

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANIELE APARECIDA DE MORAES

ESTRUTURA FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ASSEMBLEIAS VEGETAIS
DE CAMPOS NATURAIS NA REGIÃO DOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ

CURITIBA
2014

DANIELE APARECIDA DE MORAES

ESTRUTURA FUNCIONAL E FILOGENÉTICA DE ASSEMBLEIAS VEGETAIS
DE CAMPOS NATURAIS NA REGIÃO DOS CAMPOS GERAIS DO PARANÁ

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Botânica, no Curso de Pós-Graduação em Botânica, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

Coorientador: Dr. Pedro Ortman Cavalin

CURITIBA
2014



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



“Estrutura funcional e filogenética de assembleias vegetais de campos naturais na região dos Campos Gerais do Paraná”

por

DANIELE APARECIDA DE MORAES

Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos Professores

Prof.ª Dr.ª Márcia Cristina Mendes Marques (UFPR)- PRESIDENTE

Prof. Dr. Gerhard Ernst Overbeck (UFRGS)

Prof.ª Dr.ª Marta Regina Barrotto do Carmo (UEPG)

Curitiba, 24 de fevereiro de 2014.

Dedico esta dissertação aos meus pais,

Pedro e Azenir Moraes.

Agradecimentos

À professora Márcia, por ter me dado a oportunidade de estudar na UFPR, fazer parte desse grande projeto que é o SISBIOTA Campos Sulinos e me permitir ampliar a visão sobre a ecologia de comunidades. Por ter tido paciência, aceitado minha forma de trabalhar, e por ter topado mais quatro anos de trabalho pela frente. Mas acima de tudo, agradeço pela competência na função de orientadora sem a qual esse trabalho não teria saído do papel.

Ao Pedro, por estar presente em todas as etapas da realização desse trabalho, por ter contribuído com boa parte do que eu conheço hoje sobre ecologia funcional e, por ter aguentado meu “bom humor” durante esses dois longos anos...

Ao Ricardo, sempre tão solícito, agradeço pela grande ajuda em campo sem a qual nós literalmente não chegaríamos às áreas de trabalho.

A todos que me ajudaram na identificação das plantas: pessoal do MBM, em especial Juarez Cordeiro e Heraldo (diversas famílias), professor Armando Cervi (Asteraceae, Solanaceae), professora Rosemeri Moro (diversas famílias), Fabiano Maia (Melastomataceae), Duane Fernandes (Myrtaceae), Eduardo Lozano (Poaceae, Cyperaceae e Xyridaceae), Ricardo Camargo (Fabaceae), Bianca Canestraro e Fred (Pteridófitas em geral), Lilien (Rubiaceae) e a tantos outros que contribuíram para a identificação de uma espécie ou outra.

Ao pessoal do Departamento de Solos e Engenharia Agrícola da UFPR pela ajuda na análise de solos e nutrientes de plantas, em especial ao professor Renato Marques, pela disposição em ajudar sempre.

À Kauana pela ajuda na interpretação dos dados dos solos.

Ao Vini, por ter me apresentado ao Syncsa, ao R e por ter me dado as primeiras noções de estatística.

Aos meus queridos amigos e colegas LEVianos: Marcia, Bianca, Fabiano, Vini, Jana, Carol Yumi, Carol Ribeiro, Carol Rosa, Fer Lima, Fer Cardoso, Ricardo, Luana, Tiago, Thiago Machado, Vitor, Kauana, professora Isa... A todos vocês por terem me proporcionado vários momentos de alegria e por serem uma verdadeira família para mim.

Aos meus irmãos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização desse trabalho: Denize, por ter facilitado minha vinda para Curitiba e por ter dividido o AP comigo durante esses dois anos; Dayane pela leitura do texto e sugestões na escrita; nena pela ajuda na triagem do material de Balsa Nova e na pesquisa de atributos; Jeferson e Paulo pelo incentivo a continuar com os estudos.

Ao pessoal do PPG Botânica da UFPR, em especial à Lucimara.

A Rede Sisbiota Campos Sulinos, por ter me proporcionado conhecer mais a fundo essa paisagem maravilhosa dos Campos Gerais do Paraná.

Aos professores membros da banca, Dr. Gerhard Overbeck, Dra. Marta Carmo e Dra. Isabela Varassin, pelas valiosas sugestões apresentadas.

A todos, meus sinceros agradecimentos.

“A natureza reservou para si tanta liberdade que não a podemos nunca
penetrar completamente com o nosso saber e a nossa ciência”.

Goethe, J. W.

Resumo

Teorias que associam as diferenças e semelhanças nos nichos das espécies à forma de interação entre elas e o meio em que habitam têm sido estudadas com base nos atributos funcionais e na filogenia de comunidades. O meio físico pode ter papel importante em estruturar comunidades quando há convergência funcional; por outro lado, as interações interespecíficas com o propósito de limitar a similaridade de nichos de espécies coexistentes podem ser importantes em estruturar comunidades que exibem padrões de divergência funcional. A estrutura filogenética de uma comunidade pode seguir a mesma tendência, desde que haja sinal filogenético nos atributos relacionados a esses padrões. Nesse sentido a análise da estrutura funcional e filogenética de comunidades torna-se um meio importante de compreensão dos processos que ditam sua montagem. Nesse trabalho nós averiguamos a existência de padrões de convergência e divergência funcional e filogenética em comunidades vegetais de campo natural do sul do Brasil submetidas a diferentes condições edáficas, com o propósito de inferir o principal processo atuante na sua organização: filtros bióticos ou abióticos. As áreas de estudo estão inseridas na região dos Campos Gerais do Paraná, representada por um mosaico de campos secos, úmidos e rochosos além de capões de Floresta Ombrófila Mista. Nós coletamos informações de atributos funcionais vegetativos de espécies ocorrentes nas três fitofisionomias campestres e correlacionamos com três gradientes ambientais relacionados a características físicas e nutricionais do solo. Verificamos que as comunidades convergem e divergem em seus atributos para a maioria dos gradientes, indicando que as condições locais do solo têm papel importante em determinar as espécies coocorrentes na região e, ao mesmo tempo, as interações bióticas que levam à limitação à similaridade podem estar sendo responsáveis pela divergência funcional, embora nenhum dos processos possa ser realmente confirmado. Além disso, há indícios de que espécies não dominantes sejam mais importantes para a estrutura funcional dessas comunidades.

Palavras-chave: nicho ecológico, estepe gramíneo-lenhosa, campo higrófilo, campo rupestre, área foliar específica, gradiente ambiental, sinal filogenético.

Abstract

Theories that associate the differences and similarities in the species' niches to how they interact and the environment they inhabit, have been tested on the basis of functional traits and phylogeny of communities. The abiotic factors plays an important role in structuring communities when there is functional convergence, and interspecific interactions with the purpose of limiting similarity niches of coexisting species are important in structuring communities that exhibit patterns of functional divergence. The phylogenetic structure of a community can follow the same trend as long as there is phylogenetic signal in patterns related to these traits. In this sense the analysis of functional and phylogenetic community structure becomes an important means of understanding the processes that dictate the community assembly. In this work we verified the existence of patterns of trait and phylogenetic convergence and divergence in plant communities of natural grassland in southern Brazil under different soil conditions, in order to infer the key player in its organization process: biotic or abiotic filters. Study areas were located in the Campos Gerais region of Paraná, represented by a mosaic of dry, wet and rocky grasslands as well as patches of Araucaria Forest. We sampled twelve vegetative functional traits of species occurring in the three grasslands vegetation types and correlated with three gradients related to physical and nutritional characteristics of the soil. We found that traits converged and diverged along all gradients, indicating that local soil conditions play an important role in determining the functional composition of local assemblages and, at the same time, biotic interactions that lead to limiting similarity may be responsible for functional divergence, although none of the processes could actually be confirmed. Furthermore, there is evidence that non-dominant species are most important for the functional structure of these communities.

Keywords: ecological niche, grassy-woody steppe, wet grassland, rocky grassland, specific leaf area, environmental gradient, phylogenetic signal.

LISTA DE TABELAS

TABELA 1-	Atributos funcionais utilizados na descrição da vegetação da região dos Campos Gerais, Sul do Brasil.....	38
TABELA 2-	Subconjuntos de atributos que maximizaram a expressão dos padrões de convergência (TCAP) e divergência (TDAP) para o total de espécies amostradas (n=168) e para as espécies dominantes (n=67), em campos naturais, sul do Brasil, em relação a três gradientes ambientais representados por eixos da PCA.....	50
TABELA 3-	Regressões lineares entre os atributos que maximizaram a expressão do TCAP e TDAP em relação aos três eixos da PCA.....	51
TABELA 4-	Tabela de ANOVA mostrando os resultados das interações dos atributos contínuos com locais e fisionomias.....	54

LISTA DE FIGURAS DA INTRODUÇÃO GERAL

- FIGURA 1- Representação esquemática do desenho amostral utilizado para o levantamento da vegetação de campo de três áreas nos Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil.....21
- FIGURA 2- Aspectos gerais das três fitofisionomias de campo natural ocorrentes na região dos Campos Gerais do Paraná.....22

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 1

- FIGURA 1- Diagramas obtidos pela análise multidimensional não métrica (NMDS) mostrando a distribuição espacial das unidades amostrais baseadas em (a) composição taxonômica de espécies; (b) distância filogenética média entre os pares de espécies.....48
- FIGURA 2- Diagramas obtidos pela análise de componentes principais (PCA) mostrando a distribuição das unidades amostrais em relação as 18 variáveis ambientais do solo medidas para a região dos Campos Gerais do Paraná. (a) plot dos eixos 1 e 2; (b) plot dos eixos 1 e 3.....49
- FIGURA 3- Boxplots mostrando a variação nas médias dos atributos contínuos em relação às UAL's e UAP's, comparadas pelo teste de *Tukey*.....54
- FIGURA 4- Relação entre a abundância relativa de monocotiledôneas e eudicotiledôneas e o terceiro eixo da PCA.....55

Sumário

Introdução Geral.....	13
Objetivo	20
CAPÍTULO 1: Filtros edáficos e estruturação funcional e filogenética de assembleias vegetais de campos naturais no sul do Brasil	29
Resumo.....	29
Introdução	30
Material e Métodos.....	33
<i>Áreas de estudo</i>	33
<i>Desenho amostral e variáveis ambientais</i>	34
<i>Amostragem da vegetação</i>	36
<i>Atributos</i>	36
<i>Análise dos dados</i>	40
Resultados	44
<i>Riqueza e composição</i>	44
<i>Variáveis ambientais</i>	46
<i>Estrutura funcional</i>	46
Discussão.....	56
Conclusões.....	64
Referências Bibliográficas	65
Considerações Finais.....	74

Introdução Geral

Estruturas funcional e filogenética de comunidades

Comunidades são descritas como um conjunto de populações de espécies que coexistem no tempo e no espaço, interagem continuamente entre si e com o meio físico que habitam (MCPEED & MILLER, 1996). A estrutura de comunidades biológicas é resultado das propriedades que emergem dessas interações; seu estudo tem sido centralizado na busca e interpretação de padrões na distribuição de agrupamentos de espécies e na forma como essas interações ocorrem (BELYEA & LANCASTER, 1999). Abordagens frequentes se baseiam na descrição da riqueza, na variação da importância relativa e da abundância de espécies, e consideram processos determinísticos (ou seja, aqueles ditados pelas interações entre espécies e o meio) ou estocásticos (que levam em conta que a especiação e extinção aleatórias, dispersão limitada e deriva ecológica são mais importantes em determinar a estrutura das comunidades, HUBBELL, 2001).

A investigação dos padrões em comunidades gerou a suposição de que um conjunto de regras atua na sua montagem e culmina nos padrões não aleatórios na distribuição de espécies (DIAMOND, 1975). Regras de montagem podem ser definidas como um conjunto de restrições que agem na seleção de espécies a partir de um *pool* regional, formado por processos evolutivos e biogeográficos de grande escala (KEDDY, 1992). Limitações na dispersão, no ambiente e nas dinâmicas internas definem qual subconjunto de espécies do *pool* ocorrerá num determinado local (BELYEA & LANCASTER, 1999).

Dos processos sugeridos para explicar os padrões em comunidades, talvez o mais estudado seja baseado no nicho. As teorias de nicho, de modo geral, buscam relacionar as respostas das espécies à disponibilidade de recursos, aos fatores físicos do ambiente e às interações com outros organismos (WILSON, 1999). Sua abordagem utiliza a ideia de que as diferenças entre os nichos das espécies são importantes em determinar o resultado da interação entre elas, que são refletidas na distribuição e/ou

riqueza taxonômica, em seu papel funcional nos ecossistemas e na diversidade (WEIHER *et al.*, 2011).

Historicamente, a definição de nicho foi baseada no efeito do ambiente sobre as espécies (GRINNELL, 1917) ou no impacto das espécies sobre o ambiente, atribuindo, portanto, um papel funcional a elas dentro de uma cadeia alimentar (ELTON, 1927). Porém, a definição do nicho ecológico como a soma de todos os fatores ambientais atuando sobre os organismos, ou seja, uma região de um hiper-espaço n-dimensional e a diferenciação entre nicho fundamental e realizado (HUTCHINSON, 1957) facilitaram a compreensão dos padrões de distribuição e coexistência de espécies, pois permitiram que processos bióticos e abióticos fossem incorporados no seu estudo (CONNELL, 1961, KEDDY, 1989). O nicho fundamental se refere a todo o espaço do hipervolume disponível para uma espécie na ausência de outros organismos (MCGILL *et al.*, 2006). O nicho realizado representa a porção do nicho fundamental disponível para o organismo considerando as interações interespecíficas (CHASE & LEIBOLD, 2003).

O aprofundamento no estudo do nicho suscitou alguns conceitos determinantes na ecologia, como a exclusão competitiva (VOLTERRA, 1926; GAUSE, 1934) e a limitação à similaridade (MACARTHUR & LEVINS, 1967; MAY, 1974), que se relacionam a ideia de que as diferenças entre as espécies são importantes em ditar sua coexistência em comunidades (WEIHER & KEDDY, 1999; CHASE & LEIBOLD 2003). A similaridade fenotípica de espécies se relaciona a duas rotas contraditórias que podem agir na estruturação de comunidades a partir do panorama de nicho: a convergência e a divergência de atributos das espécies ou populações (PILLAR *et al.*, 2009, CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Por um lado, é plausível esperarmos a coocorrência de espécies com atributos semelhantes, dado que sua similaridade ecológica requer que habitem ambientes semelhantes (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). A similaridade dos atributos ocorre como resposta à ação de filtros ambientais sobre o *pool* regional de espécies (KEDDY, 1992). Esses filtros podem ser interpretados como as variáveis ambientais locais que restringem os atributos das espécies aos apropriados àquelas condições. Por outro lado, uma vez que essas espécies transpõem esses filtros, a semelhança ecológica pode resultar na sobreposição de nichos, o que proporciona forte interação entre elas e leva

a uma limitação à similaridade (WEIHER *et al.*, 2011). A competição é por vezes referida como a principal interação responsável pela limitação à similaridade. Entretanto, outras formas de interação como facilitação e herbivoria, podem também estar associadas a esse processo (LORTIE *et al.*, 2004).

Definir o nicho de uma espécie é relativamente difícil, mas a análise de seus atributos funcionais pode atuar como um *proxy* para esse fim (GRIME, 2006). Atributos funcionais são descritos como um conjunto de características físicas e fisiológicas das espécies que fornecem informações sobre o uso de recursos e requerimentos do habitat (MASON *et al.*, 2007). Os atributos das espécies incorporados ao estudo da teoria de nicho tornaram-se variáveis importantes para determinar sua distribuição espaço-temporal e têm ajudado a esclarecer os processos que estabelecem os padrões de diversidade em múltiplas escalas (HARPOLE & TILMAN, 2006; MASON *et al.*, 2007), visto que certos atributos de espécies podem influenciar suas interações com outras espécies e com o ambiente de forma previsível (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009).

Algumas pesquisas sobre a coexistência de espécies proporcionaram avanços metodológicos que ajudaram na interpretação de padrões observados, como os modelos nulos que são usados para testar a importância de processos determinísticos e/ou estocásticos na estruturação de comunidades (CONNOR & SIMBERLOFF, 1979). Além disso, o desenvolvimento de pesquisas em diferentes escalas demonstrou forte influência dessas nos padrões observados (WEIHER & KEDDY, 1995). Em escalas espaciais menores, padrões ditados pelas interações bióticas foram observados (portanto, divergência de atributos) (SWENSON *et al.*, 2007); em escalas maiores, processos relacionados ao meio abiótico tendem a prevalecer (convergência de atributos) (WIENS & DONOGHUE, 2004; FRANKLIN *et al.*, 2013, de BELLO *et al.*, 2013).

A filtragem ambiental e a limitação à similaridade atuam em conjunto com processos não determinísticos na estruturação de comunidades biológicas, e além da escala espacial, parecem ser fortemente influenciados pela escala temporal e regimes de distúrbio (HILLERISLAMBERS *et al.*, 2012; de BELLO, 2013; FRANKLIN *et al.*, 2013). Processos históricos são relatados

como tendo influência nas comunidades atuais (BURTON *et al.*, 2011; RICKLEFS & JENKINS, 2011), em que tem sido percebido que a ordem de chegada das espécies (efeito de prioridade), por exemplo, pode ser o principal fator determinante do resultado da assembleia (GROVER, 1994; EJNÆS *et al.*, 2006, BURTON *et al.*, 2011).

Uma das maneiras de estudar os diferentes processos envolvidos na estruturação de comunidades é através da inclusão da filogenia. A estrutura filogenética de comunidades se refere à composição de espécies ponderada pelas suas relações de parentesco (PILLAR & DUARTE, 2010). Ela depende de como as características funcionais evoluíram (PILLAR & DUARTE, 2010, SOBRAL & CIANCIARUSO, 2012) e facilita o entendimento de como essa evolução afeta as comunidades (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). A utilização de abordagens filogenéticas em estudos ecológicos variou ao longo do tempo. Trabalhos pioneiros se utilizavam predominantemente de informações taxonômicas para correlacionar padrões fenotípicos e ambientais (ACKERLY & DONOGHUE, 1995) em que a ênfase era dada às interações locais e não à história evolutiva em si (WEBB *et al.*, 2002) que muitas vezes fornecia conclusões limitadas e pontuais sobre a estrutura de comunidades. O contexto histórico evolutivo de comunidades começou a ganhar força a partir dos anos 1990, com as contribuições de Ricklefs & Schluter (1993), Cadle & Greene (1993) e Grandcolas (1998).

Webb *et al.* (2002) elaboraram um quadro que permite inferir mecanismos de coexistência contemporânea, baseado na atração ou dispersão filogenética de espécies coocorrentes. Esse quadro é bastante consistente com a perspectiva de nicho de comunidades, que argumenta que comunidades são assembleias de espécies que coexistem partilhando recursos limitantes (CHASE & LIEBOLD, 2003). Desta forma, uma comunidade que apresenta atração filogenética (coocorrência de espécies filogeneticamente próximas) pode ser resultado da ação de filtros ambientais; entretanto, uma comunidade que apresenta dispersão filogenética (coocorrência de espécies filogeneticamente distantes) pode evidenciar a exclusão competitiva (WEBB *et al.*, 2002). A convergência de atributos em uma comunidade pode ser resultado da conservação dentro de linhagens ou de convergência entre linhagens (WEIHER *et al.*, 2011).

Os crescentes avanços nos conhecimentos sobre filogenia, portanto, permitiram seu desdobramento ao estudo da estruturação de comunidades (WEBB *et al.*, 2002) e sugerem a possibilidade de elucidação dos fatores por trás do processo: filtros bióticos, abióticos ou processos neutros, e admitem que, estudos sobre a base causal de comunidades não devem desconsiderar as abordagens filogenéticas no desenvolvimento e teste de hipóteses (LOSOS, 1996).

Campos Sulinos do Brasil

Os campos do sul do Brasil são ecossistemas naturais cujos registros indicam origem na era glacial perdurando até o Holoceno Médio como vegetação predominante dessa região (BEHLING & PILLAR, 2007). A mudança de um clima seco e frio para quente e úmido no Holoceno Superior marcaram o início da expansão de florestas sobre os campos (BEHLING *et al.*, 2009), restringindo sua ocorrência ao planalto das araucárias nos Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Bioma Mata Atlântica), além das superfícies meridionais gaúchas (Bioma Pampa) (IBGE, 2012).

