixa, o que caracteriza funcionalmente este estrato como perene-fólio e não-anemocórico, (b) quanto mais intenso o regime de perturbação da área, maior será a proporção de espécies decíduas e anemocóricas no sub-bosque.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo e estratificação

Este estudo partiu de levantamentos fitossociológicos prévios da comunidade arbórea ($DAP \geq 4,77\text{cm}$), realizados no período de 2005 a 2009, em dez áreas de florestas estacionais semidecíduais no Triângulo Mineiro (Figura 1) (Lopes 2010; Lopes et al. 2012). Em cada área foram amostradas 25 parcelas de 20 x 20 m, totalizando um hectare amostral (Tabela 1). As áreas foram classificadas quanto à intensidade de perturbação (Tabela 2), a partir de uma

matriz de impacto, onde foram considerados parâmetros estruturais, como abundância de espécies pioneiras, altura do dossel, presença de grandes clareiras ou trilhas internas, corte seletivo de madeira, dentre outros (mais detalhes metodológicos sobre a amostragem, descrição das áreas e matriz de impacto em Lopes 2010).

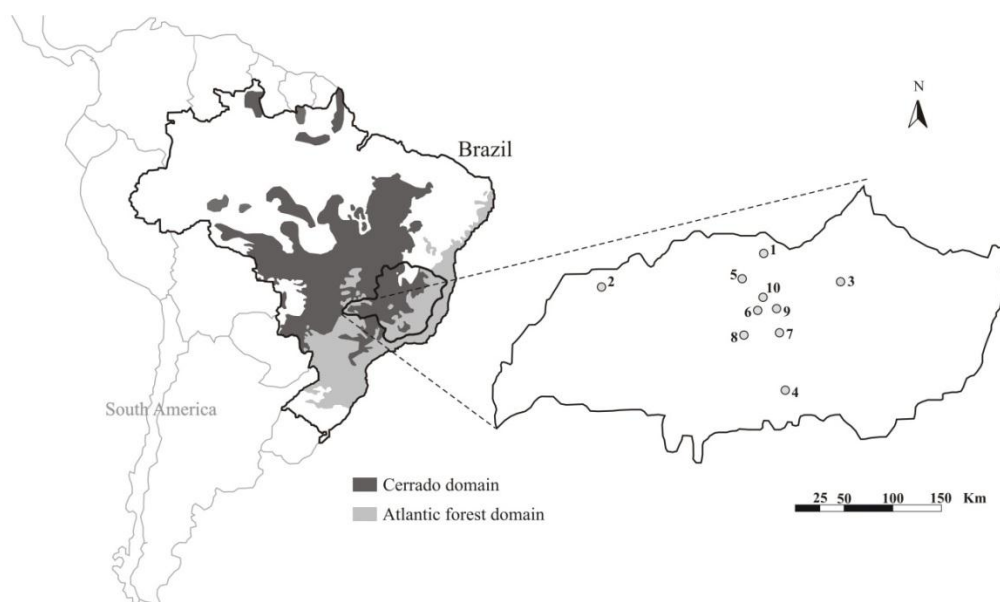


Figura 1. Localização das dez áreas de floresta estacional semidecidual estudadas na região do Triângulo Mineiro, Minas Gerais, Brasil (adaptado de Lopes et al. (2012), com permissão).

Tabela 1. Localização e parâmetros florísticos e estruturais da comunidade arbórea ($DAP \geq 4,77$ cm) de nove áreas de floresta estacional semidecidual. NE = número de espécies; NI = número de indivíduos; AB = área basal (m^2); H' = índice de diversidade de Shannon; J' = índice de equabilidade de Pielou. Os códigos das áreas correspondem à nomenclatura original utilizada por Lopes (2010). Os parâmetros estruturais equivalem aos valores absolutos por hectare (adaptado de Lopes (2010)). *A área 2 foi retirada deste estudo.

Área	Código	Latitude (S)	Longitude (O)	Extensão (ha)	NE	NI	AB	H'	J'
1	AGU	18° 29' 50"	48° 23' 03"	200	78	839	25,5	3,44	0,79
2*	IPI	18° 43' 39"	49° 56' 22"	40	50	837	15,1	2,92	0,75
3	MON	18° 45' 02"	47° 30' 35"	120	98	798	26,4	3,97	0,87
4	UBE	19° 40' 35"	48° 02' 12"	70	90	805	45,8	3,33	0,73
5	CRU	18° 40' 26"	48° 24' 32"	18	79	1233	23,5	3,37	0,77
6	GLO	18° 56' 23"	48° 12' 39"	30	86	976	26,2	3,71	0,83
7	IRA	19° 08' 39"	48° 08' 46"	22	76	945	27,0	3,47	0,81
8	PAN	19° 10' 04"	48° 23' 41"	16	98	1292	21,7	3,78	0,82
9	PER	18° 55' 40"	48° 03' 51"	35	103	1144	26,8	3,87	0,84
10	SAO	18° 51' 35"	48° 13' 53"	20	88	1063	34,7	3,53	0,79

Tabela 2. Classificação e descrição das nove áreas de floresta estacional semidecidual quanto à intensidade de perturbação (adaptado de Lopes (2010)).

Áreas	Intensidade de Perturbação	Descrição
AGU e UBE	Baixa	Baixo número de espécies pioneiras, muitos indivíduos com grande área basal, dossel alto, fragmentos grandes, sem trilhas internas ou corte seletivo.
GLO, IRA, PER e SAO	Intermediária	Baixo número de espécies pioneiras, poucos indivíduos com grande área basal, dossel alto, fragmentos pequenos, presença de trilhas internas, matriz de entorno antropizada.
CRU, MON e PAN	Alta	Alto número de espécies pioneiras, poucos indivíduos com grande área basal, altura do dossel baixa, presença de trilhas internas, matriz de entorno antropizada

No estudo realizado por Lopes (2010), a área 2 (Ipiaçú) representou um *outlier* dentre as 10 áreas amostradas e, assim, optou-se pela sua exclusão neste estudo (Tabela 1). Além de uma diversidade de espécies muito menor (Tabela 1), a estrutura vertical da área 2 é muito diferente das demais áreas, sendo que a altura do dossel é equivalente à altura dos sub-bosques nas demais áreas, de acordo com a metodologia utilizada para estratificação (Lopes 2010).

As espécies amostradas nas nove áreas utilizadas no presente estudo foram classificadas quanto à posição no estrato vertical em espécies de dossel, do estrato intermediário (sub-dossel) e de sub-bosque (Lopes 2010), a partir da metodologia não paramétrica de quartil e mediana das alturas da comunidade e das espécies (Vale et al. 2009). Como o foco deste estudo foi o sub-bosque, os estratos superiores (dossel e o estrato intermediário) foram reunidos em uma única categoria. Nesta análise, as nove áreas foram avaliadas como um todo e, então, foram determinados a mediana e o 3º quartil da altura de todos os indivíduos amostrados. Posteriormente, foi obtido o 3º quartil das alturas de cada espécie. O 3º quartil foi utilizado com base na premissa de que, de todos os indivíduos da espécie, os 25% mais altos podem representar sua real posição na estrutura vertical da floresta (Vale et al. 2009). A espécie foi classificada como de sub-bosque quando o 3º quartil das alturas de seus indivíduos foi menor ou igual à mediana das alturas de todos os indivíduos amostrados. Assim, o sub-bosque foi formado pelas espécies mais baixas da comunidade arbórea, sendo que, pelo menos 75% dos seus indivíduos, são menores do que a metade dos indivíduos da comunidade (Vale et al. 2009).

Como esta metodologia de estratificação é baseada na classificação das espécies quanto à ocupação na estrutura vertical da floresta, muitos indivíduos pertencentes às espécies dos estratos superiores, apesar de possuírem altura inferior à mediana da comunidade, não foram considerados como pertencentes ao sub-bosque. De acordo com a metodologia, estes indivíduos representam os regenerantes destas espécies e, portanto, não representam a real ocupação da espécie na estratificação florestal (Vale et al. 2009). Mais detalhes sobre a metodologia de estratificação em Vale et al. (2009) e Lopes (2010).

Estrutura e diversidade florística dos sub-bosques

Para avaliar as famílias botânicas mais representativas nos sub-bosques das florestas estacionais semidecíduais foi utilizada uma adaptação do índice de valor de ecológico (IVE), proposto por Lara & Mazimpaka (1998). Este índice compara dados de abundância e frequência, determinando a importância do táxon na comunidade estudada. A adaptação utilizada consistiu em adicionar um parâmetro ecológico (riqueza de espécies) para determinar a importância ecológica das famílias nos sub-bosques analisados. Assim, o IVE por família consistiu em somar a densidade relativa (N_i/N); frequência relativa (F_i/F) e riqueza relativa (S_i/S) para cada família, onde: N = número de indivíduos, F = número de sub-bosques com ocorrência da família, e S = número de espécies.

As espécies mais representativas foram avaliadas a partir dos parâmetros fitossociológicos (Muller-Dombois and Ellenberg 1974), calculados para cada sub-bosque e para os nove sub-bosques como um todo. Para estimar a diversidade α de cada sub-bosque foram calculados o índice de diversidade de Shannon (H') e o índice de equabilidade de Pielou (J') (Magurran 2004). A diversidade β foi avaliada a partir da dissimilaridade florística entre os sub-bosques, calculada utilizando-se o coeficiente de similaridade de Jaccard (análise qualitativa) e do índice de Morisita-Horn (análise quantitativa) (Magurran 2004).

Para avaliar como a intensidade de perturbação das áreas afetou a composição e diversidade florística dos sub-bosques, as áreas sob mesma intensidade de perturbação foram analisadas em conjunto e, em seguida, foram calculadas as densidades e frequências relativas de cada espécie. Também foi avaliada a similaridade florística entre os diferentes estádios de conservação, utilizando o índice de Morisita-Horn (Magurran 2004).

Traços funcionais

A fenologia foliar e a síndrome de dispersão das espécies foram definidas a partir da classificação prévia adotada por Lopes (2010). Quanto à fenologia foliar, as espécies foram classificadas em perenifólias ou decíduas. Algumas espécies consideradas como semidecíduas por Lopes (2010) foram reclassificadas como espécies perenefólias. Segundo Cornelissen et al. (2003), a deciduidade de uma espécie deve ser considerada quando a perda de folhas ultrapassa 80% do volume de folhagem total estimado para o indivíduo. Assim, mesmo que algumas espécies percam certo número de folhas durante o período seco do ano, continuarão sendo consideradas perenefólias (Cornelissen et al. 2003). Quanto à síndrome de dispersão, as espécies foram classificadas em anemocóricas (dispersão pelo vento) ou não-anemocóricas (dispersão por animais ou por gravidade e/ou explosão), de acordo com os critérios morfológicos dos frutos (van der Pijl 1982).

Análises de dados

Os índices de diversidade de Shannon entre os sub-bosques foram comparados através do teste-T de Hutcheson (Brower et al. 1997). A partir dos valores de coeficiente de Jaccard e do índice de Morisita-Horn entre os sub-bosques, foram realizadas as análises de agrupamento, utilizando o método de agrupamento das médias não ponderadas (UPGMA), calculado com o programa FITOPAC 1.6 (Shepherd 2006).

A distância geográfica entre as áreas foi calculada com o auxílio do programa *Google Earth* 6.1 (Google 2010). Para testar a influência da distância geográfica na similaridade florística entre os sub-bosques foram utilizadas análises de regressão, sendo ajustadas as equações mais significativas até 5% de probabilidade, com seus respectivos coeficientes de determinação (r^2).

Como o número de indivíduos varia dentro de uma mesma área (seja entre parcelas ou entre os estratos) e entre as áreas, optou-se por relativizar os valores de densidade absolutos e utilizar as proporções entre o número de indivíduos decíduos ou anemocóricos e o número total de indivíduos. As análises comparativas da proporção dos traços funcionais entre o sub-bosque e os estratos superiores foi realizada em cada área, por parcela, por meio do teste não paramétrico de Wilcoxon. Quando a comparação envolveu o mesmo estrato entre as áreas, foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Para avaliar a influência do regime de perturbação nos padrões de fenologia foliar e na síndrome de dispersão, os sub-bosques sob mesma intensidade de perturbação foram agrupados e realizado o teste não paramétrico de

Kruskal-Wallis nas análises comparativas por regime de perturbação. Estas análises foram calculados utilizando o programa SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc. 2008).

RESULTADOS

Diversidade florística e estrutura dos sub-bosques

Um total de 2538 indivíduos, distribuídos em 66 espécies e 33 famílias, foram avaliados nos sub-bosques das nove florestas estacionais semidecíduais estudadas. As famílias com maior riqueza de espécies foram Myrtaceae (13 espécies), Rubiaceae (7), Fabaceae (5), Celastraceae (4) e Meliaceae (3), e representaram 48% das espécies amostradas nos sub-bosques. Rubiaceae (495 indivíduos), Celastraceae (483), Myrtaceae (425) e Siparunaceae (405) apresentaram as maiores densidades e sumarizaram 71% dos indivíduos. Myrtaceae, Rubiaceae e Celastraceae foram encontradas nos nove sub-bosques amostrados. As cinco famílias com maior IVE foram Myrtaceae (14,9%), Rubiaceae (12,8), Celastraceae (11,1), Siparunaceae (8,0) e Meliaceae (6,7), representando mais de 50% do IVE total das famílias (Tabela 3).

Tabela 3. Principais famílias botânicas amostradas nos sub-bosques de nove áreas de floresta estacional semidecidual, em ordem decrescente de IVE. DR = densidade relativa; FR = frequência relativa; RR = riqueza relativa; IVE = índice de valor ecológico. Os números entre parênteses representam os valores absolutos de cada parâmetro.

Família	DR (%)	FR (%)	RR (%)	IVE (%)
Myrtaceae	16,7 (425)	8,3 (9)	19,7 (13)	14,9
Rubiaceae	19,5 (495)	8,3 (9)	10,6 (7)	12,8
Celastraceae	19,0 (483)	8,3 (9)	6,1 (4)	11,1
Siparunaceae	16,0 (405)	6,5 (7)	1,5 (1)	8,0
Meliaceae	8,2 (207)	7,4 (8)	4,5 (3)	6,7
Demais famílias (28)	20,6 (523)	61,2 (66)	57,6 (38)	48,1

Das 66 espécies amostradas nos sub-bosques, 31 (47%) foram exclusivas de uma única área e 15 (23%) foram amostradas em pelo menos cinco delas. *Cheiloclinium cognatum* foi a única espécie amostrada em todos os nove sub-bosques estudados e apresentou maior VI. As cinco espécies mais representativas foram *Cheiloclinium cognatum*, *Cordia sessilis*, *Siparuna guianensis*, *Siphoneugena densiflora* e *Trichilia catigua* que, juntas, sumarizaram 57% da densidade e 44% do VI total (Tabela 3). *Galipea jasminiflora*, apesar de ter sido

amostrada em apenas uma área, foi a quarta espécie com maior densidade (Tabela 3). Algumas espécies, como *Trichilia pallida*, *Coussarea hydrangeifolia* e *Coutarea hexandra*, apesar de apresentarem baixas densidades, estiveram presentes em pelo menos seis sub-bosques (Tabela 4).

Tabela 4. Principais espécies arbóreas amostradas nos sub-bosques de nove áreas de floresta estacional semidecidual, em ordem decrescente de VI. DR = densidade relativa; DoR = dominância relativa; FR = frequência relativa; IVI = índice de valor de importância. Os números entre parênteses representam os valores absolutos de indivíduos, área basal (m²) e número de áreas de ocorrência da espécie.

Espécie	DR	DoR	FR	IVI (%)
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C.Sm.	16,0 (407)	26,4 (5,06)	4,8 (9)	15,7
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	14,3 (363)	9,9 (1,90)	4,2 (8)	9,5
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	16,0 (405)	6,9 (1,32)	3,7 (7)	8,9
<i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg	5,3 (134)	7,7 (1,48)	3,2 (6)	5,4
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	4,9 (125)	4,4 (0,84)	3,7 (7)	4,3
<i>Myrciaria glanduliflora</i> (Kiaersk.) Mattos & D.Legrand	4,2 (106)	4,3 (0,82)	2,1 (4)	3,5
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	2,8 (72)	4,6 (0,88)	2,6 (5)	3,4
<i>Maytenus floribunda</i> Reissek	2,8 (71)	3,9 (0,74)	3,2 (6)	3,3
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engl.	5,6 (142)	3,5 (0,66)	0,5 (1)	3,2
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	2,7 (69)	3,3 (0,63)	2,1 (4)	2,7
<i>Faramea hyacinthina</i> Mart.	2,3 (58)	3,0 (0,57)	2,6 (5)	2,6
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O.Berg	2,4 (62)	2,3 (0,43)	3,2 (6)	2,6
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	2,1 (54)	2,5 (0,49)	3,2 (6)	2,6
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	0,6 (16)	2,2 (0,43)	3,2 (6)	2,0
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	1,7 (42)	2,1 (0,41)	2,1 (4)	2,0
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	1,1 (28)	0,8 (0,15)	3,7 (7)	1,9
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	1,3 (32)	0,8 (0,15)	3,2 (6)	1,7
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	1,3 (33)	1,0 (0,19)	2,1 (4)	1,5
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	0,4 (11)	0,3 (0,06)	2,6 (5)	1,1
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	0,5 (12)	0,6 (0,12)	2,1 (4)	1,1
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	1,1 (27)	0,6 (0,11)	1,6 (3)	1,1
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0,4 (10)	0,2 (0,03)	2,6 (5)	1,1
<i>Ardisia ambigua</i> Mez	0,1 (25)	0,5 (0,10)	1,6 (3)	1,0
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	0,6 (16)	0,3 (0,05)	2,1 (4)	1,0
Demais espécies (42)	9,5 (218)	7,9 (1,52)	43,6 (64)	16,8

O número de espécies e de indivíduos nos nove sub-bosques representaram, em média, 24 e 28% do total da comunidade arbórea, respectivamente (Tabela 4). A área basal de todos os sub-bosques foi inferior a 10% do total da comunidade arbórea. As comparações entre os índices de diversidade de Shannon dos sub-bosques (teste-T de Hutcheson, $p < 0,05$) obtiveram resultados diferentes daqueles obtidos entre os índices de diversidade de Shannon das comunidades (Tabela 5). As duas áreas mais conservadas (AGU e UBE), por exemplo,

que estão entre as comunidades arbóreas com menor diversidade de espécies, apresentaram dois dos maiores índices de Shannon entre os sub-bosques. A equabilidade nos sub-bosques foi menor que nas comunidades, sugerindo menor uniformidade nas proporções das densidades entre as espécies do sub-bosque.

Tabela 5. Comparação dos parâmetros estruturais e de diversidade entre as comunidades e os sub-bosques de nove áreas de floresta estacional semidecidual. NE = número de espécies; NI = número de indivíduos; AB = área basal (m²); H' = índice de Shannon; J' = índice de equabilidade de Pielou. Os parâmetros estruturais correspondem aos valores absolutos por hectare.

Áreas	NE		NI		AB		H'		J'	
	Com.	Sub.	Com.	Sub.	Com.	Sub.	Com.	Sub.	Com.	Sub.
1 – AGU	78	24	839	249	25,5	2,5	3,44 ^{d,e}	2,49 ^a	0,79	0,78
3 – MON	98	26	798	219	26,4	2,0	3,97 ^a	2,58 ^a	0,87	0,79
4 – UBE	90	25	805	320	45,8	2,6	3,33 ^f	2,03 ^b	0,73	0,63
5 – CRU	79	17	1233	369	23,5	2,5	3,37 ^{e,f}	1,80 ^{b,c,d}	0,77	0,64
6 – GLO	86	16	976	214	26,2	1,5	3,71 ^c	1,83 ^{b,c,d}	0,83	0,66
7 – IRA	76	14	945	210	27,0	1,2	3,47 ^d	1,56 ^d	0,81	0,59
8 – PAN	98	26	1292	355	21,7	1,5	3,78 ^{b,c}	2,03 ^b	0,82	0,62
9 – PER	103	23	1144	318	26,8	2,2	3,87 ^b	1,92 ^{b,c}	0,84	0,61
10 – SAO	88	18	1063	284	34,7	3,0	3,53 ^d	1,65 ^{c,d}	0,79	0,57

Similaridade florística dos sub-bosques

A similaridade florística qualitativa entre os sub-bosques foi baixa, variando de 0,06 (AGU × IRA) a 0,55 (GLO × SAO) (Figura 2) e o elevado número de espécies exclusivas (47%) refletem a baixa similaridade entre eles. A análise de agrupamento apresentou correlação cofenética de 0,78, mas não foi possível determinar grupos bem definidos através do dendrograma (Figura 1a). Esta análise, entretanto, avalia apenas a presença/ausência das espécies e, por isso, reflete a semelhança apenas na composição florística das áreas comparadas.

Algumas áreas demonstraram maior similaridade florística no sub-bosque, quando a abundância das espécies foi avaliada. Os valores encontrados para a similaridade florística quantitativa entre as áreas variou de 0,01 (UBE × PAN) a 0,91 (GLO × IRA). A similaridade entre GLO e IRA, por exemplo, apresentou um valor para o índice qualitativo de 0,30 (Jaccard), muito menor que do índice quantitativo de 0,91 (Morisita-Horn). As diferenças nos valores dos índices indicam que, apesar de apresentarem composições florísticas distintas, as espécies mais representativas entre os sub-bosques apresentam abundâncias similares. A

análise de agrupamento baseada no índice de Morisita-Horn apresentou correlação cofenética maior (0,89) do que aquela baseada em Jaccard e tendeu à formação de grupos mais coesos entre os sub-bosque. No dendrograma, as duas áreas mais conservadas ficaram isoladas das demais e houve uma tendência de separação das demais áreas quanto ao estágio de perturbação (Figura 2b).

