



MARIANA CAROLINE MOREIRA MORELLI

**VARIAÇÕES TEMPORAIS DE COMUNIDADES
E ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO DE
POPULAÇÕES ARBÓREAS AO LONGO DE UM
GRADIENTE ALTITUDINAL**

**LAVRAS – MG
2017**

MARIANA CAROLINE MOREIRA MORELLI

**VARIAÇÕES TEMPORAIS DE COMUNIDADES E ESTRATÉGIAS DE
CRESCIMENTO DE POPULAÇÕES ARBÓREAS AO LONGO DE UM
GRADIENTE ALTITUDINAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos
Orientador

Dr. Jean Daniel Morel
Coorientador

**LAVRAS – MG
2017**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Morelli, Mariana Caroline Moreira.

Variações temporais de comunidades e estratégias de crescimento de populações arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal / Mariana Caroline Moreira Morelli. –2017.

87 p.

Orientador(a): Rubens Manoel Dos Santos.

Coorientador(a): Jean Daniel Morel.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Dinâmica Florestal. 2. Florestas Estacionais. 3. Características Funcionais. I. Dos Santos, Rubens Manoel. II. Morel, Jean Daniel. III. Título.

MARIANA CAROLINE MOREIRA MORELLI

**VARIAÇÕES TEMPORAIS DE COMUNIDADES E ESTRATÉGIAS DE
CRESCIMENTO DE POPULAÇÕES ARBÓREAS AO LONGO DE UM
GRADIENTE ALTITUDINAL**

**TEMPORARY VARIATIONS OF COMMUNITIES AND GROWTH
STRATEGIES OF ARBORIAL POPULATIONS ALONG AN
ALTITUDINAL GRADIENT**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 20 de fevereiro de 2017.

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa

Dra Maria das Dores Magalhães Veloso

Dr. Jean Daniel Morel

UFLA

UNIMONTES

UFLA

Dr. Rubens Manoel dos Santos
Orientador

Dr. Jean Daniel Morel
Co-orientador

**LAVRAS – MG
2017**

*“Mas é preciso ter manha
É preciso ter graça
É preciso ter sonho sempre
Quem traz na pele essa marca
Possui a estranha mania
De ter fé na vida
Mas é preciso ter força
É preciso ter raça
É preciso ter gana sempre
Quem traz no corpo a marca
Maria, Maria
Mistura a dor e a alegria”*

(Milton Nascimento / Fernando Brant)

*“... de tudo ficaram três coisas:
a certeza de que estamos começando,
a certeza de que é preciso continuar
e a certeza de que podemos ser interrompidos antes de terminar.
Façamos da interrupção um caminho novo,
da queda um passo de dança,
do medo uma escola,
do sonho uma ponte,
da procura um encontro,
e assim terá valido a pena existir”*

(Fernando Sabino – Encontro Marcado)

*“Há que se cuidar da vida...
Há que se cuidar do mundo...
Tomar conta da amizade...
Alegria e muito sonho...
Espalhados no caminho...
Verdes, planta e sentimento...
Folhas, coração...
Juventude e fé...”*

(Milton Nascimento / Wagner Tiso)

À Vânia Maria

AGRADECIMENTOS

A **Deus**, pela vida;

À **Universidade Federal de Lavras (UFLA), Pró-Reitoria de Pós-Graduação** e ao **Departamento de Ciências Florestais**, por meio de seus professores e funcionários, pela formação acadêmica, suporte técnico e disponibilidade, que permitiram realizar este trabalho e concluir este curso;

Ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)**, ao **Conselho Nacional de Apoio à Pesquisa (Capes)** e à **Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG)**, pela concessão de bolsa de mestrado e auxílio financeiro à execução da pesquisa;

Ao professor, **Rubens Manoel dos Santos**, por chamar para si a responsabilidade de me orientar, pelos ensinamentos, paciência, idas a campo e pelo aguçado senso científico que ampliou o alcance da minha visão;

Ao pesquisador, **Jean Daniel Morel**, pela co-orientação, cuja dedicação foi de fundamental importância no levantamento inicial dos dados, pela troca de ideias e pelos conselhos técnicos;

À professora, **Ana Carolina Maioli Campos Barbosa**, por me receber no Laboratório de Dendroecologia e por todo o suporte nesta etapa;

À minha mãe, **Vânia**, pela dedicação e sacrifícios que se revelam nesta conquista e ao meu pai, **Morelli**, por todo o apoio durante o curso;

Aos amigos da **Ecologia Florestal**, incluindo estudantes de graduação e pós-graduação: Poly, Geonvany, Felipe, Alisson, Cléber, Nathalle, Wilder, Dora, Carol, Deborah, David, Kaline, Gabriel Assis, Nat, Vinícius, Flávia, Matheus Coutinho, por cada troca de conhecimento, por cada risada, por cada cafezinho, por cada carona para o centro, por cada socorro nos momentos de apuros, vocês são demais;

Às amigas de república, **Yasmini** e **Rayssa**, pela amizade, presença nos momentos acadêmicos importantes, convivência harmoniosa, pelas distrações dos finais de semana, pelas comidas coletivas, pelas resenhas;

Aos **meus irmãos**, Victor, Iago, Renato, Tales e Aline, aos **meus tios** Jânio, Rena, João, Marisa, Beatriz, Vanda, Virginia aos **meus avós**, Licinha, Lourdes e Morelli, às **minhas primas-irmãs** Patrícia e Tamara; e aos demais membros de **minha amada e grande família**, que tanto me apoiam;

Aos **amigos de longa data**: Camila, Silvinha, Alice, Celina, Lorena, Hugo, Nondas, Clara, Ronaldo, Hannah, Tiago, pelo incentivo constante.

RESUMO

O objetivo do primeiro artigo foi analisar as modificações estruturais ocorridas em uma comunidade arbórea de floresta estacional semidecidual, localizada no município de Minduri, MG, durante o período de 5 anos (2010-2015) de monitoramento. Para tanto, buscou responder a seguinte pergunta: como a dinâmica estrutural da floresta varia ao longo do gradiente altitudinal? Em 2010 deu-se início aos estudos ecológicos na área por meio do levantamento estrutural da comunidade arbórea, com alocação de 30 parcelas permanentes de 10x40 m, ao longo de cinco cotas altitudinais, totalizando uma amostragem de 1,2 ha. Todos os indivíduos arbóreos vivos, que atendiam ao critério de inclusão (CAP $\geq 15,7$ cm), foram medidos em circunferência. Em 2015 ocorreu o inventário de monitoramento, onde os indivíduos sobreviventes foram mensurados. Não foram observadas tendências consistentes em alterações na estrutura da floresta durante o intervalo de 5 anos no gradiente altitudinal. A comunidade a 1200 m de altitude apresentou as menores taxas de dinâmica se diferenciado das demais e a comunidade a 1500 m se diferenciou por apresentar maior taxa de recrutamento. As demais apresentaram respostas semelhantes, sugerindo que a floresta é adaptada às condições ambientais de cada cota altitudinal. O segundo artigo analisou seis populações de *Asiposperma olivaceum* Müll. Arg., espécie que se distribui amplamente ao longo do gradiente altitudinal. Foram mensuradas área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, espessura foliar, tamanho e diâmetro do pecíolo. Calculou-se a densidade básica da madeira, bem como foram feitas contagem e medições das larguras dos anéis de crescimento. As estratégias de crescimento foram caracterizadas através de medições de atributos de folha e caule, além disso, taxas de incremento diamétrico foram acumuladas para construir curvas de crescimento. Estratégias de rápido crescimento foram observadas nas cotas mais baixas, bem como ritmo de crescimento mais lento foi encontrado nas cotas mais altas, sugerindo que com o aumento da altitude ocorre maior investimento de recursos em densidade da madeira, folhas espessas e duráveis. Na análise multivariada as características de espessura foliar, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria e densidade da madeira mostraram claramente associações e maiores eixos voltados para as cotas de 1300, 1400 e 1500 m. As diferenças nos traços entre os indivíduos refletem variação nas estratégias de crescimento. Estas diferentes estratégias auxiliarão na compreensão da mudança da distribuição de espécies sob cenários de alterações climáticas previstas.

Palavras-chave: Dinâmica florestal. Florestas estacionais. Características funcionais.

ABSTRACT

The aim of this paper was to analyze the structural changes in a tree community of semideciduous forest, located in the Minduri, Minas Gerais, during the period of 5 years (2010-2015) to monitor and detect patterns associated with altitudinal variation in which the community is submitted. To this end, it sought to answer the following question: how does the structural dynamics of the forest vary along the altitudinal gradient? In 2010, ecological studies were started in the area through a structural survey of the tree community, with allocation of 30 permanent plots of 10x40 m, along five altitudinal levels, totaling a sampling of 1.2 ha. All living arboreal individuals, who met the inclusion criterion ($CAP \geq 15.7$ cm), received numbered almanac labels and were measured in circumference. In 2015, the monitoring inventory, where the surviving individuals were measured, the counts dead and the recruits incorporated into the sampling. Structural modifications were analyzed by obtaining dynamics rates related to the demography of individuals and biomass at each altitudinal elevation. There were no consistent trends in changes in forest structure during the 5-year interval in the altitudinal gradient. The community at 1200 m altitude had the lowest rates of dynamics if differentiated from the others and the community at 1500 m was differentiated by having a higher rate of recruitment. The others presented similar responses, suggesting that the forest is adapted to the environmental conditions of each altitude altitudinal. The second article analyzed six populations of *Asiposperma olivaceum* Müll. Arg., A species that differs widely along the altitudinal gradient. Leaf area, specific leaf area, leaf dry matter, leaf thickness, petiole size and diameter were measured. The basic density of the wood was calculated as well as counting and measurements of the widths of the growth rings. The growth strategies were characterized by measurements of leaf and stem attributes, in addition, diametric increase rates were accumulated to construct growth curves. Rapid growth strategies were observed at the lower levels, as well as slower growth rhythm was found at the higher levels, suggesting that with increasing altitude there is a greater investment of resources in wood density, thick and durable leaves. In the multivariate analysis the characteristics of leaf thickness, petiole diameter, material content and wood density clearly showed associations and larger axes facing the 1300, 1400 and 1500 m coordinates. Differences in traits among individuals reflect variation in growth strategies. These different strategies will help in understanding the changing species distribution under predicted climate change scenarios.