No Paraná, uma extensa faixa de campos naturais situa-se no segundo planalto do Estado, no reverso da Escarpa Devoniana, constituindo os Campos Gerais do Paraná (MAACK, 2012). Os ecossistemas incluídos em seu domínio são os campos secos, rochosos, úmidos, relictos de Cerrado e capões de Floresta Ombrófila Mista, que compõem ilhas de florestas distribuídas amplamente na matriz de campo (MELO *et al.*, 2007). Esses capões formam-se nas depressões do relevo, onde há acúmulo de água, próximos às nascentes de rios, encostas e diques de diabásio (MAACK, 2012).

Nos Campos Gerais, prevalecem solos rasos e pobres, os quais estão associados a uma vegetação herbácea dominante e arbustiva esparsa (VELOSO *et al.*, 1991). Apesar da aparente homogenia na composição florística, análise mais detalhada da vegetação revela zonações bem definidas, decorrentes da natureza do substrato, seja devido ao tipo de solo, à profundidade, topografia ou às condições de drenagem (KLEIN & HATSCHBACH, 1962; KOZERA *et al.*, 2012). Aos locais mais drenados são

associados os campos secos, ocupando posições de interflúvio e encostas menos dissecadas onde é comum o solo argiloso fino (Cambissolo), misturado com areia, pouco profundo, sobre as lajes de arenito (SÁ, 2007) (Figura 1B e 1E). As famílias dominantes dessa fitofisionomia são Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae e Fabaceae. Em locais onde há afloramento do arenito Furnas, as camadas extremamente rasas de Neosolo litólico presentes em fendas são suficientes para o estabelecimento de muitas das espécies endêmicas para a região, como *Parodia carambeiensis* (Buining & Brederoo) Hofacker (Cactaceae) (DALAZOANA, 2010). O microambiente fornecido pelos afloramentos de blocos e lajes de arenito expõe as plantas à maior escassez de água e insolação (Figura 1A e 1D). Famílias características são Amaryllidaceae, Bromeliaceae e Iridaceae. Os campos úmidos são geralmente encontrados em pontos mais baixos do gradiente topográfico e caracterizados pelo acúmulo de água em solos litólicos, decorrente do afloramento do lençol freático (KOZERA *et al.*, 2008) (Figura 1C e 1F). Os taxa mais comumente observados são membros das famílias Poaceae, Xyridaceae, Cyperaceae e Eriocaulaceae.

O Cerrado predomina no Brasil central, mas ocorre como disjunções no Paraná e em outras regiões marginais, tendo como limite austral os Campos Gerais do Paraná (RITTER *et al.*, 2010). É caracterizado pela presença de espécies arbóreas e herbáceas xeromorfas que ocorrem em diversos tipos de clima (IBGE, 2012). Nos Campos Gerais, o cerrado se submete a um clima distinto com temperaturas extremas e uma estação seca mais curta que a observada no *core* do bioma (IBGE, 2012).

Os campos e o cerrado possuem em comum um conjunto de espécies tolerantes a um clima seco e à exposição ao fogo, sendo este mais frequente no primeiro, ocorrendo inclusive de forma natural. A maior parte das espécies está sujeita a ambientes com baixa capacidade de retenção de água e a alta evaporação (MORO & CARMO, 2007). A insolação, a profundidade do solo e as condições de drenagem são os principais filtros ambientais atuantes sobre a vegetação campestre, os quais culminam na seleção de espécies com diversas características xeromórficas (MORO & CARMO, 2007).

Áreas de estudo

Este trabalho foi desenvolvido em três áreas de campos naturais localizadas na região dos Campos Gerais do Paraná, inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) da Escarpa Devoniana, uma unidade de conservação de uso sustentável.

A região conhecida como Ponte dos Arcos é uma propriedade particular localizada no município de Balsa Nova, a 60 km de Curitiba (25°33'08"S, 49°48'25"W, 840m). O clima para a região é do tipo cfb (subtropical úmido), segundo a classificação de Köppen, com médias de temperatura no mês mais frio inferiores a 18°C e no mês mais quente, inferiores a 22°C, sem estação seca definida; a média anual de precipitação é de 1410 mm (MAACK, 2012).

Compreende aproximadamente 9 ha, destes, cerca de 4,4 ha são de campos naturais, 3,9 de formação pioneira com influência fluvial e 0,1 ha é de floresta ombrófila mista (KOZERA *et al.*, 2008). Os campos secos, úmidos e rochosos presentes na área são pequenas manchas. Com exceção do campo úmido, há presença constante de rochas nas outras fisionomias. Além disso, é uma área bastante impactada pela agricultura, atividades de mineração e possivelmente pelo turismo. Contudo, a região da Ponte dos Arcos se destaca pela riqueza e diversidade de espécies (KOZERA *et al.*, 2012).

O Parque Estadual de Vila Velha (PEVV) localiza-se no município de Ponta Grossa, centro-sul do Estado do Paraná, a aproximadamente 80 km de distância da capital, Curitiba (25°15'02"S, 49°59'59"W, com altitude máxima de 1068m). Foi criado em 12 de outubro de 1953 e possui área de 3.122,11 ha.

O clima para a região do PEVV é do tipo cfb e a média anual de precipitação é de 1554 mm. Abrange vegetação predominantemente campestre entremeada por capões de Floresta Ombrófila Mista Montana (VELOSO *et al.*, 1991). As formações geológicas que ocorrem dentro do limite do PEVV (Furnas, Ponta Grossa e grupo Itararé) atribuem aspecto bastante peculiar ao PEVV pela formação de esculturas naturais que atestam e garantem o potencial turístico do PEVV.

O Parque Estadual do Guartelá (PEGU), localizado no município de Tibagi (24°39'10"S e 50°15'25"W) foi criado em 24 de setembro de 1996 e possui área aproximada de 790 ha. Segundo a classificação de Köppen, o

clima é do tipo cfa (subtropical úmido quente) com influência do cfb (temperado sempre úmido), e precipitação média anual entre 1.400 e 1.600 mm. A vegetação é caracterizada pela ocorrência de estepe gramíneo-lenhosa, cerrado (savana arborizada) e floresta ombrófila mista (VELOSO *et al.*, 1991). A vegetação campestre predomina, e cobre 60% da área do parque; o cerrado está presente na forma de quatro manchas na porção nordeste do parque, cobrindo 1,42% de sua área (CARMO, 2006). Os campos do PEGU são caracterizados pela presença de uma matriz rochosa com pequenas manchas de campos secos e úmidos entremeadas.

Embora inserido numa unidade de proteção integral, ambientes antropizados ainda cobrem aproximadamente 2% da área do PEGU (CARMO, 2006). Além disso, propriedades particulares com áreas destinadas a pastejo por mamíferos de médio e grande porte estão presentes no entorno do Parque. Porém, para esse estudo, áreas pastejadas ou avariadas por outras atividades humanas não foram incluídas na amostragem.

O presente estudo foi desenvolvido dentro do projeto SISBIOTA Campos Sulinos que visa, entre outros objetivos, identificar padrões taxonômicos, funcionais e filogenéticos de organização de espécies em comunidades biológicas dos Campos Sulinos do Brasil. A abordagem metodológica utilizada no projeto leva em conta a utilização de unidades amostrais de paisagem (UAP's) e unidades amostrais locais (UAL's). Em cada área de estudo descrita acima foi instalada uma UAP (de 2 x 2km). Apesar de particularidades, as três UAP's apresentam as três fitofisionomias de campo mencionadas, nas quais foram estabelecidas UAL's (de 70 x 70m), e que tiveram a vegetação amostrada neste estudo através do método de parcelas (nove parcelas de 1m² alocadas em cada UAL com espaçamento de 17m entre uma e outra) (Figura 2).

Objetivo

No presente estudo foram avaliadas comunidades vegetais localizadas nos Campos Gerais do Paraná (Parques Estaduais de Vila Velha e Guartelá, e na Ponte dos Arcos), a partir da análise de correlação de atributos funcionais de plantas de diferentes fitofisionomias campestres (campo seco, úmido e

rochoso) com características dos solos. O objetivo foi verificar se a estrutura funcional das comunidades em diferentes fitofisionomias é influenciada por variáveis do ambiente (solo) e /ou pela estrutura filogenética das mesmas, assumindo-se que os solos têm papel determinante na composição de espécies e estrutura funcional das comunidades.

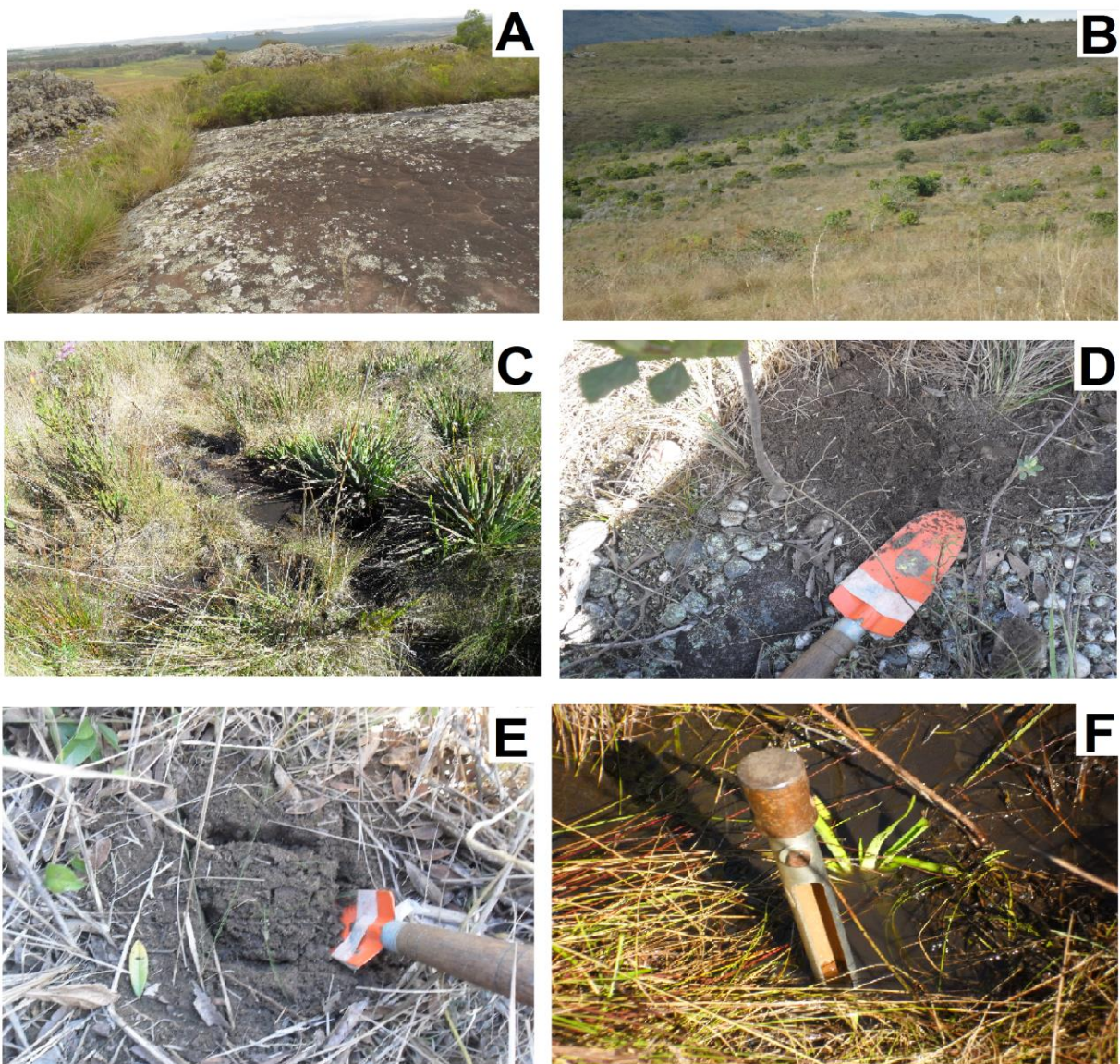


Figura 1: Aspectos gerais das três fitofisionomias de campo natural ocorrentes na região dos Campos Gerais do Paraná. A) campo rochoso; B) campo seco; C) campo úmido; D) aspecto do solo de campos rochosos; E) aspecto do solo de campos secos; F) aspecto do solo de campos úmidos.

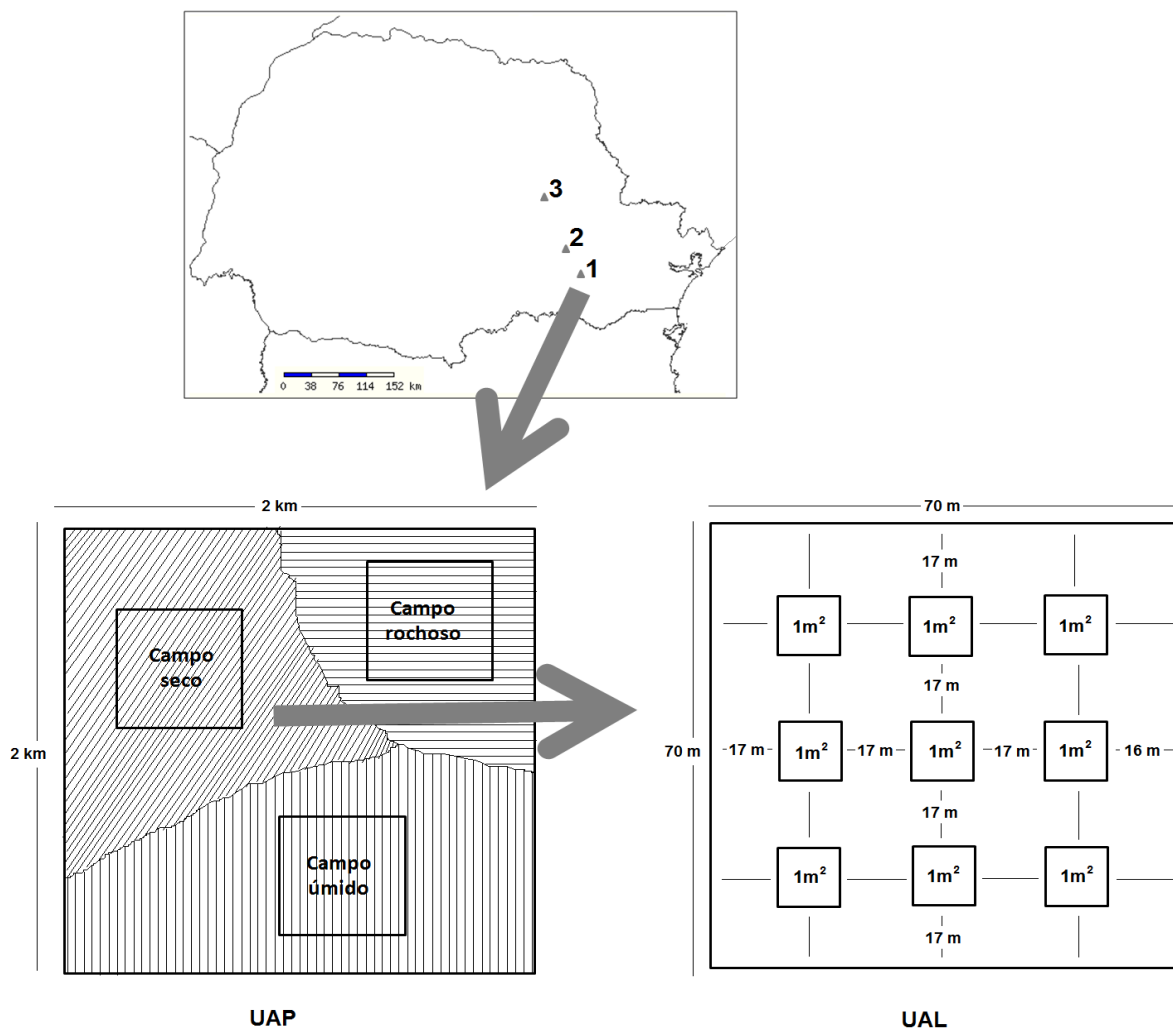


Figura 2: Representação esquemática do desenho amostral utilizado para o levantamento da vegetação de campo de três áreas nos Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil. Cada área representa uma unidade amostral de paisagem (UAP) de 2x2 km. Cada UAP comporta três unidades amostrais locais (UAL's) de 70x70 m, sendo uma em cada fitofisionomia de campo (seco, úmido e rochoso). Cada UAL comporta nove unidades amostrais de 1m². No mapa: 1 – Ponte dos Arcos; 2 – Parque Estadual de Vila Velha; 3 – Parque Estadual do Guartelá.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D.; DONOGHUE, M. J. Phylogeny and ecology reconsidered. **Journal of ecology**. v.83, n. 4, p. 730 – 733, 1995.

BEHLING, H. & PILLAR, V.D. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 2007.

BEHLING, H.; JESKE-PIERUSCKA, V.; SCHÜLLER, L.; PILLAR, V. D. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: PILLAR, V.D.; MÜLLER, S. C.; CASTILHOS, Z. M. S.; JACQUES, A. V. A. **Campos Sulinos – Conservação e uso sustentável da biodiversidade**. Brasília: Ministério do Meio ambiente, 2009. p. 13-25.

BELYEA, L. R.; LANCASTER, J. Assembly Rules within a Contingent Ecology. **Oikos**, v. 86, n. 3, p. 402-416, 1999.

BURTON, J. I.; MLADENOFF, D. J.; CLAYTON, M. K.; FORRESTER, J. A. The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 764 – 776, 2011.

CADLE, J. E.; GREENE, H, W. Phylogenetic patterns, biogeography and ecological structure of neotropical snake assemble. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago e Londres: The University of Chicago Press, 1993. p. 281 – 293.

CARMO, M. R. B. **Caracterização fitofisionômica do Parque Estadual do Guartelá, Município de Tibagi PR**. 152 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Rio Claro, 2006.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, p. 693–715, 2009.

CHASE, J.M & LEIBOLD, M. A. **Ecological niches – Linking classical and contemporary approaches**. Chicago: The University of Chicago Press, 2003.

CONNELL, J. H. The influence of interespecific competition and other factors on the distribution of the Barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology**, n.42, p. 710-723, 1961. In REAL, L. A.; BROWN, J. H. 1991. **Foundations of ecology – classic papers with commentaries**. The University of Chicago Press, 1991.

CONNOR, E.; SIMBERLOFF, D. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132-1 140, 1979.

- DALAZOANA, K. **Espacialização dos campos nativos na Escarpa Devoniana do Parque Nacional dos Campos Gerais**. 145 f. Dissertação (Mestrado em Gestão do Território) – Setor de Ciências Exatas e Naturais, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2010.
- DE BELLO, F.; VANDEWALLE, M.; REITALU, T.; LEP, J.; PRENTICE, H. C.; LAVOREL, S.; SYKES, M. T. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. **Journal of Ecology**, v.101, p. 1237–1244, 2013.
- DIAMOND, J.M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 342-444.
- EJRNÆS, R.; BRUUN, H. H.; GRAAE, B. J. Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival? **Ecology**, v. 87, n.5, p. 1225–1233, 2006.
- ELTON, C. **The Animal Ecology**. New York: The Macmillan Company, 1927.
- FRANKLIN, J.; KEPPEL, G.; WEBB, E. L.; SEAMON, J. O.; REY, S. J.; STEADMAN, D. W.; WISER, S. K.; DRAKE, D. R. Dispersal limitation, speciation, environmental filtering and niche differentiation influence forest tree communities in West Polynesia. **Journal of Biogeography**, v. 40, p. 988–999, 2013.
- GAUSE, G.F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.
- GRANDCOLAS, P. Phylogenetic analysis and the study of community structure. **Oikos**, v. 82, n. 2, p. 397 - 400, 1998.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.
- GRINNELL, J. The relationships of the California Trasher. *The auk*, n. 34, p. 427-433, 1917. In: REAL, L. A.; BROWN, J. H. **Foundations of ecology – classic papers with commentaries**. The University of Chicago Press, 1991.
- GROVER, J. P. Assembly rules for communities of nutrient-limited plants and specialist herbivores. **American Naturalist**, v. 143, n. 2, p. 258-282, 1994.
- HARPOLE, W. S.; TILMAN, D. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. **Ecology Letters**, v.9, n.1, p. 15-23, 2006.
- HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; LEVINE, J. M.; MAYFIELD, M. M. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review Ecology. Systematic.**, v.43, p. 227 – 48, 2012.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, NJ: Princeton University Press., 2001.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Population studies: animal ecology and demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, n. 22, p. 415-427, 1957. In REAL, L. A.; BROWN, J. H. **Foundations of ecology – classic papers with commentaries**. The University of Chicago Press, 1991.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.