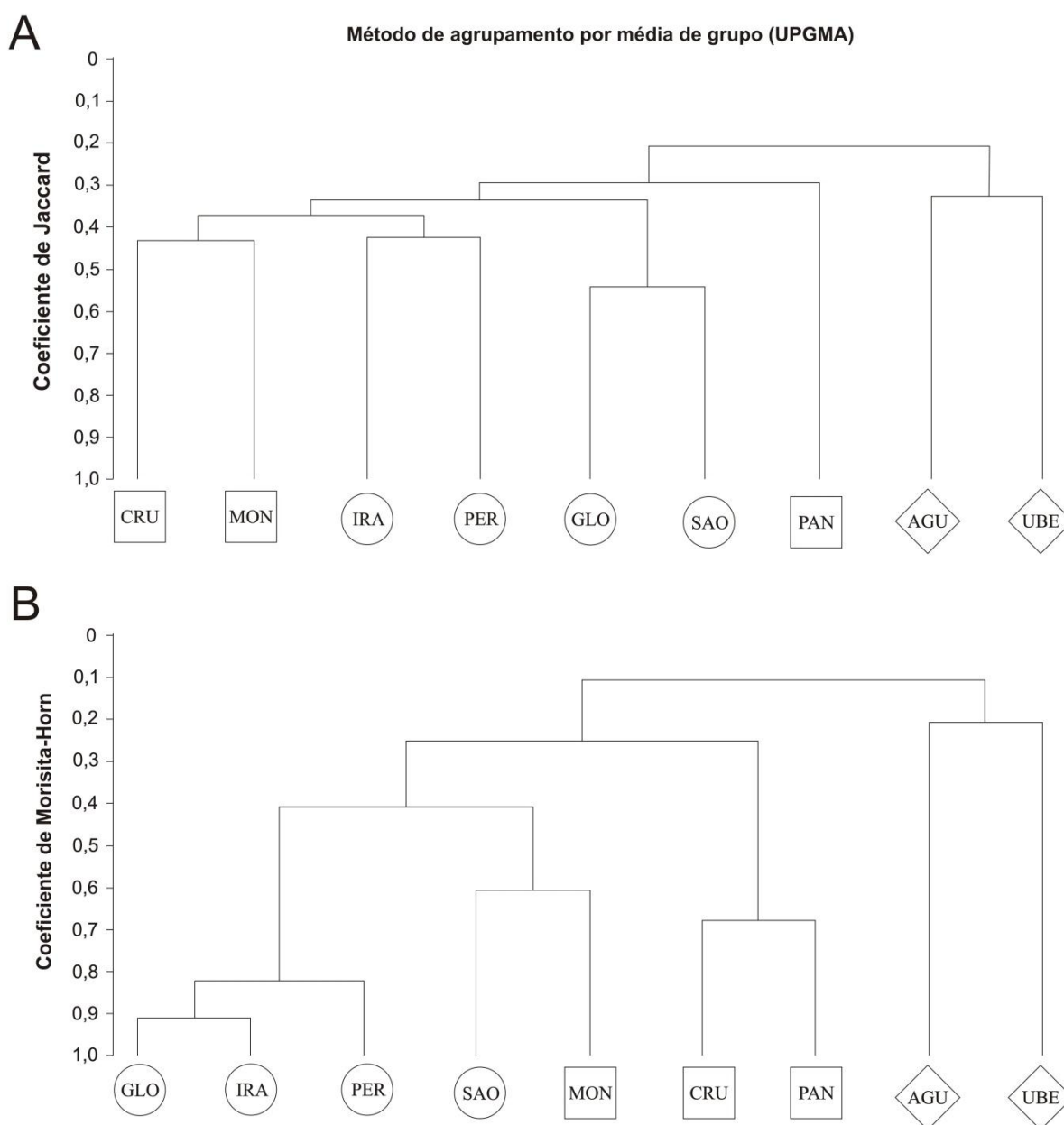


Figura 2. Dendrograma de similaridade (A – coeficiente de Jaccard e B – coeficiente de Morisita-Horn), gerado pelo método de agrupamento por média de grupo (UPGMA), entre os sub-bosques das nove áreas de floresta estacional semidecidual. Os losangos representam as áreas mais conservadas, os círculos representam as áreas intermediárias e os quadrados representam as áreas sob maior intensidade de perturbação.

A distância geográfica entre as áreas correlacionou-se negativamente com a similaridade florística quantitativa entre os sub-bosques (Figura 3b), mas o poder dessa relação foi muito baixo, explicando apenas 18% da variação na similaridade florística. Para a similaridade florística qualitativa essa relação foi não significativa (Figura 3a). Estes resultados reforçam a idéia de que outros fatores, como a intensidade de perturbação, tem grande influencia determinação da similaridade florística entre os sub-bosques.

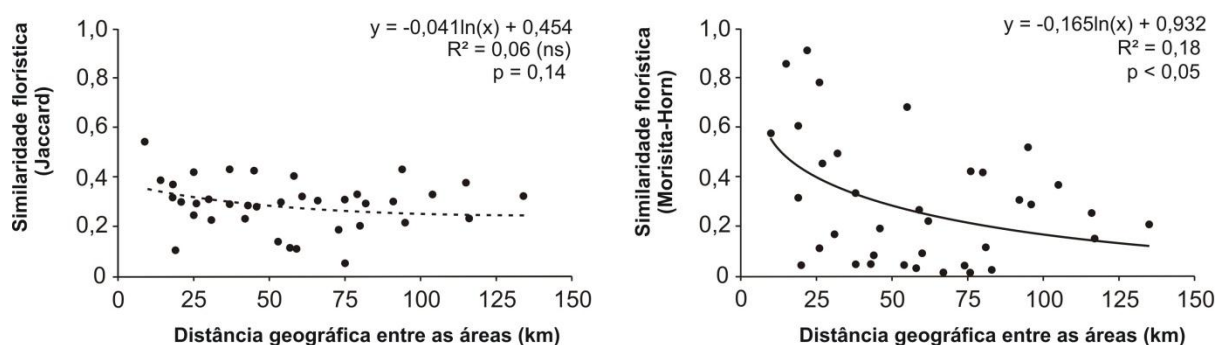


Figura 3. Regressão logarítmica da similaridade florística (A – coeficiente de Jaccard e B – índice de Morisita-Horn) entre os sub-bosques de nove áreas florestas estacionais semidecíduais em função da distância geográfica entre elas. As equações da curva logarítmica com seus respectivos coeficientes de determinação e valores de p estão inseridos na figura. A curva pontilhada indica uma relação não significativa ($p > 0,05$).

Quando se reuniu as áreas sob mesma intensidade de perturbação, a maior similaridade florística quantitativa (34%) foi obtida entre os estádios intermediário e mais perturbado. A similaridade entre o estádio mais conservado e o intermediário foi de 15% e com o mais perturbado de 14%. Sob baixa intensidade de perturbação, foram avaliados 569 indivíduos pertencentes a 37 espécies e 21 famílias. Nove espécies e cinco famílias representaram mais de 80% do total de indivíduos amostrados neste estádio (Tabela 6 e 7). No estádio intermediário, foram avaliados um total de 1026 indivíduos pertencentes a 34 espécies e 16 famílias. Destas, cinco espécies e quatro famílias representaram mais de 80% dos indivíduos (Tabela 6 e 7). Do total de 943 indivíduos (43 espécies e 24 famílias) avaliados no estádio mais perturbado, 10 espécies e quatro famílias sumarizaram mais de 80% dos indivíduos amostrados (Tabela 6 e 7). Apesar da maioria das espécies e das famílias serem comuns a mais de um estádio de perturbação, a densidade relativa de muitas delas difere substancialmente entre as diferentes intensidades de perturbação (Tabela 6 e 7).

As famílias Rubiaceae e Myrtaceae, por exemplo, ocorreram em sub-bosques sob os três estádios de perturbação, mas a densidade relativa dessas famílias aumentou consideravelmente no estágio mais perturbado. Por outro lado, as famílias Meliaceae, Rutaceae e Sapotaceae tiveram um aumento na densidade relativa principalmente no estágio menos perturbado (Tabela 6). Celastraceae e Siparunaceae apresentaram as maiores densidades relativas no estágio intermediário.

Tabela 6. Abundância e ocorrência das principais famílias amostradas nos sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais sob diferentes estádios de perturbação. DR = densidade relativa; FR = frequência relativa. Os valores em negrito correspondem as famílias mais representativas ($\geq 80\%$ do total de indivíduos) em cada estágio de perturbação.

Família	Intensidade de perturbação					
	Baixa		Intermediária		Alta	
	DR	FR	DR	FR	DR	FR
Myrtaceae	13,6	100	14,8	100	20,8	100
Rubiaceae	3,5	100	11,0	100	38,4	100
Celastraceae	9,9	100	23,8	100	19,4	100
Siparunaceae	-	-	36,5	100	3,3	100
Meliaceae	23,4	100	3,7	75	3,8	100
Rutaceae	25,1	100	-	-	-	-
Sapotaceae	8,3	100	0,1	25	2,2	33

Em relação às espécies, *Cordia sessilis*, *Maytenus floribunda* e *Campomanesia velutina* apresentaram densidade relativa maior no estágio mais perturbado. *Myrciaria glanduliflora*, apesar de também possuir densidade relativa muito maior no estágio mais perturbado, ocorreu em apenas um dos três sub-bosques mais perturbados (FR = 33%) e, portanto, sua ocorrência pode não estar relacionada à intensidade de perturbação da área. Por sua vez, as maiores densidades de *Trichilia catigua*, *Chrysophyllum gonocarpum* e *Eugenia involucrata* foram obtidas no estágio mais conservado. *Galipea jasminiflora* também apresentou o mesmo padrão de distribuição; entretanto, como ocorreu em apenas um dos dois sub-bosques mais conservados (FR = 50%), e não foi possível estabelecer essa relação.

Tabela 7. Principais espécies arbóreas amostradas nos sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais sob diferentes estádios de perturbação. DR = densidade relativa; FR = frequência relativa. Os valores em negrito correspondem as espécies mais representativas ($\geq 80\%$ do total de indivíduos) em cada estágio de perturbação.

Espécie	Intensidade de perturbação					
	Baixa		Intermediária		Alta	
	DR	FR	DR	FR	DR	FR
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C.Sm.	9,5	100	22,2	100	13,3	100
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	-	-	36,5	100	3,3	100
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	0,4	50	3,7	100	34,3	100
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engl.	25,0	50	-	-	-	-
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	18,5	100	1,0	75	1,1	67
<i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg	-	-	11,7	100	1,5	67
<i>Myrciaria glanduliflora</i> (Kiaersk.) Mattos & D.Legrand	-	-	1,2	75	10,0	33
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	8,3	100	0,1	25	2,2	33
<i>Maytenus floribunda</i> Reissek	0,2	50	1,6	50	5,7	100
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	4,2	100	0,9	50	2,2	67
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	0,2	50	4,9	75	2,2	33
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O.Berg	0,4	50	0,5	50	5,8	100
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	5,3	100	-	-	1,3	67
<i>Faramea hyacinthina</i> Mart.	-	-	5,0	100	0,7	33
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	3,0	50	0,3	25	0,7	33
<i>Ardisia ambigua</i> Mez	3,3	100	-	-	0,6	33
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	3,5	100	-	-	-	-
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	0,4	50	1,4	50	1,7	100

Fenologia foliar e síndrome de dispersão no sub-bosque

A porcentagem de indivíduos decíduos no sub-bosque foi menor que nos estratos superiores em todas as áreas (teste de Wilcoxon, todos com $p < 0,01$) (Tabela 8). Nos sub-bosques, a deciduidade variou de 0 a 19,4%, e nos estratos superiores, de 25,7 a 70,4%. Embora a porcentagem de indivíduos decíduos nos estratos superiores tenha variado muito entre as áreas (teste de Kruskal–Wallis, $H = 123,48$, $p < 0,01$), não foram encontradas diferenças significativas (teste de Kruskal–Wallis, $H = 88,72$, $p < 0,01$) para os sub-bosques (com exceção do Panga - PAN).

O mesmo padrão foi encontrado para a anemocoria, sendo menor nos sub-bosques do que nos estratos superiores (teste de Wilcoxon, $p < 0,01$). Nos sub-bosques, a porcentagem de indivíduos anemocóricos variou de 0 a 2,3%, e nos estratos superiores de 12,9 a 48,1%. A porcentagem de anemocoria nos estratos superiores variou muito entre as áreas (teste de Kruskal–Wallis, $H = 115,4$, $p < 0,01$), mas para os sub-bosques não foram encontradas

diferenças significativas (teste de Kruskal–Wallis, $H=17,7$, $p<0,05$), o que confirma a baixa representatividade destes traços funcionais no sub-bosque.

Tabela 8. Comparação da porcentagem de indivíduos decíduos e de indivíduos anemocóricos entre o sub-bosque e os estratos superiores, pelo Teste de Wilcoxon e, entre o mesmo estrato nas diferentes áreas, pelo Teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$). As letras ao lado das porcentagens indicam o resultado do teste de mediana entre o mesmo estrato nas diferentes áreas ($p < 0,05$). gl = grau de liberdade do teste de Wilcoxon; Z = valor crítico do teste de Wilcoxon; p = probabilidade do teste de Wilcoxon.

Área	Deciduidade					Anemocoria				
	Estratos sup. (%)	Sub-bosque (%)	gl	Z	p	Estratos sup. (%)	Sub-bosque (%)	gl	Z	p
AGU	25,1 ^a	0,8 ^a	24	4,29	< 0,01	12,7 ^a	0,8 ^a	24	4,04	< 0,01
CRU	67,9 ^d	2,4 ^a	24	4,38	< 0,01	48,2 ^e	1,1 ^a	24	4,37	< 0,01
FEG	38,6 ^{b,c}	1,4 ^a	24	4,37	< 0,01	29,7 ^{c,d}	0,5 ^a	24	4,37	< 0,01
IRA	24,5 ^a	0 ^a	24	4,29	< 0,01	18,9 ^{a,b,c}	0 ^a	24	4,05	< 0,01
MON	28,4 ^{a,b}	2,7 ^a	24	4,37	< 0,01	24,4 ^{b,c,d}	0,5 ^a	24	4,23	< 0,01
PAN	47,2 ^{c,d}	13,5 ^a	24	4,37	< 0,01	26,9 ^{c,d}	2,4 ^a	24	4,37	< 0,01
PER	38,4 ^{b,c}	1,0 ^b	24	4,37	< 0,01	38,2 ^{d,e}	0,3 ^a	24	4,37	< 0,01
SAO	32,6 ^{a,b,c}	0,4 ^a	24	4,38	< 0,01	34,5 ^{d,e}	0,7 ^a	24	4,37	< 0,01
UBE	24,8 ^{a,b}	0,9 ^a	24	4,35	< 0,01	16,8 ^{a,b}	2,2 ^a	24	3,69	< 0,01

Apesar da baixa representatividade das espécies decíduas nos sub-bosques em geral, as áreas sob maior intensidade de perturbação apresentaram as maiores porcentagens de deciduidade no sub-bosque (Figura 4b). Essa tendência foi confirmada através do teste de Kruskal–Wallis ($H = 49,5$, $p < 0,01$) entre os estádios de perturbação, mostrando que a porcentagem de indivíduos decíduos no sub-bosque foi significativamente maior no grupo sob alta perturbação e similar entre o estágio mais conservado e intermediário. A porcentagem de indivíduos anemocóricos no sub-bosque foi similar entre os três estádios de perturbação (teste de Kruskal–Wallis, $H = 7,6$, $p < 0,05$).

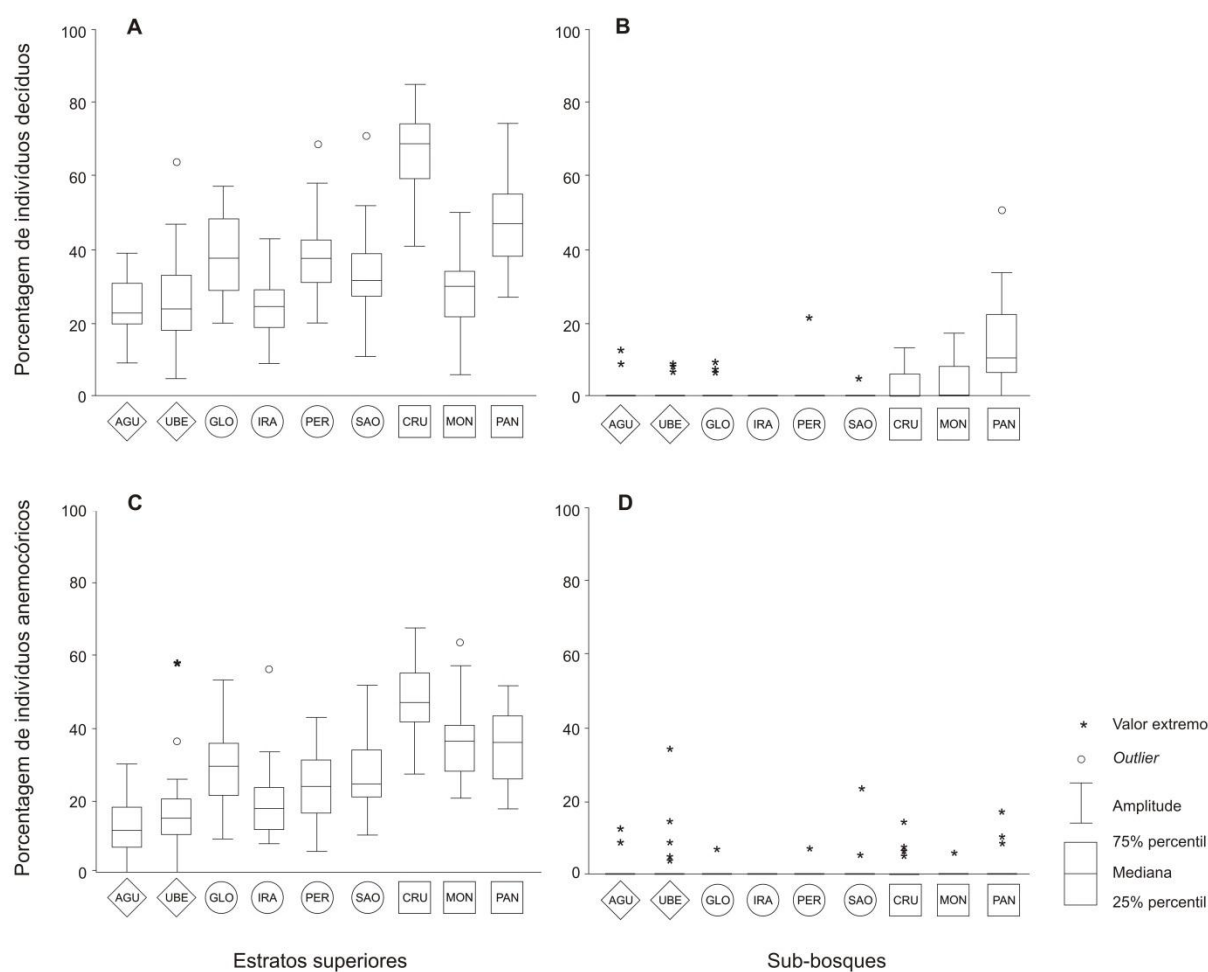


Figura 4. Box plot da porcentagem de indivíduos decíduos e anemórficos nos estratos superiores (A e C) e nos sub-bosques (B e D) das nove áreas de floresta estacional semidecidual estudadas. A legenda dos gráficos foi inserida no canto direito da figura. Os códigos das áreas estão descritos na tabela 1. Os losangos representam as áreas mais conservadas, os círculos representam as áreas intermediárias e os quadrados representam as áreas sob maior intensidade de perturbação.

DISCUSSÃO

Padrões de diversidade florística e estrutura dos sub-bosques

A análise conduzida nos sub-bosques das florestas estacionais semidecíduais do Triângulo Mineiro apontou Myrtaceae, Rubiaceae, Celastraceae, Siparunaceae e Meliaceae como as cinco famílias mais importantes, representando mais de 50% do índice de valor ecológico (IVE) para estas áreas. Esse índice considera não apenas a riqueza de espécies de cada família, mas também suas densidades e frequências nos sub-bosques. Assim, estas cinco famílias podem ser consideradas típicas nos sub-bosques das florestas estacionais semidecíduais no Triângulo Mineiro.

Rubiaceae, Myrtaceae e Meliaceae são famílias com ampla distribuição, não apenas nas florestas estacionais semidecíduais, mas nas florestas tropicais em geral (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Apesar de incluírem espécies de todos os estratos, a ocorrência destas famílias está frequentemente associada ao sub-bosque (Gentry and Emmons 1987; Dursing 2000). As famílias Celastraceae e Siparunaceae, apresentaram alta densidade nos sub-bosques (35% do número total de indivíduos), entretanto não estão relacionadas como as famílias mais representativas em florestas estacionais semidecíduais (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Muitas listagens florísticas avaliam a representatividade das famílias apenas pela riqueza de espécies. Este estudo ressalta a necessidade de inclusão dos valores de densidade e frequência de cada família e, sugere a adaptação do índice de valor ecológico (IVE), como um método apropriado para avaliar a importância das famílias nas comunidades vegetais.

A família Fabaceae (incluindo todas as sub-famílias), que é apontada como a mais representativa nas florestas estacionais semidecíduais (Oliveira-Filho et al. 2006; Lopes et al. 2012), ocorreu em baixa densidade no sub-bosque, o que indica que sua presença deve estar associada aos estratos superiores destas florestas. Outras famílias como Lauraceae, Annonaceae e Euphorbiaceae, também amplamente distribuídas nas florestas estacionais semidecíduais (Oliveira-Filho et al. 2006; Lopes et al. 2012), também ocorreram em baixa densidade no sub-bosque.

Segundo Oliveira-Filho et al. (2006), algumas espécies como *Chrysophyllum gonocarpum*, *Coutarea hexandra*, *Siparuna guianensis*, *Trichilia catigua*, *T. elegans*, que estiveram entre as espécies mais importantes dos sub-bosques estudados, são amplamente distribuídas nas florestas estacionais semidecíduais do sudeste da América do Sul. *Cheiloclinium cognatum* e *Siphoneugena densiflora* foram descritas como espécies frequentes apenas em florestas estacionais semidecíduais montanas da porção central do Brasil (Oliveira-Filho et al. 2006). *Cordia sessilis*, segunda espécie com maior valor de importância nos sub-bosques estudados, não foi classificada como espécie muito frequente nas florestas estacionais semidecíduais (Oliveira-Filho et al. 2006). O gênero *Cordia* (sinônimo de *Alibertia*), normalmente está associado às formações vegetais no Cerrado (Oliveira and Fontes 2000).

A forte estacionalidade climática que afeta as florestas estacionais semidecíduais da porção central do Brasil (que incluem as florestas deste estudo) aumentam suas diferenças florísticas com as florestas estacionais semidecíduais do leste do Brasil (menos sazonais) e,

assim, o conjunto de espécies endêmicas desta região. Tais resultados reforçam a importância de desenvolver trabalhos sobre a composição e diversidade florística desta região.

Os sub-bosques das florestas estacionais semidecíduais estudadas apresentaram menor riqueza de espécies e número de indivíduos que o restante da comunidade. Segundo Gentry e Emmotons (1987), alguns padrões estruturais das florestas estacionais semidecíduais, como dossel mais baixo e mais irregular, comparados às florestas tropicais úmidas, favorecem uma redução no número de espécies de sub-bosque. A área basal dos sub-bosques foi pouco representativa (< 10% do total) em relação ao restante da comunidade, o que já era esperado, já que a maior parte da biomassa das florestas está acumulada no dossel (Ozanne et al. 2003).