Keywords: Forest dynamics. Seasonal forest. Functional traits.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE

1 APRESENTAÇÃO GERAL	11
2 REFERENCIAL TEÓRICO	13
3 CONSIDERAÇÕES GERAIS	22
REFERÊNCIAS	23
SEGUNDA PARTE	28
ARTIGO 1 VARIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL	28
1 INTRODUÇÃO	31
2 MATERIAL E MÉTODOS	33
3 RESULTADOS	38
4 DISCUSSÃO	44
5 CONCLUSÃO	49
REFERÊNCIAS	50
ARTIGO 2 CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO DE POPULAÇÕES AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL DE UMA FLORESTA NEOTROPICAL	57
1 INTRODUÇÃO	60
2 MATERIAL E MÉTODOS	62
3 RESULTADOS	68
4 DISCUSSÃO	76
5 CONCLUSÃO	81
REFERÊNCIAS	82

PRIMEIRA PARTE

1 APRESENTAÇÃO GERAL

A área de estudo está na mesorregião Campo das Vertentes de Minas Gerais, inserida nas regiões paisagísticas e macroecológicas do Domínio Atlântico, porém abriga fisionomia de Cerrado e regiões ecotonais. Entre as fisionomias florestais do Domínio Atlântico, estão as Florestas Estacionais, encontradas em locais de grande heterogeneidade ambiental. Esta vegetação está fortemente relacionada à sazonalidade de chuvas, mas possui fortes correlações florísticas com as Florestas Ombrófilas. O estudo de Oliveira-Filho e Fontes (2000) tornou-se clássico por mostrar que as transições de Florestas Estacionais podem ser abruptas a graduais. Recentemente uma revisão deste trabalho foi lançada corroborando os resultados e reforçando a importância da altitude e suas correspondentes variações climáticas sobre a distribuição e diferenciação das espécies, mostrando forte correlação com a diferenciação interna tanto das Florestas Ombrófilas quanto das Florestas Estacionais (EISENLOHR e OLIVEIRA FILHO; 2015).

A maior parte dos trabalhos que abordam a influência da variação altitudinal na vegetação é destinada as Florestas ombrófilas, face à sua localização ao longo de cadeias montanhosas na zona costeira e devido às poucas áreas ocupadas por formações estacionais acima de 1000 m de altitude (MOREL, 2014; IBGE, 2012). Motivados por esta lacuna científica, no ano de 2010, membros do Laboratório de Conservação e Manejo da Biodiversidade (CONFLORA), do Departamento de Ciências Florestais, da Universidade Federal de Lavras, desenvolveram uma pesquisa ecológica em uma área de Floresta Estacional Semidecidual ao longo de um gradiente altitudinal no Sul de

Minas Gerais. Os trabalhos do CONFLORA foram baseados na realização de dois projetos de pesquisa, financiados pela Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Os resultados destes estudos evidenciaram que a vegetação possui variações significativas associadas à variação altitudinal, que condiciona grande heterogeneidade ambiental à área, proporcionando diferentes habitats e distintas expressões fisionômicas. Diante disso, faz-se necessário o monitoramento desta área, visando acompanhar os padrões e processos identificados. Com o presente trabalho, a compreensão científica, em torno das Florestas Estacionais, ganha novos elementos, voltados para variações da dinâmica, morfológicas e funcionais, buscando dispor de informações que maximizem a concepção das variações dessas florestas, ao longo de gradientes altitudinais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Gradientes altitudinais

Gradientes de altitude são importantes ferramentas para se testar respostas ecológicas e evolutivas da biota a influências geofísicas, como a baixa temperatura (KÖRNER, 2007). Primeiramente porque ecossistemas encontrados em altas elevações são evolutivamente e ecologicamente distintos daqueles que se encontram em altitudes mais baixas. E em segundo lugar, a substituição de espécies ao longo de gradientes altitudinais é responsável em grande parte, pela alta diversidade de muitos hotspots de biodiversidade da Terra, com aproximadamente 70.000 espécies endêmicas encontradas em 11 hotspots envolvendo ambientes tropicais montanhosos (MYERS et al., 2000; MALHI et al., 2010).

Grinnell (1914) foi um dos primeiros a apontar que os gradientes de altitude podem fornecer informações importantes sobre como espécies vegetais e animais são limitadas por condições ambientais. Posteriormente, ele destacou a utilidade dos estudos ao longo de gradientes ambientais para a compreensão de como a dinâmica e adaptações evolutivas são governadas por fatores ambientais (GRINNELL, 1924). Similarmente, os estudos clássicos de Whittaker (1956; 1960) nas montanhas Smoky e Siskiyou nos Estados Unidos, exploraram os fatores que moldam as comunidades ao longo de gradientes de altitudinais.

Aproximadamente um quarto da superfície terrestre é coberta por montanhas, abrigando pelo menos um terço da diversidade de espécies vegetais terrestres (KÖRNER, 2007). Portanto, gradientes altitudinais, apresentam desafios importantes e recorrentes à adaptação de plantas em grande parte do mundo. Apesar de algumas espécies conseguirem crescer ao longo de uma vasta gama de altitudes, adaptando-se às condições do ambiente através de

plasticidade fenotípica e modificação genética, a maioria das espécies é limitada na sua distribuição em intervalos estreitos de altitude. Por conseguinte, ao longo de um gradiente altitudinal é notável que determinadas espécies de plantas são substituídas por outras espécies, dando origem a diferentes tipos de vegetação em diferentes altitudes (BYARS et al., 2007; HOVENDEN; VANDER SCHOOR, 2004).

Grytnes et al. (2006) estudaram as mudanças na riqueza de espécies de três grupos funcionais ao longo de um gradiente altitudinal (310-1135 m). Os autores mostraram que a riqueza de espécies atingiu seu ponto máximo em altitudes intermediárias, corroborando alguns estudos similares (KESSLER, 2000; GRYTNES; VETAAS, 2002; GRYTNES, 2003); enquanto outros estudos mostraram tendências decrescentes no número de espécies (GRYTNES, 2003; FOSAA, 2004). Apesar dos muitos estudos sobre padrões de riqueza de espécies ao longo de gradientes altitudinais nenhum padrão consistente foi encontrado.

Segundo Whitmore (1990), uma das mudanças mais evidentes que ocorrem com o aumento da altitude é uma diminuição gradual da altura das árvores. Em regiões equatoriais, florestas com altitudes em torno de 1000-1200 m atingem uma altura máxima de 25-35 m (no máximo 40 m), enquanto em florestas encontradas a 1800-2200 m, as árvores não crescem mais que 18-22 m. Uma série de explicações para o crescimento reduzido em florestas tropicais em altas altitudes tem sido sugerida, pelas baixas temperaturas em função da densa cobertura de nuvens (GRUBB, 1977), pelo stress ocasionado por secas periódicas em solos rasos e baixa oferta de nutrientes (TANNER et al. 1998), os ventos fortes, ou a radiação UV-B elevada, ocasionando danos ao aparelho fotossintético das plantas que se encontram em maiores altitudes (FLENLEY, 1996).

Outros estudos têm analisado padrões de biomassa florestal ao longo de gradientes de altitude nas montanhas tropicais e descobriram que o clima

(temperatura e precipitação), topografia e perturbação explicaram 60-91% da variância na biomassa viva e armazenamento de carbono (LEUSCHNER et al., 2007, GIRARDIN et al., 2010 e ALVES et al., 2010). A interpretação dos resultados obtidos a partir de tais obras torna-se difícil quando os gradientes selecionados incluem mudanças ambientais que refletem as peculiaridades locais ou regionais. Körner (2007) chama a atenção para a existência de duas categorias de mudanças ambientais com a altitude: aquelas fisicamente associadas a metros acima do nível do mar, tais como pressão atmosférica, temperatura e turbidez atmosférica; e aquelas que geralmente não são especificamente relacionadas à altitude, como umidade, horas de sol, velocidade do vento, sazonalidade, geologia e até mesmo o uso antrópico da terra.

Segundo Körner (2007), existem quatro mudanças atmosféricas principais associadas com o aumento da altitude: (i) diminuição da pressão atmosférica total e da pressão parcial de todos os gases atmosféricos (dos quais O₂ e CO₂ são de particular importância para a vida); (ii) redução da temperatura atmosférica, com implicações para a umidade do ambiente; (iii) aumento da radiação sob um céu sem nuvens, tanto como radiação solar e radiação térmica de saída noturna (por causa da redução da turbidez atmosférica); e (iv) uma fração mais elevada de radiação UV-B na radiação solar total.

2.2 Dinâmica de comunidades florestais

Monitorar as modificações que ocorrem na estrutura, composição florística e processos ecológicos de florestas tropicais ao longo do tempo são os principais objetivos dos estudos de dinâmica de comunidades florestais (MEYER et al., 2015). Esse monitoramento é feito através do levantamento estrutural da floresta em no mínimo dois períodos distintos, geralmente, em parcelas permanentes. A montagem e a dinâmica de comunidades ecológicas são

frequentemente demonstradas pela variação interespecífica nas taxas de demografia (mortalidade e recrutamento) e biomassa (PACALA et al. 1996; REES et al. 2001).

Os primeiros estudos de dinâmica ganharam visibilidade, em razão da abrangência e foram realizados na Estação Ecológica de La Selva, Costa Rica, por Diana Lieberman, Milton Lieberman e demais autores, que amostraram 12,4 ha de floresta tropical no ano de 1969. A primeira remedição foi feita entre junho de 1982 e fevereiro de 1983 e os principais resultados deste estudo foram mostrados na publicação de Lieberman et al. (1985), onde os autores relatam a escassez de trabalhos maiores, em longo prazo, que abarquem a demografia de florestas tropicais. Este trabalho trouxe importantes informações sobre a dinâmica florestal de La Selva, entretanto, os autores discutem que o intervalo entre as medições foi muito extenso (13 anos), perdendo detalhes sobre mortalidade na floresta. Neste sentido, os autores recomendaram intervalos de 2 a 4 anos, em florestas com dinâmica acelerada, para um melhor entendimento dos processos demográficos.

Desde então os estudos de dinâmica se tornaram cada vez mais frequentes e com diferentes abordagens. Sherman et al. (2012) analisaram a dinâmica demográfica e da biomassa ao longo de um gradiente de altitude em um floresta montana tropical sujeita a perturbações na Cordilheira Central, República Dominicana. Os autores testaram a hipótese de que a perturbação crônica ocasionada pelo fogo, vento, inundações e deslizamentos de terra resulta em baixa biomassa acima do solo, altas taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento em comparação com outras florestas tropicais montanas. Os resultados deste estudo mostraram altas taxas de rotatividade em número de indivíduos e área basal, corroborando a hipótese levantada. Em relação à altitude, encontraram-se padrões de declínio de biomassa acima do solo, mas a mortalidade e o recrutamento não apresentaram tendências com a altitude.