KEDDY, P. A. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. **Canadian Journal of Botany**, v. 67, n.3, p. 708-716, 1989.

KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n.2, p.157-164, 1992.

KLEIN, R. M. & HATSCHBACH, G. Fitofisionomia e notas sobre a vegetação para acompanhar a planta fitogeográfica do município de Curitiba e arredores (PR). **Boletim da Universidade federal do Paraná**, v. 4, p.1-29, 1962.

KOZERA, C.; KUNIYOSHI, Y. S.; GALVÃO, F.; CURCIO, G. R. . Espécies vasculares de uma área de campos naturais do sul do Brasil em diferentes unidades pedológicas e regimes hídricos. **R. bras. Bioci.**, v. 10, n. 3, p. 267-274, 2012.

KOZERA, C.; KUNIYOSHI, Y. S.; GALVÃO, F.; CURCIO, G. R. Composição florística de uma formação pioneira com influência fluvial em Balsa Nova, PR, Brasil. **Floresta**, v. 39, n. 2, p. 309-322, 2008.

LORTIE, C. J.; BROOKER, R. W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F. I.; CALLAWAY, R. M. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v.107, n.2, p. 433 – 438, 2004.

LOSOS, J. B. Phylogenetic perspectives on community ecology. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1344-1354, 1996.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 4ª Ed. Ponta Grossa: UEPG, 2012.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. **PNAS**. v. 51, p. 1207-1210, 1967.

MASON, N. W. H.; LANOISELÉE, C.; MOUILLOT, D.; IRZ, P.; ARGILLIER, C. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. **Oecologia**, v. 153, n. 2, p. 441-452, 2007.

MAY, R. M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, n. 186, p. 645-647, 1974. In REAL, L. A.; BROWN, J. H. **Foundations of ecology – classic papers with commentaries**. The University of Chicago Press, 1991.

MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; EVAN WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v.21, n.4, p. 178 – 185, 2006.

MCPEED, M. A.; MILLER, T. E. Evolutionary biology and community ecology. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1319-1320, 1996.

MELO, M. S.; MORO, R. S.; GUIMARÃES, G. B. Os Campos Gerais do Paraná. In: MELO, M.S.; MORO, R. S. GUIMARÃES, G. B. Patrimônio natural dos Campos Gerais do Paraná. Ponta Grossa: UEPG, 2007.

MORO, R. S.; CARMO, M.R.B. A vegetação campestre nos Campos Gerais. In: MELO, M.S.; MORO, R. S. GUIMARÃES, G. B. Patrimônio natural dos Campos Gerais do Paraná. Ponta Grossa: UEPG, 2007.

PILLAR, V. D.; DUARTE, L. S.; SOSINSKI, E.; JONER, F. Discriminating trait convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science** v. 20, p, 334 – 348, 2009.

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

RICKLEFS, R. E. & JENKINS, D. G. Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 366, p. 2438–2448, 2011.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago e Londres: The University of Chicago Press, 1993.

RITTER, L. M, O.; RIBEIRO, M. C.; MORO, R. S. Composição florística e fitofisionomia de remanescentes disjuntos de Cerrado nos Campos Gerais, PR, Brasil – limite austral do bioma. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 379 – 414, 2010.

SÁ, M. F. M. Os solos dos Campos Gerais. . In: MELO, M.S.; MORO, R. S. GUIMARÃES, G. B. Patrimônio natural dos Campos Gerais do Paraná. Ponta Grossa: UEPG, 2007.

SOBRAL, S. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de comunidades: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Biosc. J.** v.28, n.4, p. 617-631, 2012.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J.; THOMPSON, J.; ZIMMERMAN, J. K. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. **Ecology**, v.88, n.7, p. 1770–1780, 2007.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, n.118, p. 558-60, 1926. In REAL, L. A.; BROWN, J. H. **Foundations of ecology – classic papers with commentaries**. The University of Chicago Press, 1991.

WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review Ecology. Systematic.**, v.33, p.475-505, 2002.

WEIHER, E. & KEDDY, P. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

WEIHER, E.; FREUND, D.; BUNTON, T.; STEFANSKI, A.; LEE, T.; BENTIVENGA, S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological communities assembly theory. **Phil. Trans. R. Soc. B**, n. 366, p. 2403–2413 , 2011.

WEIHER, E.; KEDDY, P. Assembly rules, null models and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 71, n. 1, p. 159 – 164, 1995.

WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639 – 644, 2004.

WILSON, J. B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E. & KEDDY, P. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Harvard University Press, 1999. p. 130-164.

CAPÍTULO 1

Filtros edáficos e estruturação funcional e filogenética de Assembleias vegetais de campos naturais no sul do Brasil¹

¹ Artigo formatado de acordo com as normas da revista *Journal of Vegetation Science*. Normas no Anexo 1.

Filtros edáficos e estruturação funcional e filogenética de assembleias vegetais de campos naturais no sul do Brasil

Daniele A. de Moraes, Pedro O. Cavalin & Márcia C. M. Marques

Resumo

Questão: As assembleias de plantas de diferentes fisionomias de campos naturais convergem ou divergem em seus atributos para as condições edáficas às quais estão submetidas? Os nichos nos níveis de espécie e comunidade tendem a ser conservados ou convergentes?

Localização: Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil.

Métodos: Nós amostramos atributos vegetativos e variáveis de solo em 81 unidades amostrais de 1m² em três fitofisionomias de campo natural (seco, úmido e rochoso) de três áreas diferentes. Nós analisamos a relação atributo x ambiente através de um método que utiliza multiplicação e correlação de matrizes funcionais, ambientais, de abundância de espécies e de distância filogenética.

Resultados: Foram amostradas 168 espécies de plantas nas três fitofisionomias, sendo que a riqueza de campos secos foi maior que de campos úmidos e rochosos, respectivamente. Os padrões de convergência e divergência de atributos nas três fisionomias foram, em geral, relacionados com fertilidade do solo. Atributos que geram convergência funcional estão relacionados com estratégias para a sobrevivência em solos pobres e secos. A divergência de atributos foi relacionada tanto com solos com maior concentração de nutrientes quanto com solos com menor concentração de

nutrientes. Foi observado que há conservação de nicho em um gradiente de concentração de C e P e profundidade do solo, e que em gradientes de saturação por bases com ou sem influência da textura do solo, há convergência de nichos.

Conclusão: As assembleias locais de espécies campestres do sul do Brasil podem ser ao mesmo tempo mais similares em seus atributos funcionais do que o esperado ao acaso (indicando estruturação por filtros ambientais) e mais dissimilares que o esperado ao acaso (indicando estruturação por interações bióticas, que acarreta na limitação à similaridade). Esses padrões são observados ao longo dos gradientes (convergência funcional) e em diferentes pontos dos gradientes analisados (divergência funcional) e indicam forte participação das espécies não dominantes.

Palavras-chave: atributos funcionais, filtros abióticos, gradiente de fertilidade, limitação à similaridade, regras de montagem.

Introdução

A interpretação de padrões em comunidades biológicas é ainda um desafio na ecologia, e uma abordagem promissora é a utilização de atributos funcionais. Esses estão relacionados a adaptações ao meio e revelam diferenciações ecológicas, formas de interação entre espécies e processos ecossistêmicos (McGill et al. 2006; Gotzenberger et al. 2012). De uma perspectiva de nicho, comunidades podem exibir padrões de convergência e/ou divergência de atributos de acordo com os processos atuantes em sua estruturação. Comunidades que exibem padrões de convergência são

caracterizadas por uma redução na variedade de seus atributos, o que reflete tolerâncias ecológicas compartilhadas (Mayfield et al. 2009). Tradicionalmente, a interpretação desse padrão está associada ao potencial seletivo do ambiente sobre espécies com atributos aptos à sobrevivência em condições específicas (Keddy 1992). A existência de correlação entre esses atributos e as variáveis ambientais é um forte indicativo dessa forma de seleção. Por outro lado, comunidades que exibem padrões de divergência em seus atributos podem indicar coexistência mediada pela limitação à similaridade de nichos, em que a exclusão competitiva é vista como o principal processo responsável por gerar esses padrões (Hardy & Senterre 2007). Porém, a convergência de atributos também pode ser resultado da exclusão de espécies com baixa capacidade competitiva (Mayfield & Levine 2010) e a divergência, da grande heterogeneidade ambiental (de Bello et al. 2013).

Convergência e divergência de atributos são reflexos de convergência e divergência filogenética e influenciam na convergência e divergência de nicho (Felsenstein 1985; Webb et al. 2002). Essas premissas são baseadas na hipótese de que as semelhanças ecológicas entre espécies, requeridas por um determinado ambiente, influenciam a competição entre espécies mais próximas filogeneticamente e limitam sua habilidade para coexistir (Cahill et al. 2008). Nesse sentido, a investigação da estrutura filogenética juntamente com a estrutura funcional das comunidades pode contribuir para a quantificação da importância relativa de processos ditados pelo ambiente e por diferenças entre as espécies (Webb et al. 2002). Considerando que esses dois processos possuem efeitos opostos sobre as comunidades, a estrutura filogenética permite estabelecer o balanço entre um e outro (Cavender-Bares 2009) e,

embora não revele o fator estruturante em si (Mayfield & Levine 2010), permite o entendimento de como se deu a evolução ao longo do tempo (Losos 1996).

Estudos experimentais e/ou observacionais, avaliando a relação da tríade atributo-ambiente-filogenia, têm fornecido suporte empírico para os processos ditados pelo ambiente e pelas interações específicas (Pillar & Duarte 2010, Chase & Myers 2011, Ives & Helmus 2011, Pavoine et al. 2011). Dentre as variáveis ambientais estudadas, o solo tem influência relevante na determinação da estrutura funcional de comunidades vegetais (Cornwell & Ackerly 2009) em que gradientes de fertilidade, disponibilidade de água, topografia e profundidade podem, ao mesmo tempo, selecionar espécies com atributos esperados para ocorrer nesses ambientes ou influenciar a limitação à similaridade (Ackerly et al. 2002; Ackerly 2004; Cornwell & Ackerly 2009).

Ecossistemas com alta heterogeneidade ambiental e diversidade de espécies podem revelar diferentes padrões de estrutura relacionadas ao nicho (Gotelli & McCabe 2002). Se por um lado a diferença entre ambientes pode ser o principal fator responsável pela composição de espécies (Chesson 1986), por outro, as espécies que compartilham um ambiente podem ser muito diferentes em termos funcionais, indicando que a competição por recursos, muitas vezes escassos naquele meio (Levine & HilleRisLambers 2009), é mais importante em organizar essas comunidades. Portanto, um gradiente ambiental pode propiciar padrões de convergência e divergência funcional simultaneamente. Os Campos Gerais do sul do Brasil são exemplos de ambientes heterogêneos que apresentam zonações de acordo com a variabilidade do solo, definindo basicamente três fitofisionomias: os campos secos, úmidos e rochosos. Os campos secos estão presentes em áreas com solos bem drenados e pouco

profundos. Estão geralmente associados a Cambissolos, Argissolos e Neossolos litólicos e regolíticos. Os campos úmidos são encontrados em depressões onde há acúmulo de água devido ao escoamento, a proximidade com córregos e rios ou afloramento do lençol freático. Os solos são mais profundos e hidromórficos (Gleissolos e Organossolos). Os campos rochosos são caracterizados pela presença de fendas em meio a uma matriz de rocha, que dispõe de uma fina camada de solo onde a vegetação se desenvolve (Moro & Carmo, 2007). O objetivo deste trabalho foi identificar qual o principal processo atuante na organização funcional e filogenética de comunidades vegetais de campo natural no sul do Brasil, em relação a variáveis físicas e nutricionais do solo. Especificamente, nós respondemos às seguintes questões: (1) As assembleias de plantas de campos naturais convergem ou divergem em seus atributos para as condições edáficas às quais estão submetidas? (2) Os nichos das espécies tendem a ser conservados ou convergentes?

Material e Métodos

Áreas de estudo

As áreas de estudo localizam-se na região dos Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil, nos municípios de Ponta Grossa (Parque Estadual de Vila Velha - PEVV, 25°15'02"S, 49°59'59"W a 900m), Tibagi (Parque Estadual do Guartelá - PEGU, 24°36'55"S, 50°15'37"W, 1030m) e Balsa Nova (Ponte dos Arcos - PA, 25°33'08"S, 49°48'25"W, 840m). Todas as áreas estão inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) da Escarpa Devoniana.

O clima da região é temperado úmido (Cfa no PEGU e Cfb no PEVV e PA, segundo a classificação de Köppen), com médias anuais de temperatura entre 18 e 19°C, e precipitação entre 1200 e 1800 mm, sem estação seca definida (Maack 2012). A umidade relativa está entre 75 a 85% (Cruz 2007).

As ordens de solos mais frequentemente encontradas na região são os Latossolos, Cambissolos, Neossolos, Argissolos, Gleissolos e Organossolos (Bodziak Jr. & Maack 2001).

A vegetação característica é de campo natural, com predomínio de espécies herbáceas e ocorrência de zonações de acordo com a variabilidade das características edáficas e posição topográfica (Klein & Hatschbachi 1962). Desta forma, três fitofisionomias campestres são observadas: os campos secos, úmidos e rochosos (Moro & Carmo 2007). Estão presentes também relictos de Cerrado (Savana brasileira) no limite norte dos Campos Gerais, que adentram na forma de manchas no PEGU e exercem forte influência na vegetação dos campos dessa área. Capões de Floresta Ombrófila Mista se distribuem por toda a extensão dos campos, especialmente nas margens de rios (Klein & Hatschbach 1962). As áreas de estudo são submetidas ao fogo natural em frequências e proporções variadas: no PEVV, queimadas são bastante frequentes; no PEGU, não há registros há pelo menos 20 anos; na PA, há uma baixa frequência de fogo.

Desenho amostral e variáveis ambientais

Em cada área de estudo foi estabelecida uma unidade amostral de paisagem (UAP), que consiste num quadro de 4km². Cada UAP foi disposta de forma a incluir as três fitofisionomias de campo observadas nas regiões: seco, úmido e rochoso. Dentro de cada UAP foram estabelecidas três unidades

amostrais locais (UAL's), que consistem em quadros de 70x70m, sendo uma UAL por fitofisionomia. Em cada UAL, nove parcelas de 1m² foram estabelecidas de forma sistemática, com distâncias de 17m uma da outra, resultando num *grid* com três fileiras de três parcelas. Em algumas áreas de campo rochoso a parcela do *grid* tinha cobertura totalmente rochosa; nesses casos a parcela foi deslocada lateralmente em intervalos de 1m, em direção à mancha de vegetação mais próxima, de forma a contemplar área com cobertura vegetal.

Três variáveis ambientais foram medidas em campo para cada parcela: profundidade do solo, cobertura de solo e cobertura de rocha. Para a medida da profundidade, as parcelas foram subdivididas em 4 subparcelas de 0,25 m² onde uma régua de madeira foi inserida até a interceptação de uma rocha. A média desses valores foi utilizada como o valor da profundidade de solo para a parcela. Os valores de porcentagem de cobertura de solo e de rocha foram estimados visualmente.

Além disso, foram coletadas amostras compostas de solo, aproximadamente a 10 cm de profundidade. Em áreas de campo rochoso, a profundidade de coleta ficou limitada à profundidade de solo disponível. Procurou-se juntar amostras de três parcelas que ocupassem uma posição topográfica similar, a fim de reduzir o efeito da heterogeneidade do ambiente. No total, foram coletadas três amostras por fitofisionomia, nove por local, resultando em 27 amostras compostas que foram submetidas à análise granulométrica e nutricional, seguindo procedimentos usuais (Embrapa 2006). Os valores referentes à quantidade de nutrientes e granulometria foram replicados para as três parcelas que compuseram a amostra composta. As

variáveis obtidas a partir das análises física e nutricional foram pH, teores de Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , P, C, M (saturação por Al^{3+}), V (saturação por bases), Cu, Mn, Fe, Zn e percentuais de argila, silte e areia.

Amostragem da vegetação

Todas as espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas presentes no interior das parcelas foram registradas e coletadas, sendo que a abundância de cada uma foi estimada visualmente pela sua cobertura na parcela (Mueller-Dombois & Elleberg 1974). O material coletado foi herborizado e a determinação das espécies incluiu consulta a bibliografia apropriada, comparação com material depositado em herbários e consulta a especialistas.

Os dados da abundância relativa das espécies em cada parcela foram organizados em duas matrizes W, em que as espécies foram representadas pelas linhas e as unidades amostrais, pelas colunas. Uma matriz foi composta pelo total de espécies amostrado (168 espécies, ver resultados) incluindo dominantes e não dominantes, e outra, foi composta apenas pelas espécies dominantes determinadas como as que representaram 75% da cobertura em cada UAL (67 espécies, ver resultados).

Atributos

Foram mensurados em campo ou laboratório 12 atributos vegetativos para todas as espécies presentes nas parcelas e 14 atributos para as espécies dominantes (Tabela 1). A forma de amostragem dos atributos e avaliação de sua função seguiu procedimentos descritos em Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013) (como explicitado a seguir), sendo que a

quantidade de folhas amostradas por espécie variou de acordo com o tamanho e a disponibilidade de folhas em bom estado, com um mínimo de três folhas por espécie (por exemplo, *Eriosema heterophyllum* Benth., Fabaceae) e um máximo de 164 (por exemplo, *Polygala lycopodioides* Chodat, Polygalaceae). A quantidade de indivíduos amostrados não foi contabilizada.

A altura foi medida em campo para todas as espécies em todas as parcelas escolhendo-se o maior indivíduo da espécie dentro da parcela, sendo que o valor utilizado nas análises para esse atributo foi referente à altura máxima observada para a espécie. Os atributos resistência à tensão, textura e superfícies ventral e dorsal da lâmina foliar, tipo de caule aéreo, forma de crescimento e inclinação foram observados e registrados em campo. Para a resistência à tensão da lâmina foliar, foi estabelecida uma escala de 0 (pouco resistente), 1 (resistente) e 2 (muito resistente) sendo que a folha era classificada subjetivamente dentro dessa escala de acordo com a força necessária para rompê-la.

As medidas de espessura da lâmina foliar foram obtidas com um paquímetro através da média de espessura de três folhas para cada espécie, mantendo-se o paquímetro sempre posicionado no terço médio da folha e evitando-se a inclusão da nervura central na medição. A área (cm^2) e a forma da lâmina foliar foram medidas através do software *Image J* (Rasband 2012) utilizando imagens de folhas frescas digitalizadas. A forma da lâmina foliar é proporcional à razão entre área e o perímetro da folha, em que valores próximos a 0 indicam folhas mais lineares, e valores próximos a 1, folhas arredondadas. Após a digitalização, as folhas foram secas em estufa e pesadas. A área foliar específica ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) foi obtida a partir da divisão do peso

seco pela área total das folhas. Os conteúdos de N e C da lâmina foliar foram mensurados somente para espécies dominantes (67 espécies que somaram 75% de cobertura nas UAL's) por combustão em analisador elementar CNHOS (marca ELEMENTAR, modelo Vario EI III).

Os dados de atributos funcionais foram organizados em duas matrizes B, uma incluindo todas as espécies amostradas (168 espécies) e outra, apenas as dominantes (67 espécies). As linhas foram compostas pelas espécies, e as colunas pelo valor médio dos atributos contínuos para cada espécie, desconsiderando a variação intraespecífica, mais os atributos nominais, que foram expandidos para atributos binários (Pillar et al. 2009).

Tabela 1: Atributos funcionais utilizados na descrição da vegetação da região dos Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil.