As duas áreas mais conservadas (AGU e UBE) estiveram entre as comunidades com menor diversidade de espécies e número de indivíduos e apresentaram dois dos maiores índices de diversidade de espécies no sub-bosque e as maiores razões entre o número de indivíduos do sub-bosque e da comunidade. Este resultado pode estar relacionado a uma maior produtividade e diferenciação de nichos no sub-bosque (Gentry and Emmotons 1987; Tabarelli e Mantovani 1999), o que aumenta a importância ecológica do sub-bosque nas áreas mais conservadas. Com exceção de AGU e MON, a equabilidade foi baixa nos sub-bosques. Isso deve-se ao fato de que nas demais áreas, as duas espécies mais abundantes correspondem a mais de 50% do número total de indivíduos.

Influência da perturbação na similaridade florística os sub-bosques

Os baixos valores de coeficiente de Jaccard entre os sub-bosques realçam a alta diversidade β encontrada nas florestas estacionais semidecíduais (Oliveira Filho and Fontes 2000; Lopes et al. 2012). A maioria dos padrões florísticos estão correlacionados com variáveis geo-climáticas e, por isso, a distância entre as comunidades vegetais tem forte influência na diversidade β (Nekola and White 1999; McDonald et al. 2005). Neste estudo, a influência da distância entre as áreas na similaridade florística entre os sub-bosques foi baixa (18%), provavelmente pelo fato de que as variações nas médias de pluviosidade, temperatura e altitude entre elas são discretas (Lopes et al. 2012). Neste caso, outros fatores, como a intensidade de perturbação, podem influenciar diretamente o *turnover* de espécies (Kalacska et al. 2004; Muñoz et al. 2004).

As análises de agrupamento a partir da similaridade florística quantitativa tenderam ao agrupamento das áreas com intensidade de perturbação similar. Os resultados deste estudo confirmam a hipótese de que florestas sob diferentes regimes de perturbação apresentam

diferenças na composição e diversidade florística e, portanto, a abundância e frequência relativa de algumas famílias e espécies pode auxiliar na classificação das comunidades florestais, quanto aos estádios de conservação. Segundo Whitmore and Burslen (1998), os distúrbios antrópicos modificam a composição e estrutura das florestas, refletindo principalmente na comunidade de espécies arbóreas.

Com relação à representatividade das famílias, as maiores diferenças entre os estádios de perturbação foram o aumento da densidade de Rubiaceae e a redução de Meliaceae com o aumento da intensidade perturbação. Estes resultados são suportados por diversos estudos, que apontaram a redução de Rubiaceae durante o processo de regeneração florestal (Greig-Smith 1952; Tabarelli and Mantovani 1999; Toniato and Oliveira-Filho 2004) e o aumento na abundância da família Meliaceae como indicador da passagem de floresta pioneira para um estágio sucessional mais avançado (Tabarelli et al. 1994; Toniato and Oliveira-Filho 2004).

O aumento de Myrtaceae nas áreas mais perturbadas também foi observado neste estudo. Esta família, entretanto, é considerada como indicadora de estádios sucessionais tardios (Greig-Smith 1952; Tabarelli and Mantovani 1999; Vaccaro et al. 1999). Myrtaceae foi a família com maior número de espécies e, a grande abundância desta família nos diferentes estádios se deu por diferentes espécies. *Campomanesia velutina* e *Myrciaria glanduliflora*, por exemplo, apresentaram altas densidades nas áreas mais perturbadas, enquanto que as densidades das espécies do gênero *Eugenia* (*E. involucrata*, *E. ligustrina* e *E. subterminalis*), apresentaram maior densidade nas áreas mais conservadas.

Em relação às espécies, *Cordia sessilis*, *Campomanesia velutina*, *Maytenus floribunda* e *Myrciaria glanduliflora* apresentaram maior densidade nas áreas mais perturbadas. *Cordia sessilis* foi descrita como uma espécie típica de formações abertas do Cerrado (Lorenzi 1998) e *Campomansia velutina* esteve entre as espécies com maior taxa de mortalidade na dinâmica de um fragmento de floresta estacional quando a perturbação foi cessada (Werneck et al. 2000). Em relação a *Maytenus floribunda* e *Myrciaria glanduliflora*, foi observado que estas espécies apresentaram maiores taxas de crescimento relativo em ambientes com maior abertura de dossel em uma floresta estacional semidecidual (Venturoli et al. 2010). Os resultados obtidos neste estudo confirmam que a alta abundância destas espécies como indicativo de áreas muito impactadas.

Por outro lado, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Eugenia involucrata* e *Trichilia catigua* apresentaram as maiores densidades relativas nas áreas mais conservadas. O aumento *Chrysophyllum gonocarpum* e *Trichilia catigua* também foi observado por Toniato e

Oliveira-Filho (2004) em áreas sob menor intensidade de perturbação. *Eugenia involucrata* foi amostrada em áreas com estágio avançado de sucessão (Araújo et al. 2004). Os resultados obtidos neste estudo confirmam a alta abundância destas espécies como indicativo de áreas muito impactadas.

O aumento na intensidade de perturbação pode provocar alterações nas condições químicas e físicas do solo, em muitos casos como consequência dos processos erosivos e da lixiviação (Toniato and Oliveira-Filho 2004) e da menor ciclagem de nutrientes no estágio mais perturbado (Fortunel et al. 2009). Nesse caso, o aumento da disponibilidade de nutrientes, como consequência da intensidade de perturbação, também pode influenciar a distribuição destas espécies.

Considerando a ampla distribuição das florestas estacionais semidecíduais em todo o mundo, a alta riqueza de espécies endêmicas e os diferentes fatores que podem afetar a diversidade beta (Gentry 1982; Murphy and Lugo 1986; Condit et al. 2002; Kalacska et al. 2004), mesmo em pequenas escalas espaciais, torna-se difícil estabelecer comparações entre estas florestas utilizando apenas classificações taxonômicas. Estes resultados reforçam a importância da utilização dos traços funcionais das espécies para compreender o funcionamento das florestas estacionais semidecíduais e estabelecer padrões ecológicos que ultrapassem a escala regional de comparação.

Fenologia foliar e síndrome de dispersão no sub-bosque

Apesar de apresentarem composições florísticas diferentes, observou-se um padrão de fenologia foliar e síndrome de dispersão no sub-bosque das áreas estudadas, onde a porcentagem de espécies decíduas e anemocóricas foi muito baixa. Nos estratos superiores a representatividade destes traços variou muito entre as áreas. A deciduidade e síndrome de dispersão anemocórica estão muito relacionadas à sazonalidade climática e, por isso, tem grande importância nas florestas estacionais semidecíduais. Os resultados mostram que, embora a representatividade das espécies decíduas e/ou anemocóricas varie muito entre as florestas estacionais semidecíduais (Murphy and Lugo 1986; Oliveira-Filho and Fontes 2000; Toniato and Oliveira-Filho 2004), esta variação está praticamente restrita aos estratos superiores, mantendo-se um padrão de espécies perenes e não anemocóricas nos sub-bosques destas florestas.

O período de senescência e perda de folhas das espécies de dossel possibilita uma temporada de crescimento mais longo para as espécies perenifólias do sub-bosque (Chabot

and Hicks 1992; Uemura 1994). Além disso, a redução da intensidade de luz e das temperaturas no sub-bosque resultam em um menor déficit de pressão de vapor, diminuindo a transpiração e o de estresse hídrico das espécies (Mulkey and Pearcy 1992), e, conseqüentemente, a deciduidade no sub-bosque. A redução nos gastos relacionados à fotoinibição das espécies de sub-bosque, principalmente nos mecanismos relacionados à mediação pela xantofila, possibilitam o aumento no investimento em carboidratos estruturais, que reduzem os danos contra herbivoria e prolongam a longevidade da folha (Pearcy 2007).

Outra condição que corrobora a perenifolia no sub-bosque está relacionada à variação entre a quantidade de irradiância que atinge a porção superior e inferior da copa. Como essa variação é maior nos estratos superiores (Kuppers et al. 1996), as espécies destes estratos aceleram o processo de senescência das folhas mais baixas e auto-sombreadas e realocam os recursos para a formação de folhas na porção mais alta da copa (Niinemets et al. 1998). No sub-bosque, onde essa diferença é bem menor, a retenção das folhas pelas espécies do sub-bosque permite o aumento do volume de copa destas espécies e, conseqüente, aumento em sua taxa fotossintética (Poorter et al. 2006)

As espécies de sub-bosque desenvolvem diversas respostas para maximizar a fotossíntese em baixas intensidades de luz (Pearcy 2007). Além do aumento na área foliar e/ou na capacidade fotossintética por biomassa foliar (Westoby 1998; Reich *et al.* 2003), o aumento na longevidade foliar também tem um papel importante para potencializar o lucro líquido da fotossíntese nestas espécies. Folhas de sombra apresentam um custo de construção foliar menor, já que são menos espessas e com menores concentrações de enzimas fotossintéticas por área (Pearcy 2007). Entretanto, estas folhas podem levar de 60 a 150 dias para recuperar a quantidade de carbono investido na folha, enquanto que, em folhas de sol, esse equilíbrio é atingido em poucos dias (Chabot and Hicks 1982; Sims and Pearcy 1992; Pearcy 2007).

O fluxo de sementes também tem um papel determinante no potencial de estabelecimento das espécies em uma comunidade (Harper 1977). Espécies anemocóricas apresentam diásporos alados e com maior área de superfície para aumentar o tempo de queda da semente e, conseqüentemente, a distância em que o vento irá transportá-la (Green 1980; Howe and Smallwood, 1982). Os elementos vegetativos, como troncos e folhas, são uma obstrução à passagem do vento no interior da floresta, o que diminui a intensidade das correntes de ar no sub-bosque (Fathi-Moghadam 2007, Cassiani et al., 2008) e a eficácia da dispersão anemocórica neste estrato. A proximidade com a planta-mãe reduz a probabilidade

de sobrevivência das sementes e o estabelecimento de novos indivíduos, principalmente pelo aumento na predação, ataque de patógenos e competição entre as plântulas (Janzen 1970).

A altura do indivíduo influencia positivamente a distância de dispersão das sementes anemocóricas (Daubenmire 1982; Augspurger 1986). Além disso, a anemocoria está geralmente associada às espécies não tolerantes a sombra (Janzen 1988) e decíduas (Frankie et al. 1974), o que aumentam os filtros ecológicos (Cingolani et al. 2007) para o estabelecimento de espécies anemocóricas no sub-bosque. Das 57 espécies anemocóricas amostradas nas nove áreas, 48 (84%) foram classificadas como decíduas. Dessa forma, espécies decíduas e/ou anemocóricas não são funcionalmente viáveis nos sub-bosques, e, portanto, sua ocorrência deve estar praticamente restrita aos estratos superiores.

Diferenças entre os estratos verticais com relação às síndromes de dispersão também foram evidenciados em outras florestas estacionais semidecíduais, sendo o sub-bosque tipicamente dominado por espécies zoocóricas (Morellato and Leitão-Filho 1992; Yamamoto et al. 2007). O predomínio da síndrome zoocórica nos sub-bosques está relacionado à maior atividade da vida animal nos estratos inferiores da floresta (Gentry and Emmons 1987; Roth 1987). Ao contrário das espécies anemocóricas, que comumente frutificam no período seco do ano, onde o que seria mais forte nessa estação, muitas espécies zoocóricas apresentam padrão de frutificação sequencial, ou seja, produzem frutos durante todo o ano (Morellato et al. 1989). Demonstra-se, assim, a importância do sub-bosque na oferta de recursos para a fauna local, e conseqüentemente, no equilíbrio entre os processos ecológicos das formações florestais.

Apesar da baixa porcentagem de deciduidade nos nove sub-bosques, houve um aumento significativo na porcentagem destes indivíduos no estágio mais perturbado. Estes resultados contrariaram aqueles obtidos através da comparação florística entre os estádios de perturbação, que obteve maior similaridade florística entre os estádios intermediário e perturbado. Assim, mesmo apresentando uma diversidade de espécies muito distinta, os sub-bosques mais conservados são, em relação à fenologia foliar, funcionalmente mais próximos aos sub-bosques com perturbação intermediária do que aqueles sob alta intensidade de perturbação. Dessa forma, apesar da deciduidade nas florestas estacionais semidecíduais estar muito associada às variações climáticas e edáficas entre as áreas (Murphy and Lugo 1986), no sub-bosque, o efeito da perturbação da área tem grande influência na deciduidade.

O dossel mais baixo e a presença de trilhas internas e/ou corte seletivo de madeira nas áreas mais perturbadas (Lopes 2010) aumentam a descontinuidade do dossel e as variações

nas condições de luminosidade e estresse hídrico, o que altera o microclima da floresta e expõe o sub-bosque a maior suscetibilidade (Fetcher et al. 1985). O sub-bosque é caracterizado por apresentar a maior dinâmica florestal dentre os demais estratos (Whimore 1978) e, justamente a abertura de clareiras, sejam elas naturais ou antrópicas, permite o ingresso de novos grupos de espécies com características funcionais diferentes, no caso, espécies decíduas.

Os padrões de fenologia foliar e síndrome de dispersão no sub-bosque podem servir como parâmetro na classificação dos estádios sucessionais das florestas estacionais semidecíduais em uma perspectiva global de comparação. A maioria dos trabalhos que compara os estádios sucessionais de comunidades florestais envolvem a classificação das espécies nas chamadas “guildas de regeneração”. Entretanto esta classificação tem sido muito questionada pela sua subjetividade, já que muitas espécies de florestas tropicais sobrevivem e se desenvolvem sobre um espectro relativamente amplo de gradientes de luz.

Os remanescentes de floresta estacional semidecidual estão expostos a constantes ameaças, desde a fragmentação de habitats até as alterações climáticas globais (Miles et al. 2006). Considerando sua alta fitodiversidade e o endemismo da maioria das espécies, a conservação destas florestas deve ser adotada como medida prioritária (Miles et al. 2006). Como os distúrbios regionais e até mesmo globais afetam diretamente os traços funcionais das espécies, avaliar os padrões de distribuição destes traços nos remanescentes naturais poderão auxiliar o entendimento dos processos ecológicos e das respostas da vegetação às perturbações futuras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo M.M., Longhi S.J., Brena D.A. and Barros P.L.C., Franco S. 2004. Análise de agrupamento da vegetação de um fragmento de floresta estacional decidual aluvial, Cachoeira do Sul, RS, Brasil. *Ciência Florestal* 14(1): 133-147.
- Augspurger C.K. 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American Journal of Botany* 73: 353-363.
- Brower J.E., Zar J.H. and von Ende C.N. 1997. Field and laboratory methods for general ecology. The McGraw-Hill Companies.

- Cassiani M., Katul G.G. and Albertson J.D. 2008. The effects of canopy leaf area index on airflow across forest edges: Large-eddy simulation and analytical results. *Boundary-Layer Meteorology* 126: 433-460.
- Chabot B.F. and Hicks D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chazdon R.L., Finegan B., Capers R.S., Salgado-Negret B., Casanoves F., Boukili V. and Norden N. 2010. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42: 31-40.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D. and Diaz S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Condit R., Pitman N., Leigh E.G., Chave J., Terborgh J., Foster R.B., Nunez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau H.C., Losos E. and Hubbell S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- 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. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Daubenmire R.F. 1982. El factor atmosférico. In: *Ecología Vegetal: tratado de autoecología de plantas*. México. Ed. Limusa, S.A.
- Durigan G., Franco G.A.D.C., Saito M. and Baitello J. B. 2000. Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 369-381.
- Fathi-Moghadam M. 2007. Characteristics and mechanics of tall vegetation for resistance to flow. *African Journal of Biotechnology* 6: 475-480.
- Fetcher N., Oberbauer S.F. and Strain B.R. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland forest in Costa-Rica. *International Journal of Biometeorology* 29: 145-155.
- Field C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforests plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 343-358.

- Frankie G.W., Baker H.G. and Opler P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Gentry A.H. 1982. Patterns of neotropical plant-species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-85.
- Gentry A.H. and Emmons L.H. 1987. Geographical Variation in Fertility, Phenology, and Composition of the Understory of Neotropical Forests. *Biotropica* 19(3): 216-227
- Google. 2010. Google Earth 6.1. Mountain View, CA.: Google, 2010. Disponível em: <<http://google.com/earth/download/ge/agree.html>>. Acesso em: 18 mar. 2011.
- Green D.S. 1980. The Terminal Velocity and Dispersal of Spinning Samaras. *American Journal of Botany* 67(8): 1218-1224.
- Greig-Smith P. 1952. Ecological Observations on Degraded and Secondary Forest in Trinidad, British West Indies: I. General Features of the Vegetation. *Journal of Ecology* 40(2): 283-330.
- Harper G.J., Steininger M.K., Tucker C.J., Juhn D. and Hawkins F. 2007. Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation* 34: 325-333.
- Howe H.F. and Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Ishii H. and Asano S. 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research* 25: 715-722.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501.
- Janzen D.H. 1988. Ecological characterization of a costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20: 120-135.
- Kalacska M., Sanchez-Azofeifa G.A., Calvo-Alvarado J.C., Quesada M., Rivard B. and Janzen D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227-247.

- Kisanuki H., Nakasu M., Nakai A. and Yurugi Y. 2008. Predicting the population dynamics of three understory broad-leaved evergreen species under the influence of Sika deer in primary and secondary forests of mid-western Japan. *Journal of Forest Research* 13: 52-58.
- Kraft N.J.B., Valencia R. and Ackerly D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322: 580-582.
- Kuppers M., Timm H., Orth F., Stegemann J., Stober R., Schneider H., Paliwal K., Karunaichamy K. and Ortiz R. 1996. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology* 16: 69-80.
- Lara F. and Mazimpaka V. 1998. Succession of epiphytic bryophytes in a *Quercus pyrenaica* forest from the Spanish Central Range (Iberian Peninsula). *Nova Hedwigia* 67: 125-138.
- Lopes S.F. 2010. Padrões florísticos e estruturais das florestas estacionais semidecíduais do Triângulo Mineiro, MG. 2010. 192 f. Tese (Doutorado) - UFU, Uberlândia.
- Lopes S.F., Schiavini, I., Oliveira, A. and Vale, V.S. An Ecological Comparison of Floristic Composition in Seasonal Semideciduous Forest in Southeast Brazil: Implications for Conservation. *International Journal of Forestry Research*, v. 2012, p. 1-14, 2012.
- Lorenzi H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 2. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*, Blackwell Science, Malden, MA, USA 256 pp.
- McDonald R., McKnight M., Weiss D., Selig E., O'Connor M., Violin C. and Moody A. 2005. Species compositional similarity and ecoregions: Do ecoregion boundaries represent zones of high species turnover? *Biological Conservation* 126: 24-40.
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V. and Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Mooney H.A., Bullock S.H. and Medina E. 1995. Introduction. In: Mooney H.A., Bullock S.H. and Medina E. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-8.

- Morellato L.P.C. and Leitão-Filho H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, p.112-140.
- Morellato L.P.C., Rodrigues R.R., Leitão-Filho H.F. and Joly C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12: 85-98.
- Mueller-Dombois D. and Ellenberg H. 1974. *Aims and methods for vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Mulkey S.S. and Pearcy R.W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understorey herb, *Alocasia-marorrhiza*, during simulated canopy gap formation *Functional Ecology* 6: 719-729.
- Muñoz J, Felicísimo A.M., Cabezas F., Burgaz A.R. and Martínez I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144–1147.
- Munoz-Reinoso J.C. 2001. Vegetation changes and groundwater abstraction in SW Donana, Spain. *Journal of Hydrology* 242: 197-209.
- Murphy P.G. and Lugo A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nekola J.C. and White P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Noble I.R. and Gitay H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336.
- Oliveira A.T. and Fontes M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira-Filho A.T. and Fontes M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira-Filho A.T., Jarenkow J.A. and Rodal M.J.N. 2006. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In: Pennington R.T., Lewis, G.P. and Ratter J.A. (eds). *Neotropical Savannas*

- and Dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Taylor Francis CRC Press, Oxford. 159–192
- Ozanne C.M.P., Anhuf D., Boulter S.L., Keller M., Kitching R.L., Korner C., Meinzer F.C., Mitchell A.W., Nakashizuka T., Dias P.L.S., Stork N.E., Wright S.J. and Yoshimura M. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science* 301: 183-186.
- Pearcy R.W. 2007. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. In: Pugnaire F. I. and Valladares F. (eds), *Functional plant ecology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, p. 748.
- Poorter L. and Bongers F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.
- 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. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143-S164.
- Roth I. 1987 *Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types*. Dr. W. Junk, Dordrecht, Netherlands.
- Santiago L.S. and Wright S.J. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19-27.
- Shepherd G.J. 2006. FITOPAC SHELL 1.6.4. Manual versão preliminar. Campinas. Departamento de Botânica IB da UNICAMP, SP.
- Sims D.A. and Pearcy R.W. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia-macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany* 79: 449-455.
- SPSS Statistics 17.0. 2008. SPSS Statistics 17.0, Command Syntax Reference. Chicago, IL: SPSS Inc.
- Swaine M.D. and Whitmore T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Tabarelli M., Mantovani W. and Peres C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.

- Tabarelli N., Villani J.P. and Mantovani W. 1994. Estudo comparativo da vegetação de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virginia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. *Revista do Instituto Florestal* 6: 1-11.
- Toniato M.T.Z. and de Oliveira-Filho A.T. 2004. Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecology and Management* 198: 319-339.
- Uemura S. 1994. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian Journal of Botany* 72: 409-414.
- Vaccaro S., Longhi S.J., Brena D.A. 1999. Aspectos da composição florística e categorias sucessionais do estrato arbóreo de três subseres de uma floresta estacional decidual, no município de Santa Tereza - RS. *Ciência Florestal* 9(1): 1-18.
- Vale V.S., Schiavini I., Lopes S.F., Dias Neto O.C., Oliveira A.P. and Gusson A.E. 2009. Composição florística e estrutura do componente arbóreo em um remanescente primário de floresta estacional semidecidual em Araguari, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 36: 417-429.
- Van der Pijl L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag 2nd ed, New York.
- Venturoli F., William C. and Felfili J.M. 2010. Crescimento de uma floresta estacional semidecídua secundária sob manejo em relação a fatores ambientais, em Pirenópolis, Goiás. *Revista Brasileira Neotropical* 7(2): 1-11.
- Werneck M.D. and Franceschinelli E.V. 2004. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. *Plant Ecology* 174: 337-346.
- Werneck M.S., Franceschinelli E.V. and Tameirão-Neto E. 2000. Mudanças na florística e estrutura de uma floresta decídua durante um período de quatro anos (1994-1998), na região do Triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23(4): 401-413.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

- Whitmore T.C. and Burslem D.F.R.P. 1998. Major disturbances in tropical rainforests. In Newbery D.M., Prins H.H.T. and Brown N.D. (eds). Dynamics of tropical communities. Blackwell Science, Oxford, UK. Pp. 549–565.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.
- Yamamoto L.F., Kinoshita L.S. and Martins F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da floresta estacional semidecídua montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21.
- Yoda K. 1974. Three dimensional distribution of light intensity in a tropical rainforest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 24: 247–254.