Outro estudo pertinente que aborda os aspectos altitudinais em relação à dinâmica foi desenvolvido por Bellingham e Tanner (2000) na Jamaica no período de 1990 a 1994. O objetivo era determinar se haviam diferenças consistentes de crescimento, mortalidade e recrutamento entre as partes mais baixas nas encostas e as partes mais altas, nas cristas de uma floresta tropical montana. Neste estudo a mortalidade foi maior nas encostas, mas o recrutamento não teve diferenças entre os ambientes. A área havia passado recentemente por um furacão e os efeitos no pH, e outras características do solo foram positivamente correlacionadas com o crescimento e o recrutamento, enquanto a mortalidade foi altamente correlacionada com o ângulo de inclinação do terreno e as perturbações. Não foi possível fazer generalizações sobre a altitude neste trabalho, os resultados refletiram o histórico e as características locais.

Um gama crescente de trabalhos de dinâmica tem atentado à questão da mudança climática local e regional, mostrando que a mortalidade está aumentando em muitas florestas em todo o mundo (VAN MANTGEM et al., 2009; ANDEREGG et al., 2012; WILLIAMS et al., 2013), e os aumentos frequentemente são atribuídos à mudança climática (ALLEN et al., 2010). Principalmente em regiões de elevada latitude, onde as alterações no clima se revelam de forma mais pronunciada sobre a produtividade florestal. Entretanto, as alterações causadas por mudanças no clima não são consensuais. Outros autores apontam a importância das mudanças sucessionais e estruturais após perturbações, mostrando maiores correlações com o crescimento e mortalidade das árvores e com pouco ou nenhum efeito das alterações no clima (GIRARDIN et al., 2012; SILVA; ANAND, 2012; THORPE; DANIELS, 2012).

Com o avanço da ecologia florestal, os estudos de dinâmica tornaram-se mais comuns e contam com novos elementos. Por exemplo, o trabalho de Lida et al. (2016), propõe a associação de características funcionais das espécies para predizer sobre taxas demográficas em uma floresta subtropical. As espécies com

maior densidade de venação foliar, aréolas menores e menos suculentas, apresentaram maior crescimento em diferentes classes de altura das árvores, bem como, maior densidade de venação foliar, maior área foliar e menor densidade da madeira foram associadas com as altas taxas de mortalidade.

Os principais problemas observados nos estudos de longa duração estão relacionados às questões de amostragens tendenciosas, falta de dados meteorológicos importantes em função da dificuldade de se instalar microestações na área de estudos. É importante propor estratégias que melhorem as investigações, tais como, explorar ao máximo o potencial de transectos ao longo de gradientes altitudinais de florestas tropicais; monitoramentos constantes; incorporações de novos dados baseados em solo, utilização de ferramentas de sensoriamento remoto, criação de plataforma de compartilhamento de dados; e maior incentivo financeiro para apoiar pesquisas de longo prazo nestes ambientes de mudanças abruptas.

2.3 Características funcionais de plantas

As plantas desenvolveram diversas estratégias ao longo da sua história evolutiva para ter sucesso em ambientes variados da Terra (ADLER et al., 2014). As características funcionais são atributos que têm potencial de influência no estabelecimento, sobrevivência ou *fitness* de uma espécie em seu ambiente natural, podendo interferir na capacidade das espécies de adquirir, utilizar e conservar os recursos (REICH et al., 2003). Nesse sentido, estudos sobre variações nas características funcionais podem revelar padrões de distribuição das espécies, bem como respostas a variações ambientais e ou alterações no seu ambiente natural (WESTOBY et al., 2002).

Adler et al. (2014) fizeram uma meta-análise a partir de um banco de dados de características globais de 222 espécies, observaram e relataram como a

história de vida das plantas possuem relações com suas características funcionais. Os autores mostraram que medidas morfológicas simples podem prever onde uma espécie se enquadra, dentro da escala global de estratégias de história de vida, já que foi constatado que espécies com grandes sementes, folhas de vida longa e madeira densa, têm taxas de crescimento populacionais influenciadas principalmente pela sobrevivência, enquanto o rápido crescimento e reprodução têm uma maior influência na dinâmica de espécies com sementes pequenas, folhas de curta duração, ou madeira macia. Essa descoberta aumenta a capacidade dos cientistas, para representar processos populacionais complexos com alguns traços de caráter facilmente medidos.

O espectro da economia foliar representa uma compensação de alocação de recursos. As espécies podem produzir folhas de vida longa, bem protegidas, que são favorecidas em ambientes de baixos recursos, ou produzir folhas que assimilam o carbono rapidamente em condições de alta disponibilidade de recursos. Espécies que apresentam folhas com longa vida útil, baixa área foliar específica, baixa concentração de nitrogênio na folha, podem apresentar um ritmo de crescimento lento, caracterizada por elevada elasticidade à sobrevivência e baixa elasticidade ao crescimento e recrutamento de indivíduos. Um espectro de economia nas características da madeira também existe: espécies com madeira densa tendem a ter maior sobrevivência, mas menores taxas de crescimento relativo do que espécies com madeira macia (CHAVE et al., 2009; ADLER et al., 2014).

King et al. (2009), em duas florestas na Malásia, testaram a hipótese de que o crescimento das árvores está relacionado com a interceptação de luz e a densidade da madeira. Os autores trabalharam com dois indicadores de crescimento das árvores, relativamente simples, que podem ajudar na compressão da dinâmica da floresta. Em todas as vinte e uma espécies estudadas a taxa de crescimento em diâmetro foi altamente correlacionada à área de

interceptação de luz e à densidade da madeira, apresentando diferenças interespecíficas entre as relações de crescimento e características funcionais das espécies. Estes resultados permitem inferências sobre a dinâmica e abundância de espécies florestais através das relações entre crescimento, área da copa e interceptação de luz.

Alguns estudos têm se dedicado a explorar as relações entre as características funcionais e a mortalidade de árvores, por exemplo, Poorter et al. (2008), ao analisar se características funcionais podem ser boas preditoras de taxas demográficas em cinco florestas neotropicais. Observou-se um *trade-off* entre crescimento e sobrevivência. Encontrou ainda que a densidade da madeira, o volume de sementes e estatura adulta foram preditores significativos de crescimento e / ou mortalidade. Ambas as taxas de crescimento e mortalidade diminuiu com o aumento da densidade da madeira. Relações entre as características funcionais e taxas demográficas foram estatisticamente semelhantes em diversas florestas neotropicais, sugerindo que as espécies podem apresentar compensações semelhantes em locais diferentes.

Os trabalhos aqui apresentados e vários disponíveis na literatura mostram como características funcionais são cada vez mais utilizadas para investigar a estrutura da comunidade, o funcionamento do ecossistema ou para classificar as espécies em grupos funcionais. As características funcionais podem ser variáveis tanto entre quanto dentro das espécies (ALBERT et al. 2010). A variabilidade intraespecífica ocorre em muitos aspectos do desenvolvimento, assim como na fisiologia e história de vida das plantas, e pode estar relacionada às restrições ambientais (GASTON 2003). As respostas adaptativas às variações ambientais podem surgir como um fenômeno plástico, expresso em vários níveis intraespecíficos (ACKERLY, 2002), ou seja, entre unidades estruturais dentro de um mesmo indivíduo (HULSHOF; SWENSON, 2010).

Albert et al. (2011) delinearão um quadro geral com quatro perguntas para determinar, caso a caso, quando o estudo deverá quantificar a variabilidade intraespecífica, sendo elas: a questão de pesquisa; a escala espacial; o desenho amostral; e o tipo de característica estudada. Partindo dessas premissas, os autores sugerem que os efeitos intraespecíficos são mais importantes em gradientes ambientais curtos, onde as mudanças na composição de espécies são pequenas, uma vez que escalas amplas incluem biomas contrastantes, cujas espécies são tipicamente diferentes funcionalmente.

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

A grande lacuna de trabalhos ao longo de gradientes altitudinais de florestas estacionais evidencia a necessidade de informações ecológicas sobre esta formação florestal. As diferentes características demográficas e as estratégias evolutivas apresentadas em função da variação microambiental precisam ser elucidadas para a formulação de medidas eficazes de conservação. Devido à alta heterogeneidade ambiental a qual as florestas estacionais estão submetidas no domínio Atlântico, proporcionando diferentes habitats, o estudo de dinâmica pode trazer respostas que maximizem a compreensão de como comunidades variam no espaço e no tempo. Da mesma forma, o estudo de características funcionais de populações distribuídas ao longo do gradiente, trará novos elementos para a compreensão ecológica desta floresta.

REFERÊNCIAS

ACKERLY, D. et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. **Oecologia**, Berlin, v. 130, n. 3, p. 449-457, Feb. 2002.

ADLER, P. B. et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 111, n. 2, p. 740-745, Dec. 2014.

AIBA, S.; KITAYAMA, K.; TAKYU, M. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 174, n. 1, p. 147-161, May 2004.

ALBERT, C. H. et al. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal of Ecology**, Durham, v. 98, n. 3, p. 604-613, Apr. 2010.

ALBERT, C. H. et al. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 13, n. 3, p. 217-225, Sep. 2011.

ALVES, Luciana F. et al. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, n. 5, p. 679-691, Jul. 2010.

ANDEREGG, W. R. L. et al. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 109, n. 1, p. 233-237, May 2012.

BELLINGHAM, P. J.; TANNER, E. V. J. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest 1. **Biotropica**, Whashington, v. 32, n. 3, p. 378-384, Sep. 2000.

BYARS, S. G.; PAPST, W.; HOFFMANN, A. A. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. **Evolution**, Lancaster, v. 61, n. 12, p. 2925-2941, Sep. 2007.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, Oxford, v. 12, n. 4, p. 351-366, Feb. 2009.

DAWS, Matthew I. et al. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. **Plant and Soil**, The Hague, v. 238, n. 1, p. 79-89, Jan. 2002.

EISENLOHR, P. V.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Revisiting patterns of tree species composition and their driving forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 6, p. 689-701, Nov. 2015.

FLENLEY, J. R. Problems of the Quaternary on mountains of the Sunda-Sahul region. **Quaternary Science Reviews**, Oxford, v. 15, n. 5, p. 549-555, 1996.

FLYNN, D. F. et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. **Ecology**, Brooklyn, v. 92, n. 8, p. 1573-1581, Aug. 2011.

FOSAA, A. M. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. **Diversity and Distributions**, Oxford, v. 10, n. 3, p. 217-223, Apr. 2004.

GASTON, K. J. **The structure and dynamics of geographic ranges**. Oxford University Press, 2003.

GIRARDIN, C. A. J. et al. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. **Global Change Biology**, Oxford, v. 16, n. 12, p. 3176-3192, Apr. 2010.