Atributo	Estados	Código	Função
Altura da planta	-	AP	Competição de luz
Área foliar	-	AF	Balanço térmico
Área foliar específica	-	AE	Capacidade fotossintética, longevidade foliar.
Conteúdo de C da lâmina foliar	-	C	-
Conteúdo de N da lâmina foliar	-	N	Capacidade fotossintética, longevidade foliar.
Espessura da lâmina foliar	-	EF	Resistência à seca e a solos inférteis
Forma da lâmina foliar	-	FF	Transpiração, balanço térmico

Atributo	Estados	Código	Função
Forma de crescimento	solitária	SL	Habilidade competitiva
Forma de crescimento	rosulada	RO	Habilidade competitiva
Forma de crescimento	cespitosa	CE	Habilidade competitiva
Inclinação da planta	ereta	ER	Habilidade competitiva
Inclinação da planta	semiereta	SE	Habilidade competitiva
Inclinação da planta	prostrada	PR	Habilidade competitiva
Resistência da lâmina foliar à tensão	não resistente	NR	Retenção de água, proteção contra herbivoria
Resistência da lâmina foliar à tensão	resistente	RS	Retenção de água, proteção contra herbivoria
Resistência da lâmina foliar à tensão	muito resistente	MR	Retenção de água, proteção contra herbivoria
Superfície dorsal da lâmina foliar	lisa	LSD	-
Superfície dorsal da lâmina foliar	tomentosa	TMD	Proteção contra herbivoria e fotoinibição.
Superfície dorsal da lâmina foliar	pubescente	PBD	Proteção contra herbivoria e fotoinibição.
Superfície dorsal da lâmina foliar	áspera	ASD	Proteção contra herbivoria e fotoinibição.
Superfície dorsal da lâmina foliar	rugosa	RGD	Proteção contra herbivoria e fotoinibição.
Superfície ventral da lâmina foliar	lisa	LSV	-

Atributo	Estados	Código	Função
Superfície ventral da lâmina foliar	tomentosa	TMV	Retenção de água, trocas gasosas, proteção contra herbivoria
Superfície ventral da lâmina foliar	pubescente	PBV	Retenção de água, trocas gasosas, proteção contra herbivoria
Superfície ventral da lâmina foliar	áspera	ASV	Retenção de água, trocas gasosas
Superfície ventral da lâmina foliar	rugosa	RGV	Retenção de água, trocas gasosas
Textura da lâmina foliar	membranácea	MB	Resistência à seca, proteção contra herbivoria
Textura da lâmina foliar	cartácea	CA	Resistência à seca, proteção contra herbivoria
Textura da lâmina foliar	coriácea	CO	Resistência à seca, proteção contra herbivoria
Textura da lâmina foliar	suculenta	SC	Resistência à seca, proteção contra herbivoria
Textura da lâmina foliar	fibrosa	FB	Resistência à seca, proteção contra herbivoria
Tipo de caule aéreo	herbáceo	HB	Habilidade competitiva
Tipo de caule aéreo	sublenhoso	SB	Habilidade competitiva
Tipo de caule aéreo	lenhoso	LN	Habilidade competitiva
Tipo de caule aéreo	Sem caule	SCA	Habilidade competitiva

Análise dos dados

Para caracterizar padrões de agrupamento entre UAL's e UAP's, foi usado escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), a partir dos

dados de abundância das espécies de cada comunidade (representada por uma parcela de 1m², totalizando 81 comunidades) e da distância filogenética entre pares de espécies (obtida pelo software *Phylocom*, ver a seguir) baseado no índice *Mean Phylogenetic Distance* (MPD), no nível de família (Webb et al. 2002).

Para sintetizar as diferenças entre as variáveis físicas e nutricionais do solo das áreas de estudo, foi feita análise de componentes principais (PCA). Os três primeiros eixos, selecionados pelo critério de *Broken-stick* (Frontier 1976), foram utilizados como variáveis preditoras e submetidos à análise de regressão linear com os atributos que maximizaram a convergência e a divergência (ver a seguir). Os eixos da PCA foram organizados numa matriz E, que descreve as comunidades pelas variáveis ambientais analisadas. As linhas foram compostas pelas comunidades (unidades amostrais de 1m²) e as colunas, pelos eixos da PCA.

A análise dos padrões funcionais de organização, tanto de convergência como de divergência de atributos, foi realizada adotando-se metodologia descrita em Pillar et al. (2009). O método consiste em análises de multiplicação e correlações parciais entre as diferentes matrizes (W, B e E), transferindo, assim, as informações dos atributos do nível de espécie para o nível de comunidade (Anexo 2). Os padrões de convergência são obtidos pela multiplicação das matrizes B' (transposta) e W, obtendo-se a matriz T ($T=B'W$). Os elementos de T são os valores médios ponderados ou os parâmetros funcionais da comunidade, e permitem a percepção dos padrões de convergência de atributos (TCAP, *trait-convergence assembly patterns*). Para obtenção de padrões de divergência, foi utilizada a matriz B para definir o grau

de semelhança das espécies com base na caracterização das espécies pelos atributos num intervalo de 0 a 1, ou seja, cada espécie apresenta um grau de semelhança em relação à outra espécie, sendo 1 para ela mesma e 0 para as espécies cujos estados de atributos são completamente diferentes entre si. Esta matriz com os graus de semelhança entre as espécies é denominada matriz U. Em seguida, foi realizada a multiplicação das matrizes U' (transposta) e W, resultando na matriz X ($X = U'W$), a qual representa a performance das espécies ponderadas (de modo difuso) pelos atributos nas comunidades avaliadas. Posteriormente, foi avaliada a relação das matrizes (T e X) com as variáveis ambientais (E) através de correlação matricial para verificar o quanto os padrões observados nas matrizes T e X estão relacionados com as variações ambientais consideradas neste estudo. Para isso, foram calculadas matrizes de distância das comunidades a partir de T (D_T), de X (D_X) e de E (D_E) e, de forma análoga ao teste de Mantel, foram estimadas correlações matriciais (ρ) entre os respectivos conjuntos de dados [$\rho(TE) = \rho(D_T; D_E)$, $\rho(XE) = \rho(D_X; D_E)$] para avaliar o nível de congruência entre as variações expressas nos mesmos. Valores elevados de $\rho(TE)$ indicam que comunidades mais semelhantes em atributos são também mais semelhantes para as variáveis ambientais. Sendo assim, $\rho(TE)$ mede a convergência dos atributos (TCAP, *trait-convergence assembly patterns*) ao longo do gradiente ecológico. Por outro lado, considerando a forma de transferência de informação dos atributos expressa na matriz X, valores elevados de $\rho(XE)$ podem indicar que tanto TCAP quanto os padrões de divergência dos atributos (TDAP, *trait-divergence assembly patterns*) (ambos ou um deles) estão relacionados com E. Posteriormente, é necessário remover o componente de convergência dos

atributos (TCAP) da $\rho(XE)$, através do método de correlação parcial de matrizes (teste de Mantel parcial), obtendo-se $\rho(XE.T)$, que finalmente representa a magnitude do efeito TDAP em $\rho(XE)$, ou seja, sua relação ao longo do gradiente ambiental. O método utilizado permite a seleção de um subconjunto ótimo de atributos que maximizam convergência (TCAP) e/ou divergência (TDAP) ao longo do gradiente analisado. A significância das correlações parciais foi testada por permutação em comparação a um modelo nulo com 999 repetições (Pillar et al. 2009). A análise foi feita utilizando o pacote Syncsa (Debastiani & Pillar 2012) do *software* R versão 2.15.3 (R Core Team 2012). As médias de todos os atributos ponderadas pela abundância das espécies obtidas pela matriz T foram usadas para análises de regressão linear com os três eixos da PCA.

Para análise da estrutura filogenética, uma matriz de similaridade entre pares de espécies (S_f) foi construída com base no APG III (2009), portanto, no nível de família, utilizando o módulo *Phylomatic* do *software* *Phylocom* 4.1 (Webb et al. 2008), considerando os números de nós como a distância entre os pares de espécies. Para a transferência da informação filogenética das famílias para nível de metacomunidade (Anexo 2), as distâncias filogenéticas entre todos os pares de espécies na matriz S_f foram usadas para definir a matriz Q, com graus de semelhança para conjuntos difusos (Pillar & Duarte 2010). Pela multiplicação matricial, $P=Q'W$, foi obtida a composição de comunidades após ponderação difusa de abundância das espécies pelas espécies filogeneticamente similares (Pillar & Duarte 2010). A partir da matriz P, é calculada uma matriz D_P , que, correlacionada com a matriz D_T , fornece o $\rho(PT)$, que representa a correlação entre a estrutura filogenética das comunidades e o

padrão de convergência de atributos; A matriz D_P correlacionada a matriz D_X , fornece o valor da correlação entre a estrutura funcional das comunidades e o padrão de divergência de atributos $\rho(PX.T)$. O sinal filogenético dos atributos no nível de espécie $\rho(BF)$ é obtido a partir da correlação entre as matrizes de distância filogenética (S_F) e funcional (S_B , obtida a partir da matriz B). Para este procedimento também foi utilizado o pacote *Syncca* (Debastiani & Pillar 2012) do software R versão 2.15.3 (R Core Team 2012). As análises das estruturas funcional e filogenética foram feitas separadamente para o total de espécies amostrado (168) e para as espécies dominantes (67).

Para analisar a influência das variáveis ambientais sobre a abundância de espécies de mono e eudicotiledôneas, foi feita análise de correlação entre a abundância desses grupos separadamente para cada parcela com os três eixos da PCA.

Para verificar a existência de diferenças nas médias dos atributos para as comunidades (obtidas pela matriz T) em relação às UAL's e UAP's, as médias dos atributos contínuos foram submetidas à análise de variância fatorial (ANOVA) e comparadas pelo teste de *Tukey*. Os atributos categóricos foram submetidos a testes de χ^2 .

Resultados

Riqueza e composição

Foram amostradas 168 espécies distribuídas em 28 famílias (24 angiospermas e 4 pteridófitas), das quais se destacaram Asteraceae (48 espécies), Poaceae (37 espécies), Cyperaceae (17 espécies) e Fabaceae (13 espécies), somando 68% da riqueza total (Anexo 3). A média de espécies por

m² foi de seis em campos úmidos e rochosos e nove em campos secos. A riqueza de espécies por UAL foi de 85 em campos secos (52 espécies exclusivas), 72 em campos úmidos (51 espécies exclusivas), e 58 em campos rochosos (28 espécies exclusivas). Em relação às UAP's, a maior riqueza foi observada na PA (81 espécies, 60 exclusivas), seguida pelo PEGU (59 espécies, 40 exclusivas) e PEVV (58 espécies, 38 exclusivas). As famílias mais abundantes foram Poaceae (média de 55% por UAL), Cyperaceae (16%) e Asteraceae (15%) (Anexo 4).

O diagrama obtido na análise multidimensional não métrica (NMDS, *stress* 0,237) para a abundância relativa permite a visualização de uma distribuição espacial das assembleias em três grupos (Figura 1A). As parcelas da UAL de campo úmido do PEVV e PA se agruparam indicando certa similaridade em composição de espécies. As espécies de campo seco do PEVV compuseram um grupo exclusivo indicando que a vegetação dessa área é muito similar dentro da UAL, mas bastante diferenciada das demais UAL's. Um terceiro grupo foi composto pelo restante das UAL's, incluindo os campos rochosos das três localidades (PEVV, PA e PEGU), os campos secos da PA e PEGU e o campo úmido do PEGU, sugerindo que não há diferenciação notável entre a composição de espécies nessas áreas.

No diagrama do NMDS baseado na distância filogenética (*stress* 0,185), espécies de campo úmido são mais próximas que espécies de campos secos e rochosos (Figura 1B), embora algumas parcelas de campos secos e rochosos sejam mais similares às de campos úmidos.

Variáveis ambientais

De forma geral, os solos das áreas de estudo foram caracterizados como arenosos, pobres e ácidos (Anexos 5 e 6). O primeiro eixo da PCA foi definido como um gradiente de fertilidade, sem influência de variáveis texturais (Figura 2A). Responsável por 33% da variância foi melhor representado pela variação de Mg^{2+} e micronutrientes (Fe e Cu), saturação por Al^{3+} (M), além do pH. O segundo eixo da PCA foi definido como um gradiente de saturação por bases influenciado pela textura. Representou 20% da variância e foi caracterizado pela saturação por bases, porcentagem de areia e Ca_2 num extremo e saturação por Al^{3+} e porcentagem de silte no outro (Figura 2A). O terceiro eixo foi definido como um gradiente de concentração de P e C, com influência da textura (areia) e profundidade do solo, representando 14% da variação (Figura 2B).

Estrutura funcional

Para o conjunto de dados composto pelo total de espécies foram encontrados padrões de convergência (TCAP) de atributos em relação aos três eixos da PCA e padrões de divergência (TDAP) de atributos em relação aos eixos 2 e 3 da PCA (Tabela 2). Atributos que maximizaram TCAP, mas que não apresentaram correlações significativas com os eixos da PCA ($p > 0,05$) não foram descritos nos resultados (Tabela 3).

Atributos foliares (AF, AE, EF, ASD, TMD) e inclinação semiereta da planta (SE) foram responsáveis por maximizar o TCAP para o primeiro eixo da PCA ($\rho_{TE} = 0,23$; $p = 0,028$, Tabela 2). O aumento da área foliar (AF) e espessura da lâmina foliar (EF) estão relacionados à diminuição da fertilidade

do solo no primeiro eixo (Tabela 3, Anexo 7). Em contrapartida, a área foliar específica (AE), inclinação semiereta e superfície dorsal da lâmina foliar áspera (ASD) e tomentosa (TMD) (Tabela 3, Anexo 7) aumentam conforme os valores de porcentagem de nutrientes aumentam (correlação positiva com as concentrações de nutrientes, que apresentam autovetores negativos no primeiro eixo).

Em relação ao segundo eixo da PCA, os atributos que maximizaram o TCAP ($\rho_{TE} = 0,41$; $P = 0,001$) foram área foliar (AF), indumento da lâmina foliar (superfícies dorsal pubescente – PBD - e áspera – ASD - e ventral áspera - ASV) e caule sublenhoso (SB) (Tabela 2). A área foliar (AF), a superfície dorsal da lâmina foliar áspera (ASD) e caule sublenhoso (SB) se correlacionam positivamente à saturação por bases (Tabela 3, Anexo 7). A superfície dorsal da lâmina foliar pubescente (PBD) e ventral áspera (ASV) se correlacionam negativamente com a saturação por bases no segundo eixo da PCA (Tabela 3, Anexo 7). Caule sublenhoso (SB) maximizou também o TDAP para o eixo 2 (Tabela 2 e 3). Além deste, a área foliar específica (AE) e superfície ventral da lâmina foliar rugosa (RGV) e dorsal tomentosa (TMD) e rugosa (RGD) (Tabela 3), da mesma forma caracterizaram os padrões de divergência para o segundo eixo ($\rho_{XE.T} = 0,25$; $P = 0,01$).

Atributos que maximizaram o TCAP para o eixo 3 ($\rho_{TE} = 0,24$, $P = 0,03$) foram forma da lâmina foliar (FF), superfície dorsal da lâmina foliar rugosa (RGD), e ventral áspera (ASV) e inclinação semiereta (SE) (Tabela 2). O formato da lâmina foliar e superfície ventral áspera foram negativamente relacionados com o terceiro eixo (Tabela 3, Anexo 7). Por outro lado, a superfície dorsal da lâmina foliar rugosa e a inclinação semiereta exibiram

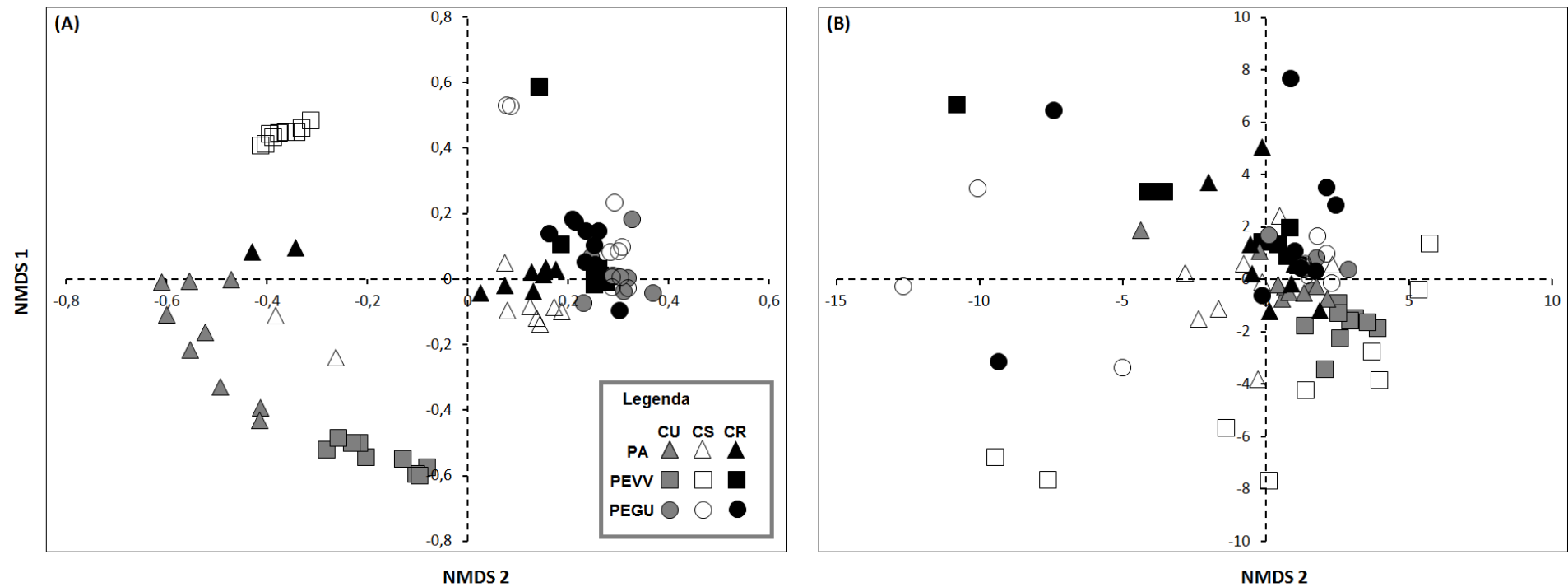


Figura 1: Diagramas obtidos pela análise multidimensional não métrica (NMDS) mostrando a distribuição espacial das unidades amostrais baseadas em (A) composição taxonômica de espécies (*stress* 0,237); (B) distância filogenética média entre os pares de espécies (*stress* 0,185). PA: Ponte dos Arcos; PEVV: Parque Estadual de Vila Velha; PEGU: Parque Estadual do Guartelá; CU: campo úmido; CS: campo seco; CR: campo rochoso.