Capítulo 2

Traços funcionais foliares e de arquitetura arbórea em espécies de sub-bosque: estratégias aos diferentes regimes de perturbação

RESUMO: (Traços funcionais foliares e de arquitetura arbórea em espécies de sub-bosque: estratégias aos diferentes regimes de perturbação) As espécies de sub-bosque, um ambiente tipicamente sombreado, apresentam traços funcionais que potencializem a fotossíntese sob baixas intensidade de luz. O provável aumento da disponibilidade de luz no sub-bosque com o aumento da intensidade de perturbação provoca alterações nos traços funcionais foliares e de arquitetura arbórea, relacionadas à captação e utilização da luz das espécies deste estrato. Também é esperado que a seleção de espécies nos sub-bosque sob diferentes intensidades de perturbação favoreça grupos de espécies com características funcionais diferentes. Este estudo avaliou a influência da intensidade de perturbação nos traços funcionais foliares (área foliar, conteúdo de matéria seca e área foliar específica), da arquitetura da copa e da densidade de madeira das espécies de nove sub-bosques sob diferentes regimes de perturbação. Também foi avaliada como a variabilidade dos traços funcionais foliares está distribuída nos níveis inter/intraespecíficos, e a diferenciação das espécies com base nos traços funcionais. A diversidade funcional entre os sub-bosques foi estimada a partir dos índices de riqueza, equabilidade e divergência funcional e dos valores de área foliar específica das espécies. Os resultados mostraram que a variabilidade dos traços foliares estão concentrados no nível interespecífico e, assim, tem grande importância na diferenciação funcional das espécies. O aumento da intensidade de perturbação no sub-bosque favoreceu a seleção de espécies com maior área foliar específica, contrariando muitos estudos que observaram uma redução neste traço com o aumento da perturbação. As diferenças nas densidades relativas das espécies funcionalmente similares nos diferentes estádios de perturbação permitiram estabelecer um modelo de sucessão para os sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais. Os resultados obtidos também mostraram que sub-bosques com baixa similaridade florística podem ser funcionalmente muito similares. Os índices de diversidade funcional permitiram estabelecer relações entre a diversidade funcional e o estágio de conservação dos sub-bosques. A grande variação nos traços funcionais das espécies permitiram identificar diferentes estratégias na absorção e utilização da luz no sub-bosque e, portanto, podem explicar a alta coexistência de espécies no sub-bosque.

Palavras-chave: área foliar específica, diferenciação de nichos, diversidade funcional, estratificação.

ABSTRACT: (Functional leaf traits and tree architecture in understory species: strategies to different disturbance regimes) The understory of forests is a shaded environment, with species which have functional traits that increase carbon net gain in photosynthesis under low light intensity. The light available raise in the understory, related to disturbance intensity, causes changes in functional leaf traits and tree architecture, related to the capture and light use to understory species. It is also expected that distinct disturbance in understory, favors species groups with different functional characteristics. This study evaluated the intensity of disturbance influence on functional leaf traits (leaf area, dry matter content and specific leaf area), the canopy architecture and wood density of understory species to nine forests. It was also evaluated the leaves functional traits variability into inter / intraspecific levels, and species distinction based on functional traits. The understory functional diversity was estimated based in indices of richness, evenness and functional divergence and species specific leaf area. The results showed that the leaf traits variability were concentrated in the interspecific level, and then has great importance in the species functional differentiation. The increase of disturbance intensity in the understory favored species with higher specific leaf area, contrary to many studies that observed a reduction of this trait with disturbance increase. The differences in relative densities of functionally similar species under different disturbance stages of allowed to establish a model of succession to the understory of seasonal forests. The results also showed that understory with low floristic similarity were functionally very similar. The functional diversity indices established relationships between functional diversity and the conservation state of understory too. The wide variation in species functional traits allowed to identify different strategies of light use and absorption to the understory and thus may explain the high coexistence of species in the understory.

Key-words: specific leaf area, niche distinction, functional diversity, stratification

INTRODUÇÃO

Um traço funcional pode ser definido como um atributo com influência potencialmente significativa no estabelecimento, sobrevivência ou fitness de uma espécie em seu ambiente natural (Reich et al. 2003). Quantificar variações nestes traços tem grande relevância para compreensão dos padrões de distribuição das espécies e predição de respostas da vegetação às alterações ambientais (Woodward and Diament 1991; Westoby et al. 2002).

Apesar da grande variabilidade dos traços funcionais entre as espécies, a sobreposição de nichos é muito comum em comunidades vegetais tropicais. Isso significa que espécies coexistentes podem ser funcionalmente similares (Walker 1992). Assim, o aumento na riqueza de espécies não é, necessariamente, proporcional ao aumento da diversidade funcional (Mouillot et al. 2005). Avaliar a diversidade funcional das comunidades vegetais tem grande relevância para a compreensão de padrões de funcionamento do ecossistema, como produtividade (Tilman et al. 1997), resiliência a perturbações ou invasão de espécies exóticas (Walker et al. 2004) e dinâmica das comunidades (Gourlet-Fleury et al. 2005).

Estudos envolvendo traços funcionais em plantas normalmente comparam as médias dos atributos funcionais entre espécies, mas negligenciam a variação que ocorre nos níveis intraespecíficos (Albert et al. 2011). Nas plantas, organismos sésseis modulares, as respostas adaptativas à heterogeneidade ambiental podem surgir como um fenômeno plástico expresso em diversos níveis, desde as variações interespecíficas (Westoby 1998; Ackerly et al. 2002), até variações nos níveis intraespecíficos, inclusive entre unidades estruturais dentro de um mesmo indivíduo (Kroon et al. 2005; Hulshof and Swenson 2010).

As variações nos traços funcionais foliares, sobretudo na área foliar específica (*specific leaf area* - SLA), tem norteado muitos estudos em ecologia funcional por apresentarem correlações ecológicas importantes, como taxa de crescimento relativo e eficiência fotossintética das espécies (Westoby 1998; Garnier et al. 2001; Westoby et al. 2002), além de refletir aspectos relacionados às perturbações ambientais (Cornelissen et al. 2003). Uma vez que há diferentes estratégias na captação de luz pelas plantas, as clareiras causadas por perturbações ambientais provocam variações nos traços funcionais foliares, já que alteram a disponibilidade de luz na comunidade vegetal (Pennington et al. 2009).

A maioria dos estudos tem correlacionado o aumento da intensidade e frequência dos distúrbios no ecossistema com aumentos nos valores médios de SLA da comunidade vegetal (Reich et al. 2003; Garnier et al. 2004; Wright et al. 2004; Fortunel et al. 2009). Estes estudos, entretanto, avaliaram as respostas da comunidade vegetal como um todo, não diferenciando as

espécies, por exemplo, quanto à sua posição no estrato vertical. Nos sub-bosques de florestas tropicais, onde a irradiância disponível para as plantas pode representar apenas 1-2% do total que chega ao dossel (Pooter et al 2006), o aumento de luz decorrente de perturbações pode resultar em respostas funcionais foliares diferentes daquelas do restante da comunidade, já que em ambientes sombreados há uma pressão de seleção no sentido de um aumento na SLA (Schieving and Pooter 1999; Cornelissen et al 2003).

Outros traços funcionais, relacionados à arquitetura arbórea, como a densidade de madeira e a área e o volume da copa, indicam diferentes formas de exploração dos gradientes verticais e horizontais de luz na comunidade e, assim, podem refletir aspectos relacionados ao regime de perturbação destas comunidades (Tilman 1997; Pooter et al. 2006; Valladares and Niinemets 2007; Seino 2009).

As questões acima levantadas direcionaram este estudo, que teve por objetivos (1) determinar como a variabilidade nos traços funcionais foliares do sub-bosque está distribuída nos níveis inter/intraespecíficos, (2) determinar qual a influência do regime de perturbação das áreas na SLA das espécies de sub-bosque, (3) agrupar as espécies do sub-bosque quanto aos seus traços funcionais e, (4) avaliar como os índices de diversidade funcional podem refletir os regimes de perturbação dos sub-bosques, a partir das seguintes hipóteses: (a) no sub-bosque, um ambiente tipicamente sombreado, o aumento na intensidade de perturbação implica na diminuição da SLA das espécies, (b) a abundância dos grupos de espécies funcionalmente similares varia entre as áreas estudadas de acordo com a intensidade de perturbação, (c) sub-bosques com baixa similaridade florística podem apresentar alta similaridade funcional.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo e estratificação

Este estudo partiu de levantamentos fitossociológicos prévios da comunidade arbórea ($DAP \geq 4,77$ cm) realizados no período de 2005 a 2009 em dez áreas de florestas estacionais semidecíduais no Triângulo Mineiro (ver Figura 1 do capítulo 1) (Lopes 2010; Lopes et al. 2012). Em cada área foram amostradas 25 parcelas de 20x20m, totalizando um hectare amostral (Tabela 1). As áreas foram classificadas quanto à intensidade de perturbação (Tabela 2), a partir de uma matriz de impacto, onde foram considerados parâmetros estruturais, como abundância de espécies pioneiras, altura do dossel, presença de grandes clareiras ou trilhas

internas, corte seletivo de madeira, entre outros (mais detalhes metodológicos sobre a amostragem, descrição das áreas e matriz de impacto em Lopes 2010).

Foi adotada a classificação de estratificação das espécies proposta por Lopes (2010). Este autor classificou as espécies como pertencentes ao dossel, ao estrato intermediário ou ao sub-bosque por área, a partir da metodologia não paramétrica de quartil e mediana das alturas da comunidade e das espécies (mais detalhes sobre a metodologia de estratificação em Vale et al. 2009).

Tabela 1. Localização e parâmetros florísticos e estruturais da comunidade arbórea ($DAP \geq 4,77\text{cm}$) de nove áreas de floresta estacional semidecidual. NE=número de espécies; NI=número de indivíduos; AB=área basal (m^2); H' =índice de diversidade de Shannon; J' =índice de equabilidade de Pielou. Os códigos das áreas correspondem à nomenclatura original utilizada por Lopes (2010). Os parâmetros estruturais equivalem aos valores absolutos por hectare (adaptado de Lopes (2010)). *A área 2 foi retirada deste estudo.

Área	Código	Latitude (S)	Longitude (O)	Extensão (ha)	NE	NI	AB	H'	J'
1	AGU	18° 29' 50"	48° 23' 03"	200	78	839	25,5	3,44	0,79
2*	IPI	18° 43' 39"	49° 56' 22"	40	50	837	15,1	2,92	0,75
3	MON	18° 45' 02"	47° 30' 35"	120	98	798	26,4	3,97	0,87
4	UBE	19° 40' 35"	48° 02' 12"	70	90	805	45,8	3,33	0,73
5	CRU	18° 40' 26"	48° 24' 32"	18	79	1233	23,5	3,37	0,77
6	GLO	18° 56' 23"	48° 12' 39"	30	86	976	26,2	3,71	0,83
7	IRA	19° 08' 39"	48° 08' 46"	22	76	945	27	3,47	0,81
8	PAN	19° 10' 04"	48° 23' 41"	16	98	1292	21,7	3,78	0,82
9	PER	18° 55' 40"	48° 03' 51"	35	103	1144	26,8	3,87	0,84
10	SAO	18° 51' 35"	48° 13' 53"	20	88	1063	34,7	3,53	0,79

Tabela 2. Classificação e descrição das nove áreas de floresta estacional semidecidual quanto à intensidade de perturbação (idem tabela 2 do capítulo 1).

Áreas	Intensidade de Perturbação	Descrição
AGU e UBE	Baixa	Baixo número de espécies pioneiras, muitos indivíduos com grande área basal, dossel alto, fragmentos grandes, sem trilhas internas ou corte seletivo.
GLO, IRA, PER e SAO	Intermediária	Baixo número de espécies pioneiras, poucos indivíduos com grande área basal, dossel alto, fragmentos pequenos, presença de trilhas internas, matriz de entorno antropizada.
CRU, MON e PAN	Alta	Alto número de espécies pioneiras, poucos indivíduos com grande área basal, altura do dossel baixa, presença de trilhas internas, matriz de entorno antropizada

Seleção de espécies e indivíduos

Foram selecionadas as espécies do sub-bosque com maior densidade absoluta, cujo somatório representaram $\geq 70\%$ da densidade total deste estrato. Segundo Cornelissen et al. (2003), as espécies mais representativas de uma comunidade podem ser consideradas aquelas que sumarizam cerca de 70-80% da abundância total da comunidade. Os traços funcionais foram avaliados em indivíduos adultos que não apresentassem grandes indícios de ataques por herbívoros ou patógenos, a partir dos critérios de seleção de indivíduos e mensuração dos traços funcionais propostos em Cornelissen et al. (2003).

Traços funcionais

Traços foliares

Foram coletadas folhas jovens, mas totalmente expandidas, de indivíduos adultos sem sintomas evidentes de agentes patogênicos ou ataque de herbívoros. Foram coletadas 20 folhas de cada indivíduo, totalizando 5 ou 10 indivíduos (dependendo da densidade relativa da espécie na área) por espécie em cada área de estudo. As amostras (folhas anexadas aos galhos) foram embaladas em sacos plásticos fechados para permanecerem saturadas de água até a medição dos traços foliares em laboratório. Imediatamente após o retorno das coletas, as folhas foram digitalizadas juntamente com uma escala métrica.

Posteriormente, as áreas foliares (*leaf area* - LA) foram calculadas utilizando-se o programa ImageJ (Rasband 1997), especializado em análises de imagem. As folhas foram colocadas na estufa a 60°C durante 72h e, em seguida, tiveram seu conteúdo de matéria seca foliar (*leaf dry matter contain* – LDMC) medido. A área foliar específica (*specific leaf area* – SLA) foi calculada através da razão LA (mm²) / LDMC (mg). O uso da unidade mm².mg⁻¹ para a SLA seguiu a padronização sugerida por Cornelissen et al. (2003), e utilizada pela maioria dos estudos.

Nas espécies que possuem folhas compostas, os traços foliares foram calculados para a folha como um todo, e não entre os folíolos. Segundo Hulshof & Swenson (2010), a variabilidade entre os folíolos é muito maior que entre as folhas e entre os indivíduos da espécie e, por isso, deve ser avaliada para a folha como um todo.

Densidade de madeira

Os dados de densidade de madeira das espécies foram extraídos, em sua maioria, do banco de dados suplementar disponibilizado por Chave et al. (2006), que compilou os valores de densidade de madeira de 2456 espécies arbóreas na América do Sul e Central. Também foram utilizados os trabalhos de Lorenzi 1992, Lorenzi 1998, Paula & Silva-Junior 1994, Imaña-Encinas et al. 1995 e Nogueira et al. 2005. Como as informações variaram entre as fontes, foram utilizados os valores médios de densidade de madeira entre os estudos. Para obtenção dos dados de densidade de madeira também foram checadas as sinônimas botânicas das espécies, com o auxílio da base de dados do *Tropicals of the Missouri Botanical Garden* (disponível online). Quando as informações sobre os valores de densidade de madeira da espécie não estavam disponíveis, foram utilizados os valores de densidade de madeira do gênero, como sugerido por Chave et al. (2006). Segundo estes autores, a densidade de madeira é conservativa dentro do gênero e, assim, na ausência de estimativas no nível de espécie, seu uso é aceitável.

Arquitetura da copa

Os mesmos indivíduos amostrados para a avaliação dos traços foliares foram utilizados na avaliação da arquitetura das espécies. O diâmetro à altura do peito (DAP) dos indivíduos foi medido com fita métrica e a altura do indivíduo e da primeira ramificação (first branch height – FBH) foram medidas com um clinômetro. A copa das árvores foi medida nas direções norte-sul e leste-oeste, utilizando-se uma trena. A área da copa (*crown area* – CA) foi calculada através da fórmula $0,25\pi.d1.d2$, onde d1 e d2 são os diâmetros da copa medidos nas duas direções (Poorter et al. 2006). O comprimento da copa (*crown length* – CL), calculado como altura do indivíduo menos a altura da primeira ramificação, e a razão entre o comprimento da copa e a altura total do indivíduo (*crown length ratio* – CLR) também foram avaliados (Poorter et al. 2006).

Variabilidade e comparação de espécies com base nos traços foliares

Para comparação das médias dos traços foliares entre as espécies foram utilizadas análises de variância (ANOVA) simples. A diferença entre essas médias foi determinada através do teste de comparações múltiplas de Tukey, no nível de significância (α) de 5%. As espécies também foram comparadas par a par por meio de testes T de Student em diferentes tamanhos de amostras (5, 10, 25, 50, 100 e 150 folhas) e tiveram o poder de significância de cada teste T ($1 - p$) determinado (Hulshof and Swenson 2010). Para realização destes testes as

folhas das espécies foram aleatorizadas e então selecionadas de acordo com o tamanho amostral avaliado. Em cada tamanho amostral foram realizados cinco testes T com diferentes folhas para aumentar a confiabilidade dos resultados, principalmente em tamanhos de amostras pequenos. Posteriormente, para quantificar a capacidade de diferenciação entre os pares de espécies em diferentes tamanhos de amostras, foram realizadas análises de regressão entre o tamanho de amostra e o poder do teste, sendo ajustadas as equações significativas até 5% de probabilidade, com seus respectivos coeficientes de determinação (r^2).

Para determinar como a variabilidade nos traços foliares (SLA, LA e LDMC) está particionada ao longo dos diferentes níveis funcionais (interespecíficos e intra específicos), foram utilizadas análises de variância aninhada (nANOVA). O nível intraespecífico foi dividido em ITV_{bi} (variabilidade intraespecífica entre indivíduos de uma espécie em um único sub-bosque) e ITV_{wi} (variabilidade intraespecífica entre as folhas de um mesmo indivíduo). Para as espécies que foram amostradas em pelo menos dois sub-bosques, também foi calculado o ITV_{pop} (variabilidade intraespecífica entre indivíduos da mesma espécie em sub-bosques diferentes). Estes níveis intraespecíficos seguiram os propostos por Albert et al. (2011).

Implicações da intensidade de perturbação na área foliar específica (SLA)

As médias de SLA das espécies que foram coletadas em pelo menos dois sub-bosques sob diferentes intensidades de perturbação foram comparadas através de testes T de Student. Para testar a hipótese da influência da intensidade de perturbação na SLA do sub-bosque como um todo (SLA_{sb}), foi adotada uma adaptação do índice de avaliação dos traços funcionais no nível de comunidade, utilizado por Garnier et al. (2004) e Violle et al. (2007). Esse índice leva em consideração não apenas os valores dos traços funcionais das espécies, mas também a contribuição relativa (abundância) de cada uma. Assim, os valores de SLA_{sb} foram obtidos através da fórmula:

$$SLA_{sb} = \sum_{i=1}^{N_s} \left(\frac{N_i}{N} \right) \times SLA_i$$

Onde: N_i = número de indivíduos da espécie; N_s = número de indivíduos da i -ésima espécie; N = número de indivíduos de todas as espécies amostradas; SLA_i = média da área foliar específica da espécie.

Diferenciação funcional de espécies

Foi construída uma matriz com os valores dos traços funcionais de cada espécie. Para agrupar as espécies funcionalmente similares foram executadas análises de agrupamento utilizando-se o coeficiente de distância euclidiana simples e o método de Ward (variância mínima). Foram testadas correlações de Pearson ($\alpha = 5\%$) e, quando dois traços apresentaram correlação significativa, um deles foi retirado da análise. Os valores de cada traço foram padronizados (média 0 e 1 de variância) para que cada traço funcional tivesse o mesmo “peso” na análise de agrupamento. Esta análise foi calculada através do programa FITOPAC 1.6 (Shepherd 2006).

A eficiência na formação dos grupos foi testada através de análises discriminantes. Esta análise testa diferenças significativas entre os grupos (no caso, resultantes do agrupamento) e determina funções discriminantes que permitem a reclassificação de espécies erroneamente classificadas em um dos grupos obtidos pelo agrupamento, tornando-os mais consistentes (Lachenbruch and Goldstein 1979).

Diversidade funcional dos sub-bosques

Para avaliar a diversidade funcional dos sub-bosques foram utilizados os valores médios de SLA de cada espécie. A diversidade funcional unidimensional (SLA) dos sub-bosques foi estimada a partir dos três índices independentes de riqueza funcional, equabilidade funcional e divergência funcional (Mason et al. 2003; Mason et al. 2005; Mouillot et al. 2005), obtidos pelas fórmulas:

Riqueza funcional

$$FR_{tu} = \frac{SF_{tu}}{R_t}$$

Onde: FR_{ci} = a riqueza funcional do traço funcional t no sub-bosque u ; SF_{tu} = o espaço ocupado do nicho para o traço funcional t pelas espécies do sub-bosque u ; R_t = a amplitude absoluta do traço funcional t .

A amplitude absoluta do traço funcional (R_t) foi tomada a partir dos valores encontrados entre os sub-bosques do estudo e, por isso, os valores de riqueza funcional encontrados são consistentes apenas na comparação entre os sub-bosques deste estudo. Com a inclusão de outros sub-bosques e até mesmo outras espécies é necessário recalcular a amplitude do traço e, consequentemente, o índice.

Equabilidade funcional

$$FE_{tu} = \sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_{i,i+1}, \frac{1}{S-1}\right)$$

Sendo:

$$PEW_{i,i+1} = EW_{i,i+1} / \sum_{i=1}^{S-1} EW_{i,i+1}$$

Sendo:

$$EW_{i,i+1} = \frac{|T_{i+1} - T_i|}{(W_{i+1} + W_i)}$$

Onde: S = número de espécies no sub-bosque u ; T_i = valor do traço funcional t da espécie i ; W_i = abundância relativa da espécie i ; T_{i+1} e W_{i+1} são respectivamente os valores do traço funcional e da abundância relativa da espécie subsequente, ranqueadas pelos valores crescentes de T_i .