GIRARDIN, M. P. et al. Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. **Biogeosciences**, Hoboken, v. 9, n. 7, p. 2523-2536, Jul. 2012.

GRINNELL, J. Barriers to distribution as regards birds and mammals. **The American Naturalist**, Chicago, v. 48, n. 568, p. 248-254, Apr. 1914.

GRINNELL, J. Geography and evolution. **Ecology**, Brooklyn, v. 5, n. 3, p. 225-229, Jul. 1924.

GRUBB, P. J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, p. 83-107, Mar. 1977.

GRYTNES, J. A.; HEEGAARD, E.; IHLEN, P. G. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. **Acta oecologica**, Paris, v. 29, n. 3, p. 241-246, Jun. 2006.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **The American Naturalist**, Chicago, v. 159, n. 3, p. 294-304, Aug. 2002.

GRYTNES, John Arvid. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. **Ecography**, Copenhagen, v. 26, n. 3, p. 291-300, May 2003.

HOVENDEN, M. J.; VANDER SCHOOR, J. K. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). **New Phytologist**, Cambridge, v. 161, n. 2, p. 585-594, Dec. 2004.

HULSHOF, C. M.; SWENSON, N. G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, n. 1, p. 217-223, Jul. 2010.

IIDA, Y. et al. Linking leaf veins to growth and mortality rates: an example from a subtropical tree community. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 6, n. 17, p. 6085-6096, Jul. 2016.

KESSLER, M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. **Plant ecology**, Dordrecht, v. 149, n. 2, p. 181-193, Aug. 2000.

KING, D. A. et al. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. **Functional ecology**, London, v. 19, n. 3, p. 445-453, Jun. 2005.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in ecology & evolution**, London, v. 22, n. 11, p. 569-574, Nov. 2007.

LEUSCHNER, Christoph et al. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 8, n. 3, p. 219-230, May 2007.

LIEBERMAN, D. et al. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. **The Journal of Ecology**, Oxford, p. 915-924, Nov. 1985.

MALHI, Yadvinder et al. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. **Global Change Biology**, Oxford, v. 16, n. 12, p. 3171-3175, Nov. 2010.

MEYER, P. B. et al. Structural dynamics in a fragment of seasonal semi-deciduous forest in Lavras, MG, Brazil. **Cerne**, Lavras, v. 21, n. 2, p. 259-265, Jun. 2015.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, 403, p. 853–858, Dec. 2000.

PENDRY, C. A. et al. In search of a functional flora—towards a greater integration of ecology and taxonomy. **Plant Ecology**, Dorchecht, v. 192, n. 2, p. 161-167, Jun. 2007.

POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, Brooklyn, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, Jul. 2008.

PROCTOR, J. et al. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: I. Forest environment, structure and floristics. **The Journal of Ecology**, Oxford, v. 71, p. 237-260, Mar. 1983.

REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 164, n. S3, p. S143-S164, Jan. 2003.

SHERMAN, R. E. et al. Patterns of growth, recruitment, mortality and biomass across an altitudinal gradient in a neotropical montane forest, Dominican Republic. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 28, n. 05, p. 483-495, Jun. 2012.

SILVA, L. C. R.; ANAND, M. Probing for the influence of atmospheric CO₂ and climate change on forest ecosystems across biomes. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 22, n. 1, p. 83-92, Jul. 2013.

TAKYU, M.; AIBA, S.; KITAYAMA, K. Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. **Oecologia**, Berlin, v. 134, n. 3, p. 397-404, Feb. 2003.

TANNER, E. V. J.; VITOUSEK, P. M.; CUEVAS, E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. **Ecology**, Bbrooklyn, v. 79, n. 1, p. 10-22, Jan. 1998.

THORPE, H. C.; DANIELS, L. D. Long-term trends in tree mortality rates in the Alberta foothills are driven by stand development. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 42, n. 9, p. 1687-1696, Aug. 2012.

VAN MANTGEM, P. J. et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. **Science**, Washington, v. 323, n. 5913, p. 521-524, Jan. 2009.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, Aug. 2002.

Whitmore, T. C. 1990. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford University Press, Oxford, p. 266.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the great smoky mountains. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 26, n. 1, p. 1-80, Jan. 1956.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, Lawrence, v. 30, n. 3, p. 279-338, Feb. 1960.

WILLIAMS, A. P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature climate change**, London, v. 3, n. 3, p. 292-297, Mar. 2013.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

Variação espaço-temporal de comunidades arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal

(Elaborado com base nas normas da revista *Rodriguésia*)

Mariana Caroline Moreira Morelli¹

Rubens Manoel dos Santos²

Autor para correspondência: Mariana Caroline Moreira Morelli e-mail: marianaengflor@gmail.com

¹ Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

² Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL

RESUMO - Gradientes altitudinais são cenários importantes para se testar respostas de comunidades a influências geofísicas. Com as mudanças climáticas em curso, o interesse por esses ambientes tem aumentado em virtude de serem objetos de rápida mudança biológica. Foi estabelecida uma rede de 30 parcelas totalizando 1,2 ha de Floresta Estacional Semidecidual ao longo de um gradiente altitudinal para realizar o monitoramento a longo prazo da dinâmica florístico-estrutural. Dentro de cada parcela mediu-se o diâmetro de todos os indivíduos lenhosos em dois inventários florestais (2010, 2015). Analisou-se então, variações na estrutura da comunidade arbórea, análises das taxas demográficas de mortalidade, recrutamento, e das taxas de perda e ganho de biomassa dos indivíduos arbóreos para avaliar mudanças na dinâmica florestal ao longo do tempo. Os resultados sugerem uma floresta bastante adaptada às condições de cada ambiente, refletindo em uma dinâmica convergente, na qual não foi possível observar distinções em relação à altitude.

Palavras-chave: Domínio Atlântico. Florestas semidecíduais. Dinâmica florestal. Heterogeneidade ambiental.

**SPATIAL-TEMPORAL VARIATION OF TREE COMMUNITIES
ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT**

ABSTRACT - Altitudinal gradients are important scenarios for testing community responses to geophysical influences. With climate change, interest in these environments has increased because they are objects of rapid biological change. A network of 30 plots was established totaling 1.2 ha of Semideciduous Seasonal Forest along an altitudinal gradient to carry out the long-term monitoring of floristic-structural dynamics. Within each plot the diameter of all woody individuals was measured in two forest inventories (2010, 2015). Variations in the tree community structure, analyzes of demographic mortality rates, recruitment, and biomass loss and biomass gain rates of tree individuals were then analyzed to assess changes in forest dynamics over time. The results suggest a forest very adapted to the conditions of each environment, reflecting in a convergent dynamic, in which it was not possible to observe distinctions in relation to altitude.

Keywords: Atlantic domain. Semideciduous forests. Forest dynamics. Environmental heterogeneity.

1 INTRODUÇÃO

Os gradientes de altitude nos trópicos são ferramentas úteis para entender os fatores ambientais que atuam sobre o funcionamento do ecossistema, especialmente a temperatura (Malhi *et al.* 2010). Apesar dos avanços no desenvolvimento da ecologia experimental, estudos laboratoriais controlados podem subestimar respostas de comunidades e ecossistemas às variações climáticas (Sundqvist *et al.* 2013). Além disso, a dinâmica de comunidades e dos ecossistemas muda frequentemente a longo prazo e em escalas espaciais maiores do que aquelas captadas em estudos experimentais.

As mudanças climáticas em curso e as previsões de temperaturas superficiais médias globais aumentando por no mínimo 2° C até o ano de 2100 (IPCC 2014), têm impulsionado o interesse em gradientes altitudinais por serem objetos de rápida mudança biológica e pela possibilidade de serem refúgios para as espécies escaparem de temperaturas cada vez mais altas em altitudes mais baixas (Colwell *et al.* 2008; Malhi *et al.* 2010). O processo migratório de espécies envolve fatores complexos que podem implicar em uma grande mortalidade de determinados grupos de plantas, entretanto existem evidências de que a migração ascendente de muitas espécies de plantas e animais já está em andamento, tanto em regiões temperadas quanto em tropicais (Feeley 2011; Chen 2011).

Há uma série de relatos sobre mudanças estruturais e ecossistêmicas em florestas tropicais ao longo de gradientes altitudinais (Lieberman *et al.* 1996; Beck *et al.* 2008; Malhi 2010; Girardin *et al.* 2014). Não é surpreendente que diferentes padrões de mudanças na estrutura de florestas em função da altitude tenham sido descritos. Körner (2007) salientou que existem duas categorias de mudanças ambientais associadas à altitude: aquelas que estão diretamente relacionadas a metros acima do nível do mar, tais como, pressão atmosférica,

temperatura atmosférica, turbidez, uma fração mais elevada de radiação UV-B na radiação solar total; e aquelas que geralmente não são especificamente relacionadas à altitude, como umidade, horas de sol, velocidade do vento, sazonalidade, geologia e até mesmo o uso antrópico da terra.

A partir desta perspectiva não se espera generalizações nas comparações entre amostragens de florestas tropicais ao longo de gradientes altitudinais. Em primeira instância a presença de floresta é condicionada por limites de temperatura e precipitação (Holdridge & Grenke 1971). Dadas condições de temperatura e precipitação, a estrutura e os processos da floresta são moldados por condições microclimáticas locais, condições edáficas, história e frequência de distúrbios e várias outras influências antropogênicas (Clark 1990; Clark 2002; Wright 2005).

Embora encostas apresentem uma série de fatores ambientais locais atuando sobre elas, estudar a influência destes fatores sobre a estrutura de comunidades, através de um gradiente altitudinal, pode ser útil a propósito de inferir sobre os efeitos do ambiente na floresta, bem como explorar a adaptação evolutiva das espécies em distâncias espaciais curtas. Desta forma, este artigo tem como objetivo verificar se existem variações na dinâmica estrutural e padrões temporais de uma Floresta Estacional Semidecidual ao longo de um gradiente altitudinal.

Nesse sentido, é importante fazer o seguinte questionamento: como a dinâmica estrutural da floresta varia em todo o gradiente altitudinal? A partir disso, será analisada a seguinte hipótese: existem variações significativas na dinâmica estrutural da comunidade arbórea relacionadas à variação ambiental.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Domínio Tropical Atlântico, no estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. A área amostrada corresponde a uma floresta localizada no município de Minduri ($44^{\circ}33'25''\text{W}$ e $21^{\circ}37'27''\text{W}$; $21^{\circ}36'25''\text{S}$ e $21^{\circ}37'27''\text{S}$), inserida na bacia do Alto Rio Grande (IGA 2016). A floresta ocorre ao longo de uma encosta com altitudes que variam de 1000 a 1500m (Fig. 1).