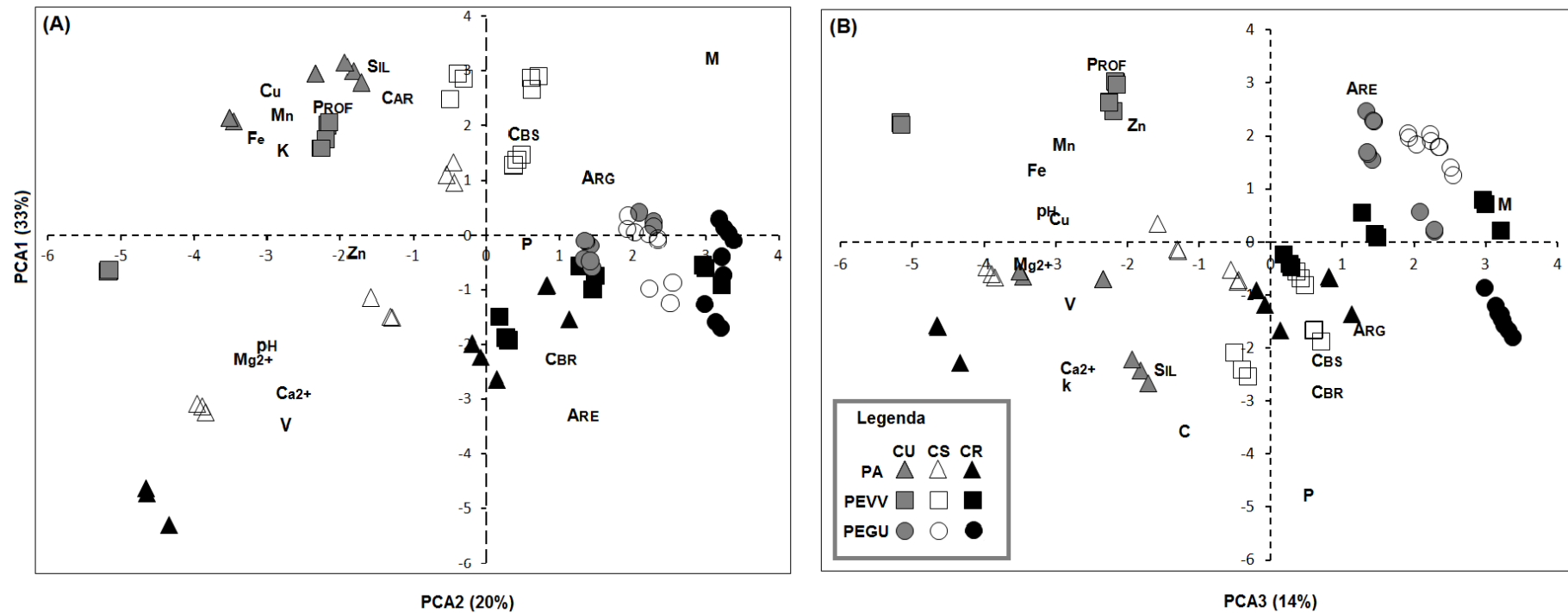


Figura 2: Diagramas obtidos pela análise de componentes principais mostrando a distribuição das unidades amostrais em relação as 18 variáveis ambientais do solo medidas para a região dos Campos Gerais do Paraná. (A) plot dos eixos 1 e 2; (B) plot dos eixos 1 e 3. SIL: silte; ARG: argila; ARE: areia; PROF: profundidade; CBS: cobertura de solo; CBR: cobertura de rocha; M: saturação por Al^{3+} ; V: saturação por bases. PA: Ponte dos Arcos; PEVV: Parque Estadual de Vila Velha; PEGU: Parque Estadual do Guartelá; CU: campo úmido; CS: campo seco; CR: campo rochoso.

Tabela 2 – Subconjuntos de atributos que maximizaram a expressão dos padrões de convergência (TCAP) e divergência (TDAP) para o total de espécies amostradas (n=168) e para as espécies dominantes (n=67) em campos naturais, sul do Brasil, em relação a três gradientes ambientais representados por eixos da PCA. Códigos dos atributos, vide Tabela 1. Em negrito, $P < 0,05$.

Gradiente	Descritor	Total de espécies (n=168)		Espécies dominantes (n=67)	
		TCAP	TDAP	TCAP	TDAP
Eixo 1 (33%): Fertilidade	Atributos	AF, AE, TMD, MR, SE, SB, ASD, EF	AP, EF, SE, RO	AF, AE, C, N, SE, PR	AP, EF, SE, RO
	Convergência/ divergência funcional	$\rho_{TE} = 0,23$, $P = 0,03$	$\rho_{XE.T} = 0,22$, $P = 0,051$	$\rho_{TE} = 0,29$, $P = 0,02$	$\rho_{XE.T} = 0,24$, $P = 0,07$
	Sinal filogenético no nível de metacomunidade	$\rho_{PT} = 0,01$, $P = 0,99$	$\rho_{PX.T} = 0,02$, $P = 0,83$	$\rho_{PT} = 0,23$, $P = 0,77$	$\rho_{PX.T} = -0,06$, $P = 0,90$
	Sinal filogenético no nível de espécie	$\rho_{BF} = 0,025$, $P = 0,25$	$\rho_{BF} = 0,035$, $P = 0,195$	$\rho_{BF} = 0,06$, $P = 0,10$	$\rho_{BF} = -0,07$, $P = 0,94$
Eixo 2 (20%): Saturação por bases e textura	Atributos	AF, PBD, TMD, ASD, ASV, SB, RO	AE, TMD, RGD, RGV, SB	AF, AE, C, PBD, TMV, ASV, PR	RGD, TMV
	Convergência/ divergência funcional	$\rho_{TE} = 0,41$, $P = 0,001$	$\rho_{XE.T} = 0,25$, $P = 0,01$	$\rho_{TE} = 0,40$, $P = 0,001$	$\rho_{XE.T} = 0,21$, $P = 0,04$
	Sinal filogenético no nível de metacomunidade	$\rho_{PT} = 0,05$, $P = 0,80$	$\rho_{PX.T} = -0,04$, $P = 0,90$	$\rho_{PT} = 0,13$, $P = 0,81$	$\rho_{PX.T} = -0,11$, $P = 0,90$
	Sinal filogenético no nível de espécie	$\rho_{BF} = 0,02$, $P = 0,25$	$\rho_{BF} = 0,03$, $P = 0,20$	$\rho_{BF} = 0,11$, $P = 0,01$	$\rho_{BF} = 0,08$, $P = 0,08$
Eixo 3 (14%): P, C, textura e profundidade	Atributos	FF, FB, TMD, RGD, SE, ASV	AF, AE, FB, CO, ASD, RGV, LN	C, FB, PBD, TMD, MR	CO, ASD, CE, SC, LN
	Convergência/ divergência funcional	$\rho_{TE} = 0,24$, $P = 0,03$	$\rho_{XE.T} = 0,23$, $P = 0,03$	$\rho_{TE} = 0,16$, $P = 0,20$	$\rho_{XE.T} = 0,20$, $P = 0,047$
	Sinal filogenético no nível de metacomunidade	$\rho_{PT} = 0,48$, $P = 0,001$	$\rho_{PX.T} = 0,30$, $P = 0,14$	$\rho_{PT} = 0,30$, $P = 0,35$	$\rho_{PX.T} = 0,46$, $P = 0,001$
	Sinal filogenético no nível de espécie	$\rho_{BF} = 0,28$, $P = 0,001$	$\rho_{BF} = 0,19$, $P = 0,001$	$\rho_{BF} = 0,26$, $P = 0,01$	$\rho_{BF} = 0,43$, $P = 0,001$

Tabela 3 - Regressões lineares entre os atributos que maximizaram a expressão do TCAP e TDAP em relação aos três eixos da PCA. Códigos dos atributos, vide tabela 1. Em negrito, $p < 0,05$. Sinal aritmético (negativo) na frente do R^2 indica o sentido da correlação. T = padrão maximizado para o total de espécies; D = padrão maximizado para as espécies dominantes.

Atributo	Eixo 1				Eixo 2				Eixo 3			
	TCAP	TDAP	R^2 (Total)	R^2 (Dominantes)	TCAP	TDAP	R^2 (Total)	R^2 (Dominantes)	TCAP	TDAP	R^2 (Total)	R^2 (Dominantes)
AF	T/D	-	0.13	0.00	T/D	-	-0.29	0.08	-	T	0.00	-
AE	T/D	-	-0.09	0.07	D	T	-0.00	-0.01	-	T	-0.00	-
TMD	T	-	-0.06		T	T	-0.04	0.07	T	-	-0.01	-
TMV	-	-	-	-	D	D	-	0,01	-	-	-	-
ASD	T	-	-0.07		T	-	-0.04	0.06	-	T/D	-0.00	0.03
MR	T	-	-0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SE	T/D	-	-	-0.01	-	-	-	-	-	-	0.07	-
SL	T	-	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EF	T	-	0.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PBD	-	-	-	-	T/D	-	0.13	-0.01	-	-	-	-
SB	-	-	-	-	T	T	-0.14	0.00	-	-	-	-
RO	-	-	-	-	T	-	0.03	0.10	-	-	-	-
FF	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-0.16	-
FB	-	-	-	-	-	-	-	-	T	T	-0.02	-
RGD	-	-	-	-	-	T/D	0.00	-0.01	T	-	0.09	-
ASV	-	-	-	-	D	-	-	-0.01	T	-	-0.07	-
AP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RGV	-	-	-	-	-	T	-0.05	0.04	-	T	-0.00	-
CO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-0.08	-0.01
LN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T/D	-0.04	-0.01
C	D	-	-	0.00	D	-	-	0.14	-	-	-	-
N	D	-	-	-0.00	-	-	-	-	-	-	-	-
PR	D	-	-	-0.01	D	-	-	0.01	-	-	-	-
CE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D	-	0.00
SC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-0.00

relação positiva com o terceiro eixo. Os atributos que maximizaram o TDAP para o eixo 3 ($\rho_{XE.T} = 0,23$, $P = 0,03$) foram a textura da lâmina foliar coriácea (CO) e fibrosa (FB), área foliar (AF), área foliar específica (AE), superfície dorsal da lâmina foliar áspera (ASD), ventral rugosa (RGV) e caule lenhoso (LN) (Tabela 3).

Na análise das comunidades considerando apenas as 67 espécies mais abundantes, foram encontrados padrões de convergência de atributos para os eixos 1 e 2 da PCA e de divergência para os eixos 2 e 3 (Tabela 2).

Dos atributos que maximizaram o TCAP para o eixo 1 em relação às espécies dominantes ($\rho_{TE} = 0,29$, $P = 0,02$), apenas a área foliar específica (AE) está significativamente correlacionada à fertilidade do solo. Esse atributo se correlaciona negativamente ao eixo 1 e positivamente ao teor e nutrientes do solo, que apresentam autovetores negativos.

Dos atributos que maximizaram o TCAP para o eixo 2 ($\rho_{TE} = 0,40$, $P = 0,001$), a área foliar (AF) e o conteúdo de carbono da lâmina foliar (C), apresentam correlação positiva com o eixo e negativa com a saturação por bases. Os atributos que maximizaram TDAP para esse eixo ($\rho_{XE.T} = 0,21$, $P = 0,04$) foram superfície dorsal da lâmina foliar rugosa (RGD) e superfície ventral da lâmina foliar tomentosa (TMD).

Em relação ao eixo 3, apenas TDAP foi observado ($\rho_{XE.T} = 0,20$, $P = 0,047$) e envolveu os atributos textura da lâmina foliar coriácea (CO), superfície dorsal da lâmina foliar áspera (ASD), forma de crescimento cespitosa (CE), sem caule aéreo (SC) e caule aéreo lenhoso (LN).

Foram observados efeitos de escala (interação UAL x UAP, ANOVA) em relação aos atributos altura máxima, espessura da lâmina foliar, área foliar e área foliar específica (Tabela 4; Figura 3), mas não em relação à forma da lâmina foliar. Com relação à altura máxima, não observamos diferenças significativas entre áreas de campo úmido e rochoso, porém as médias de

altura do campo seco do PEVV diferiram em relação a todas as demais áreas (Figura 3A). As médias de espessura da lâmina foliar do CSVV, CUPA e CRPA foram diferentes de todas as outras áreas, mas não entre si (Figura 3B). Para a área foliar, foram observadas diferenças nas médias dos CUVV, CSVV e CUPA em relação às demais áreas, mas não entre elas (Figura 3C). A área foliar específica do CSPA diferiu dos campos rochosos do PEVV e PEGU e do campo seco do PEGU (Figura 3D).

As médias dos atributos categóricos foram independentes das UAL's e UAP's (Testes de χ^2). Porém, a interpretação desses resultados foi problemática devido as frequências esperadas para alguns atributos serem menores que 5, o que pode acarretar em inflação do erro do tipo I.

Estrutura filogenética

Para o total de espécies (168), a correlação entre a estrutura filogenética das comunidades e padrões de convergência foi significativa apenas para o conjunto de atributos que maximizou o TCAP em relação ao terceiro eixo da PCA ($\rho_{PT} = 0,48$; $P = 0,001$, Tabela 2). Foi observado, também, sinal filogenético no nível de espécie para esse conjunto de atributos ($\rho_{BF} = 0,28$, $P = 0,001$) e para o conjunto que maximizou o TDAP em relação ao terceiro eixo ($\rho_{BF} = 0,19$; $P = 0,001$, Tabela 2). Não foram encontradas correlações entre a estrutura filogenética e padrões de divergência funcional.

Tabela 4: Tabela de ANOVA mostrando os resultados das interações dos atributos contínuos com locais e fisionomias. Códigos dos atributos, vide tabela 1. Em negrito, $p < 0,05$.

Atributo	Local (UAP)			Fisionomia (UAL)			Local x Fisionomia		
	SQ	F	p	SQ	F	p	SQ	F	p
EF	0,30	12,42	<0,001	0,02	0,94	0,40	0,12	2,60	0,04
FF	0,01	0,58	0,56	0,34	17,87	<0,001	0,08	2,19	0,08
AP	5427	9,78	<0,001	6590	11,88	<0,001	3274	2,95	0,03
AF	7,86	21,61	<0,001	6,61	18,18	<0,001	5,96	8,20	<0,001
AE	3777	5,03	0,01	1119	1,49	0,23	6322	4,21	<0,001

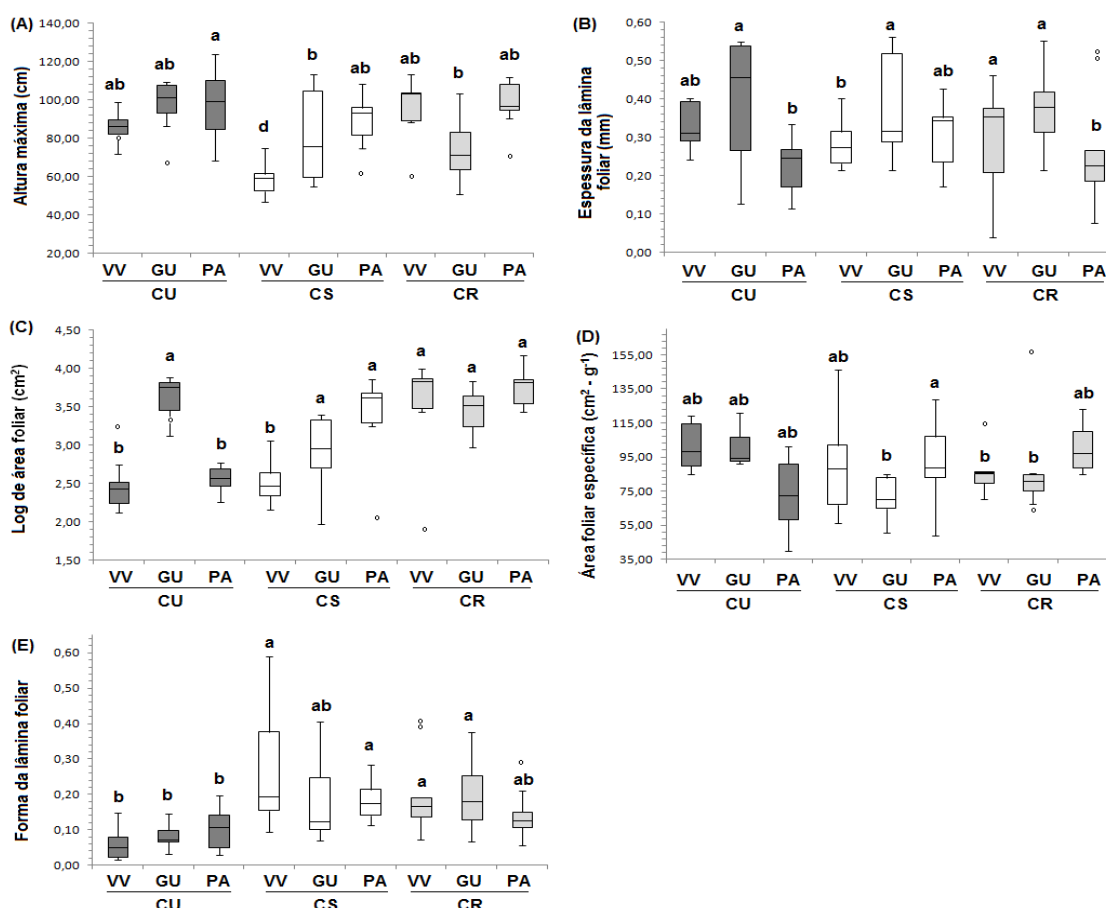


Figura 3: Variação nas médias dos atributos contínuos em relação às fitofisionomias de campo (UAL's) e às áreas de estudo (UAP's) comparadas pelo teste de *Tukey*. Letras iguais não são significativamente diferentes. VV: Parque Estadual de Vila Velha; GU: parque Estadual do Guartelá; PA: Ponte dos Arcos; CU: campo úmido; CS: campo seco; CR: campo rochoso.

Para o subconjunto de dados das espécies mais abundantes (67 espécies), sinal filogenético significativo no nível de espécie foi observado para os conjuntos de atributos que maximizaram TCAP em relação aos eixos 2 e 3 e para o conjunto de atributos que maximizou o TDAP para o eixo 3 (Tabela 2). Sinal filogenético no nível de metacomunidade foi observado apenas para o conjunto de atributos que maximizou o TDAP para o eixo 3.

Foi encontrada correlação entre a abundância de eudicotiledôneas ($r = -0,32$; $GL = 79$; $P = 0.004$) e monocotiledôneas ($r = 0,26$; $GL = 79$; $P = 0.02$) e o terceiro eixo da PCA, mas não para os eixos 1 e 2 ($P > 0,05$) (Figura 4).

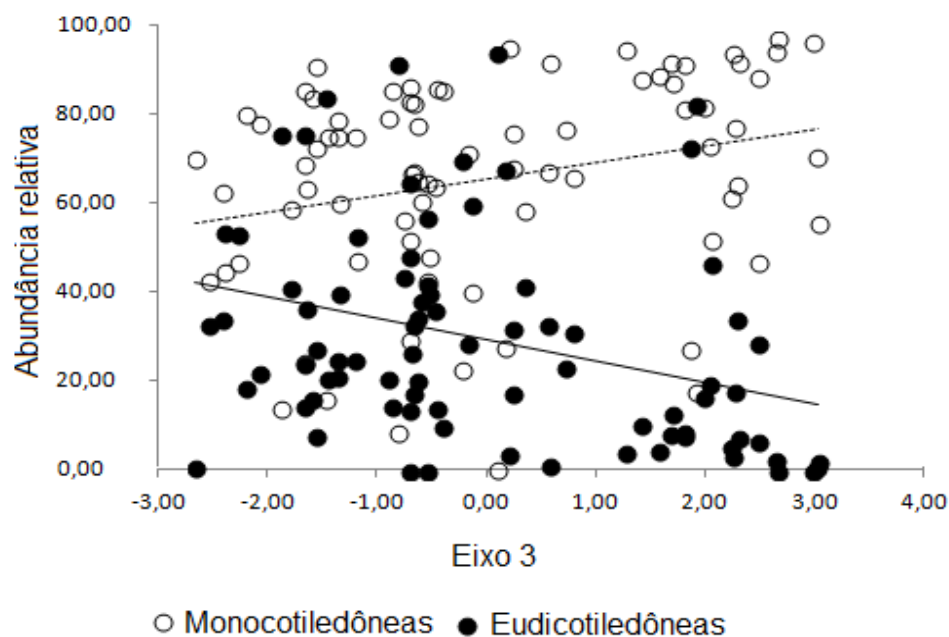


Figura 4: Relação entre a abundância relativa de monocotiledôneas e eudicotiledôneas e o terceiro eixo da PCA. A linha de tendência pontilhada se refere à abundância de monocotiledôneas e a linha cheia, à abundância de eudicotiledôneas.

Discussão

Fisionomias, determinantes ambientais e composição florística dos campos

A classificação *a priori* das fitofisionomias da região dos Campos Gerais em campos secos, úmidos e rochosos é usualmente atribuída às características gerais do solo como profundidade e condições de drenagem e, em segundo plano, à própria composição específica (Klein & Hatschbach 1971). Porém, as variáveis ambientais analisadas nesse estudo demonstram que não há uma delimitação clara entre as tipologias.

Com relação à composição específica, dois contrastes são observados; de um lado as UAL's de campo úmido de PA e PEVV apresentam diferenciação em relação às outras UAL's e mesmo entre si, e são mais similares para as variáveis ambientais, como observado também por Dalazoana et al. 2007. Por outro lado, a UAL de campo úmido do PEGU é caracterizada por composição específica e variáveis ambientais distintas das outras UAP's. Apesar disso, a distribuição das espécies baseada na filogenia mostra tendência ao agrupamento das três UAL's de campo úmido, sugerindo que os solos desses ambientes são altamente seletivos e devem atuar ao menos no nível de grupo, favorecendo espécies de monocotiledôneas.