Divergência funcional

$$FD_{tu} = \frac{2}{\pi} \times \arctan \left[5 \times \sum [\ln T_i - \overline{\ln x}]^2 \times W_i \right]$$

Sendo:

$$\overline{\ln x} = \sum_{i=1}^S W_i \times \ln C_i$$

Onde: FD_{tu} = a divergência funcional do traço funcional t no sub-bosque u ; T_i = O valor do traço funcional t da espécie i ; W_i = abundância relativa da espécie i ; $\overline{\ln x}$ = somatório da abundância relativa de cada espécie multiplicada pelo logaritmo natural do valor de seu traço funcional; S = número de espécies do sub-bosque u .

Os três índices de diversidade são ortogonais, ou seja, a priori não existe relação de dependência entre eles (Mason et al. 2005). As análises estatísticas deste estudo foram calculadas através do programa SPSS Statistics 17.0 (SPSS Inc. 2008).

RESULTADOS

Variabilidade e comparação de espécies com base nos traços foliares

Os traços foliares apresentaram grande variação entre as espécies do sub-bosque (Tabela 3). Os valores médios obtidos para a LA variaram de 5,8 cm² (*Eugenia subterminalis*) a 157,4 cm² (*Trichilia pallida*), com mediana de 38,1 cm²; os de LDMC variaram de 0,05 g (*Eugenia subterminalis*) a 0,83 g (*Trichilia catigua*), com mediana de 0,27 g; e os valores médios de SLA variaram de 9,91mm².mg⁻¹ (*Siphoneugena densiflora*) a 35,05mm².mg⁻¹ (*Chomelia pohliana*).

As análises de variância (ANOVAs) possibilitaram diferenciar significativamente a maioria das espécies quanto aos seus traços foliares (Tabela 3). Este resultado já era esperado devido à grande amplitude observada entre as espécies. As comparações dos traços foliares entre pares de espécies (teste T de Student) quantificaram a capacidade de diferenciação das espécies em diferentes tamanhos de amostra. Devido ao grande número de comparações por pares, foram relatadas apenas seis comparações que representaram a tendência geral dos resultados (Figura 1).

Tabela 3 – Médias dos traços foliares (LA, LDMC, SLA) com seus respectivos desvios padrão entre parênteses, mediana das características de arquitetura da copa e valor de densidade de madeira das 25 espécies amostradas em nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual. GL_i = grau de liberdade do número de indivíduos coletados; C = áreas onde a espécie foi coletada (refere-se à tabela 2); LA = área foliar (cm^2); LDMC = massa seca foliar (mg); SLA = área foliar específica ($mm^2.mg^{-1}$); FBH = altura da 1ª ramificação (m); CA = área da copa (m^2); CL = comprimento da copa (m); CLR = razão entre comprimento da copa e altura do indivíduo; SSD = densidade de madeira (g/cm^3); T = teste de comparações múltiplas de Tukey a partir da análise de variância (ANOVA) no nível de significância de 5%.

Espécie	GL_i	C	LA	T	LDMC	T	SLA	T	FBH	CA	CL	CLR	SSD
<i>Acalypha gracilis</i>	4	1	25,59 (6,55)	c,d	0,12 (0,04)	a,b	24,28 (3,81)	o	1,5	10,15	3,0	0,78	0,56
<i>Allophyllus sericius</i>	4	1	133,32 (45,83)	m	0,81 (0,47)	j,k	18,92 (5,48)	j,k	1,7	13,13	6,8	0,80	0,50
<i>Ardisia ambigua</i>	9	1,8	101,79 (32,74)	k	0,75 (0,29)	i,j	14,19 (2,15)	e,f,g	2,2	9,84	4,3	0,64	0,62
<i>Byrsonima laxiflora</i>	4	8	36,90 (13,63)	e,f,g	0,22 (0,09)	c,d	16,85 (3,70)	h,i	3,0	6,08	3,9	0,62	0,65
<i>Calyptanthus widgrenianum</i>	4	1	33,33 (9,27)	d,e,f	0,26 (0,08)	c,d	13,21 (2,34)	c,d,e,f	2,3	16,29	4,3	0,67	0,78
<i>Campomanesia velutina</i>	9	9	26,69 (8,07)	c,d,e	0,12 (0,05)	a,b	23,03 (5,54)	n,o	4,1	11,19	3,6	0,53	0,83
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	39	3,4,6,7	66,30 (18,68)	j	0,52 (0,17)	h	12,85 (2,00)	c,d,e,f	2,0	19,42	6,9	0,77	0,74
<i>Chomelia pohliana</i>	4	1	17,41 (4,70)	b,c	0,05 (0,01)	a	35,05 (4,64)	p	1,5	15,91	4,6	0,71	0,56
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	9	1,8	66,06 (22,31)	j	0,49 (0,16)	g,h	13,56 (2,26)	c,d,e,f,g	3,2	11,93	4,7	0,61	0,67
<i>Cordia sessilis</i>	39	3,4,5,7,8,9	57,38 (22,58)	i,j	0,48 (0,23)	g,h	12,07 (2,14)	b,c	3,1	12,50	4,7	0,59	0,88
<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	4	4	56,53 (24,74)	i,j	0,31 (0,16)	d,e	20,02 (4,39)	k,l	4,5	11,61	5,6	0,55	0,65
<i>Eugenia involucrata</i>	4	1	10,58 (2,04)	a,b	0,06 (0,01)	a	16,52 (1,88)	h	3,5	11,81	5,4	0,58	0,76
<i>Eugenia ligustrina</i>	4	2	9,40 (2,06)	a,b	0,07 (0,02)	a	14,86 (2,97)	g	2,6	28,75	6,1	0,70	0,98
<i>Eugenia subterminalis</i>	4	2	5,80 (1,95)	a	0,05 (0,01)	a	13,19 (2,77)	c,d,e,f	1,8	11,06	4,8	0,73	0,76
<i>Faramea hyacinthina</i>	4	5	38,11 (13,04)	f,g	0,30 (0,12)	d,e	12,71 (1,96)	c,d,e	2,8	8,88	4,0	0,58	0,96
<i>Galipea jasminiflora</i>	9	2	58,58 (15,12)	i,j	0,26 (0,07)	c,d	22,71 (2,43)	m,n	2,6	23,97	5,6	0,68	1,00
<i>Guapira opposita</i>	4	5	19,29 (5,21)	b,c	0,09 (0,04)	a	24,36 (7,42)	o	3,2	10,15	3,6	0,52	0,83
<i>Hirtella gracilipes</i>	4	8	17,28 (2,43)	b,c	0,10 (0,02)	a	17,03 (2,30)	h,i	1,3	46,89	5,4	0,80	0,79
<i>Inga marginata</i>	4	1	118,54 (46,13)	l	0,69 (0,30)	i	18,17 (3,03)	i,j	3,7	10,08	3,6	0,53	0,56
<i>Maytenus floribunda</i>	9	8,9	21,14 (5,50)	c	0,20 (0,06)	b,c	10,56 (1,48)	a,b	4,1	4,87	3,7	0,47	0,73
<i>Quararibea turbinata</i>	4	1	58,88 (15,38)	i,j	0,27 (0,08)	c,d	22,09 (2,67)	m,n	1,1	12,70	8,6	0,90	0,49
<i>Siparuna guianensis</i>	44	3,4,5,6,7,8	51,58 (21,55)	h,i	0,28 (0,14)	c,d	18,84 (3,18)	j,k	3,4	13,07	3,9	0,57	0,65
<i>Siphoneugena densiflora</i>	14	3,6,7	36,69 (9,97)	e,f,g	0,38 (0,12)	e,f	9,91 (1,72)	a	2,8	13,19	5,1	0,60	0,91
<i>Trichilia catigua</i>	14	2,8	116,08 (42,03)	l	0,83 (0,34)	k	14,30 (1,96)	f,g	2,9	13,08	4,5	0,64	0,69
<i>Trichilia pallida</i>	4	3	157,37 (39,47)	m	0,71 (0,17)	i,j	22,06 (2,68)	m,n	4,0	13,50	4,5	0,53	0,70

Os dois primeiros exemplos (Figura 1a,b) representam a comparação entre dois pares de espécies com médias dos traços foliares muito distintas (Tabela 3). Nestes casos, foi possível detectar diferenças significativas entre as espécies, mesmo com tamanhos de amostras muito pequenos. A comparação entre pares de espécies com média similar em pelo menos um dos traços foliares (Figura 1c,d) diferenciou significativamente as espécies apenas entre os traços muito distintos ou foi necessário um grande número de amostras para diferenciá-las (mais de 150 folhas). Na comparação entre pares de espécies com médias nos três traços foliares similares (Figura 1e,f) foi necessário um grande número amostral para diferenciar significativamente as espécies, e, alguns traços, nem mesmo amostragens muito grandes foram capazes de detectar tais diferenças.

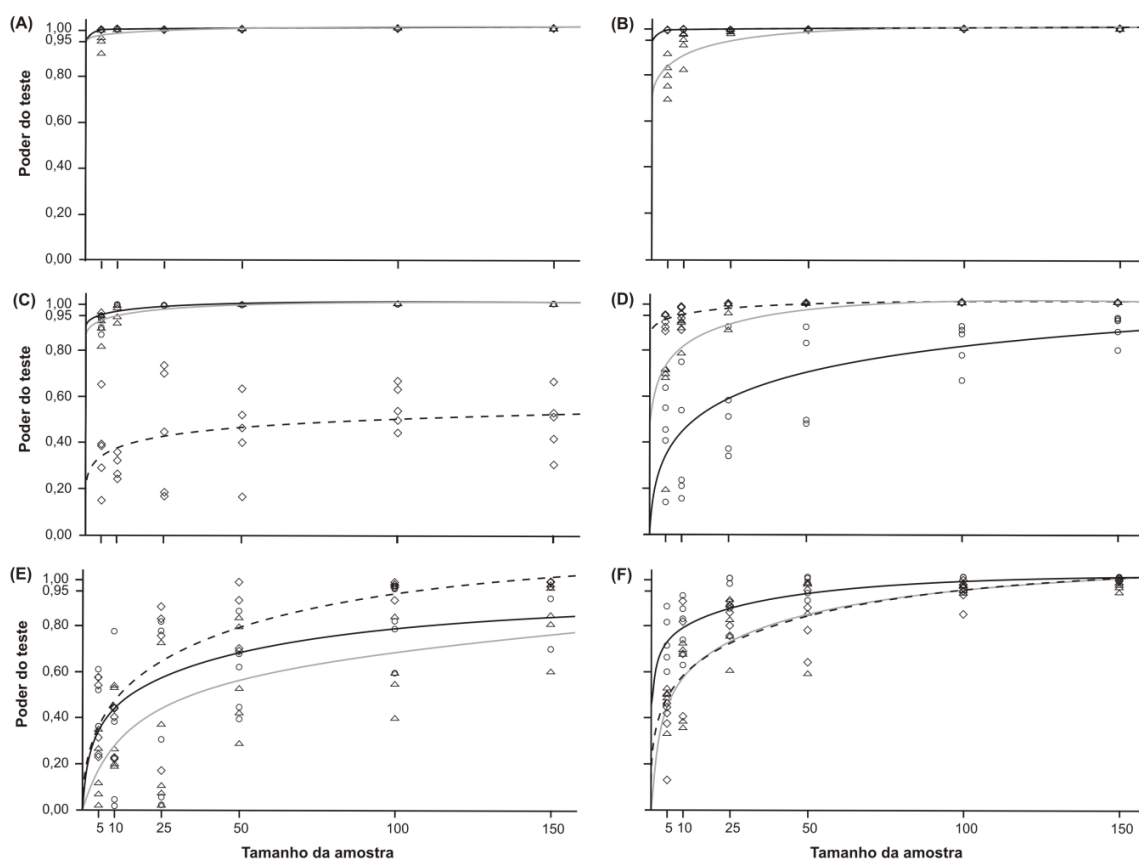


Figura 1. Curvas estimadas da regressão logarítmica ($p < 0,01$) entre o tamanho das amostras e o poder de significância do teste T ($1 - p$) de Student entre pares de espécies com médias nos traços foliares muito distintas (A e B), médias similares em pelo menos um dos traços foliares (C e D) e médias similares em todos os traços foliares (E e F). (A) *Ardisia ambigua* × *Siphoneugena densiflora*; (B) *Maytenus floribunda* × *Quararibea turbinata*; (C) *Galipea jasminiflora* × *Guapira opposita*; (D) *Byrsonima laxiflora* × *Faramea hyacinthina*; (E) *Cheiloclinium cognatum* × *Cordia sessilis*; (F) *Coussarea hydrangeifolia* × *Siparuna guianensis*. As linhas contínuas preta e cinza e a linha tracejada representam, respectivamente, os valores de área foliar (LA), conteúdo de matéria seca foliar (LMDC) e área foliar específica (SLA).

A análise de variância aninhada (nANOVA) demonstrou que a maior parte da variância encontrada nos três traços foliares esteve concentrada no nível interespecífico (BTV) (Tabela 4). A variabilidade intraespecífica (ITV_{bi} e ITV_{wi}) representou menos de 3% da variância total nos traços foliares. Para as espécies que ocorreram em pelo menos dois sub-bosques, a nANOVA demonstrou que a variância dos traços foliares esteve concentrada entre as populações das espécies co-ocorrentes (ITV_{pop}) (Tabela 2).

Implicações da intensidade de perturbação na área foliar específica (SLA)

Das sete espécies amostradas em pelo menos dois sub-bosques sob diferentes intensidades de perturbação, cinco (*Ardisia ambigua*, *Cheiloclinium cognatum*, *Siparuna guianensis*, *Siphoneugena densiflora* e *Trichilia catigua*) apresentaram diferenças significativas no sentido de uma diminuição da SLA nos sub-bosques mais perturbados (Tabela 5). *Chrysophyllum gonocarpum* apresentou maior SLA com o aumento na perturbação e *Cordia sessilis* não diferiu significativamente entre os sub-bosques quanto à intensidade de perturbação (Tabela 5).

Foi observada uma tendência de redução nos valores de SLA_{sb} com o aumento na intensidade de perturbação, principalmente entre os sub-bosques sob baixa e alta perturbação (Tabela 6 e Figura 2). Os valores de SLA_{sb} obtidos variaram de $20,18 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ (SB_{UBE}) a $11,85 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ (SB_{CRU}), sendo que os sub-bosques mais preservados apresentaram valores superiores a $17 \text{ mm}^2/\text{mg}$, e os mais perturbados inferiores a $15 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$. Nos sub-bosques sob intensidade de perturbação intermediária foi observada a maior variação entre os valores de SLA_{sb} , sendo o maior (SB_{IRA}) de $18,09 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$ e o menor (SB_{SAO}) de $13,94 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$.

Tabela 4. Particionamento da variância nos três traços foliares (LA, LDMC e SLA) entre os diferentes níveis hierárquicos avaliados (BTV, ITV_{bi} , ITV_{wi} e ITV_{pop}) através da análise de variância aninhada (nANOVA) para as 25 espécies de sub-bosque amostradas em nove áreas de floresta estacional semidecidual. LA = área foliar; LDMC = conteúdo de massa seca foliar; SLA = área foliar específica; BTV = variabilidade interespecífica; ITV_{bi} = variabilidade entre indivíduos da mesma espécie; ITV_{wi} = variabilidade entre as folhas de um mesmo indivíduo; ITV_{pop} = variabilidade entre populações de espécies co-ocorrentes; % = porcentagem da variância em cada nível avaliado; df = grau de liberdade; MS = quadrado médio da ANOVA; F = valor do teste de Fisher; P = valor de probabilidade da ANOVA aninhada.

		LA					LDMC				SLA			
	Nível	df	%	MS	F	P	%	MS	F	P	%	MS	F	P
Todas as espécies	BTV	24	97,6	143041,75	498,11	< 0,01	96,9	8,47	463,55	< 0,01	98,5	4258,65	1296,54	< 0,01
	ITV_{bi}	244	2,2	3173,44	11,05	< 0,01	2,7	0,26	13,96	< 0,01	1,4	58,89	17,93	< 0,01
	ITV_{wi}	4517	0,2	287,17			0,2	0,02			0,1	3,28		
Espécies co-ocorrentes	ITV_{pop}	20	73,8	9078,15	27,88	< 0,01	71,2	0,68	31,69	< 0,01	79,9	182,14	73,50	< 0,01
	ITV_{bi}	163	23,5	2892,81	8,88	< 0,01	26,5	0,25	11,82	< 0,01	18,9	43,24	17,45	< 0,01
	ITV_{wi}	3255	2,6	325,58			2,2	0,02			1,2	2,47		

Tabela 5. Comparação entre as médias de SLA das espécies que ocorreram em pelo menos duas áreas sob diferentes intensidades de perturbação. SLA = área foliar específica. T = valor do teste T de Student. P = valor de probabilidade do teste T de Student. * Não houve diferença significativa entre as médias de SLA da espécie.

Espécies	Intensidade de perturbação			T	P
	Baixa	Intermediária	Alta		
<i>Ardisia ambigua</i>	14.62	-	13.49	3,61	< 0,01
<i>Cheiloclinium cognatum</i>	-	13.12	11.72	11,70	< 0,01
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	12,90	-	14,25	4,47	< 0,01
<i>Cordia sessilis</i> *	-	11,86	12,06	1,50	0,17
<i>Siparuna guianensis</i>	-	18,88	18,10	3,09	< 0,01
<i>Siphoneugena densiflora</i>	-	9,90	8,79	9,22	< 0,01
<i>Trichilia catigua</i>	14,59	-	12,84	6,25	< 0,01

Tabela 6. Índices de SLA_{sb} dos nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual amostrados, calculados a partir através da média ponderada de SLA das principais espécies de cada sub-bosque ($\geq 70\%$ da densidade absoluta). SLA = área foliar específica ($mm^2 \cdot mg^{-1}$).

* foi utilizado a média de SLA da espécie, obtida com dados de outras áreas.

Sub-bosque	Espécie	NI	DR	SLA	DR \times SLA
SB _{AGU}	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	30	0.25	12.91	3.25
	<i>Eugenia involucrata</i>	28	0.24	16.52	3.89
	<i>Ardisia ambigua</i>	13	0.11	14.62	1.6
	<i>Inga marginata</i>	10	0.08	18.17	1.53
	<i>Chomelia pohliana</i>	7	0.06	35.05	2.06
	<i>Allophylus racemosus</i>	6	0.05	18.92	0.95
	<i>Acalypha gracilis</i>	6	0.05	24.28	1.22
	<i>Quararibea turbinata</i>	5	0.04	22.09	0.93
	<i>Calypttranthes widgreniana</i>	4	0.03	13.21	0.44
	<i>Cheiloclinium cognatum</i> *	3	0.03	12.85	0.32
	<i>Trichilia pallida</i> *	3	0.03	22.06	0.56
	<i>Cordia sessilis</i> *	2	0.02	12.07	0.2
	<i>Eugenia subterminalis</i> *	2	0.02	13.19	0.22
	TOTAL	119			17,17
SB _{UBE}	<i>Galipea jasminiflora</i>	142	0.66	22.71	15.07
	<i>Trichilia catigua</i>	28	0.13	14.59	1.91
	<i>Eugenia subterminalis</i>	18	0.08	13.19	1.11
	<i>Eugenia ligustrina</i>	17	0.08	14.86	1.18
	<i>Calypttranthes widgreniana</i> *	3	0.01	13.21	0.19
	<i>Chomelia pohliana</i> *	3	0.01	35.05	0.49
	<i>Maytenus floribunda</i> *	1	< 0.01	10.56	0.05
	<i>Hirtella gracilipes</i> *	1	< 0.01	17.03	0.08

	<i>Trichilia pallida</i> *	1	< 0.01	22.06	0.1
	TOTAL	214			20,18
SB _{GLO}	<i>Siparuna guianensis</i>	97	0.52	17.95	9.26
	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	36	0.19	12.83	2.46
	<i>Siphoneugena densiflora</i>	18	0.10	10.39	0.99
	<i>Trichilia pallida</i>	17	0.09	22.06	1.99
	<i>Cordia sessilis</i>	15	0.08	11.63	0.93
	<i>Trichilia catigua</i> *	3	0.02	14.3	0.23
	<i>Campomanesia velutina</i> *	2	0.01	23.03	0.25
	TOTAL	188			16,11
SB _{IRA}	<i>Siparuna guianensis</i>	106	0.65	20.01	13.01
	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	32	0.20	13.68	2.69
	<i>Cordia sessilis</i>	11	0.07	12.01	0.81
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	11	0.07	19.6	1.32
	<i>Faramea hyacinthina</i> *	2	0.01	12.66	0.16
	<i>Byrsonima laxiflora</i> *	1	0.01	16.85	0.1
	TOTAL	163			18,09
SB _{PER}	<i>Siparuna guianensis</i>	131	0.66	17.41	11.4
	<i>Guapira opposita</i>	29	0.15	24.36	3.53
	<i>Cordia sessilis</i>	9	0.05	11.93	0.54
	<i>Faramea hyacinthina</i>	9	0.05	12.66	0.57
	<i>Cheiloclinium cognatum</i> *	7	0.04	12.85	0.45
	<i>Trichilia catigua</i> *	5	0.03	14.3	0.36
	<i>Eugenia ligustrina</i> *	3	0.02	14.86	0.22
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> *	3	0.02	20.02	0.3
	<i>Campomanesia velutina</i> *	3	0.02	23.03	0.35
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> *	1	0.01	13.56	0.07
	TOTAL	200			17,79
SB _{SAO}	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	153	0.68	12.86	8.78
	<i>Siparuna guianensis</i>	40	0.18	18.01	3.22
	<i>Siphoneugena densiflora</i>	19	0.08	9.37	0.79
	<i>Cordia sessilis</i> *	3	0.01	12.07	0.16
	<i>Chomelia pohliana</i> *	3	0.01	35.05	0.47
	<i>Trichilia catigua</i> *	2	0.01	14.3	0.13
	<i>Trichilia pallida</i> *	2	0.01	22.06	0.2
	<i>Allophylus racemosus</i> *	1	< 0.01	18.92	0.08
	<i>Acalypha gracilis</i> *	1	< 0.01	24.28	0.11
	TOTAL	224			13,94
SB _{CRU}	<i>Cordia sessilis</i>	125	0.51	10.55	5.38
	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	79	0.32	11.73	3.78

	<i>Siphoneugena densiflora</i>	13	0.05	8.79	0.47
	<i>Siparuna guianensis</i>	13	0.05	18.95	1.01
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> *	11	0.04	20.02	0.9
	<i>Trichilia pallida</i> *	3	0.01	22.06	0.27
	<i>Maytenus floribunda</i> *	1	< 0.01	10.56	0.04
	TOTAL	245			11,85
SB _{MON}	<i>Maytenus floribunda</i>	25	0.18	11.06	2
	<i>Cordia sessilis</i>	25	0.18	11.51	2.09
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	21	0.15	14.25	2.17
	<i>Hirtella gracilipes</i>	21	0.15	17.03	2.59
	<i>Siparuna guianensis</i>	14	0.10	16.2	1.64
	<i>Byrsonima laxiflora</i>	8	0.06	16.85	0.98
	<i>Trichilia catigua</i>	7	0.05	12.84	0.65
	<i>Ardisia ambigua</i>	6	0.04	13.5	0.59
	<i>Eugenia involucrata</i> *	3	0.02	16.52	0.36
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> *	3	0.02	20.02	0.44
	<i>Campomanesia velutina</i> *	2	0.01	23.03	0.33
	<i>Siphoneugena densiflora</i> *	1	0.01	9.91	0.07
	<i>Trichilia pallida</i> *	1	0.01	22.06	0.16
	<i>Chomelia pohliana</i> *	1	0.01	35.05	0.25
	TOTAL	138			14,32
SB _{PAN}	<i>Cordia sessilis</i>	173	0.68	12.86	8.72
	<i>Campomanesia velutina</i>	45	0.18	23.03	4.06
	<i>Maytenus floribunda</i>	28	0.11	9.83	1.08
	<i>Siparuna guianensis</i> *	4	0.02	18.84	0.3
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> *	2	0.01	20.02	0.16
	<i>Cheiloclinium cognatum</i> *	1	< 0.01	12.85	0.05
	<i>Allophylus racemosus</i> *	1	< 0.01	18.92	0.07
	<i>Trichilia pallida</i> *	1	< 0.01	22.06	0.09
	TOTAL	225			14,53

Siparuna guianensis ($\overline{SLA} = 18,84 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$) nos SB_{GLO,IRA,SAO} e *Galipea jasminiflora* ($\overline{SLA} = 22,71 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$) no SB_{UBE} são espécies que representaram mais da metade da densidade relativa nestes sub-bosques e, assim, as principais espécies responsáveis pelo aumento do SLA_{sb}. No SB_{AGUA}, das 13 espécies amostradas, seis possuem média de SLA superior a 18 mm²/mg; entretanto, representam apenas 31% da densidade relativa. O domínio de *Cheiloclinium cognatum* ($\overline{SLA} = 12,85 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$) no SB_{SAO}, que representa 68% da densidade total, foi o principal responsável pela redução de SLA_{SAO}. Nos três sub-bosques sob alta intensidade de perturbação (SB_{CRU,MON,PAN}), as espécies *Cordia sessilis* ($\overline{SLA} = 12,07 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$), *Cheiloclinium cognatum* e *Maytenus floribunda* ($\overline{SLA} = 10,56 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$),

estiveram entre as principais espécies em abundância relativa destas áreas e reduziram o valor de SLA_{sb} destes sub-bosques.