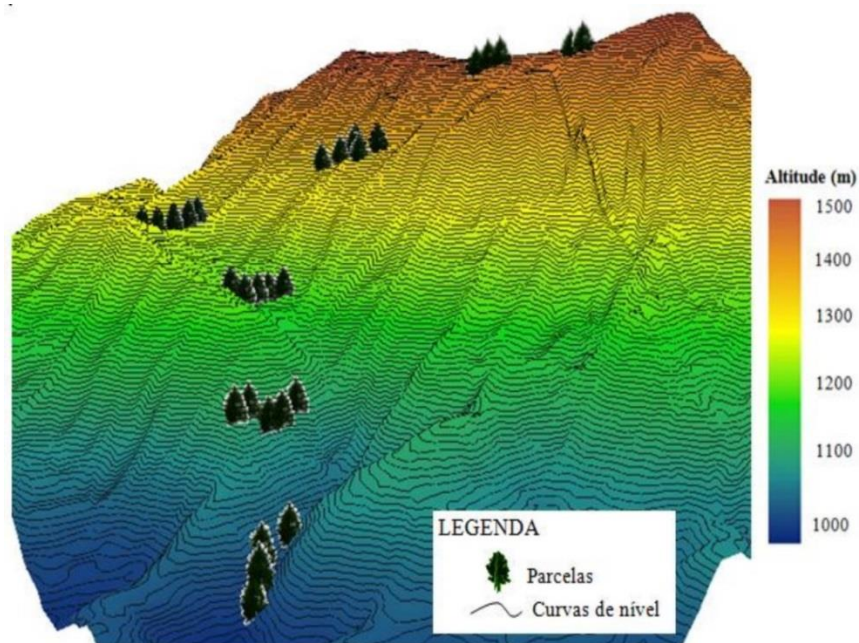


Figura 1- Localização das 30 parcelas (1,2 ha) do inventário florestal ao longo do gradiente altitudinal 1000-1500 m da Floresta Estacional Semidecidual, localizada em Minduri, Minas Gerais, Brasil.

Segundo a classificação altitudinal de Oliveira-Filho & Fontes (2000), que é uma adaptação ao método de Veloso *et al.* (1991), a comunidade florestal em estudo é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Baixomontana, cuja elevação é de 700 a 1100 m de altitude e Floresta Estacional Semidecidual Altomontana, que ocorrem acima de 1100 m de altitude. A maioria das cotas apresenta umidade constante em função da proximidade a cursos d'água ou à nebulosidade.

O clima é marcado pela sazonalidade de chuvas, com média anual de 1539,2 mm, concentradas no período de novembro a março, conforme pode ser visto no climograma ilustrado na Figura 3, elaborado a partir de dados da estação meteorológica de São Lourenço para um período de 40 anos (1974/2014). As temperaturas médias mensais são abaixo de 25°C, a média anual é de 19,2°C, a média máxima de 27,2°C e média mínima de 13,3°. As características climáticas apresentadas permitem classificar o clima da região, segundo os critérios de Köppen & Geiger (1928), como subtropical de altitude, com invernos secos e verões amenos (Cwb).

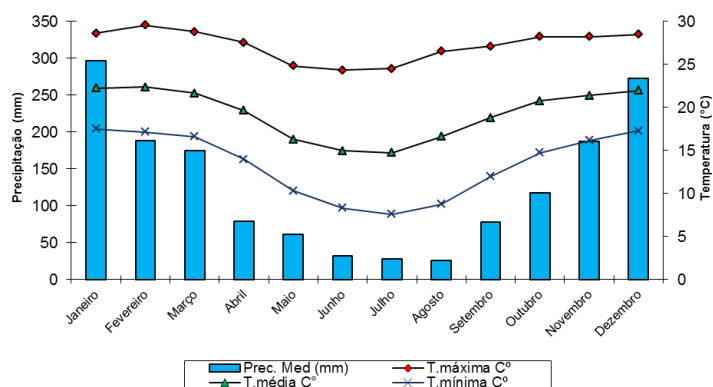


Figura 3 - Distribuição das precipitações e temperaturas máxima, média e mínima de médias mensais no período de Janeiro de 1974 a dezembro de 2014 com base em dados da estação meteorológica de São Lourenço, MG.

2.2 Histórico do inventário florestal contínuo

Em 2010 foi realizado o primeiro inventário da comunidade arbórea, por meio do estabelecimento de 30 parcelas permanentes de 10 m x 40 m, equivalente a uma área total de 1,2 ha. A locação das parcelas se orientou a partir da carta topográfica que compreende a área, objetivando abranger todo o gradiente altitudinal. Foi definida uma diferença de 100 m de altitude em cada área amostral. Nesse sentido, a amostragem foi realizada em seis cotas altitudinais de 1000 a 1500 m. Em cada cota altitudinal foram estabelecidas cinco parcelas permanentes com um mínimo de 40 m de distância entre si.

Todos os indivíduos arbóreos vivos com circunferência a 1,30 m do solo (CAP), maior ou igual a 15,7 cm foram registrados e marcados com plaquetas de alumínio numeradas. Os indivíduos que apresentaram mais de um fuste foram incluídos quando a raiz quadrada da soma dos quadrados dos fustes foi igual ou superior ao critério de inclusão.

No ano de 2015, voltou-se a área para monitoramento. Foi feita uma nova medição dos CAP's dos indivíduos sobreviventes, contabilizou-se os mortos e foram incorporados à amostragem os indivíduos que atingiram o CAP mínimo de inclusão (recrutas). Neste sentido o presente trabalho abrange um intervalo de cinco anos de monitoramento.

2.3 Parâmetros descritores da dinâmica da comunidade arbórea

Foram obtidas as abundâncias como descritores da dinâmica demográfica de indivíduos e as áreas basais como descritores da dinâmica da biomassa baseadas nos dados dos inventários de 2010 e 2015. Os parâmetros de dinâmica utilizados foram mortalidade (M) e recrutamento (R) de indivíduos e

perda (P) e ganho (G) em área basal. Os parâmetros citados foram obtidos de acordo com as equações abaixo:

$$M = (1 - [N_0 - N_m] / N_0)^{1/t} * 100$$

$$R = (1 - (1 - N_r / N_t)^{1/t}) * 100$$

$$P = (1 - ((AB_0 - (AB_m + AB_d)) / AB_0)^{1/t}) * 100$$

$$G = (1 - (1 - (AB_r + AB_g) / AB_t)^{1/t}) * 100$$

Em que: t é o intervalo temporal entre os inventários; N_0 e N_t correspondem às abundâncias de indivíduos no tempo inicial e final; N_m e N_r são as abundâncias do número de árvores mortas e recrutadas; Ab_0 e Ab_t correspondem às áreas basais, inicial e final, das árvores; Ab_m é a área basal das árvores mortas; Ab_r é a área basal dos indivíduos recrutados; e Ab_d e Ab_i são, respectivamente, o decremento e o incremento em área basal das árvores sobreviventes (Oliveira-Filho *et al.* 1997; Sheil *et al.* 1995; Sheil *et al.* 2000).

Por meio dos parâmetros de dinâmica foram obtidas as velocidades com que as modificações ocorrem nas comunidades através das taxas de rotatividade em número de indivíduos (Rot_N) e área basal (Rot_{Ab}) (a partir, respectivamente, das médias das taxas de mortalidade e recrutamento e de perda e ganho em área basal). Além disso, foram calculadas as taxas de mudança líquida em número de indivíduos e em área basal através das seguintes equações: $Ch_N = [(N_t / N_0)^{1/t} - 1] * 100$ e $Ch_{AB} = [(AB_t / AB_0)^{1/t} - 1]$.

2.4 Análises estatísticas

Os dados foram analisados utilizando-se estatística univariada e multivariada. As variáveis: número de indivíduos, número de mortos, número de recrutas e áreas basais foram verificadas quanto à normalidade e transformadas quando necessário, antes de se realizar a análise. Univariadas ANOVA (One-way) foram feitas para cada uma das variáveis e as diferenças significativas

entre as cotas altitudinais foram verificadas por meio do teste de Tukey (nível de significância de 0,05) (Zar 2010).

Utilizou-se a Análise de Componentes Principais (PCA), que é um método de estatística multivariada que permite interpretar a estrutura de um conjunto de dados multivariados a partir das matrizes de variâncias. Consiste na transformação de um conjunto de dados originais, neste caso, as taxas de Mortalidade, Recrutamento, Perda e Ganho, em um novo conjunto de dados que são funções lineares do conjunto original. Essa análise foi realizada de forma a identificar novas variáveis que expliquem a maior parte da variabilidade. As análises estatísticas, uni e multivariadas, foram realizadas utilizando-se o software Past 3.0.

3 RESULTADOS

3.1 Estrutura da floresta

Foram observadas diferenças significativas em número de indivíduos (One-way ANOVA: $F_{5,24} = 5,96$, $p = 0,001$), número de recrutados ($F_{5,24} = 5,04$, $p = 0,003$) e número de indivíduos mortos ($F_{5,24} = 4,48$, $p = 0,005$), mas não houve diferença significativa em área basal das comunidades nas diferentes cotas altitudinais, tanto na primeira medição (2010) (Fig. 4), quanto após o intervalo de cinco anos (2015). Houve um pico no número de indivíduos em 1300 m, sendo maior do que em altitudes mais baixas e mais altas. A comunidade encontrada a 1400 m apresentou a maior média de indivíduos mortos e a comunidade a 1500m apresentou a maior média de indivíduos recrutados.

As menores médias em número de indivíduos, número de mortos e número de recrutados foram registradas na cota de 1200 m. Apesar de não ter sido detectada diferença significativa em área basal, uma vez que as cotas apresentaram respostas semelhantes neste aspecto, a comunidade encontrada em 1200 m despontou, apresentando a maior média em área basal.