As três UAL's de campo rochoso também apresentaram tendência ao agrupamento em relação à composição específica, embora a esse tipo de fitofisionomia tenha sido relatada a falta de especificidade na composição florística devido à maior similaridade com áreas de campos secos (Dalazoana et al. 2007). De fato, os campos secos da PA e do PEGU, não diferiram muito de áreas de campos rochosos; porém, a diferenciação observada em relação

ao campo seco do PEVV merece destaque: a composição específica particular, o conjunto de variáveis ambientais (principalmente cobertura de solo, que separa o campo seco do PEVV dos demais campos secos) e as médias de altura das plantas (menor que nas outras UAL's e UAP's) podem estar relacionadas a processos históricos, como o fogo, que, embora não seja utilizado como forma de manejo dos Campos Gerais, são frequentemente relatados para a região de estudo.

A não diferenciação observada entre as fitofisionomias da UAP do PEGU pode ser atribuída ao conjunto de aspectos peculiares observados nessa área. O PEGU é composto por uma matriz rochosa com relevo bastante acidentado, e composição florística própria pela presença de espécies características de cerrado. Além disso, o clima diferenciado dessa área (cfa com influência do cfb), pode igualmente afetar a vegetação local.

Por outro lado, em termos de similaridade filogenética, as UAL's de campo seco e rochoso mostraram maior dispersão de um lado, e agrupamento com parcelas de campo úmido de outro. Esse agrupamento deve ser resultado da existência de parcelas dominadas por gramíneas e ciperáceas, *taxa* característicos de campos úmidos.

Estrutura funcional e filogenética

A ideia de que similaridades e diferenças funcionais são importantes em determinar a coexistência de espécies em comunidades (Götzenberger et al. 2012, de Bello et al. 2013) foi constatada em nossos resultados, a partir da observação da existência de padrões de convergência e divergência de atributos funcionais para as variáveis físicas e nutricionais do solo. Contudo, a

conclusão sobre o principal filtro atuando sobre as estruturas funcional e filogenética dessas comunidades é ainda limitada. Por um lado, ao considerarmos que a filtragem ambiental seja responsável pela seleção de espécies com atributos semelhantes (Weiher & Keddy 1999) e as interações bióticas responsáveis pela dissimilaridade entre espécies (Wilson 2007), a descoberta de padrões de convergência (coocorrência de espécies mais similares que o esperado ao acaso) e divergência de atributos (coocorrência de espécies mais dissimilares que o esperado ao acaso) nas comunidades vegetais dos Campos Gerais do Paraná, permite inferir que tanto processos relacionados à filtragem ambiental quanto a interações bióticas atuam na sua estruturação. Por outro lado, podemos assumir também que os padrões de convergência derivem das diferenças de *fitness* entre as espécies coocorrentes, resultando na supressão de atributos relacionados à baixa capacidade competitiva (Mayfield & Levine 2010) e, que os padrões de divergência resultem de grande heterogeneidade do ambiente, selecionando espécies com traços específicos para exigências também específicas (HilleRisLambers et al. 2012). Além disso, processos neutros, ou seja, não necessariamente determinados pelos fatores ambientais ou coexistência de espécies, podem também contribuir para gerar tanto padrões de convergência quanto de divergência de atributos (Hubbell 2001).

A existência simultânea de padrões de convergência e divergência funcional é possível considerando que esses processos podem atuar ao longo de gradientes ou em diferentes pontos de um mesmo gradiente ambiental (Pillar & Duarte 2010; Carlucci et al. 2012, Bernard-Verdier et al. 2012). Neste estudo, valores significativos de TCAP e TDAP foram observados para quase

todos os gradientes analisados. Além disso, observamos que um mesmo atributo pode responder tanto por padrões de convergência, quanto por padrões de divergência funcional (por exemplo, a espessura da lâmina foliar em relação a um gradiente de fertilidade do solo) e pode convergir ou divergir para diferentes variáveis ambientais. A observação de ambos os padrões de convergência e divergência de um mesmo atributo para diferentes variáveis ambientais é recorrente (Cornwell & Ackerly 2009; Carlucci et al 2012) e reflete o quanto a variação de um determinado fator ambiental é importante em influenciar o papel funcional desempenhado pelo atributo, visto que estes geralmente se associam a mais de uma função para a planta.

Os três gradientes ambientais analisados nesse estudo se relacionam diretamente à fertilidade do solo (saturação por bases nos eixos 1 e 2, micronutrientes no eixo 1 e P e C no eixo 3) e indiretamente à disponibilidade de água (proporção de areia nos eixos 2 e 3 e profundidade do solo no eixo 3). O padrão observado no comportamento de muitos dos atributos responsáveis por maximizar a convergência e/ou divergência estão ligados às estratégias ecológicas das plantas para sobrevivência em ambientes pobres em nutrientes ou água, tais quais maior espessura da lâmina foliar, menor área foliar (exceto para o eixo 1 para o total de espécies e para o eixo 2 para as espécies dominantes) e baixa área foliar específica (Garnier et al. 1999; Lamont et al. 2002; Cornelissen et al. 2003; Diaz et al. 2004; Wright et al. 2004). Além disso, a presença de tricomas nas folhas ou outras características que permitem a mudança na textura de suas superfícies foram bastante frequentes em maximizar TCAP e TDAP. Folhas com texturas ásperas e rugosas são associadas a cutículas grossas, estômatos afundados, pilosidade, maior

quantidade de esclerênquima e camadas de cera ou resina (Sagar & Singh 2003), atributos estes que permitem controle de perda de água por transpiração. Ainda, considerando que baixos valores de área foliar específica indicam altos investimentos em estruturas de defesa e longevidade da folha (Pérez-Harguindeguy 2013), o mesmo padrão de correlação dos atributos associados à proteção de tecidos fotossintéticos, como o indumento da superfície dorsal da lâmina foliar (áspera e tomentosa), com o primeiro eixo, por exemplo, reforça essa ideia.

Padrões de convergência de atributos funcionais foram observados ao longo dos gradientes ambientais analisados, e é esperado que atributos que maximizam a convergência apresentem correlação com as variáveis ambientais. Apesar disso, foram observadas correlações fracas entre os atributos do TCAP e os eixos da PCA no nosso estudo, o que pode ser consequência da utilização de gradientes ambientais relativamente curtos. Além disso, os atributos que maximizaram a convergência, mas não apresentam correlações significativas com os eixos da PCA, podem estar mais relacionados às variáveis de pouca expressão nos eixos.

A importância das variáveis químicas do solo em determinar os padrões de convergência funcional dessas comunidades fica evidente ao constatarmos, por exemplo, diminuição da área foliar com a diminuição da saturação por bases no eixo 2, estratégia que reduz a resistência da camada limite, ajuda a manter temperatura foliar favorável e aumenta a eficiência no uso da água (Cornwell & Ackerly 2009). Contudo, o contraste na correlação da área foliar com a fertilidade do solo nos dois primeiros eixos (correlação negativa com o primeiro e positiva com o segundo, para o total de espécies), pode significar

que ao menos uma variável ambiental, relacionada à mudança nas médias da área foliar, varie de maneira contrastante nos dois eixos (por exemplo, areia, silte, carbono, cobertura de rocha, Cu, Fe, K, Mn, profundidade do solo). Pelo menos uma variável (e possivelmente várias ou todas) pode atuar como filtro para esse atributo. Além disso, a correlação entre área foliar e o primeiro eixo pode ter recebido forte influência da junção das mono e eudicotiledôneas nas análises. Nesse caso, as diferenças entre folhas dos dois grupos fazem com que as comparações tornem-se pouco relevantes. Por exemplo, monocotiledôneas possuem atributos que servem de estratégia compensatória e as permitem manter maior área foliar numa variedade de ambientes, mesmo nos secos e pobres (folhas compridas, formato linear) o que aumenta a área foliar “real”, mas, reduz a área foliar efetiva (Parkhurst & Loucks 1972). Também, neste grupo, a forma de vida característica permite que as folhas fiquem mais eretas; quanto mais eretas, menos as folhas ficam expostas ao excesso de sol evitando danos dessa natureza. De qualquer forma, as variáveis capturadas pelos eixos 1 e 2 não estão relacionadas à abundância de mono e eudicotiledôneas, de maneira que a correlação entre área foliar e eixo 1 não está clara. Importante destacar, também, que a área foliar foi o atributo que mais variou entre UAL's e UAP's.

A influência da abundância de mono e eudicotiledôneas na seleção de atributos que maximizaram o TCAP para o eixo 3 é facilmente percebida na sua correlação com a forma da lâmina foliar, um atributo importante que influencia a habilidade do órgão para captura de luz e pode mudar a proporção de tecido destinado à fotossíntese (Parkhurst & Loucks 1972). Em comparação com folhas de monocotiledôneas, as folhas arredondadas de eudicotiledôneas

podem ser caracterizadas por área foliar real menor. Ficou evidente que há filtragem ambiental ao longo de um gradiente de concentração de P, C e profundidade do solo, que além de resultar na convergência funcional resulta também na convergência filogenética. Dessa forma, espécies de monocotiledôneas convergem para solos profundos e pobres em P e C, e espécies de eudicotiledôneas convergem para solos rasos e mais ricos em P e C. Além disso, para afetar a estrutura filogenética de uma comunidade, os traços envolvidos nos processos de montagem devem ser filogeneticamente conservados ou ter sinal filogenético detectável (Losos 2008; Cavender-Bares 2009). A presença de sinal filogenético no nível de espécie e no nível de metacomunidade para o conjunto de atributos que maximizou o TCAP em relação ao eixo 3, corrobora essa ideia, e a ausência de sinal filogenético para os atributos maximizando TCAP em nossos resultados para os eixos 1 e 2 demonstra que espécies de diferentes linhagens podem convergir em seus atributos funcionais em situações ambientais específicas, como observado por Diaz et al. (2004) para diferentes formações vegetais de três continentes.

Com relação à divergência funcional, observamos atributos frequentemente relacionados à habilidade competitiva como altura, forma de crescimento (rosulada) (Lavorel et al 2007) tipo de caule aéreo (sublenhoso e lenhoso), e inclinação da planta (semiereta) além de atributos foliares relacionados também à exploração de recursos, que desempenham papel importante na assimilação de carbono, relações hídricas e balanço energético (Ackerly et al. 2002). No geral, a divergência foi observada em vários pontos dos gradientes ambientais, como a inclinação semiereta da planta em relação ao primeiro eixo da PCA, onde são observadas mudanças nas médias desse

atributo nos dois extremos do gradiente de fertilidade, mas sem diferenças entre as UAL's e UAP's. Isso indica que os padrões de divergência podem ter sido significativos no nosso estudo, devido à presença de microhabitats com condições específicas (que não são restritos a uma única fitofisionomia ou localidade) que têm induzido à competição ou a qualquer outro processo responsável pela limitação à similaridade das espécies coexistentes. Mas, ainda não descartamos duas outras possibilidades: a filtragem ambiental pode ocorrer nesses microhabitats e garantir diferentes médias para esses atributos (de Bello et al. 2013), cuja variação pode ser apenas resultado da escala observada; e questões biogeográficas (Ricklefs & Jenkins 2011) ou mesmo históricas podem ser mais importantes em garantir a divergência nas médias dos atributos funcionais. A influência, por exemplo, do Cerrado na vegetação do PEGU pode responder por uma variação nas médias de certos atributos que não são comumente observados em vegetação de campo. Além disso, o fogo faz parte da dinâmica natural de vegetações campestres tendo papel importante em selecionar espécies com atributos apropriados. As áreas de estudo não são manejadas pelo fogo, mas há indícios de que em outros momentos, mesmo que de forma não intencional, esse distúrbio tenha atingido pelo menos algumas das áreas, e possa ter influenciado, também, nos padrões observados nesse estudo.

Influência da abundância das espécies na estrutura funcional e filogenética

A hipótese de que as propriedades do ecossistema são fortemente influenciadas pelas características funcionais das espécies dominantes (Grime 1998) é uma das principais justificativas para a utilização deste conjunto restrito

de espécies em investigações sobre a estrutura de comunidades biológicas (Pakeman & Quasted 2007). Apesar disso, os atributos amostrados neste trabalho não esclarecem o padrão de estruturação funcional das comunidades baseado nas espécies dominantes, visto que a maioria dos atributos que maximizaram TCAP não se correlacionaram às variáveis ambientais. As plantas dominantes compartilham atributos relacionados à capacidade competitiva como maiores médias de altura e morfologia expansiva, mas diferem quanto à biologia reprodutiva (incluindo fenologia), mecanismos fotossintéticos e profundidade (ou comprimento) da raiz (Grime 1998). Talvez um conjunto de atributos como esse, que não foi amostrado em nosso trabalho, represente melhor a influência do meio sobre a seleção de espécies dominantes e suas relações com os vizinhos mais próximos e sejam os determinantes da estrutura das comunidades de plantas dominantes na região de estudo. Além disso, assumindo que espécies dominantes sejam mais generalistas e ocorram de maneira mais ou menos uniforme ao longo de gradientes, o posto de especialistas seria atribuído às espécies menos abundantes que ocupariam os nichos vagos deixados pelas abundantes. Nesse caso, a evidência para a ação de filtros abióticos ficaria por conta da presença dos atributos das espécies não dominantes, que representariam também maior divergência em relação à possível uniformidade dos atributos amostrados para as espécies dominantes.

Conclusões

Neste estudo verificamos que padrões de convergência e divergência de atributos ocorrem em todos os gradientes ambientais analisados e embora tenham sido fracos, podem indicar que tanto filtros abióticos quanto bióticos

atuam na estrutura funcional das comunidades vegetais de campo natural. Verificamos também, que, mudanças nas médias dos atributos ao longo dos gradientes são decorrentes de correlações fracas entre os atributos e as variáveis ambientais e que espécies pouco abundantes têm maior influência sobre os padrões funcionais observados. Foi encontrada correlação entre as estruturas funcional e filogenética apenas ao longo de um gradiente de concentração de C e P no solo, profundidade e porcentagem de areia no solo, indicando conservação de nicho em relação a esse gradiente; Há indícios, ainda, de que monocotiledôneas e eudicotiledôneas são igualmente filtradas por esse tipo de ambiente, mas, em extremos opostos. Desta forma, em áreas com solos mais profundos e arenosos, porém pobres em P e C há convergência de espécies de monocotiledôneas, enquanto que em solos rasos e pouco arenosos, porém mais ricos em P e C, há convergência de espécies de eudicotiledôneas.

Referências Bibliográficas

- Ackerly, D. D. 2004. Functional Strategies Of Chaparral Shrubs In Relation To Seasonal Water Deficit And Disturbance. *Ecological Monographs*, 74:25–44.
- Ackerly, D. D., Knight, C. A., Weiss, S. B., Barton, K. & Starmer, K. P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449–457.

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Bernard-Verdier, M.; Navas, M-L.; Vellend, M.; Violle, C.; Fayolle, A.; Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100: 1422–1433.
- Bodziak Jr., C & Maack, R. 2001. Contribuição ao conhecimento dos solos dos Campos Gerais no Estado do Paraná. *Brazilian Archives Of Biology And Technology* 1946-2001:127 – 163.
- Cahill Jr., J. F., Kembela, S. W., Lamba, E. G & Keddy, P. A. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10: 41–50.
- Carlucci, M. B., Streit, H., Duarte, L. D. S. & Pillar, V. D. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science* 23: 176–186.
- Cavender-Bares, J.; Kozak, K. H.; Fine, P.V.A.& Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.
- Chase, J. M & Myers, J. A. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2351-2363.

- Chesson, P. L. 1986. Environmental variation and the coexistence of species. In: Diamond, J & Case, T (eds) *Community Ecology*, pp. 240-256. Harper and Row, New York, US.
- 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. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, W. K. & Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Cruz, G. C. F. 2007. Alguns aspectos do clima dos Campos Gerais. In: Melo, M.S.; Moro, R. S. & Guimarães, G. B. (eds) *Patrimônio natural dos Campos Gerais do Paraná*, pp. 93-98. UEPG, Ponta Grossa, BR.
- Dalazoana, K., Silva, M. A. & Moro, R. S. 2007. Comparação de três fisionomias de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, PR. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 675-677.
- De Bello, F.; Vandewalle, M.; Reitalu, T.; Lep, J.; Prentice, H. C.; Lavorel, S.; Sykes, M. T. 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237-1244.
- Debastiani, V. J. & Pillar, V. D. 2012. SYNCOSA-R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics* 28: 2067–2068.

- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- Embrapa, 2006. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2ª ed. Embrapa, Brasília, BR.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*. 125: 1-15.
- Frontier, S. 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le module de baton brisé. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 25:67-75.
- Garnier, E., Salager, J. L., Laurent, G. & Sonie, L. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* 143: 119-129.
- Gotelli, N. J., McCabe, D. J. 2002. Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant

communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111–127.

Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.

Hardy, O.J. & Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology* 95: 493–506.

HilleRisLambers, J.; Adler, P. B.; Harpole, W. S.; Levine, J. M.; Mayfield, M. M. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 43: 227-48.

Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Ives, A. R. & Helmus, M. R. 2011. Generalized linear mixed models for phylogenetic analyses of community structure. *Ecological Monographs* 81: 511–525.

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

Klein, R. M. & Hatschbach, G. 1962. Fitofisionomia e notas sobre a vegetação para acompanhar a planta fitogeográfica do município de Curitiba e arredores (PR). *Boletim da Universidade Federal do Paraná* 4:1-29.

Klein, R.M. & Hatschbach, G. 1971. Fitofisionomia e notas complementares sobre o mapa fitogeográfico de Quero-Quero (Paraná). *Boletim Paranaense de Geociências* 28-29: 159-188.

Lamont, B. B., Groom, P. K. & Cowling, R. M. 2002. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope

discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology* 16: 403–412.

Lavorel, s., Diaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., Pausas, J. G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C & Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Canadell J. G., Pataki D & Pitelka L (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, DE.

Levine, J. M. & HilleRisLambers, J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254-258.

Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77:1344-1354.

Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995–1003.

Maack, R. 2012. *Geografia Física do Estado do Paraná*. 4ª ed. UEPG, Ponta Grossa, BR.

Mayfield, M. M. & Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.

Mayfield, M. M., M. F. Boni & D. D. Ackerly, 2009. Traits, habitats, and clades: Identifying traits of potential importance to environmental filtering. *American Naturalist* 174: 1–22.

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.

- Moro, R. S. & Carmo, M.R.B. 2007. A vegetação campestre nos campos gerais. In: Melo, M.S.; Moro, R. S. & Guimarães, G. B. (eds) *Patrimônio natural dos Campos Gerais do Paraná*, pp. 93-98. UEPG, Ponta Grossa, BR.
- Müller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. 1974. John Willey & Sons, New York, US.
- Pakeman, R. J. & Quested, H, M. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91-96.
- Parkhurst, D. F. & Loucks, O. L. 1972. Optimal Leaf Size in Relation to Environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., Bélair, G. & Bonsall, M. B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 165–175.
- Pérez-Harguindeguy, N, Díaz, S, Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., E, Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, O. K., Morgan, H. D., ter Steege, van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S. & Cornelissen J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.

- Pillar, V. D., Duarte, L. S., Sosinski, E. E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334–348.
- Pillar, V.D. & Duarte, L.S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13:587–596.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT. (<http://www.R-project.org/>).
- Rasband, W. S., 1997-2012. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. (<http://imagej.nih.gov/ij/>).
- Ricklefs, R. E. & Jenkins, D. G. 2011. Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2438–2448.
- Sagar, S. & Singh, J. S. 2003. Predominant phenotypic traits of disturbed tropical dry deciduous forest vegetation in northern India. *Community ecology* 4: 63-71.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D. & Kembel, S. W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098–2100.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Mcpeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review Ecology. Systematic* 33: 475-505.
- Weiher, E. & Keddy, P. 1999. Introduction – the scope and goals of research on assembly rules. In: Weiher, E. & Keddy, P. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Wilson, J. B. 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18: 451-452.
- 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. & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A ecologia funcional tem se mostrado relevante para a identificação de padrões relacionados ao nicho ocupado pelas espécies. Porém, reconhecer os determinantes desses padrões é algo muito complexo e envolve um grande trabalho investigativo que deve levar em conta escalas espaciais, temporais, processos históricos, biogeográficos entre outros. Nesse estudo verificamos que, as similaridades e diferenças funcionais das espécies coexistentes são importantes em determinar seus padrões de distribuição em escala local, embora os processos que geram esses padrões não sejam totalmente claros, mesmo com a utilização de ambas as abordagens funcional e filogenética.