Apesar do valor de SLA_{sb} diferir substancialmente entre alguns sub-bosques, em todos eles foi observada uma grande amplitude entre os valores médios de SLA das espécies. Assim, independentemente do estágio de conservação, em todos os sub-bosques co-ocorrem espécies com baixo e alto SLA.

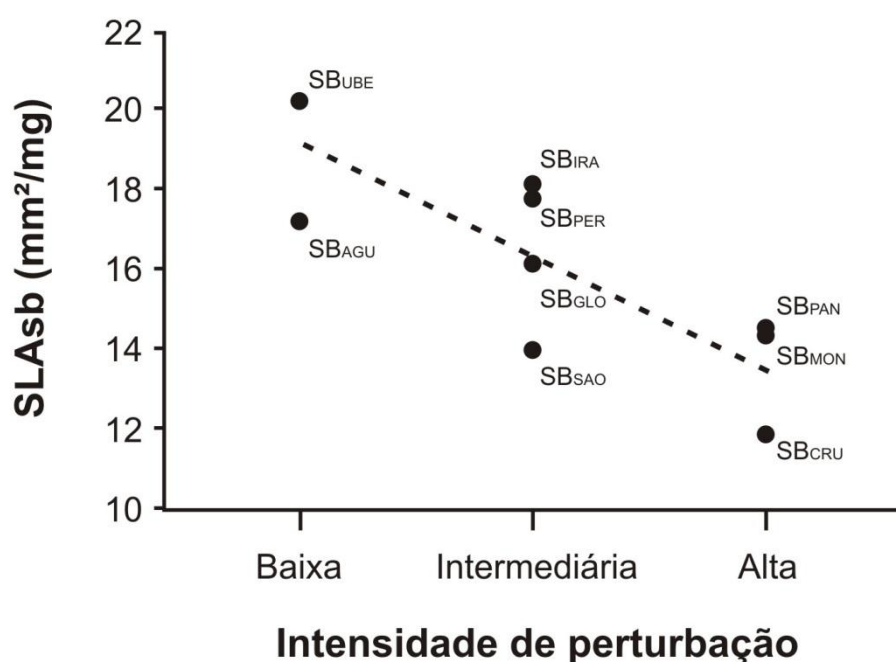


Figura 2. Áreas foliares específicas dos sub-bosques (SLA_{sb}) das nove áreas de floresta estacional semidecidual amostradas. Os valores indicados na figura correspondem aos valores obtidos na tabela 6.

Diferenciação funcional de espécies

Os traços funcionais relacionados à arquitetura da copa e a densidade de madeira apresentaram grande variação entre as espécies do sub-bosque. Os valores medianos obtidos para a CA variaram de $4,87\text{m}^2$ (*Maytenus floribunda*) a $46,89\text{m}^2$ (*Hirtella gracilipes*), com mediana de $12,50\text{m}^2$. A FBH variou de 1,1m (*Quararibea turbinata*) a 4,5m (*Coussarea hydrangeifolia*), com mediana de 2,8m. Os valores de CL variaram de 3,0m (*Acalypha gracilis*) a 8,6m (*Quararibea turbinata*), com mediana de 4,6m; e a CLR variou de 47% (*Maytenus floribunda*) a 90% (*Quararibea turbinata*), com mediana de 62%. O menor SSD

foi $0,49\text{g.cm}^{-3}$ (*Quararibea turbinata*) a $1,00\text{g.cm}^{-1}$ (*Galipea jasminiflora*), sendo $0,73\text{g.cm}^{-3}$ o valor da mediana deste traço.

Foram obtidas seis correlações significativas (Pearson, $p < 0,05$) entre os oito traços funcionais avaliados (Tabela 7). A LA apresentou correlação com LDMC ($r^2=0,94$) e com SSD ($r^2=-0,40$). A FBH correlacionou-se com CA ($r^2 = -0,40$) e CLR ($r^2=-0,92$). O CL apresentou correlação com CA ($r^2=0,55$) e com CLR ($r^2=0,64$).

Tabela 7. Correlações entre os traços funcionais das 25 espécies amostradas em nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual. LA = área foliar; LDMC = conteúdo de massa seca foliar; SLA = área foliar específica; FBH = altura da primeira ramificação; CA = área da copa; CL = comprimento da copa; CLR = razão entre o comprimento da copa e a altura do indivíduo; SSD = densidade de madeira. *Correlação de Pearson significativa no nível de significância de 5%.

	LA	LDMC	SLA	FBH	CA	CL	CLR	SSD
LA	–							
LDMC	0,94*	–						
SLA	-0,02	-0,27	–					
1ª ram	0,15	0,11	-0,15	–				
CA	-0,17	-0,20	0,05	-0,40*	–			
CC	0,08	0,11	-0,09	-0,43	0,55*	–		
CLR	-0,06	-0,06	0,16	-0,92*	0,46	0,64*	–	
SSD	-0,40*	-0,32	-0,36	0,22	0,31	0,01	-0,29	–

A análise de agrupamento, baseada na distância euclidiana simples, possibilitou a formação de cinco grupos de espécies, a partir dos valores de LDMC, SLA, CA, CLR e SSD (não foram utilizados dois traços que apresentaram correlação entre si). As 25 espécies analisadas representaram 91% do número total de indivíduos do sub-bosque nas nove áreas de floresta estacional semidecidual, o que indica uma alta representatividade do sub-bosque nesta análise (Figura 3).

A consistência na formação dos grupos foi confirmada a partir da análise discriminante ($F = 12,57$, $p < 0,01$) (Tabela 8). Nenhuma espécie foi reorganizada entre os grupos (Figura 4). A análise discriminante mostrou que todos os traços funcionais tiveram influência significativa na formação dos grupos. Os dois eixos principais foram significativos, apresentando auto-valores de 11,78 e 4,36 ($p < 0,01$) e estiveram altamente correlacionados (valores acima de 90%) na separação das espécies nos grupos.

Método de agrupamento de Ward

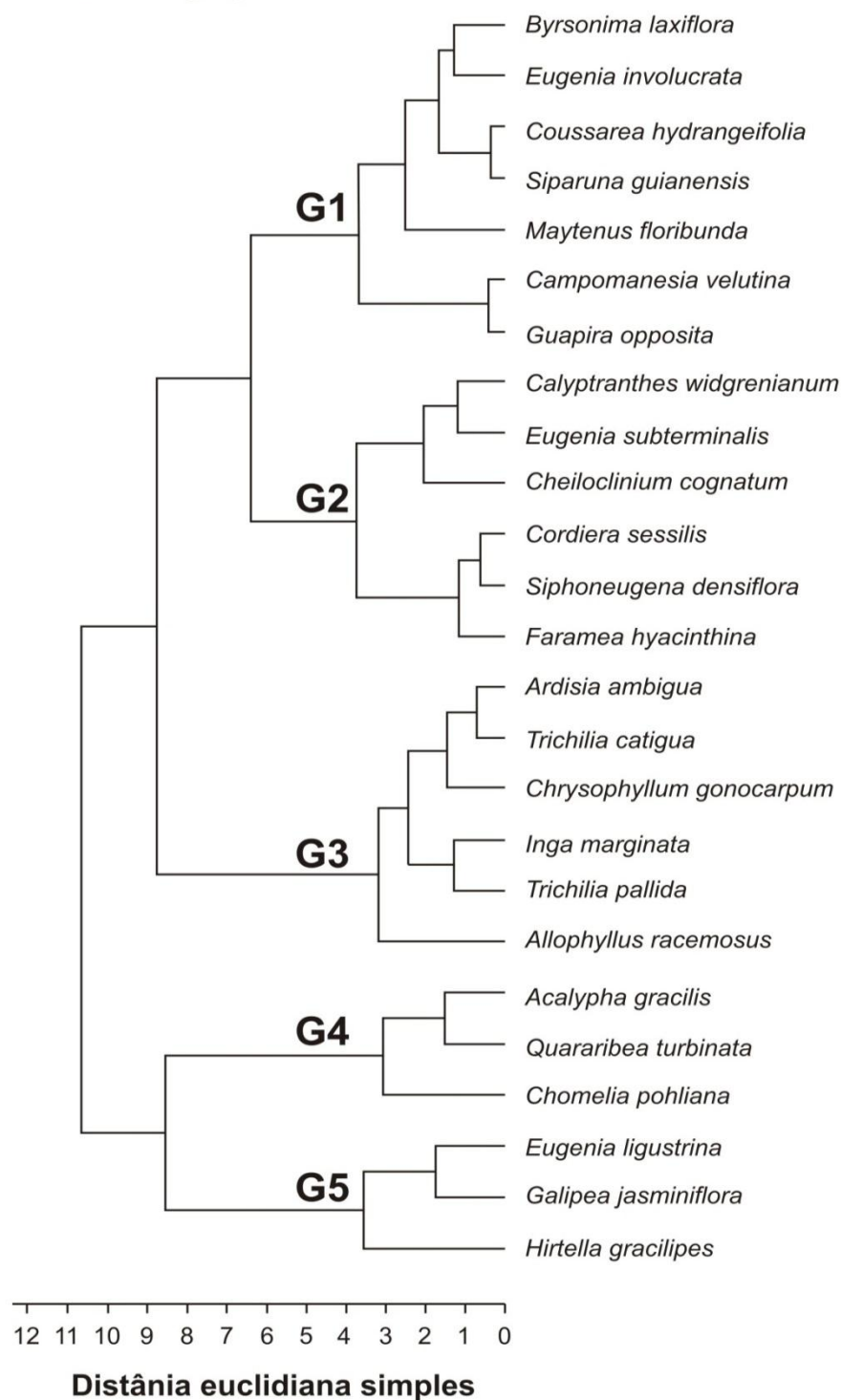


Figura 3. Análise de agrupamento das 25 espécies amostradas nos sub-bosques de nove áreas de floresta estacional semidecidual, calculada utilizando-se o coeficiente de distância euclidiana simples e o método de agrupamento de Ward (variância mínima). Nesta análise foram considerados os valores médios de SLA, LDMC, CA, CLR e SSD das espécies. SLA = área foliar específica; LDMC = conteúdo de massa seca foliar; CA = área da copa; CLR = razão entre comprimento da copa e altura do indivíduo; SSD = densidade de madeira

Tabela 8. Resumo da análise discriminante entre os grupos de espécies formados a partir da análise de agrupamento, utilizando-se cinco traços funcionais (SLA, LDMC, CA, CLR e SSD). Wilks' Lambda: 0,03; $F(20,54) = 12,57$, $N = 25$, $p < 0,05$. * indica valores significativos na formação dos grupos.

Traço funcional	Wilks' Lambda	Partial	F-remove	p-level
LDMC	0,012	0,278	10,406	0,000
SLA	0,006	0,543	3,368	0,035
SSD	0,011	0,292	9,684	0,000
CA	0,009	0,351	7,386	0,001
CCR	0,008	0,398	6,047	0,004

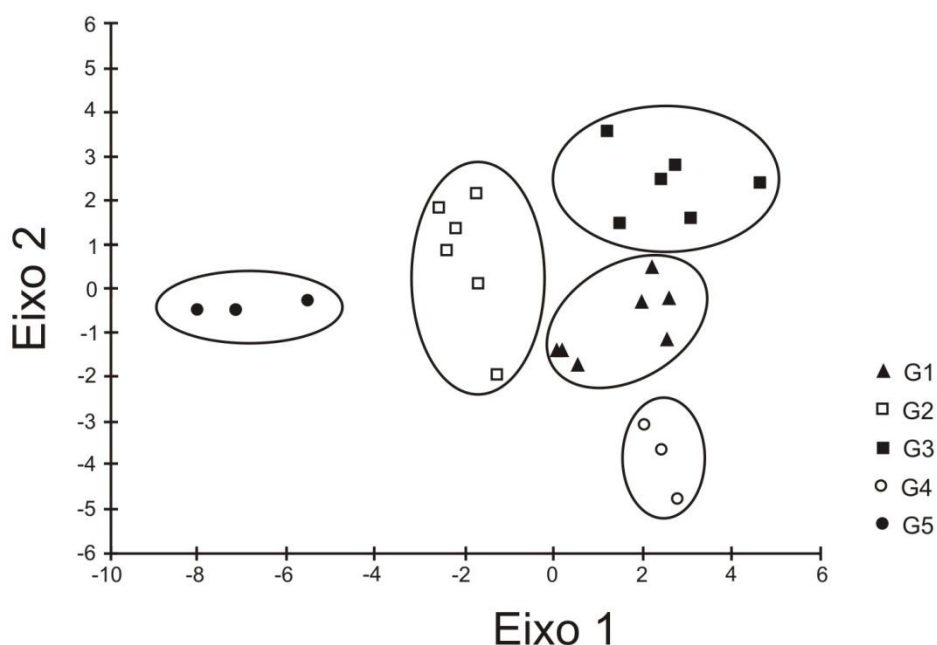


Figura 4. Análises discriminantes baseadas nos valores médios de SLA, LDMC, CA, CLR e SSD das 25 principais espécies do sub-bosque de florestas estacionais semidecíduais. triângulos = grupo 1; quadrado preenchido = grupo 2; quadrado vazio = grupo 3; círculo vazio = grupo 4; círculo preenchido = grupo 5.

Os valores dos traços funcionais dos grupos estão indicados na Tabela 9. O grupo 1 apresentou SLA maior que a mediana das espécies, e menor valor de CA e CLR. O grupo 2 possui o menor valor de SLA e alta SSD. O grupo 3 possui SLA próxima à mediana das espécies e o maior valor de LDMC. O grupo 4 possui os maiores valores de SLA e CLR, e o menor valor de SSD. O grupo 5 possui a maior CA e SSD, e CLR superiores à mediana das espécies (Tabela 9).

Tabela 9. Características dos grupos de espécies funcionalmente similares, formados a partir da análise de agrupamento. SLA = área foliar específica, LDMC = conteúdo de matéria seca foliar, CA = área da copa, CLR = razão entre o comprimento da copa e a altura, SSD = densidade de madeira. Os valores dos traços funcionais representam a mediana de cada grupo e do sub-bosque.

Grupos	SLA	LDMC	CA	CLR	SSD	Características funcionais determinantes
G1	18,84	0,20	11,19	0,55	0,73	alta SLA / baixas CA e CLR
G2	12,78	0,34	12,85	0,63	0,83	alta SSD / baixa SLA
G3	16,24	0,73	12,51	0,62	0,65	alto LDMC
G4	24,28	0,12	12,70	0,78	0,56	altas SLA e CLR / baixos LDMC e SSD
G5	17,03	0,10	28,75	0,70	0,98	altas CA, CLR e SSD / baixo LDMC
Espécies	16,85	0,27	12,5	0,62	0,73	—

As maiores densidades relativas pertenceram a G1 (37%) e G2 (39%) (Tabela 10). Estes grupos ocorreram em todos os sub-bosques, com excessão de G1 no SB_{UBE}. A densidade relativa dos grupos variou muito entre os sub-bosques (Tabela 10). G1 foi mais representativo nos SB_{GLO}, SB_{IRA}, SB_{PER} e SB_{MON}. G2 ocorreu com maior densidade relativa nos SB_{SAO}, SB_{CRU} e SB_{PAN}. G3 ocorreu em sete dos nove sub-bosques, mas a maior representatividade foi observada no SB_{AGU}. G4 apresentou a menor densidade relativa nos sub-bosque (2%), e sua ocorrência esteve praticamente restrita ao SB_{AGU}. G5 ocorreu em três sub-bosques e sua densidade relativa foi muito alta no SB_{UBE} (75%) (Tabela 10).

Tabela 10. Densidade relativa dos grupos de espécies funcionalmente similares nos nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual estudados.

Sub-bosque	Densidade relativa dos grupos (%)				
	G1	G2	G3	G4	G5
SB _{AGU}	23	10	52	15	-
SB _{UBE}	-	10	16	-	74
SB _{GLO}	53	36	11	-	-
SB _{IRA}	73	28	-	-	-
SB _{PER}	81	12	4	-	2
SB _{SAO}	19	78	2	1	-
SB _{CRU}	10	88	1	-	-
SB _{MON}	39	20	25	1	15
SB _{PAN}	32	68	-	-	-
Todos	37	39	12	2	10

Quando foi analisada a densidade relativa dos grupos de espécies nos sub-bosques sob diferentes intensidades de perturbação, a representatividade de cada grupo foi diferente entre os estádios de perturbação (Tabela 11). No estágio mais perturbado, as maiores densidades relativas pertenceram ao G2 (58%) e ao G1 (27%). No estágio intermediário, G1 representou 57% da densidade relativa, seguido por G2 (39%). No estágio mais avançado houve uma redução na densidade relativa destes dois grupos, e um aumento na densidade relativa dos grupos G3 (33%), G4 (8%) e G5 (37%) (Tabela 11).

Tabela 11. Densidade relativa dos grupos de espécies funcionalmente similares nos diferentes estádios de perturbação.

Intensidade de perturbação	Densidade relativa dos grupos (%)				
	G1	G2	G3	G4	G5
Baixa	12	10	33	8	37
Intermediária	57	39	4	< 1	< 1
Alta	27	58	10	< 1	5

Diversidade funcional dos sub-bosques

Os índices de diversidade funcional dos sub-bosques, avaliados a partir dos valores de SLA das 24 espécies com maior densidade no sub-bosque (91% da densidade relativa do sub-bosque), variou muito entre as áreas (Tabela 12). A espécie *Campomanesia velutina* ($\overline{SLA} = 23,03 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$), única espécie decídua, foi retirada da análise. Os valores de riqueza funcional dos sub-bosques apresentaram valores muito discrepantes, sendo próximos a 1 nos SB_{AGU} , SB_{UBE} , SB_{SAO} e SB_{MON} e, nos demais sub-bosques (SB_{GLO} , SB_{IRA} , SB_{PER} , SB_{CRU} e SB_{PAN}), os valores foram próximos a 0,5. Os maiores valores de equabilidade funcional pertenceram aos SB_{IRA} (0,63), SB_{PER} (0,62), SB_{GLO} (0,51). e SB_{CRU} (0,48). Os maiores valores de divergência funcional foram observados nos SB_{CRU} (0,66), SB_{PAN} (0,43), SB_{SAO} (0,42) e SB_{UBE} (0,41), e os demais sub-bosques apresentaram baixa divergência funcional (inferiores a 0,25) (Tabela 12). Os valores de SLA (média e intervalo de confiança a 95% de probabilidade) utilizados nesta análise estão indicados na Tabela 13. Os índices de diversidade funcional dos nove sub-bosques foram representados graficamente na Figura 5.

Tabela 12. Valores dos três índices de diversidade funcional (riqueza, equabilidade e divergência funcional) nos nove sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais, a partir dos valores de SLA que estiveram dentro do intervalo de confiança de 95%.

Sub-bosque	Riqueza Funcional	Equabilidade Funcional	Divergência Funcional
SB _{AGU}	0,98	0,32	0,22
SB _{UBE}	0,98	0,21	0,41
SB _{GLO}	0,55	0,51	0,25
SB _{IRA}	0,49	0,63	0,17
SB _{PER}	0,52	0,62	0,18
SB _{SAO}	1,00	0,40	0,42
SB _{CRU}	0,55	0,48	0,66
SB _{MON}	1,00	0,28	0,24
SB _{PAN}	0,53	0,39	0,43

Tabela 13. Médias e intervalos de confiança a 95% das SLA das 25 espécies utilizadas na avaliação dos índices de diversidade funcional dos nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual. As siglas das espécies foram utilizadas na figura 5 e correspondem às primeiras letras do nome genérico e do epíteto específico da espécies. * Espécie decídua retirada da análise.