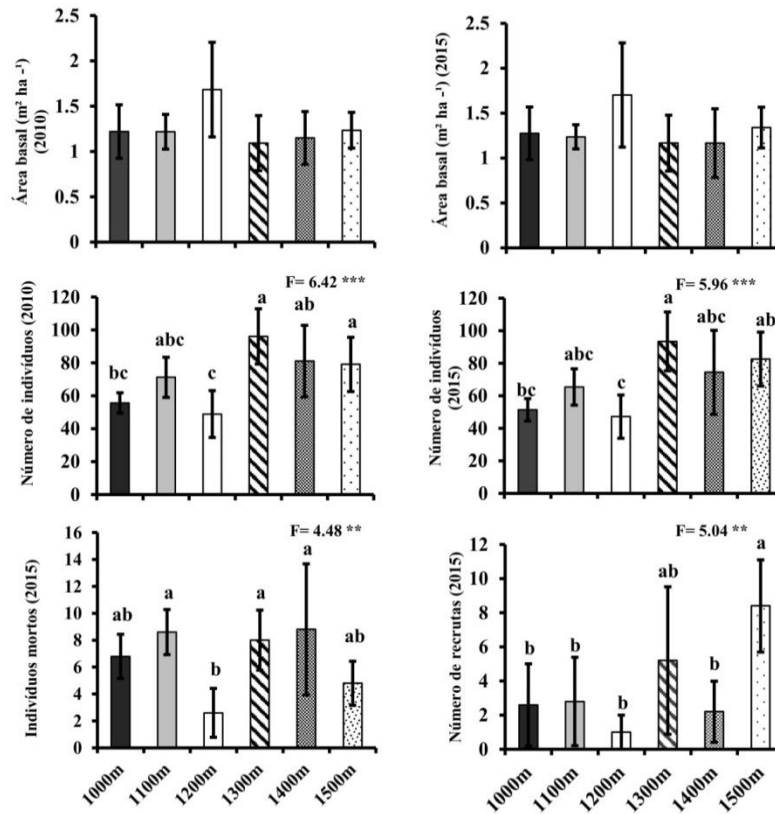


Figura 4 - Médias (\pm DP) das áreas basais, número de indivíduos, mortos e recrutas das comunidades a 1000 m, 1100 m, 1200 m, 1300 m, 1400m e 1500m de altitude de Floresta Estacional Semidecidual localizada em Minduri, Minas Gerais, Brasil. Os F-valores das ANOVA (One-way) foram dados e os níveis de significância estão indicados por asteriscos da seguinte forma: $P < 0,05$ *, $< 0,01$ **, $< 0,001$ ***. Os graus de liberdade e de erro de liberdade são 5 e 24, respectivamente, para todas as variáveis. As diferenças significativas entre as cotas são indicadas por letras diferentes (Teste de Tukey, $p < 0,05$).

Árvores com até 5m foram incomuns em todas as cotas (Fig. 5). Entretanto a estrutura do dossel variou entre as cotas altitudinais inferiores e

superiores. Abaixo de 1300 m a maioria das alturas estão entre 2 e >15 m, enquanto que em 1400 e 1500 as alturas foram mais frequentes entre 2-15m.

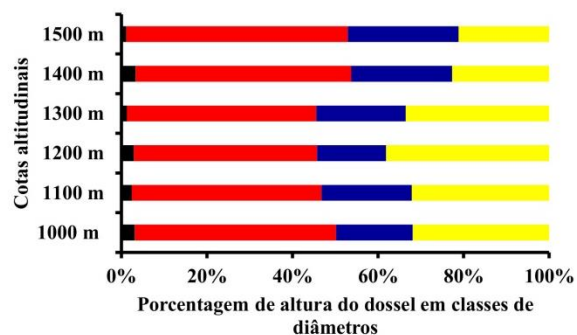


Figura 5 - Distribuição das alturas do dossel ao longo do gradiente altitudinal. As porcentagens de diferentes classes de diâmetro são codificadas da esquerda para direita como: 2-5 m, preto; 5-10 m, vermelho; 10-15m, azul; > 15 m, amarelo. N = 2072.

3.2 Dinâmica e padrões temporais

Os parâmetros de dinâmica da comunidade arbórea no gradiente altitudinal encontram-se na Tabela 1. De maneira geral, os resultados mostram que as cotas tiveram taxas de recrutamento menores às de mortalidade, excetuando-se a cota de 1500 m, que obteve maior recrutamento à mortalidade. Este fato pode ser justificado pela diferença significativa entre a cota de 1500 m e às demais em relação ao número de recrutas, visto que 1500 m apresentou a maior média de recrutas, como mostrado na Figura 3. A cota de 1200 m obteve as menores taxas de mortalidade e recrutamento em relação às demais cotas, conseqüentemente, esta cota, obteve menor perda e menor ganho em área basal, o que provocou também as menores taxas de rotatividade em número de indivíduos e em área basal.

Não foram observadas tendências consistentes em alterações na estrutura da floresta ao longo do tempo no gradiente altitudinal. Os desequilíbrios entre as taxas de mortalidade e recrutamento ocasionaram mudanças líquidas negativas em número de indivíduos para a maioria das cotas, exceto em 1500 m, que apresentou as maiores taxas de mudanças líquidas em número de indivíduos e área basal. Entretanto a biomassa da comunidade arbórea (inferida a partir da área basal) aumentou em todas as cotas altitudinais, visto que, em todas as cotas, as taxas de ganho foram superiores às de perda, proporcionando mudanças líquidas em área basal, positivas.

Tabela 1 - Parâmetros demográficos e de biomassa obtidos para comunidades a 1000 m, 1100 m, 1200 m, 1300 m, 1400m e 1500m de altitude de Floresta Estacional Semidecidual localizada em Minduri, Minas Gerais, Brasil.

Habitat/ 2015	Taxas (% por ano)							
	M	R	P	G	Rot (N)	Rot (AB)	Ch (N)	Ch (Ab)
1000 m	2.58	1.03	1.66	2.52	1.80	2.09	-1.56	0.89
1100 m	2.54	0.87	2.34	2.62	1.71	2.48	-1.69	0.29
1200 m	1.09	0.43	1.19	1.41	0.76	1.30	-0.66	0.22
1300 m	1.68	1.14	1.62	2.90	1.41	2.26	-0.55	1.31
1400 m	2.27	0.60	2.37	2.64	1.44	2.51	-1.69	0.28
1500 m	1.25	2.12	0.92	2.50	1.68	1.71	0.90	1.62

De acordo com a análise de componentes principais, na qual reunem-se todas as amostras de todas as cotas altitudinais, o somatório dos dois componentes principais representa 84% da dispersão dos dados (Tab. 2). O primeiro componente (CP 1; x) é composto principalmente por Perda (P) (0.7580) e Mortalidade (M) (0.6024), relacionando-se negativamente com recrutamento (R) (-0.1074) e representa 48% da variância das taxas. O segundo componente (CP 2; y) é composto principalmente por Recrutamento (R) (0.789) e Ganho (G) (0.5771) e relaciona-se negativamente com Perda (P) (-0,1401), representando 39% da variância das taxas (Tab. 2, Fig. 6).

Nesta análise é possível observar o agrupamento de taxas que descrevem a dispersão das cotas estudadas. Tais observações foram feitas da seguinte maneira: (i) “M”, “R”, “P” e “G” aparecem voltados opostamente aos pontos referentes à cota de 1200 m, que se encontram agrupados no gráfico; (ii) os pontos referentes à cota de 1500 m aparecem positivamente relacionados à “R”, que por sua vez aparece disposto ortogonalmente a “P”; (iii) os pontos referentes às cotas de 1000, 1100, 1300 e 1400 m apresentam-se dispersos ao longo dos CP 1 e CP 2. Assim podemos inferir que a cota de 1200 m apresenta às menores taxas de dinâmica analisadas; a cota de 1500 m apresenta a maior taxa de recrutamento e conseqüentemente tende a apresentar menor perda; as demais cotas não se diferenciaram em grupos. Tais resultados corroboram e complementam os resultados encontrados nas análises univariadas.

Tabela 2 - Porcentagem de variância de cada componente principal (CP) e proporção de contribuição de cada taxa em cada componente principal para o conjunto de todas as parcelas. Em negrito estão destacadas as taxas que mais contribuíram para a formação de cada componente.

Variância %	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
	48.413	39.045	7.7652	4.777
M	0.6024	0.1022	0.08474	-0.787
R	-0.1074	0.798	0.5869	0.08469
P	0.758	-0.1401	0.2442	0.5883
G	0.2257	0.5771	-0.7673	0.1651

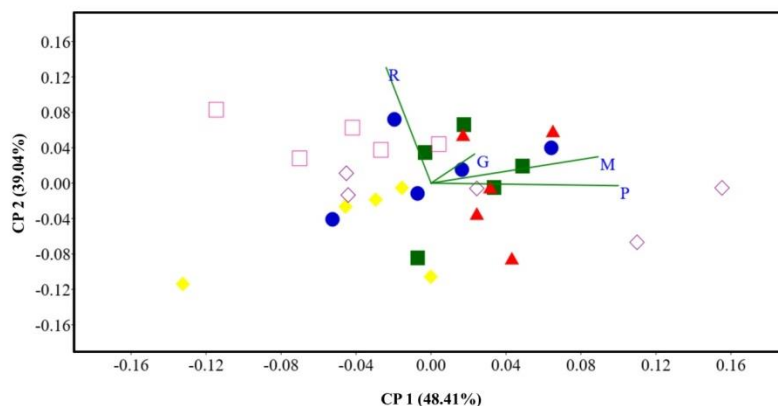


Figura 6 - Gráfico da Análise de Componentes Principais (PCA) do primeiro e segundo componentes principais (CP 1; Componente 1 e CP 2; Componente 2) ilustrando como cada taxa contribui para cada componente para o conjunto de todas as unidades amostrais. As ponderações das características funcionais são traçadas como vetores cujo comprimento e direção a representam a contribuição de cada variável na explicação do padrão de agrupamento. Cores e símbolos indicam as seis comunidades e sua respectiva cota altitudinal (1000 m – quadrados fechados; 1100 m – triângulos fechados; 1200 m – losangos fechados; 1300 - círculos fechados; 1400 m - losangos abertos; 1500 m – quadrados abertos).

4 DISCUSSÃO

Com base nas diferenças do ambiente físico das comunidades ao longo de gradientes altitudinais, previu-se que a floresta apresentaria variações significativas na dinâmica de suas comunidades no espaço. As distinções florísticas encontradas por Morel (2014), ressaltando a influência dos filtros ambientais sobre a composição de famílias e espécies, forneceram um suporte adicional para a hipótese levantada. Apesar dessa variação, os resultados mais proeminentes da presente pesquisa mostraram que a floresta é bastante semelhante em relação ao comportamento dinâmico estrutural, sugerindo uma dinâmica evolutiva paralela entre as comunidades distintas ao longo do gradiente altitudinal.

Uma tendência geral encontrada em estudos anteriores é que a altura das árvores diminui com a altitude, tanto em florestas tropicais quanto em florestas temperadas (Grubb 1977; Lieberman *et al.* 1996; Aiba & Kitayama 1999; Meireles 2008; Homeier 2010). Neste estudo, a diminuição na estatura das árvores foi positivamente associada com o aumento da altitude. Esta constatação corrobora a ideia de que a seleção imposta pelo ambiente leva a características convergentes ao longo de gradientes ambientais semelhantes (Letcher 2015). Especificamente, pressões seletivas associadas com baixas temperaturas em altitudes mais elevadas, ocasionam menores taxas de crescimento em área basal e em altura (Weaver *et al.* 1986).