Verificamos ainda que pelo menos dois aspectos podem ser relevantes para abordagens metodológicas no estudo de regras de montagem em comunidades de campo natural, pelo menos para as comunidades estudadas nesse trabalho. O primeiro se refere à importância de incluir espécies não dominantes nas análises. É consenso que a utilização de espécies dominantes é útil para a detecção de padrões em comunidades, mas antes de tudo é importante considerar a composição específica e aspectos físicos particulares da região que se pretende estudar. O segundo aspecto se refere à importância de se fazer análises separadas envolvendo mono e eudicotiledonêas. Talvez essa abordagem, não empregada aqui, possa ter dificultado a interpretação de nossos resultados. As diferenças morfológicas entre os dois grupos são evidentes e muitas vezes excludentes sob determinadas condições ambientais, como verificado em relação ao gradiente de concentração de P, C e profundidade do solo.

No que concerne à vegetação de campo natural dos Campos Gerais do Paraná, os resultados do nosso estudo, apesar de ter um apelo teórico, podem contribuir muito para o manejo dessas áreas conservadas basicamente por dois motivos: primeiro, é fornecido mais um conjunto de dados sobre a diversidade taxonômica para a região. Considerando nosso esforço amostral, a listagem de espécies obtida de fato não é representativa da diversidade taxonômica real para a região dos Campos Gerais; porém as informações são válidas para a priorização de áreas para a conservação levando em conta que algumas dessas espécies podem ser endêmicas ou ameaçadas. Segundo, fornecemos informações sobre a diversidade funcional e filogenética para as áreas de estudo, dados nunca antes obtidos para a região dos Campos Gerais. Dado a importância dos atributos funcionais em relacionar as respostas das plantas às mudanças globais ou regimes de distúrbio, sugerimos que sua análise futura não deveria ser desconsiderada em planos de manejo de áreas de conservação nos Campos Gerais do Paraná.

Anexo 1

Normas para publicação na revista *Journal of Vegetation Science*

Instructions for authors

Manuscripts must be written in English (either British or American throughout). They should be concise, because concise papers often make more impact on the reader.

Manuscript structure

Title: This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

Author names and addresses: Follow exactly the format in the most recent issue of the journal. Give e-mail addresses for all authors.

Abstract: Up to 350 words for Research or Synthesis papers (up to 200 for a Forum or Report paper). Include no references. The abstract for research papers should have named sections, normally: Question(s), Location, Methods, Results, and Conclusions. This structure can be varied when necessary, e.g. for Synthesis use whatever structure is appropriate; for theoretical papers Location is not needed; use Aim(s) instead of Question(s) for papers introducing a new method; for Forum and Report papers unstructured abstracts will be appropriate.

Keywords: There should be 8–12 keywords, separated by semicolons. Most online paper accesses come via searches with Google, Web of Science, etc., rather than by browsing the journal. A paper's hit rate may increase if title-/abstract/keywords are properly prepared. For more information see [SEO for Authors](#).

Nomenclature: Refer to a source for unified nomenclature of plant species or vegetation units, unless there be few names and their authors are given in the text.

Abbreviations: List any that are frequently used in the text.

Running head: Shortened title.

Main text: Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes. Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

Acknowledgements: Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers can go here.

Citations in the text: Use forms such as: Smith & Jones (2005) or (Smith & Jones 2005); for more than two authors: White et al. (2005); for combinations: (Smith et al. 2005 a, b; Jones 2006, 2010). Citations should be chronological by year, except where there is a list of years for the same author(s), e.g. (Zebedee 1950, 1970; Abraham 1960; Smith et al. 1965, 1974; Zebedee et al. 1969)

References section: Use the formats below. Always name all the authors for each publication and give the full name of the journals. For accepted papers copy editors may reformat references with very many authors.

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11: 359–368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178–196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY, US.

Levin, S.A. 2001. Immune systems and ecosystems. *Conservation Ecology* 5(1): article 17. URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art17> [Ecological Society of America].

Noble, D.L. 1978. *Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir*. United States Department of Agriculture [report no. 575], Washington, DC, US.

Wallin, G. 1973. *Lövskogsvegetation i Sjuhäradsbygden*. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, SE.

EndNote Reference Style File is available in our [Author Services](#).

References to computer programs: Computer programs used should be mentioned in the Methods section, e.g. "performed by DoStats (version 6.2, StatProgs Inc., Springfield, NY, US)" or "performed by Partition (version 3.0, www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm)". Only descriptions of computer programs in refereed journals or in books with an ISBN can be cited in the References section. References to computer programs should never substitute references to proper description of methods performed using these programs. The methods used should be fully described in the text, in an appendix and/or by readily-available references. A reference to a computer program and to "program defaults" is not a substitute.

Unpublished material: The References section can contain only material that is published (including early online publications with a DOI) or is a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"); "submitted" may be used only if the cited item is in some journal's editorial process, and the reference will have to be removed if the item has not been published (at least in

early online view) by that journal by the time proofs are corrected for citing paper.

References in other languages than English

1. References in the languages that use the Latin alphabet are cited in the original language. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. The use of translations should be consistent within each paper (e.g. for all citations in the paper, or all citations in less known languages translated and all citations in widespread languages not translated).

Examples:

Mucina, L. 1985. Používat' či nepoužívat' Ellenbergove indikačné hodnoty? *Biológia* 40: 511–516.

Mucina, L. 1985. Používat' či nepoužívat' Ellenbergove indikačné hodnoty? [To use or not to use Ellenberg's indicator values?]. *Biológia* 40: 511–516.

2. References in the Cyrillic and Greek alphabets are cited in the original language but transliterated to Latin alphabet. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya [Classification of Wrangel Island vegetation]. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

3. References in the languages that use other alphabets than Latin, Cyrillic and Greek: Titles of papers/chapters/books including book titles in the citations of chapters and also the titles of the journals are translated to English. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Chiu, C.-A., Lin, H.-C., Liao, M.-C., Tseng, Y.-H., Ou, C.-H., Lu, K.-C. & Tzeng, H.-Y. 2008. A physiognomic classification scheme of potential vegetation of Taiwan. *Quarterly Journal of Forest Research* 30: 89–112. [In Chinese.]

Manuscript format

Number *all pages* and *all the lines*. Use a single-column format. Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names. Units of measurement must follow the International System of Units, e.g. $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$. The time unit for contemporary phenomena can be 's', 'min', 'hr', 'week', 'mo' or 'yr'. For palaeo-time use 'ka' or 'Ma'; make always clear whether ^{14}C years or calendar years BP

(before present) are used. Dates should be in the format: 2 Sep 2010, i.e. with the month as three letters. Months on their own should be in full: September. Country abbreviations are by 2-letter code (but note UK, not GB). Use words rather than symbols where possible, especially in the Title, Abstract and Keywords, e.g. 'beta' rather than ' β '.

Numbers with units of measurement must be in digits, e.g. 3.5 g. Numbers in the text of up to ten items (i.e. integers) should be in words, e.g. "ten quadrats", "five sampling times"; above ten in digits, e.g. "11 sampling times". Use '.' for a decimal point. Thousands in large numbers (ten thousand and higher) should be indicated by a space, e.g. 10 000, but 2000. Symbols for variables and parameters should be in italics (e.g. *P*).

Tables

Numerical results should be presented as either tables or figures, but not both. Tables should be included in the manuscript text file, either embedded in the text or at the end. Table legends should be *on the same page* as the table to which they refer. The legend should contain sufficient information for the table to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the table. Units should appear in parentheses in the column headings, not in the body of the table. If some part of the table needs to be highlighted (e.g. groups of important species), use background shading (not framing or boldface). For large tables with many empty cells, fill the empty cells with dots to facilitate reading.

Figures

Figures in the submitted manuscript should be supplied at the size at which they are intended to be printed: either one-column or full-page width. They may optionally be embedded in the text. Figure legends should be included within the manuscript text file *on the same page* as the figure to which they refer. The legend should contain sufficient information for the figure to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the figure.

The definitions of symbols and lines should be given as a *visual* key on the figure itself, *not* as a word key (e.g. 'solid bars', 'open circle', 'dashed line') in the legend. Sub-graphs within one figure should be headed with a lowercase letter *and* a brief heading. Wherever space allows, full labels instead of abbreviations should be used in the figures. Scale bars should be given on microphotographs and maps.

Artwork guidelines are available at <http://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp>. The journal welcomes colour figures and plates when information would be lost if reproduced in black and white. Please note there is a charge for colour in print. When a paper is finally accepted, electronic artwork is required. See 'Accepted Papers' below.

Electronic appendices

Large figures and tables, raw data, calculation examples, computer program source, extra photographs and similar materials can be published as electronic

appendices in online 'Supporting Information'. This material will not appear in the printed paper, but will be freely available in the Wiley Online Library.

All PDF files in electronic appendices should, so far as is practicable, be prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal, using similar font types and sizes. A Microsoft Word template file can be found here. Each electronic appendix in PDF format should start with a reference to the original paper, followed by the appendix caption, for example:

Supporting Information to the paper Smith, W.R. Assembly rules in a tropical rain forest of central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. Appendix S1. A list of palm species recorded in the study area.

Written text should be in PDF, and where the reader might wish to extract text (e.g. computer program codes) also in plain text (TXT). Tables/data should be in both PDF and plain text (TXT or CSV) format. Authors are strongly encouraged (but not required) to make their primary data available in appendix tables. Figures and photographs should be in PDF format, including captions. Groups of related items (e.g. a set of figures, or of photographs) can be included in a single appendix. A detailed caption should appear in each appendix.

A list of all appendices with shortened captions should be provided at the end of the paper (after the References section), e.g. "Appendix 2. Photographs of the main types of deciduous forest in the study area-".

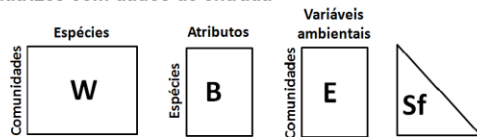
So long as text, tables, data, figures and photographs are given in the above formats, other files in any format may be given, e.g. videos, executable programs, functional spreadsheets. Each such file should have a corresponding PDF Appendix describing the file, its format and contents e.g.:

Appendix S3. Description of the video in Appendix S4, pollination.
Appendix S4. Video of bee *Apis mellifera* pollinating *Bellis perennis* (WMV format), described in Appendix S3.

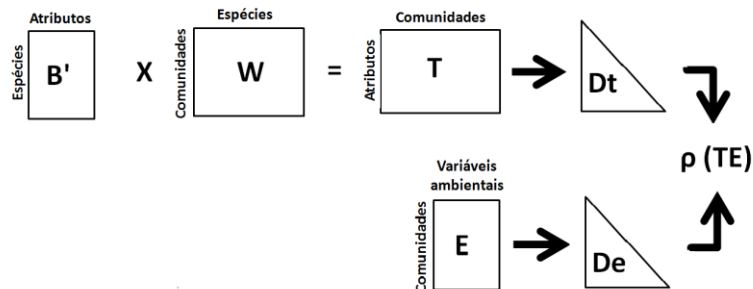
There should be a reference to the electronic appendices in the main text of the paper, e.g.: (Appendix S4, described in Appendix S3).

Electronic appendices should be submitted for review with the first version of the manuscript, but uploaded as a separate file and designated as 'Appendix for Online Publication Only'. They should not be included as additional pages within the main document.

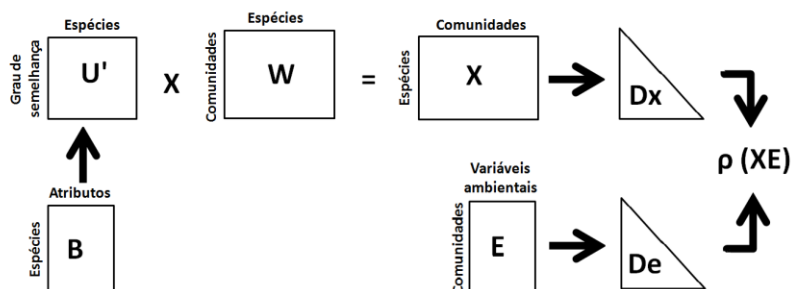
(A) Matrizes com dados de entrada



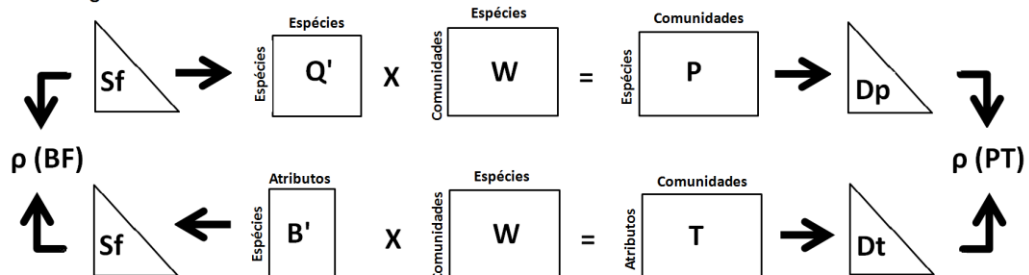
(B) Convergência de atributos



(C) Convergência e divergência de atributos



(D) Sinal filogenético



Anexo 2: Método de transferência de atributos funcionais e filogenia do nível de espécie para o nível de comunidade para encontrar padrões de convergência e divergência de atributos. (A) matrizes de dados necessárias para as análises: B – matriz de atributos funcionais; W – matriz com dados de abundância das espécies nas unidades amostrais; E – matriz contendo dados

das variáveis ambientais analisadas em cada unidade amostral; S_f – matriz de distância filogenética entre pares de espécies. (B) Método para encontrar padrões de convergência de atributos nas comunidades (TCAP) (C) Método utilizado para encontrar padrões de divergência de atributos nas comunidades (TDAP). (D) Método para encontrar sinal filogenético no nível de metacomunidade $\rho(PT)$ e no nível de espécie $\rho(BF)$. Adaptado de Pillar et al (2009) e Pillar & Duarte (2010).

Anexo 3: Lista de espécies vegetais coletadas em áreas de campo natural na região dos Campos Gerais do Paraná, sul do Brasil², e sua cobertura relativa nas fitofisionomias. CU: campo úmido; CS: campo seco; CR: campo rochoso; VV: Parque Estadual de Vila Velha; GU: Parque Estadual do Guartelá; PA: Ponte dos Arcos.

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local											
	Angiospermas			CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
APIACEAE												
<i>Eryngium canaliculatum</i> Cham. & Schltl.	-	-	-	4,52	-	1,47	-	-	-	-	-	-
<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schltl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,25
APOCYNACEAE												
<i>Fernaldia pandurata</i> (A.DC.) Woodson	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxypetalum sublanatum</i> Malme	-	-	-	-	-	-	0,24	-	-	-	-	-
ARECACEAE												
<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	-	-	-	-	0,57	-	-	-	-	5,18	-	-
ASTERACEAE												
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	-	-	3,61	-	-	0,45	-	-	-	-	-	-
<i>Ageratum conyzoides</i> (L.) L.	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis brevifolia</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,75
<i>Baccharis caprariifolia</i> DC.	-	-	-	-	-	0,56	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis crispa</i> Spreng.	1,80	3,07	8,52	-	-	3,95	-	-	-	-	-	1,00
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	-	-	-	-	0,23	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis erioclada</i> DC.	-	-	0,89	-	-	1,19	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis helichrysoides</i> DC.	-	0,20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis megapotamica</i> Spreng.	-	0,31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis cf pauciflosculosa</i> DC.	-	-	-	8,49	-	-	-	-	-	-	-	-

² Lista atualizada pela plataforma *Plantminer*, disponível em <http://www.plantminer.com/>

Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
<i>Baccharis reticularia</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	1,19	-	2,24
<i>Baccharis</i> sp1	2,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis</i> sp2	0,16	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis</i> sp3	-	-	-	0,79	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis</i> sp4	-	-	0,85	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baccharis</i> sp5	-	-	-	-	-	0,54	-	-	-	3,42
<i>Baccharis</i> sp6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,25
<i>Barrosoa betonicaeformis</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	-	-	-	-	-	0,10	-	-	-	-
<i>Bidens pilosa</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,02
<i>Calea cuneifolia</i> DC.	-	-	-	-	0,39	-	-	-	-	-
<i>Calea parvifolia</i> (DC.) Baker	-	-	-	-	-	-	28,64	4,50	4,83	-
<i>Calea triantha</i> (Vell.) Pruski	-	-	-	-	-	3,53	-	-	-	-
<i>Campovassouria cruciata</i> (Vell.) R.M.King & H.Rob.	1,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaptalia graminifolia</i> (Dusén ex Dusén) Cabrera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,75
<i>Chromolaena palmaris</i> (Sch.Bip. ex Baker) R.M.King & H.Rob.	-	-	-	-	0,28	-	-	-	-	-
<i>Chromolaena</i> sp	-	-	-	-	-	0,54	-	-	-	-
<i>Chromolaena squarrulosa</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.	-	-	-	-	-	0,45	-	-	-	-
<i>Chromolaena verbenacea</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	-	-	-	-	-	0,25	-	-	-	0,75
<i>Chrysolaena hatschbachii</i> H.Rob.	-	0,16	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysolaena platensis</i> (Spreng.) H.Rob.	-	-	-	-	1,24	-	-	-	-	-
<i>Grazielia cf intermedia</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	0,31	-	-	1,35	-	-	-	-	-	-

Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
CYPERACEAE										
<i>Ascolepis capensis</i> (Kunth) Ridl.	-	-	-	1,57	-	-	-	-	-	-
<i>Bulbostylis brevifolia</i> Palla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,93
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) Kunth ex C.B.Clarke	-	-	-	0,86	-	-	-	-	-	-
<i>Bulbostylis cf junciformis</i> (Kunth) C.B.Clarke	-	-	-	-	-	-	-	-	1,63	-
<i>Bulbostylis</i> sp	-	-	-	22,21	-	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis minima</i> Kunth	-	-	0,10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis nudipes</i> (Kunth) Palla	8,03	-	8,58	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees	-	-	-	-	5,04	-	-	-	0,67	-
<i>Rhynchospora consanguinea</i> (Kunth) Boeckeler	0,19	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton	-	-	0,42	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynchospora emaciata</i> (Nees) Boeckeler	55,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynchospora eximia</i> (Nees) Boeckeler	-	-	-	-	-	0,94	-	-	-	3,20
<i>Rhynchospora globosa</i> (Kunth) Roem. & Schult.	-	-	-	-	-	0,10	-	-	-	-
<i>Rhynchospora setigera</i> (Kunth) Griseb.	-	-	-	-	-	0,45	-	-	-	-
<i>Rhynchospora velutina</i> (Kunth) Boeckeler	0,74	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scleria hirtella</i> Sw.	-	-	0,36	-	-	0,87	-	-	-	0,75
<i>Scleria</i> sp	-	1,06	-	-	-	-	-	-	-	-
ERIOCAULACEAE										
<i>Paepalanthus albovaginatus</i> Silveira	-	0,19	-	-	-	-	-	-	-	-
EUPHORBIACEAE										
<i>Croton antisiphiliticus</i> Mart.	-	-	-	0,36	-	-	-	-	-	-
<i>Croton heterodoxus</i> Baill.	-	-	-	0,56	-	-	-	-	-	-

Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
<i>Croton serpyllifolius</i> Baill.	-	-	-	-	-	-	0,70	-	3,31	7,22
<i>Croton serratifolius</i> Baill.	-	-	0,68	-	-	-	-	-	-	-
FABACEAE										
<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip	-	-	-	-	-	-	-	-	0,35	-
<i>Chamaecrista punctata</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	-	0,16	-	3,77	-	-	-	-	1,80	-
<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	-	-	-	-	-	-	-	-	0,69	-
<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	-	-	-	-	-	-	0,48	-	-	-
<i>Crotalaria balansae</i> Micheli	-	-	-	-	-	-	1,04	-	-	-
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	-	-	-	-	-	-	0,45	-	-	-
<i>Eriosema glabrum</i> Benth.	-	-	-	3,66	-	-	1,96	-	-	-
<i>Eriosema heterophyllum</i> Benth.	-	-	-	-	3,74	-	-	-	-	-
<i>Eriosema longifolium</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	0,54	-	-	-
<i>Eriosema cf rufum</i> (Kunth) G.Don	-	-	-	-	-	-	0,16	-	-	-
<i>Macroptilium prostratum</i> (Benth.) Urb.	-	-	0,71	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mimosa dolens</i> Vell.	-	-	-	0,16	-	-	-	-	-	-
<i>Periandra mediterranea</i> (Vell.) Taub.	-	0,76	-	-	11,70	-	-	-	11,90	-
IRIDACEAE										
<i>Sisyrinchium densiflorum</i> Ravenna	-	-	-	-	-	-	-	0,40	-	-
<i>Sisyrinchium restioides</i> Spreng.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,75
<i>Sisyrinchium vaginatum</i> Spreng.	0,51	-	0,10	-	-	-	-	-	0,94	-
<i>Sisyrinchium</i> sp	2,37	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LAMIACEAE										
<i>Hypenia macrantha</i> (A.St.-Hil. ex Benth.) Harley	-	-	-	-	-	-	-	-	1,71	-

Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
<i>Hyptis althaeifolia</i> Pohl ex Benth.	-	-	1,08	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyptis caespitosa</i> A.St.-Hil. ex Benth.	-	-	-	-	0,28	-	-	-	-	-
<i>Hyptis plectranthoides</i> Benth.	-	-	-	-	-	0,16	-	-	-	-
<i>Peltodon rugosus</i> Tolm.	-	-	-	-	3,95	-	-	-	-	-
LYTHRACEAE										
<i>Cuphea linifolia</i> Koehne	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,03
MALPIGHIACEAE										
<i>Banisteriopsis campestris</i> (A.Juss.) Little	-	-	-	-	1,30	-	-	-	-	-
MALVACEAE										
<i>Peltaea edouardii</i> (Hochr.) Krapov. & Cristobal	-	-	-	-	-	0,56	-	-	-	0,25
<i>Peltaea polymorpha</i> (A. St.-Hil.) Krapov. & Cristóbal	-	-	-	-	-	-	-	0,57	-	-
MELASTOMATACEAE										
<i>Acisanthera alsinaefolia</i> (DC.) Triana	0,12	-	-	-	-	7,05	-	-	-	-
<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	-	1,58	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leandra erostrata</i> (DC.) Cogn.	-	0,20	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leandra polystachya</i> (Naudin) Cogn.	-	-	-	4,80	-	-	-	-	-	0,36
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	-	-	-	-	-	-	-	4,27	-	-
<i>Tibouchina debilis</i> (Cham.) Cogn.	-	-	-	-	0,39	2,16	-	-	-	0,25
<i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Cogn.	-	-	0,09	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tibouchina herincquiana</i> Cogn.	-	0,19	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tibouchina martialis</i> (Cham.) Cogn.	-	-	-	18,08	-	-	-	1,40	-	-
MYRTACEAE										
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	-	-	-	-	-	1,13	-	-	-	-

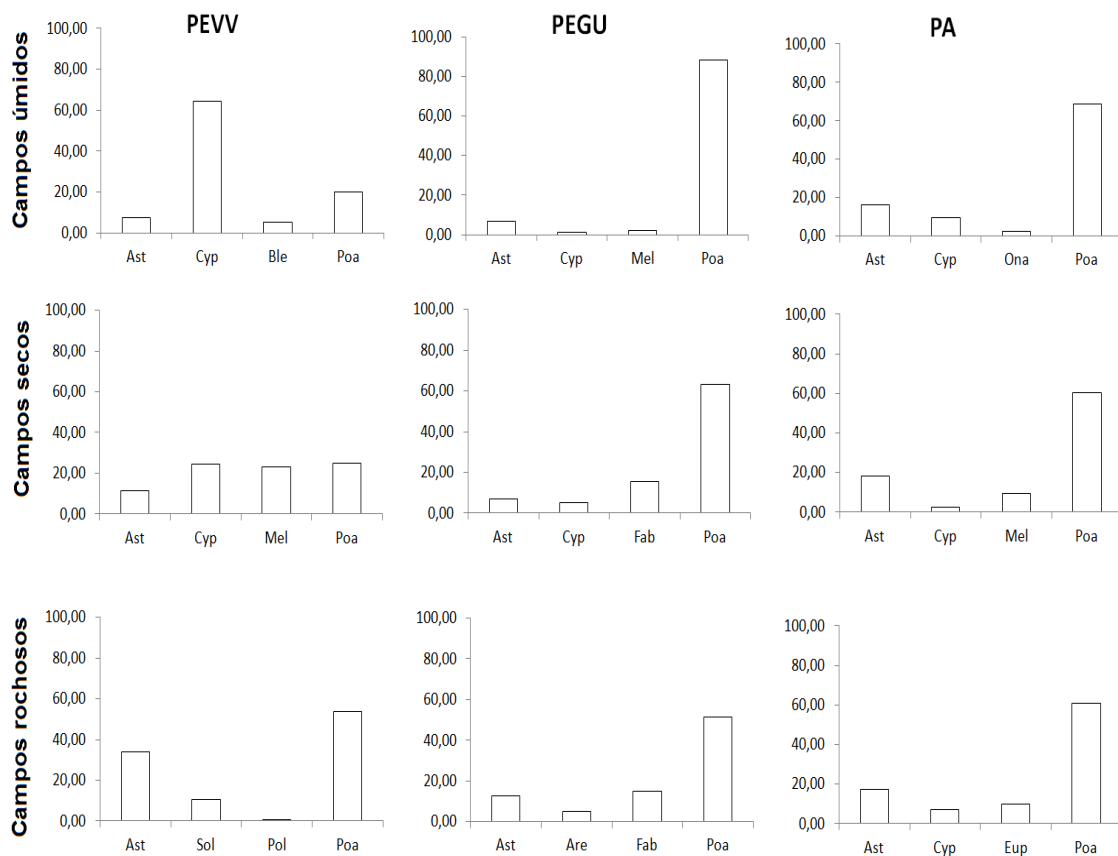
Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
<i>Panicum glabripes</i> Döll	-	8,33	0,26	-	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum laxum</i> Sw. ³	-	-	-	-	-	-	0,12	-	-	-
<i>Panicum millegrana</i> Poir.	-	-	0,52	-	-	3,34	-	-	-	1,00
<i>Panicum parvifolium</i> Lam.	-	-	3,66	-	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	-	-	-	1,34	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum schwackeanum</i> Mez	-	-	0,26	-	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum stoloniferum</i> Poir.	-	-	-	0,16	-	-	-	-	-	-
<i>Panicum</i> sp	-	-	0,18	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum cordatum</i> Hack.	7,12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum ellipticum</i> Döll	-	0,20	-	-	22,73	-	-	2,00	-	-
<i>Paspalum eucomum</i> Nees ex Trin.	-	3,53	-	-	-	-	-	1,59	-	-
<i>Paspalum polyphyllum</i> Nees ex Trin.	-	-	-	-	-	-	-	0,35	3,72	-
<i>Paspalum</i> sp1	0,78	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paspalum</i> sp2	-	-	-	0,86	-	-	-	-	-	-
<i>Saccharum angustifolium</i> (Nees) Trin.	7,31	-	9,55	-	-	-	-	-	-	-
<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees	-	-	-	-	-	0,21	-	-	-	1,29
<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees	-	0,16	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Schizachyrium</i> cf <i>tenerum</i> Nees	-	-	2,05	-	-	2,06	-	-	-	20,46
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) M.Kerguelen	-	-	0,43	-	-	1,13	-	-	-	2,78
<i>Sorghastrum scaberrimum</i> (Nees) Herter	-	-	27,58	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze	-	1,64	-	-	-	11,30	-	-	-	3,84

³Nome não resolvido. Possível sinônimo de *Steinchisma laxum* (Sw.) Zuloaga, segundo *The Plant List* e Flora do Brasil.

Continuação

Famílias/espécies	Fitofisionomia/Local									
	Angiospermas	CUVV	CUGU	CUPA	CSVV	CSGU	CSPA	CRVV	CRGU	CRPA
POLYGALACEAE										
<i>Polygala lycopodioides</i> Chodat	-	0,45	-	-	-	-	-	-	-	-
RUBIACEAE										
<i>Galianthe brasiliensis</i> (Spreng.) E.L.Cabral & Bacigalupo	-	-	-	-	-	-	-	-	1,14	-
<i>Spermacoce paranaensis</i> (E.L.Cabral & Bacigalupo) Delprete	-	-	-	-	0,71	-	-	-	-	-
<i>Spermacoce poaya</i> A.St.-Hil.	-	0,51	-	0,68	-	-	-	-	-	-
<i>Spermacoce tenella</i> Kunth	-	-	-	0,24	-	-	-	-	-	-
SOLANACEAE										
<i>Calibrachoa dusenii</i> (R.E.Fr.) Stehmann & Semir	-	-	-	0,17	-	-	-	-	0,60	-
<i>Calibrachoa paranensis</i> (Dusén) Wijsman	-	-	-	-	-	-	-	10,71	-	-
VERBENACEAE										
<i>Verbena hirta</i> Spreng.	-	-	-	-	-	0,42	-	-	-	-
<i>Verbena strigosa</i> Cham.	-	-	-	-	0,35	-	-	-	-	-
<i>Verbena</i> sp	-	-	0,17	-	-	-	-	-	-	-
PTERIDÓFITAS										
BLECHNACEAE										
<i>Blechnum cordatum</i> (Desv.) Hieron.	5,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CYATHEACEAE										
<i>Cyathea</i> sp	-	-	-	0,22	-	-	-	-	-	-
POLYPODIACEAE										



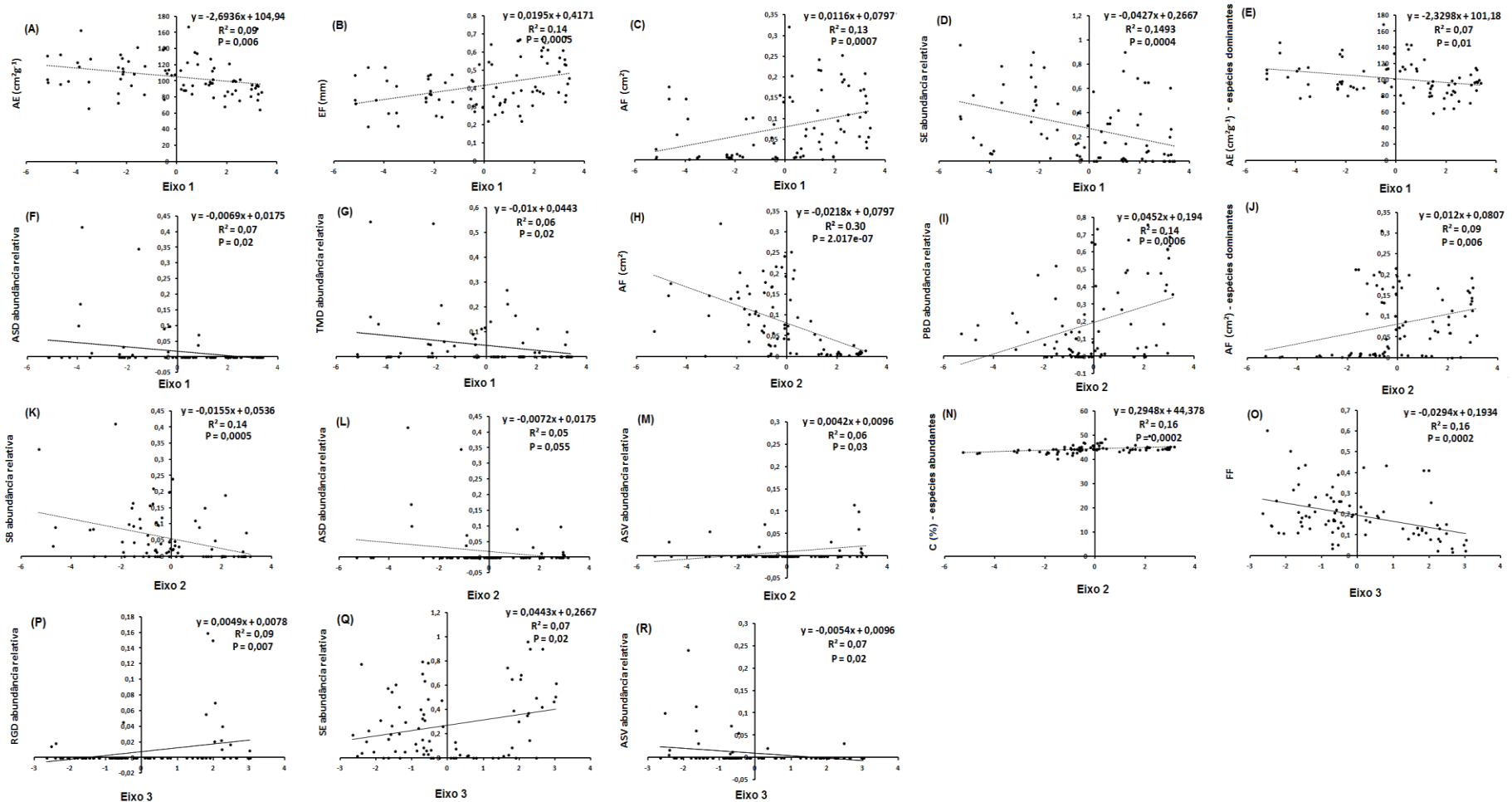
Anexo 4: Abundância relativa das quatro principais famílias amostradas em cada fitofisionomia (UAL) e local (UAP) em áreas de campo natural do sul do Brasil. PEVV: Parque Estadual de Vila Velha; PEGU: Parque Estadual do Guartelá; PA: Ponte dos Arcos; Ast: Asteraceae; Cyp: Cyperaceae; Ble: Blechnaceae; Poa: Poaceae; Mel: Melastomataceae; Ona: Onagraceae; Fab: Fabaceae; Sol: Solanaceae; Pol: Polypodiaceae; Eup: Euphorbiaceae.

Anexo 5: Escores dos autovetores dos três primeiros eixos da Análise de Componentes Principais obtidos a partir de 18 variáveis físicas e nutricionais do solo da região dos Campos Gerais do Paraná. Valores entre parênteses representam a porcentagem de variação de cada eixo. As variáveis são apresentadas em ordem decrescente com base na magnitude da variação no eixo 1.

Variáveis do solo	PCA 1 (33%)	PCA 2 (20%)	PCA 3 (14%)
Mg ²⁺	-0,34	-0,23	-0,04
Fe	-0,33	0,18	0,14
pH	-0,31	-0,20	0,06
Cu	-0,30	0,26	0,05
Saturação por Al ³⁺ (M)	0,30	0,32	0,05
Mn	-0,29	0,22	0,18
K	-0,29	0,15	-0,27
Saturação por bases (V)	-0,28	-0,35	-0,12
Ca ₂	-0,28	-0,29	-0,24
Zn	-0,19	-0,03	0,22
Silte	-0,18	0,30	-0,24
Argila	0,14	0,10	-0,16
Areia	0,13	-0,33	0,29
Cobertura de rocha	0,12	-0,23	-0,27
C	-0,12	0,25	-0,36
Cobertura de solo	0,08	0,19	-0,20
Profundidade	-0,07	0,25	0,34
P	0,05	-0,02	-0,48

Anexo 6: Média das variáveis físicas e nutricionais do solo para cada UAL e UAP. Valores entre parênteses representam o desvio padrão.

Variáveis do solo																		
UAL/ UAP	cmolc/dm3				mg/dm3	g/dm3	%		mg/Kg				g/Kg-1			%		
	pH	Ca ⁺²	Mg ⁺²	K ⁺	P	C	V	M	Cu	Mn	Fe	Zn	arg	sil	areia	Csolo	Crocha	prof
CUVV	4,00	0,24	0,49	0,15	1,67	24,80	9,00	54,67	0,73	42,57	255,70	3,80	54,33	183,33	762,67	2,89	0,00	100,00
	(0,15)	(0,19)	(0,38)	(0,02)	(0,18)	(2,40)	(6,06)	(20,97)	(0,05)	(0,64)	(3,99)	(1,13)	(22,61)	(12,50)	(10,83)	(4,83)	(0,00)	(0,00)
CUGU	3,77	0,10	0,10	0,08	3,40	23,17	3,33	85,33	0,23	-0,23	109,17	3,43	92,00	100,33	808,67	1,11	0,00	46,86
	(0,05)	(0,00)	(0,00)	(0,01)	(0,79)	(8,40)	(0,50)	(1,32)	(0,05)	(0,28)	(40,55)	(2,49)	(6,00)	(10,83)	(16,35)	(2,20)	(0,00)	(14,53)
CUPA	3,77	0,48	0,28	0,27	6,37	57,37	5,67	73,33	0,77	21,20	240,07	2,67	100,33	233,33	667,00	0,00	2,22	93,42
	(0,05)	(0,14)	(0,07)	(0,04)	(1,83)	(7,10)	(2,50)	(8,67)	(0,10)	(6,13)	(22,03)	(0,35)	(10,83)	(12,50)	(6,00)	(0,00)	(6,67)	(10,74)
CSVV	3,77	0,19	0,19	0,15	4,17	29,30	4,33	82,00	0,33	15,63	113,07	1,93	71,00	400,33	529,67	49,44	0,00	9,58
	(0,05)	(0,06)	(0,06)	(0,01)	(1,10)	(4,21)	(1,00)	(3,77)	(0,13)	(3,48)	(15,88)	(0,80)	(16,73)	(47,09)	(62,50)	(12,36)	(0,00)	(7,78)
CSGU	3,73	0,10	0,10	0,07	2,03	13,47	3,67	82,67	0,13	4,53	103,90	0,83	100,33	79,33	821,00	7,11	0,00	58,17
	(0,13)	(0,00)	(0,00)	(0,01)	(0,35)	(5,36)	(1,00)	(2,78)	(0,05)	(4,26)	(26,45)	(0,05)	(10,83)	(6,50)	(6,00)	(9,71)	(0,00)	(25,14)
CSPA	4,20	0,60	0,57	0,22	3,50	31,07	13,00	52,67	0,30	7,87	154,60	2,60	79,67	179,33	742,00	2,56	0,56	27,78
	(0,48)	(0,26)	(0,30)	(0,02)	(0,46)	(2,40)	(5,68)	(20,93)	(0,09)	(4,38)	(24,13)	(0,74)	(25,00)	(16,35)	(40,83)	(6,62)	(1,67)	(18,33)
CRVV	3,53	0,24	0,15	0,11	6,40	25,80	5,67	72,33	0,23	5,07	112,00	2,97	38,00	71,00	892,00	12,11	18,00	6,74
	(0,05)	(0,22)	(0,10)	(0,01)	(1,35)	(6,01)	(3,50)	(16,46)	(0,18)	(5,45)	(6,53)	(1,31)	(0,00)	(6,00)	(6,00)	(6,72)	(16,12)	(3,24)
CRGU	3,43	0,20	0,10	0,09	5,90	31,47	4,00	85,33	0,13	0,47	76,17	1,07	142,00	71,00	788,00	9,44	55,89	2,67
	(0,05)	(0,09)	(0,00)	(0,01)	(0,69)	(4,65)	(1,73)	(6,14)	(0,05)	(0,43)	(26,37)	(0,30)	(16,73)	(16,73)	(21,65)	(16,36)	(23,55)	(2,82)
CRPA	3,97	0,83	0,47	0,15	5,60	30,57	17,00	34,67	0,30	5,87	132,43	1,97	54,33	142,00	804,67	0,78	35,33	1,81
	(0,41)	(0,59)	(0,27)	(0,00)	(0,61)	(8,58)	(11,32)	(23,40)	(0,09)	(7,25)	(49,14)	(0,35)	(6,50)	(27,01)	(33,07)	(1,30)	(31,95)	(2,22)



Anexo 7: Regressões lineares entre os atributos que maximizaram o TCAP em função dos três eixos da PCA. Dados apresentados somente para casos de correlação significativa entre atributo e eixo da PCA ($P < 0,05$). Para códigos dos atributos, ver tabela 1 no texto.