Código	Espécie	IC inferior	SLA	IC superior	Amplitude
Ag	<i>Acalypha gracilis</i>	16,67	24,28	31,89	15,23
Ar	<i>Allophylus racemosus</i>	11,77	18,92	27,30	15,53
Aa	<i>Ardisia ambigua</i>	10,10	14,19	18,10	8,00
Bl	<i>Byrsonima laxiflora</i>	10,95	16,85	21,30	10,35
Cw	<i>Calyptranthes widgreniana</i>	11,29	13,21	16,94	5,65
Cv	<i>Campomanesia velutina</i> *	12,42	23,03	33,08	20,67
Cc	<i>Cheiloclinium cognatum</i>	9,43	12,85	16,08	6,65
Cp	<i>Chomelia pohliana</i>	25,77	35,05	44,33	18,56
Cg	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	10,08	13,56	16,75	6,67
Cs	<i>Cordia sessilis</i>	8,09	12,07	15,88	7,79
Ch	<i>Coussarea hydrangeifolia</i>	12,92	20,02	26,27	13,35
Ei	<i>Eugenia involucrata</i>	12,90	16,52	20,01	7,12
El	<i>Eugenia ligustrina</i>	8,91	14,86	20,80	11,88
Es	<i>Eugenia subterminalis</i>	8,15	13,19	17,71	9,55
Fh	<i>Fareamea hyacinthina</i>	8,89	12,71	16,43	7,55
Gj	<i>Galipea jasminiflora</i>	18,04	22,71	27,10	9,06
Go	<i>Guapira opposita</i>	16,50	24,36	27,30	10,80
Hg	<i>Hirtella gracilipes</i>	12,43	17,03	21,63	9,20
Im	<i>Inga marginata</i>	15,29	18,17	22,66	7,37
Mf	<i>Maytenus floribunda</i>	8,10	10,56	12,73	4,63
Qt	<i>Quararibea turbinata</i>	16,75	22,09	27,43	10,68
Sg	<i>Siparuna guianensis</i>	12,72	18,84	24,70	11,98
Sd	<i>Siphoneugena densiflora</i>	7,23	9,91	11,74	4,51
Tc	<i>Trichilia catigua</i>	10,48	14,30	18,00	7,52
Tp	<i>Trichilia pallida</i>	17,08	22,06	27,80	10,73

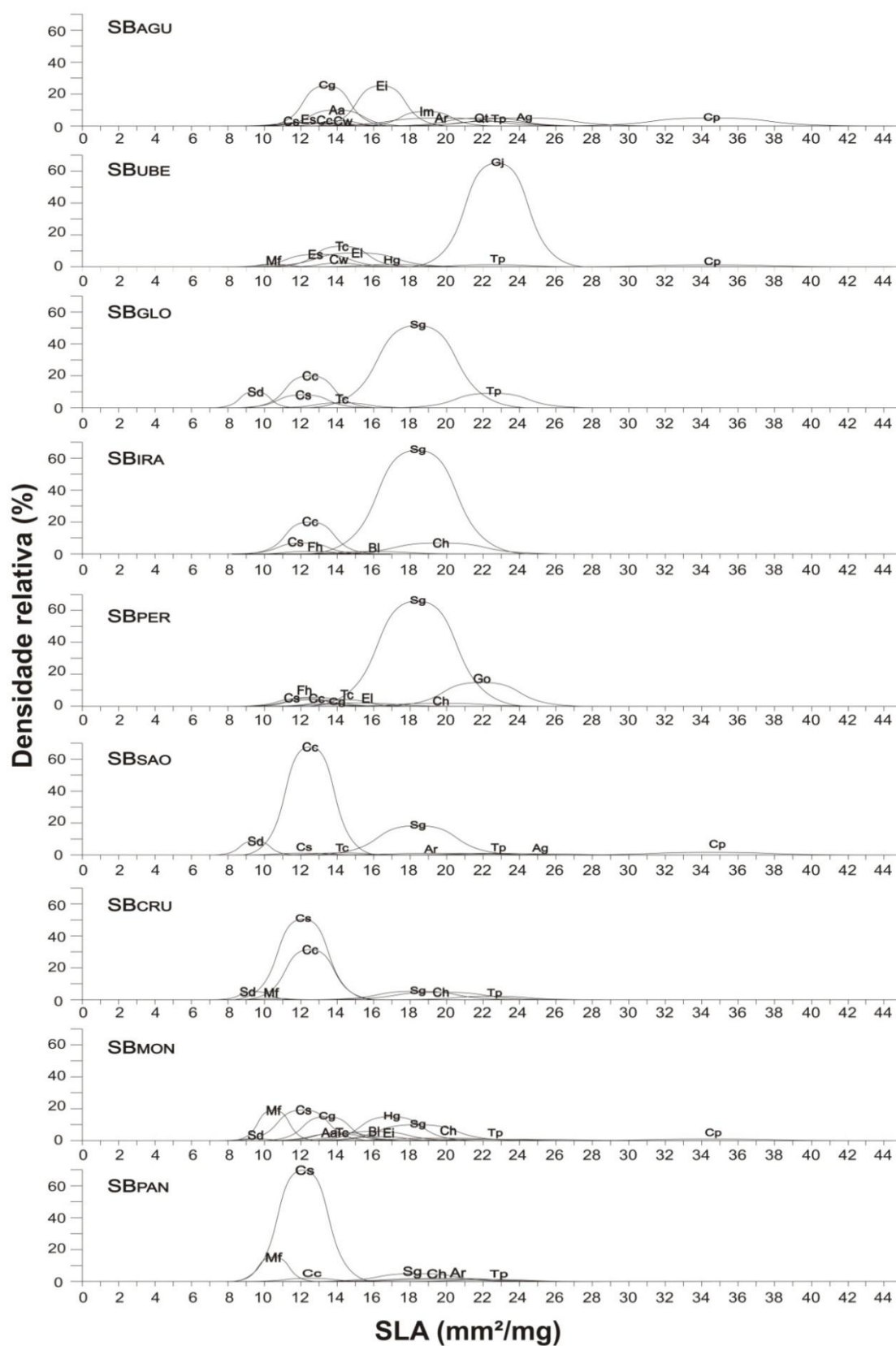


Figura 5. Distribuição das espécies, com suas respectivas densidades relativas em cada sub-bosque, ao longo do eixo de SLA. Os códigos das espécies estão indicados na Tabela 13.

A análise de correlação entre os três índices de diversidade funcional apontou uma alta correlação negativa entre a riqueza funcional e a equabilidade funcional (Spearman, $r^2 = -0,74$, $p < 0,05$) (Tabela 14). Figura 6 mostra a distribuição dos índices de diversidade nos nove sub-bosque, reunidos nos estádios de perturbação.

Tabela 14. Correlações entre os três índices de diversidade funcional (riqueza, equabilidade e divergência funcional) dos nove sub-bosques de floresta estacional semidecidual. *Correlação de Spearman significativa no nível de significância de 5%.

	Riqueza funcional	Equabilidade funcional	Divergência funcional
Riqueza funcional	—		
Equabilidade funcional	-0.74*	—	
Divergência funcional	0.32	-0.35	—

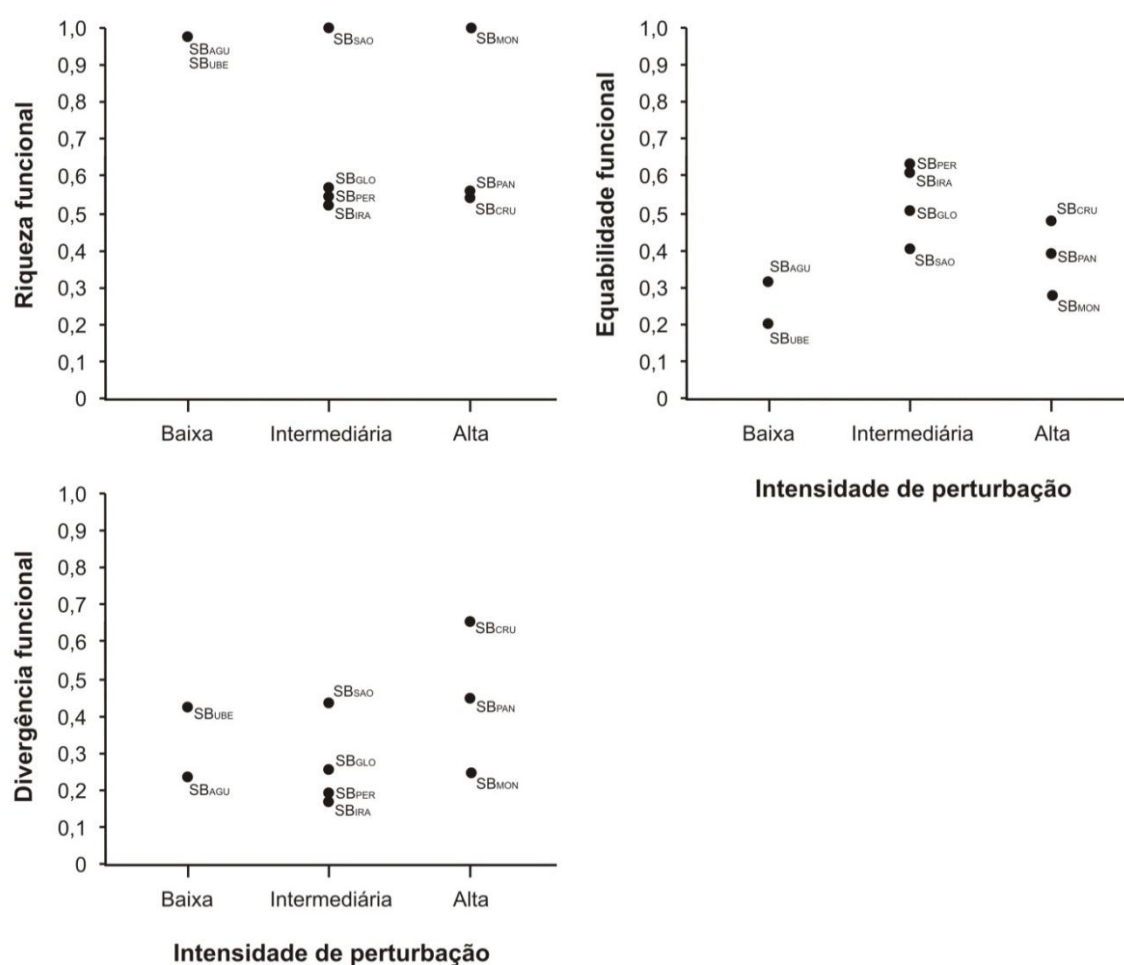


Figura 6. Distribuição dos índices de diversidade funcional entre diferentes estádios de perturbação. Os valores dos índices estão indicados na Tabela 14.

DISCUSSÃO

Variabilidade e comparação de espécies com base nos traços foliares

A grande variabilidade dos traços foliares entre as espécies foi observada em diversos estudos (Garnier et al. 2001; Westoby et al. 2002; Hulshof and Swenson 2010). Os resultados deste estudo demonstram que, mesmo no sub-bosque, um ambiente com condições restritas de luz, também é possível observar uma grande variação nos traços foliares entre as espécies coexistentes, o que indica uma variedade de estratégias na absorção e uso de luz neste estrato.

As comparações das médias dos traços foliares entre pares de espécies demonstrou que, mesmo com um número reduzido de amostras, é possível encontrar diferenças significativas entre a maioria das espécies. Para espécies com traços foliares similares, um número superior a 100 amostras pode ser necessário para diferenciá-las significativamente. Ainda assim, essa diferença pode ser encontrada em apenas um dos traços foliares. Esse resultado reforça a ideia de que, em comunidades com alta riqueza de espécies, a combinação de traços funcionais com a amostragem de múltiplos indivíduos é essencial para compreensão do uso diferenciado de recursos e, conseqüentemente, da coexistência das espécies (Reich et al. 2003).

A concentração da variabilidade dos traços foliares no nível interespecífico (superior a 97% nos três traços) seguiu a tendência geral encontrada por Hulshof and Swenson (2010), que analisaram o particionamento da variância nos mesmos níveis hierárquicos. Estes autores sugerem que, como a variância é maior no nível interespecífico, estes traços foliares podem ser importantes na diferenciação funcional das espécies.

A adoção de protocolos para a mensuração de traços funcionais (Cornelissen et al. 2003) tende a minimizar os efeitos da variação intraespecífica das amostras (para folhas, por exemplo, as coletas padronizam a mesma posição na copa, folhas completamente expandidas e com maior exposição à luz). A variabilidade intra-específica (ITV), apesar de pequena em relação à variabilidade interespecífica (BTV), pode refletir importantes aspectos relacionados à ontogênese das espécies (amplitude do traço foliar e arquitetura do indivíduo) e às condições ambientais, principalmente quanto à heterogeneidade entre os sub-bosques onde foram amostradas as espécies. A ITV_{pop} , superior a 70% nos três traços foliares, por exemplo, pode indicar que a plasticidade fenotípica das espécies é maior entre indivíduos de sub-bosques diferentes do que entre os indivíduos da mesma área.

Implicações da intensidade de perturbação na área foliar específica

A área foliar específica (SLA) das espécies, com excessão de *Chrysophyllum gonocarpum* e *Cordia sessilis*, assim como dos sub-bosques como um todo (SLA_{sb}), tendeu à redução com o aumento da intensidade de perturbação das áreas. Estes resultados contrariaram o que foi observado em outros estudos (Reich et al. 2003; Garnier et al. 2004; Wright et al. 2004; Fortunel et al. 2009), que indicaram que o aumento na intensidade de perturbação influencia significativamente no aumento da SLA da comunidade como um todo.

Em uma escala geral, as espécies tolerantes à sombra, quando comparadas às espécies intolerantes, apresentam menores taxas de respiração e crescimento relativo; e maior longevidade foliar (Walters and Reich 1999; Reich et al. 2003). Estas características estão ligadas à redução da SLA das espécies, o que aponta para um *trade-off* entre a tolerância à sombra e a SLA (Walters and Reich 1999; Reich et al. 2003). Dessa forma, aumentos da intensidade de perturbação e, consequentemente, redução do número de espécies tolerantes à sombra, podem provocar o aumento da SLA da comunidade como um todo. Entretanto, em escalas de comparação mais restritivas, como deste estudo, estas relações generalizadas podem não ser detectadas.

A disponibilidade de luz do ambiente também pode influenciar a SLA das espécies, já que existe uma correlação positiva entre a SLA e a eficiência fotossintética por massa foliar das espécies (Evans and Poorter 2001). Dessa forma, o aumento da SLA pode favorecer o crescimento e reprodução das espécies de sub-bosques em florestas tropicais, onde a baixa irradiação disponível ocorre, em sua maioria, na forma de feixes inconstantes de luz difusa (*sunflecks*) (Chazdon and Pearcy 1991).

As folhas de sombra tendem a ser mais delgadas e apresentar a biomassa foliar menos concentrada por unidade de área, o que aumenta sua SLA e, consequentemente, a interceptação de luz por unidade de biomassa foliar investida (Valladares and Niinemets 2008). Aumentos da SLA nas espécies de sub-bosques também podem estar relacionados à redução no investimento de estruturas como a epiderme, que auxiliam as plantas nos mecanismos de proteção contra fotoinibição (Percy 2007).

Schieving e Poorter (1999) simularam a competição entre plantas de dois genótipos similares em todos os traços, com exceção da SLA, em ambientes com gradientes de luz. Estes autores observaram que o genótipo com maior SLA apresentou maior ganho de carbono e substituiu o de menor SLA sempre que a luz foi limitante no sistema.

O aumento na disponibilidade de luz nos sub-bosques de áreas mais perturbadas, como consequência da menor altura do dossel e do aumento de clareiras, provocam respostas morfológicas e fisiológicas nas espécies deste estrato (Ishii and Asano 2010), que podem envolver a redução da SLA. A maior exposição à luz, por exemplo, favorece o desenvolvimento de camadas extras de tecido paliçádico ou do alongamento destas camadas, o que implica no aumento da biomassa por área foliar e, consequentemente, redução da SLA (Pearcy 2007).

Quando expostas à luz excessiva, as espécies de sub-bosques sofrem danos ao fotossistema II, responsável pela absorção de luz para a fotossíntese, que requerem todo um processo de reparação (Pearcy 2007). Os custos envolvidos neste processo reduzem drasticamente o ganho líquido fotossintético das espécies, o que reduz seu poder competitivo (Pearcy 2007). Assim, o aumento da perturbação pode estar envolvido na seleção de espécies com maior investimento em epiderme, que reduz a foto-exposição, e pigmentos como a xantofila, que auxilia na dissipação do excesso de energia em forma de calor (Koniger et al. 1995). O investimento nestas estruturas aumenta a biomassa foliar por unidade de área e, consequentemente, reduz a SLA.

A grande amplitude de SLA em todos os sub-bosques pode indicar a exploração diferenciada dos recursos, principalmente de luz (Reich et al. 2003). Mesmo em fragmentos menos perturbados ocorrem clareiras naturais (Pearson et al. 2003), o que aumenta o gradiente horizontal de luz nos sub-bosques. Dessa forma, o gradiente horizontal de luz no sub-bosque permite a ocorrência de múltiplas estratégias na captura de luz e, assim, a coexistência de um elevado número de espécies nos sub-bosques destas florestas. Além disso, a ocorrência de espécies com diferentes traços funcionais promovem a estabilidade funcional do sub-bosque e aumentam sua resiliência (Folke et al. 2004; Walker et al. 2004), o que permite a manutenção de suas funções ecológicas, mesmo após a ocorrência de alteração nas condições naturais destes sub-bosques.

Os resultados deste estudo mostram que, em comunidades com regimes de perturbação mais intensos, a resposta funcional do sub-bosque tende a uma redução na SLA da maioria das espécies e do sub-bosque como um todo. Dessa forma, a avaliação da SLA das espécies mais abundantes do sub-bosque e do sub-bosque como um todo (SLAsb) pode ser uma importante ferramenta na determinação do estágio de conservação das comunidades vegetais.

Das 25 espécies amostradas, *Campomanesia velutina* ($\overline{SLA} = 23,03 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$) foi a única espécie com característica decídua utilizada nesta análise. Esta espécie apresentou a

segunda maior densidade relativa no SB_{PAN} (18%) e, assim, contribuiu para o aumento da SLA_{sb} desta área. Espécies decíduas, em comparação com espécies perenefólias, apresentam um investimento muito menor em carboidratos estruturais (Reich et al. 2003; Pearcy 2007) e tendem a apresentar SLA bem maiores que as espécies perenefólias como um todo. Dessa forma, sugere-se que, para esta análise, as espécies decíduas sejam retiradas, já que sua alta SLA pode estar muito mais relacionada à menor longevidade da folha, do que ao aumento da capacidade fotossintética sob baixa luminosidade. Com a retirada de *Campomanesia velutina*, o SLA_{PAN} foi ainda mais baixo ($12,71 \text{ mm}^2.\text{mg}^{-1}$).

Diferenciação funcional de espécies

A grande variação nos traços funcionais entre as espécies de sub-bosque confirma a ocorrência de múltiplas estratégias para tolerar o ambiente sombreado do sub-bosque (Poorter et al. 2006). A análise de agrupamento permitiu identificar diferentes escalas de tolerância à sombra entre os diferentes grupos de espécies do sub-bosque e, assim, os traços foliares, a arquitetura de copa e a densidade de madeira destas espécies possibilitam um maior entendimento sobre a diferenciação de nichos e coexistência destas espécies.

Os grupos 1 e 4 apresentaram os maiores valores de SLA. Aumentos na SLA estão frequentemente relacionados ao aumento de N foliar (maior concentração da enzima Rubisco, principal enzima na fotossíntese) e da capacidade fotossintética por unidade de biomassa investida (Reich et al. 2003), o que aumenta a eficiência fotossintética deste grupo em condições de menor luminosidade. As menores SLA foram observadas no grupo 2. A redução da SLA nas espécies deste grupo podem estar relacionados ao aumento no investimento de estruturas como a epiderme e pigmentos foliares, que aumentam a proteção contra fotoinibição (Percy 2007).

O grupo 3 apresentou valores de conteúdo de matéria seca (LDMC) muito superiores à mediana das espécies. Altos valores de LDMC indicam menor vulnerabilidade a danos físicos, como herbivoria e exposição ao vento e maior longevidade foliar (Cornelissen et al. 2003). Apesar da relação inversa com a SLA, este traço não indica, necessariamente, a redução da SLA da espécie (Cornelissen et al, 2003). O aumento de LDMC, quando acompanhado do aumento da área foliar (LA), não reduz a SLA, o que foi observado para este grupo. Apesar de ter não ter sido incluída na análise de agrupamento (correlação de 94% entre LDMC e LA), os maiores valores para LA das espécies pertencem a este grupo (Tabela 3). Aumentos na LA possibilitam uma maior exposição à luz, o que aumenta a chance de

absorção dos *sunflecks* que atingem o sub-bosque (Cornelissen et al, 2003). LA maiores também podem aumentar a evapotranspiração da folha e, assim, estão podem estar relacionadas ao ambiente sombreado do sub-bosque (Cornelissen et al, 2003; Poorter et al. 2006).

Os grupos 4 e 5 apresentaram as maiores razões entre o comprimento da copa e a altura total dos indivíduos (CLR), e o grupo 5 apresentou área da copa (CA) muito superior à mediana das espécies. Aumentos nestes traços indicam uma maior capacidade de exploração do gradiente vertical e horizontal de luz no sub-bosque (Poorter et al. 2006). Maiores valores de CA representam um maior perfilhamento da copa, o que proporciona maior volume de copa e exposição das folhas à luz. O aumento da CLR demonstra que a copa é composta por múltiplas camadas de ramos e folhas, o que também aumenta o volume da copa (Poorter et al. 2006; Valladares and Niinemets 2007). O aumento da CLR, observada principalmente em G2, aumenta o auto-sombreamento das folhas nas camadas inferiores da copa (Valladares and Niinemets 2008) e, por isso, o aumento da SLA destas espécies (as maiores entre as espécies estudadas) é muito importante para aumentar a eficiência fotossintética destas espécies. O grupo 1 apresentou os menores valores de CA e CLR. A redução destes traços de arquitetura de copa indicam o adensamento das folhas e ramos na porção alta do indivíduo e, assim, uma copa em formato de monocamada (Poorter et al. 2006).

Os grupos 2 e 5 apresentaram os maiores valores de densidade de madeira (SSD). Aumentos na densidade de madeira estão relacionados à maior longevidade da espécie e ao aumento nas defesas contra patógenos, herbívoros ou danos físicos (Tilman 1997; Cornelissen et al, 2003; Chave et al. 2006). A alta SSD no grupo 1 também pode estar associado à maior CA destas espécies. A orientação dos ramos da copa na horizontal aumenta a tensão contra a gravidade, o que os torna mais vulneráveis à quebra (Poorter et al. 2006). Densidades de madeira maiores aumentam a resistência dos ramos e permitem um maior perfilhamento da copa (Poorter et al. 2006).