Um aumento no crescimento em área basal poderia ser esperado em locais hipoteticamente limitados por baixas temperaturas (ou seja, comunidades em altitudes mais elevadas), como resultado do aquecimento global (Tardif *et al.* 2003; Büntgen *et al.* 2007). No entanto, os resultados deste estudo não suportam esta teoria, uma vez que, a produtividade em área basal, que ocorre em função de duas taxas de crescimento: em diâmetro e em número de indivíduos, não

apresentou diferenciação entre as cotas no período de 2010 e 2015. Menor taxa de crescimento em diâmetro, em altitudes intermediárias e superiores, foram compensadas por densidade de indivíduos mais elevadas.

Em relação ao número de indivíduos, 1200 m e 1000 m apresentaram as menores médias encontradas entre as cotas. Tal fato pode ser explicado pelos estágios sucessionais semelhantes em que as duas cotas se encontram, neste caso, mais avançados. Enquanto que as maiores médias foram observadas em 1300 m e 1500 m. A cota de 1300 m está condicionada a excesso de luminosidade face à sua posição na encosta e pelas suas condições fisionômicas características de bordas naturais (Morel 2014). O aumento da luz provoca alterações em diversos processos ecológicos da floresta, entre eles a abundância, o crescimento e o recrutamento (Lieberman *et al.* 1996; Harper *et al.* 2005; Clark *et al.* 2015). Em 1500 o que ocorre é um adensamento de indivíduos de menor porte, característica esperada como efeito da altitude na estrutura de comunidades (Lugo & Scatena 1996; Whitmore 1990; Meireles *et al.* 2008).

As observações feitas para 2010-2015 não indicam nenhum padrão claro na mortalidade e no recrutamento com o aumento da altitude na área de estudo. Embora a taxa de mortalidade não mostrasse qualquer padrão com a altitude, houve grande mortalidade de indivíduos em ambientes de maior elevação como resultado do aumento da densidade de árvores nestes ambientes. Este comportamento foi observado na cota de 1400 e também nos estudos de Lugo & Scatena (1996) e Sherman *et al.* (2012) que trabalharam com florestas tropicais montanas. Em contrapartida, a cota de 1100 m, apresentou a maior taxa de mortalidade entre as cotas, explicada pelas características deste hábitat, tais como: maior declividade e menor umidade; maior frequência e intensidade de distúrbios em função da facilidade de acesso e alta intensidade de cipós (Morel 2014).

Uma síntese de fatores que podem atuar sobre a floresta estudada é a ocorrência de gradientes sucessionais, que são onipresentes na natureza e são uma das principais causas que impulsionam as alterações nas florestas (Letcher *et al.* 2015). Muito dos gradientes observados no ecossistema estão associados ao processo de sucessão e à maneira como as comunidades se remontam após perturbações (Pickett 1976; Sousa 1984). A cota de 1100 m chama a atenção ainda pela elevada dominância por *Cupania zanthoxyloides* Cambess., remetendo a especialização de habitats sucessionais, que é potencialmente um forte motor de evolução das plantas, a partir do qual diferentes espécies têm melhor desempenho em diferentes habitats, onde são competitivamente dominantes e relativamente mais abundantes (Hubell & Foster 1992; Harms *et al.* 2001; Morel 2014).

A cota de 1200 m exibiu um comportamento peculiar, pois apresenta as menores médias em número de indivíduos, número de mortos e número de recrutas. Tal comportamento encontra-se nítido na Análise de Componentes Principais em que a cota aparece arranjada em posição oposta aos parâmetros de dinâmica. As condições microclimáticas podem interferir sobre a dinâmica desta comunidade, que certamente favorece o estabelecimento bem sucedido de espécies tolerantes à sombra com distribuição restrita a esses ambientes favoráveis. Esta observação vai de encontro à proposta de Grubb (1977) que a repartição de habitat é mais provável de ocorrer durante os primeiros estágios de vida e a vegetação juntamente com as condições microclimáticas, determinam o nicho de regeneração, ou seja, um ambiente bem dimensionado que permite juvenis prosperarem (Benavides *et al.* 2016).

Os processos sucessionais envolvem mudanças na disponibilidade de recursos e condições abióticas (Letcher 2015). Essas mudanças interferem no sucesso dos indivíduos que chegam a um local e conseqüentemente atuam sobre as taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento para determinar a dinâmica

das populações no espaço e no tempo, que por sua vez dão origem aos nichos geográficos de diferentes espécies (Vanderwel *et al.* 2013). Entretanto, a demografia da vegetação (mortalidade e recrutamento) e suas interações com o ambiente e fatores bióticos são mal explanadas. Estas relações podem ajudar a explicar porque não existem padrões conhecidos de mortalidade e recrutamento em florestas ao longo de gradientes altitudinais.

Benavides *et al.* (2016) avaliaram o recrutamento natural de quatro espécies de árvores dominantes em sete regiões montanhosas da Península Ibérica. O objetivo do trabalho foi analisar para cada espécie os efeitos do clima, fatores locais (disponibilidade de luz, estrutura da floresta e cobertura do solo) e as interações entre eles para identificar os principais fatores que conduzem o processo de regeneração. Os resultados mostraram diferentes fatores ambientais que determinam os padrões de recrutamento de cada espécie. No entanto, eles destacaram o papel exercido pelo clima, fatores de escala local, especialmente a co-ocorrência de vegetação e a abundância de recrutas; e a importância da disponibilidade de luz no crescimento.

Os resultados encontrados por Benavides *et al.* (2016) ratificaram importantes condições que determinam padrões de recrutamento e que também foram observadas no presente estudo. Especificamente, as cotas de 1500 e 1300 m exibiram comportamento dinâmico estrutural bastante semelhante, observaram-se altas médias em número de indivíduos, sendo as duas maiores médias; e alto valor de indivíduos recrutados, sendo também as duas maiores médias entre as seis cotas analisadas. Conforme discutido anteriormente, a cota de 1300 m está exposta a maiores condições de luminosidade, importante fator de crescimento; e apresentou a terceira maior média de indivíduos mortos, propiciando a abertura de clareiras e favorecendo maior recrutamento (Yap *et al.* 2016).

Este estudo revela que o recrutamento é fortemente condicionado pela heterogeneidade espacial local, ou seja, cada ambiente apresenta um nicho de regeneração regido pelas características do hábitat. Uma vez que juvenis de espécies lenhosas são mais suscetíveis às mudanças ambientais e respondem mais rapidamente do que os adultos, a viabilidade e persistência das populações em resposta às mudanças climáticas dependerão muito do sucesso do recrutamento (Castro *et al.* 2005; Lloret *et al.* 2009).

Diante do exposto, acredita-se que com as mudanças climáticas, as plantas serão forçadas a evoluírem, migrarem e serem plásticas ou serão localmente extintas (Bellard *et al.* 2012). Por exemplo, o suposto movimento em direção às montanhas e aos polos que está ocorrendo, resultaria na reorganização de genótipos de indivíduos, espécies e comunidades sobre a paisagem (Lenoir *et al.* 2008; Crimmins *et al.* 2011). Nesse sentido a variação genética será essencial para as plantas se adaptarem às mudanças climáticas a longo prazo e a plasticidade fenotípica será o mecanismo mais importante pelo qual as plantas podem reagir às mudanças ambientais a curto prazo (Agrawal 2001; Matesanz *et al.* 2010). Mas se a magnitude das mudanças for grave o suficiente, acredita-se que as respostas de plasticidade serão insuficientes para lidar com as alterações no clima (Valladares *et al.* 2007).

5 CONCLUSÃO

Os resultados desta pesquisa refutam a hipótese levantada para a área de estudo, uma vez que não foram observadas distinções significativas na dinâmica da floresta ao longo do gradiente altitudinal. Com isso, foi salientado que as comunidades arbóreas em cada cota estão adaptadas às condições particulares do ambiente, embora a composição florística seja distinta o comportamento dinâmico estrutural é semelhante.

REFERÊNCIAS

Agrawal, A. A. 2010. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. **Science** **294**: 321-326.

Aiba, S.; & Kitayama, K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology** **140**: 139-157.

Beck, E.; Bendix, J.; Kottke, I.; Makeschin, F. & Mosandl, R. 2008. Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. **Ecological Studies** **198**: 550.

Bellard, C.; Bertelsmeier, C.; Leadley, P.; Thuiller, W. & Courchamp, W. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology letters** **15**: 365-377.

Bellingham, P. J. & Tanner, E. V. J. 2000. The Influence of Topography on Tree Growth, Mortality, and Recruitment in a Tropical Montane Forest 1. **Biotropica** **32**: 378-384.

Benavides, R.; Escudero, A.; Coll, L.; Ferrandis, P.; Ogaya, R.; Gouriveau, F. Peñuelas, J. & Valladares, F. 2016. Recruitment patterns of four tree species along elevation gradients in Mediterranean mountains: Not only climate matters. **Forest Ecology and Management** **360**: 287-296.

Reckle, S. W.; Homeier, J. & Scheffer, A. 2005. Mineral deficiencies in a pine plantation in southern Ecuador. **Ecotropica** **11**: 79-85.

Büntgen, U.; Frank, D. C.; Kaczka, R. J.; Verstege, A.; Zwijacz-Kozica, T., & Esper, J. 2007. Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia. **Tree Physiology** **27**: 689-702.

Castro, J.; Zamora, R.; Hódar, J. A. & Gómez, J. M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. **Journal of Ecology** **92**: 266-277.

Chen, I. C.; Hill, J. K.; Ohlemüller, R.; Roy, D. B. & Thomas, C. D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science** **333**: 1024–1026.

Clark, D. B.; Hurtado, J. & Saatchi, S. S. 2015. Tropical rain forest structure, tree growth and dynamics along a 2700-m elevational transect in Costa Rica. **PloS one 10**: 0122905.

Clark, D.B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. **Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales**: 193–221.

Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. **Reproductive ecology of tropical rain forest plants 7**: 291–315.

Colwell, R. K.; Brehm, G.; Cardelús, C. L.; Gilman, A. C. & Longino, J. T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. **Science 322**: 258–261.

Crimmins, S. M.; Dobrowski, S. Z.; Greenberg, J. A.; Abatzoglou, J. T. & Mynsberge, A. R. 2011. Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species optimum elevations. **Science 331**: 324-327.