A variação na densidade relativa dos grupos mostrou que dois sub-bosques com diversidade florística muito distintas (capítulo 1) podem ser funcionalmente muito similares. Nos SB_{PAN} e SB_{SAO}, por exemplo, a similaridade florística foi muito baixa (0,05) (Morisita-Horn, capítulo 1), mas a maior densidade relativa do G2 (68% e 78%), seguido pelo G1 (39% e 19%) foi observada nos dois sub-bosques. As proporções dos G1 (10% e 19%) e G2 (78% e 88%) nos SB_{CRU} e SB_{SAO} foram muito próximas, apesar de apresentarem similaridade florística de 45% (Morisita-Horn, capítulo 1). Estes resultados indicam que, apesar de ser

classificado como um sub-bosque sob intensidade de perturbação intermediária, SB_{SAO} é, para estes traços avaliados, funcionalmente mais próximo aos sub-bosques SB_{CRU} e SB_{PAN} , mais perturbados.

As diferenças na abundância dos grupos nos diferentes estádios de conservação reforçam a idéia de que a distribuição das espécies não é randômica e, portanto, existe um vínculo entre as diferenças funcionais das plantas e sua distribuição em habitats contrastantes (Duarte 2007). A luz pode ser considerada o recurso mais limitante para o crescimento e reprodução das espécies de sub-bosque (Percy 2007). Assim, o uso de traços funcionais fisiológicos e morfológicos que aumentem a absorção e o uso da luz e maximizem as taxas de ganho líquido de carbono auxiliam a compreensão das relações interspecíficas no sub-bosque (Givnish 1988). Os resultados obtidos permitem estabelecer um modelo de sucessão para os sub-bosques em florestas estacionais semidecíduais como um todo, já que não está baseado na substituição das espécies e sim, na densidade relativa dos grupos funcionais.

Em um primeiro estágio da sucessão florestal, o sub-bosque deve ser composto principalmente por espécies com baixa SLA e alta SSD. Neste estágio, a menor altura do dossel e o maior fluxo de ventos aumentam a quantidade de luz disponível no sub-bosque e o risco a danos físicos nestas espécies, o que favorece a seleção de espécies com baixa SLA e alta SSD. Neste estágio também devem ocorrer espécies com SLA maiores, mas que apresentem baixas CA, CLR e SSD. O aumento na SLA permite o desenvolvimento destas espécies em porções mais sombreadas do sub-bosque, mas o investimento na formação de folhas está voltado para as partes mais altas do indivíduo, reduzindo a proporção da copa em relação ao indivíduo como um todo. A redução da SSD destas espécies reduz o perfilhamento da copa, mas possibilita um crescimento em altura mais rápido, o que reduz o efeito do sombreamento de indivíduos vizinhos.

No estágio intermediário da sucessão, com a redução considerável da quantidade de luz no sub-bosque, a densidade do grupo de espécies com maior SLA e menores CA, CLR e SSD aumenta consideravelmente, tornando-se o grupo de espécies mais representativo neste estágio. A presença do grupo de espécies com baixa SLA e alta SSD ainda é marcante e, o fato de apresentarem maiores LDMC e SSD, em relação ao grupo de espécies dominantes neste estágio, aumentam sua defesa contra herbivoria e a longevidade, o que as tornam competitivas neste estágio.

No estágio mais avançado da sucessão, quando a quantidade de luz no sub-bosque é mínima, a seleção deve favorecer aquelas espécies que apresentem altos valores de SLA, CA,

CLR e SSD. O aumento da SLA e um maior investimento na arquitetura da copa otimizam as taxas fotossintéticas neste ambiente com baixa disponibilidade de luz, maximizando as taxas de ganho líquido de carbono destas espécies. A ocorrência de espécies com alto LDMC e LA também é marcante neste estágio. Os altos valores nestes traços reduzem a vulnerabilidade destas espécies à herbivoria e aumentam as chances de entrarem em contato com os *sunflecks* que atingem o sub-bosque. O processo natural de formação de clareiras nas comunidades aumenta a heterogeneidade da luz nos sub-bosques e, por isso, a ocorrência de espécies com características funcionais dos grupos iniciais da sucessão é importante, mesmo nos estádios mais avançados, pois aumenta a resiliência e promovem a estabilidade funcional do sub-bosque.

Diversidade funcional dos sub-bosques

Os três índices de diversidade funcional mostraram, de algum modo, como o nicho unidimensional (Mason et al. 2005), referente à amplitude da SLA observada nos sub-bosques como um todo, está sendo ocupado em cada sub-bosque. O uso da SLA para estimar a diversidade funcional permitiu estabelecer algumas inferências entre os índices de diversidade funcional e o estágio de perturbação dos sub-bosques, já que, este traço está correlacionado positivamente com a eficiência fotossintética em condições de maior sombreamento (Pearcy 2007). Como discutido previamente neste capítulo, os altos valores de SLA das espécies decíduas tendem a estar muito mais relacionados à menor longevidade da folha destas espécies, do que ao aumento da capacidade fotossintética sob baixa luminosidade (seção “Implicações da intensidade de perturbação na área foliar específica”) e, por isso, optou-se pela retirada da espécie *Campomanesia velutina* desta análise.

A riqueza funcional apresentou uma tendência à redução com o aumento da intensidade de perturbação. Este índice é independente da densidade de cada espécie e, portanto, representa a porção do nicho ocupada pelas espécies de cada sub-bosque. Os dois sub-bosques mais conservados (SB_{AGU} e SB_{UBE}), juntamente com SB_{SAO} e SB_{MON} apresentaram riqueza funcional, próximo ao limite máximo (1), o que indica que nestes sub-bosques ocorrem espécies em toda a faixa de SLA observada para os sub-bosques como um todo. Neste índice, o nicho é considerado ocupado mesmo se a densidade da espécie for muito baixa (Mason et al. 2005), da mesma forma como a riqueza de espécies de uma comunidade avalia apenas o número de espécies, independentemente da densidade de cada uma. A presença

de clareiras naturais nas áreas mais conservadas possibilitam a ocorrência de espécies com baixa SLA, aumentando a faixa do nicho ocupada nestas áreas.

A baixa riqueza funcional (próxima a 0,5) observada na maioria dos sub-bosques do estágio intermediário (75% deles) e do estágio mais perturbado (66%), indicam que alguns dos recursos potencialmente disponíveis no sub-bosque não estão sendo utilizados (Mason et al. 2005). Nestes sub-bosques, a porção do nicho que compõe as maiores SLA não está ocupada, o que pode, por exemplo, aumentar a vulnerabilidade destes sub-bosques a espécies invasoras (Dukes 2001). A ausência de espécies com SLA muito altas (espécies com capacidade fotossintética mesmo em condições de luminosidade muito baixa), que tendem a ser mais sensíveis à fotoinibição (Percy 2007), pode estar relacionadas à maior incidência de luz nestes estágios, o dificulta o desenvolvimento destas espécies. Nesta análise, a presença da espécie *Chomelia pohliana*, que possui o maior valor médio de SLA ($35,05 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$) e uma grande amplitude deste traço ($18,56 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$), foi decisiva para o aumento da riqueza funcional dos SB_{AGU} , SB_{UBE} , SB_{SAO} e SB_{MON} . Como esta espécie foi coletada apenas no SB_{AGU} (critério de inclusão $\geq 70\%$ da densidade total) e a partir de cinco indivíduos, um esforço amostral maior, incluindo a coleta desta espécie nas demais áreas, pode tornar os resultados deste índice mais consistentes.

Ao contrário dos demais índices, a riqueza funcional pode ser mais valiosa quando comparada em uma escala maior (Villegger et al. 2008), como entre fitofisionomias diferentes. Assim, estes autores sugerem que os valores de riqueza funcional sejam apresentados também em valores absolutos, que possibilitem tais comparações. Os sub-bosques estudados apresentaram SLA variando de $7,23 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$ a $44,33 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$. Kattge et al. (2011) compilaram dados de alguns traços funcionais de plantas em todo o mundo e encontraram valores de SLA que variaram de $3 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$ a $100 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$. Estes resultados realçam a grande riqueza funcional dos sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais perante as outras comunidades vegetais.

Os maiores valores de equabilidade funcional foram obtidos em três sub-bosques do estágio de perturbação intermediário (SB_{IRA} , SB_{PER} e SB_{GLO}), juntamente com o SB_{CRU} (estágio de maior perturbação). Este índice também está fundamentado na porção do nicho ocupado em cada sub-bosque mas, como considera a abundância das espécies, permite avaliar a regularidade de ocupação do nicho (Mason et al. 2005). A baixa equabilidade funcional dos demais sub-bosques indicam que, algumas porções do nicho, apesar de ocupadas, estão sendo sub-utilizadas.

Como a disponibilidade de luz no sub-bosque tende a ser mais heterogênea no estágio intermediário, a ocorrência de espécies com alta e baixa SLA ao mesmo tempo é favorecida. Conforme observado na seção “Diferenciação funcional das espécies”, os sub-bosques do estágio intermediário são compostos principalmente por espécies com alta SLA (e arquitetura de copa reduzida), mas a ocorrência de espécies com baixa SLA também é marcante neste estágio, o que aumenta a uniformidade entre os valores de SLA destes sub-bosques. O fato de apresentarem uma porção ocupada do nicho muito menor do que os demais sub-bosques (riqueza funcional de 0,5) também pode ter influenciado na maior equabilidade funcional destes sub-bosques (correlação negativa de 74% entre riqueza funcional e equabilidade funcional).

Os maiores índices de divergência funcional foram obtidos em dois sub-bosques no estágio mais perturbado (SB_{CRU} e SB_{PAN}), juntamente com o SB_{SAO} (intermediário) e o SB_{UBE} (conservado). A divergência funcional representa o grau de diferenciação dos nichos, ou seja, como a ocupação do nicho está espalhada ao longo do eixo funcional (Mason et al. 2005). A maior divergência funcional indica que as espécies mais abundantes do sub-bosque estão concentradas em um dos extremos do eixo deste traço funcional.

No SB_{UBE} , a abundância das espécies esteve concentrada na porção do eixo funcional com as maiores SLA, contrário aos demais sub-bosques com alta divergência funcional (SB_{CRU} , SB_{PAN} e SB_{SAO}), onde as maiores densidades pertenceram às espécies com menor SLA. Dessa forma, os filtros ambientais (relacionados à quantidade de luz) atuam em sentidos opostos nestes sub-bosques. Por um lado, a alta irradiância que atinge o sub-bosque dificulta o desenvolvimento de espécies com alta SLA (mais sensíveis à fotoinibição) e, do outro, as condições mínimas de luminosidade reduzem a chance de espécies com baixa SLA (menos tolerantes à sombra) adaptadas a ambientes que tem um ponto de compensação difícil. Estes resultados mostraram que embora dois sub-bosques apresentem valores de divergência funcional similares, a ocupação do nicho funcional pode ocorrer de formas diferentes, sendo deslocadas para porções opostas do eixo funcional (Villegger et al. 2008). O mesmo padrão de divergência funcional entre os dois sub-bosques mais perturbados (SB_{CRU} e SB_{PAN}) e o SB_{SAO} pode indicar que este sub-bosque é funcionalmente mais próximo aos sub-bosques perturbados.

A diversidade funcional tem emergido como uma ferramenta chave na compreensão do funcionamento das comunidades vegetais (Diaz and Cabido 2001). Entretanto, estudos que testaram os índices de diversidade com dados não teóricos, e entre comunidades com

gradientes de distúrbios, ainda são raros (Pakeman 2011). Este estudo apontou relações entre os índices de diversidade funcional do sub-bosque e o estágio de conservação das áreas, o que auxilia no entendimento de como a SLA das espécies influenciam na produtividade e resiliência destes sub-bosques.

Como o nicho funcional das espécies (Rosenfeld 2002) é “T” dimensional, onde cada eixo representa um traço funcional da espécie (Petchey and Gaston, 2002; Villegger et al. 2008), a avaliação da diversidade funcional utilizando os múltiplos traços funcionais das espécies (Villegger et al. 2008), poderão apresentar respostas ainda mais significativas quanto às relações entre a biodiversidade, as condições ambientais e funcionamento dos sub-bosques.

CONSIDERAÇÕES FINAIS E DESAFIOS FUTUROS

A alta coexistência de espécies no sub-bosque pôde ser explicada pela grande variação nos traços funcionais, o que indica que os recursos estão sendo explorados de diferentes maneiras, e a presença da espécie ocorrerá onde ela for melhor competidora (Rosenfeld 2002; Wright 2002). A redução da SLA do sub-bosque com o aumento da intensidade de perturbação contrariou a tendência observada para a comunidade como um todo, o que realça a importância deste estrato como indicador do regime de perturbação das comunidades. O modelo de sucessão proposto foi baseado na diferenciação das espécies de acordo com seus traços funcionais, independentemente de classificações taxômicas, o que permite sua extrapolação para outros sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais em todo o mundo. Os três índices de diversidade funcional testados foram complementares entre si e possibilitaram avaliar a diversidade funcional dos sub-bosques, baseada na SLA das espécies.

Os resultados obtidos neste estudo nos direcionam a alguns objetivos que poderão ser alcançados no futuro:

- a) Avaliar os traços funcionais das espécies dos estratos superiores e verificar se é possível diferenciá-los funcionalmente;
- b) A partir dos dados de dinâmica destas comunidades arbóreas, avaliar as alterações na abundância de cada grupo e estabelecer padrões para a sucessão em florestas estacionais semidecíduais;
- c) Determinar grupos de espécies indicadores de perturbação ou conservação;
- d) Propor uma nova classificação, empírica e não subjetiva, de grupos sucessionais para as espécies de florestas estacionais semidecíduais, baseados nos traços funcionais das

espécies;

e) Ampliar o conhecimento sobre os traços funcionais em florestas estacionais semidecíduais, que possibilitem extrapolar a escala regional de comparações entre fragmentos florestais (comparações florísticas) e auxilie na compreensão do funcionamento destas comunidades vegetais.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly D.D., Knight C.A., Weiss S.B., Barton K. and Starmer K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449-457.
- Albert C. H., Grassien F., Schurr F. M., Vieilledent G. and Violle C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 13: 217-225.
- Brites D. and Valladares F. 2005. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees-Structure and Function* 19: 671-679.
- Chave J., Muller-Landau H.C., Baker T.R., Easdale T.A., Ter Steege H. and Webb C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356-2367.
- Chazdon R.L. and Pearcy R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience* 41: 760-766.
- 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. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Diaz S., Noy-Meir I. and Cabido M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.
- Duarte C.M. 2007. Methods in comparative Functional Ecology. In: Pugnaire, F.I. and Valadares, F. (eds). *Functional plant ecology*, 2nd ed. CRC Press pp. 1-6
- Dukes J.S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126: 563-568.

- Evans J.R. and Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755–767.
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L. and Holling C.S. 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 557-581.
- Fortunel C., Garnier E., Joffre R., Kazakou E., Quested H., Grigulis K. Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., Eriksson O., Freitas H., Golodets C., Jouany C., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Leps J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V.P., Quetier F., Robson M., Sternberg M., Theau J.P., Thebault A. and Zarovali M. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of herbaceous communities across Europe. *Ecology* 90: 598–611.
- Garnier E., Cortez J., Bille`s, G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neil C. and Toussaint J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630 – 2637.
- Givnish T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63–92.
- Gourlet-Fleury S., Blanc L., Picard N., Sist P., Dick J., Nasi R., Swaine M.D. and Forni E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science* 62: 785-796.
- Hulshof C.M. and Swenson N.G. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24: 217-223.
- Ishii H. and Asano S. 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research* 25: 715-722.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Bonisch G., Garnier E., Westoby M., Reich P.B., Wright I.J., Cornelissen J.H.C., Violle C., Harrison S.P., van Bodegom P.M., Reichstein M., Enquist B.J., Soudzilovskaia N.A., Ackerly, D.D., Anand M., Atkin O., Bahn M., Baker T. R., Baldocchi D., Bekker R., Blanco, C.C., Blonder B.,

- Bond W.J., Bradstock R., Bunker D.E., Casanoves F., Cavender-Bares, J., Chambers J.Q., Chapin III F.S., Chave J., Coomes D., Cornwell W.K., Craine J.M., Dobrin B.H., Duarte L., Durka W., Elser J., Esser G., Estiarte M., Fagan W.F., Fang J., Fernandez-Mendez F., Fidelis A., Finegan B., Flores O., Ford H., Frank D., Freschet G.T., Fyllas N.M., Gallagher R.V., Green W.A., Gutierrez A.G., Hickler T., Higgins S.I., Hodgson J.G., Jalili A., Jansen S., Joly C.A., Kerkho A.J., Kirkup, D., Kitajima K., Kleyer M., Klotz S., Knops J.M.H., Kramer K., Kuhn I., Kurokawa H., Laughlin D., Lee T.D., Leishman M., Lens F., Lenz T., Lewis S.L., Lloyd J., Llusia J., Louault F., Ma S., Mahecha M.D., Manning P., Massad T., Medlyn B.E., Messier J., Moles A.T., Muller S. C., Nadrowski K., Naeem S., Niinemets U., Nollert S., N uske A., Ogaya R., Oleksyn J., Onipchenko V.G., Onoda Y., Ordonez J., Overbeck G., Ozinga W.A., Patino S., Paula S., Pausas J.G., Penuelas J., Phillips O.L., Pillar V., Poorter H., Poorter L., Poschlod P., Prinzing A., Proulx R., Rammig A., Reinsch S., Reu B., Sack L., Salgado-Negret, B., Sardans J., Shiodera S., Shipley B., Siefert A., Sosinski E., Soussana J.F., Swaine E., Swenson N., Thompson K., Thornton P., Waldram M., Weiher E., White M., White S., Wright S. J., Yguel B., Zaehle S., Zanne A. E. and Wirth C. 2011. TRY – a global database of plant functional traits. *Global Change Biology* 17(9): 2905–2935.
- Koniger M., Harris G.C., Virgo A. and Winter K. 1995. Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: A comparative field-study on canopy, gap and understory plants. *Oecologia* 104: 280–290
- Kroon H., Huber H., Stuefer J.F. and Groenendaal J.M.V. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist* 166: 73-82.
- Lachenbruch P.A. and Goldstein M. 1979. Discriminant Analysis. *Biometrics* 35(1): 69-85.
- Lopes S.F. 2010. Padrões florísticos e estruturais das florestas estacionais semidecíduais do Triângulo Mineiro, MG. 2010. 192 f. Tese (Doutorado) - UFU, Uberlândia.
- Lorenzi H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 1. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 2. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B. and Wilson J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.

- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G. and Wilson J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mouillot D., Mason N.W.H., Dumay O. and Wilson J.B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353–359.
- Nogueira E., Nelson B., Fearnside P. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management* 208: 261–286.
- Pakeman R.J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 1143–1151.
- Paula J.E., Silva-Junior F.G. 1994. Anatomia de madeiras indígenas com vistas à produção de energia e papel. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29(12): 1807-1821.
- Pearcy R.W. 2007. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. In: Pugnaire F. I. and Valladares F. (eds), *Functional plant ecology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, p. 748.
- Pearson T.R.H., Burslem D., Goeriz R.E. and Dalling J.W. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137: 456-465.
- Pennington R.T., Lavin M. and Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 437-457.
- Petchey O.L. and Gaston K.J. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269: 1721-1727.
- Poorter L. and Bongers F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.
- 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. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143-S164.
- Rasband W.S. 1997. ImageJ 1.34n. National Institutes of Health. <<http://imagej.nih.gov/ij/>> (acesso em 10 ago. 2011).

- Rosenfeld J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156–162
- Schieving F. and Poorter H. 1999. Carbon gain in a multispecies canopy: the role of Specific Leaf Area and Photosynthetic Nitrogen-Use Efficiency in the tragedy of the commons. *New Phytologist* 143: 201–211.
- Shepherd G.J. 2006. FITOPAC SHELL 1.6.4. Manual versão preliminar. Campinas. Departamento de Botânica IB da UNICAMP, SP.
- SPSS Statistics 17.0. 2008. SPSS Statistics 17.0, Command Syntax Reference. Chicago, IL: SPSS Inc.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. and Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Valadares F. and Niinemets Ü. 2007. The Architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. Pp. 101-149. In: Pugnaire, F. I. and Valadares, F. (Ed.) *Functional Plant Ecology*. Boca Raton, CRC Press.
- Vale V.S., Schiavini I., Lopes S.F., Dias Neto O.C., Oliveira A.P. and Gusson A.E. 2009. Composição florística e estrutura do componente arbóreo em um remanescente primário de floresta estacional semidecidual em Araguari, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 36: 417-429.
- Valladares F., Niinemets U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecological and Systematics* 39: 237–257.
- Villegier S., Mason N.W.H. and Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290 – 2301.
- Violle C. and Jiang L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2(2): 87-93.
- Walker B.H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Walker B.H., Holling C.S., Carpenter S.R. and Kinzig A.P. 2004. Resilience, adaptability, and transformability in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9(2): 1-9.

- Walters M.B., Reich P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143:143–154.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A. and Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Woodward F.I and Diament A.D. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5: 202–212.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J. and Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Wright S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os remanescentes de floresta estacional semidecidual estão expostos a constantes ameaças, desde a fragmentação de habitats até as alterações climáticas globais. Considerando sua alta biodiversidade e o endemismo da maioria das espécies, a conservação destas florestas deve ser adotada como medida prioritária. Como os distúrbios regionais e até mesmo globais afetam diretamente os traços funcionais das espécies, avaliar os padrões de distribuição destes traços nos remanescentes naturais poderão auxiliar o entendimento dos processos ecológicos e das respostas da vegetação às perturbações futuras.

No sub-bosque, por ser o estrato mais sensível às perturbações ambientais, foi possível observar variações não apenas quantos aos padrões florísticos mas, também, quanto aos processos ecofisiológicos, relacionados às suas características funcionais. Foi possível observar que sub-bosques com baixa similaridade florística podem ser funcionalmente muito similares, o que reforça a importância da utilização dos traços funcionais das espécies para compreender o funcionamento das florestas estacionais semidecíduais e estabelecer padrões ecológicos que ultrapassem a escala regional de comparação. A grande variação nos traços funcionais das espécies permitiram identificar diferentes estratégias na absorção e utilização da luz no sub-bosque e, portanto, podem explicar a alta coexistência de espécies no sub-bosque.