Feeley, K. J.; Silman, M. R.; Bush, M. B.; Farfan, W.; Cabrera, K. G.; Malhi, Y.; ... & Saatchi, S. 2011. Upslope migration of Andean trees. **Journal of Biogeography 38**: 783-791.

Franklin, J. F.; Shugart, H. H. & Harmon, M. E. 1987. Tree death as an ecological process. **BioScience 37**: 550-556.

Girardin, C. A. J.; Malhi, Y.; Aragao, L. E. O. C.; Mamani, M.; Huaraca Huasco, W.; Durand, L. ... & Salinas, N. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. **Global Change Biology 16**: 3176-3192.

Girardin, C. A.; Farfan-Rios, W.; Garcia, K.; Feeley, K. J.; Jorgensen, P. M.; Murakami, A. A. ... & Maldonado, C. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. **Plant Ecology & Diversity 7**: 161–171.

Goldberg D. 1990. Components of resource competition in plant communities. In **Perspectives on Plant Competition**, ed. JB Grace, D Tilman, pp. 27–49.

Harcombe, P. A. 1987. Tree life tables. **Bioscience 37**: 557-568.

Harms, K. E. et al. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. **Journal of Ecology** 89: 947-959.

Harper, K. A.; Macdonald, S. E.; Burton, P. J.; Chen, J.; Broszofski, K. D.; Saunders, S. C. ... & Esseen, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology** 19: 768-782.

Hemp, A. 2005. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. **Plant Ecology** 184: 27-42.

Herwitz, S. R. & Young, S. 1994. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia. **Biotropica** 26: 350-361.

Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. JR. 1971. Forest environments in tropical life zones. **Pergamon Press**, Pp. 747.

Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. 2010. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. **Biotropica** 42: 140-148.

Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. **Oikos** 63: 48-61.

Intergovernmental panel on climate change. 2014. **Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects**. Cambridge University Press.

Kinzig, A. P. & Pacala, S. 2001. Successional biodiversity and ecosystem functioning. The Functional Consequences of Biodiversity, Empirical Progress and Theoretical Extensions. Princeton University Press, **Princeton and Oxford** 33: 175-212.

Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. **Vegetatio** 102:149-171.

Kitayama, K. & Aiba, S. I. 2002. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. **Journal Ecology** 90: 37-51.

Kunstler, G.; Albert, C. H.; Courbaud, B.; Lavergne, S.; Thuiller, W.; Vieilledent, G. ... & Coomes, D. A. 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. **Journal of Ecology** **99**: 300-312.

Lebourgeois, F.; Eberle, P.; Mérian, P. & Seynave, I. 2014. Social status-mediated tree-ring responses to climate of *Abies alba* and *Fagus sylvatica* shift in importance with increasing stand basal area. **Forest Ecology and Management** **328**: 209-218.

Lenoir, J.; Gégout, J. C.; Marquet, P. A.; De Ruffray, P. & Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. **science** **320**: 1768-1771.

Letcher, S. G.; Lasky, J. R.; Chazdon, R. L.; Norden, N.; Wright, S. J.; Meave, J. A. ... & Andrade, J. L. 2015. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology** **103**: 1276-1290.

Leuschner, C.; Moser, G.; Bertsch, C.; Röderstein, M. & Hertel, D. 2007. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. **Basic and Applied Ecology** **8**: 219-230.

Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Hartshorn, G. S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology** **84**: 137-152.

Lloret, F.; Peñuelas, J.; Prieto, P.; Llorens, L. & Estiarte, M. 2009. Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **11**: 53-63.

Lugo, A. E. & Scatena, F. N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. **Biotropica** **28**: 585-599.

Malhi, Y.; Silman, M.; Salinas, N., Bush, M.; Meir, P. & Saatchi, S. 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. **Global Change Biology** **16**: 3171–3175.

Martin, P. H. & Fahey, T. J. 2006. Fire history along environmental gradients in the subtropical pine forests of the Cordillera Central, Dominican Republic. **Journal of Tropical Ecology** **22**: 289-302.

Matesanz, S.; Gianoli, E. & Valladares, F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annals of the New York Academy of Sciences** **1206**: 35-55.

Meireles, L. D.; Shepherd, G. J. & Kinoshita, L. S. 2008. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **31**: 559-574.

Morel, J. D. 2014. **Relações entre vegetação arbórea e variáveis ambientais ao longo do gradiente altitudinal de uma floresta montana no sul de Minas Gerais**. 125 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

Moser, G.; Röderstein, M.; Soethe, N.; Hertel, D. & Leuschner, C. 2008. Altitudinal Changes in Stand Structure and Biomass Allocation of Tropical Mountain Forests in Relation to Microclimate and Soil chemistry. **Ecological Studies**: **198**. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 229–242.

Pickett, S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. **American Naturalist** **110**: 107-119.

Reilly, M. J. & Spies, T. A. 2016. Disturbance, tree mortality, and implications for contemporary regional forest change in the Pacific Northwest. **Forest Ecology and Management** **374**: 102-110.

Sánchez-Salguero, R.; Camarero, J. J.; Hevia, A.; Madrigal-González, J.; Linares, J. C.; Ballesteros-Canovas, J. A. ... & Gutiérrez, E. 2015. What drives growth of Scots pine in continental Mediterranean climates: Drought, low temperatures or both?. **Agricultural and Forest Meteorology** **206**: 151-162.

Scatena, F. N.; Moya, S.; Estrada, C. & Chinea, J. D. 1996. The first five years in the reorganization of aboveground biomass and nutrient use following Hurricane Hugo in the Bisley Experimental Watersheds, Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. **Biotropica** **28**: 424-440.

Sherman, R. E.; Fahey, T. J.; Martin, P. H. & Battles, J. J. 2012. Patterns of growth, recruitment, mortality and biomass across an altitudinal gradient in a neotropical montane forest, Dominican Republic. **Journal of Tropical Ecology** **28**: 483-495.

Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. **Annual review of ecology and systematics 15**: 353-391.

Spracklen, D. V. & Righelato, R. 2014. Tropical montane forests are a larger than expected global carbon store. **Biogeosciences 11**: 2741–2754.

Sundqvist, M. K.; Sanders, N. J. & Wardle, D. A. 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 44**: 261-280.

Tanner, E. V. J. & Bellingham, P. J. 2006. Less diverse forest is more resistant to hurricane disturbance: evidence from montane rain forests in Jamaica. **Journal of Ecology 94**: 1003-1010.

Tardif, J.; Camarero, J. J.; Ribas, M. & Gutiérrez, E. 2003. Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. **Ecological Monographs 73**: 241-257.

Valladares, F.; Gianoli, E. & Gómez, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist 176**: 749-763.

Van Mantgem, P. J.; Stephenson, N. L.; Byrne, J. C.; Daniels, L. D.; Franklin, J. F.; Fulé, P. Z. ... & Veblen, T. T. 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. **Science 323**: 521-524.

Vanderwel, M. C.; Lyutsarev, V. S. & Purves, D. W. 2013. Climate-related variation in mortality and recruitment determine regional forest-type distributions. **Global Ecology and Biogeography 22**: 1192-1203.

Wang, H.; Hall, C. A.; Scatena, F. N.; Fetcher, N. & Wu, W. 2003. Modeling the spatial and temporal variability in climate and primary productivity across the Luquillo Mountains, Puerto Rico. **Forest ecology and management 179**: 69-94.

Weaver, P. L.; Medina, E.; Pool, D.; Dugger, K.; Gonzales-Liboy, J. & Cuevas, E. 1986 Ecological observations in the dwarf cloud forest of the Luquillo Mountains in Puerto Rico. **Biotropica 18**: 79-85.

Weaver, P. L. & Murphy, P. G. 1990. Forest structure and productivity in Puerto Rico's Luquillo Mountains. **Biotropica 22**: 69-82.

Wright, S. J. Tropical forests in a changing environment. 2005. **Trends Ecology & Evolution** **20**: 553–560.

Yap, S. L.; Davies, S. J.; Condit, R. 2016. Dynamic response of a Philippine dipterocarp forest to typhoon disturbance. **Journal of Vegetation Science** **27**: 133-143.

Zar, J. H. 2010. **Biostatistical analysis**. 5th ed. Upper Saddle River: Prentice-Hall. 944 p.

ARTIGO 2

Características funcionais e estratégias de crescimento de populações ao longo do gradiente altitudinal de uma floresta neotropical

(Elaborado com base nas normas da revista *Rodriguésia*)

Mariana Caroline Moreira Morelli¹

Rubens Manoel dos Santos²

Autor para correspondência: Mariana Caroline Moreira Morelli e-mail: marianaengflor@gmail.com

¹ Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

² Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

**CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS DE
CRESCIMENTO DE POPULAÇÕES AO LONGO DO GRADIENTE
ALTITUDINAL DE UMA FLORESTA NEOTROPICAL**

RESUMO - Entender como árvores de florestas tropicais podem responder a variação ambiental proporcionada pela altitude é primordial para sua conservação e gestão. As populações diferem claramente nas características funcionais em diferentes ambientes, sugerindo diferentes estratégias de estabelecimento e utilização dos recursos. Examinou-se a variabilidade de características foliares, densidade da madeira e velocidade de crescimento em uma floresta estacional semidecidual no sudeste do Brasil. Foram estudadas seis populações arbóreas de uma espécie que se distribui amplamente ao longo de um gradiente altitudinal. Caracterizou-se estratégias de crescimento através de medições de traços de folha e caule, além disso, taxas de incremento diamétrico foram acumuladas para construir curvas de crescimento. Estratégias de rápido crescimento foram observadas nas cotas mais baixas, bem como ritmo de crescimento mais lento foi encontrado nas cotas mais altas, sugerindo que com o aumento da altitude ocorre maior investimento de recursos em densidade da madeira, folhas mais espessas e duráveis. Na análise multivariada as características de espessura foliar, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria e densidade da madeira mostraram claramente associações e maiores eixos voltados para as cotas de 1300, 1400 e 1500 m. As diferenças nos traços entre os indivíduos refletem variação nas estratégias de crescimento. Estas diferentes estratégias auxiliarão na compreensão da mudança da distribuição de espécies sob cenários de alterações climáticas previstos.

Palavras-chave: Florestas semidecíduais. Adaptação. Características funcionais. Variações fenotípicas. Variação intraespecífica.

**FUNCTIONAL TRAITS AND GROWTH STRATEGIES IN
NEOTROPICAL FOREST POPULATIONS ALONG ALTITUDINAL
GRADIENT**

ABSTRACT - Understanding how tropical forest trees can respond to the environmental variation provided by altitude is paramount for their conservation and management. In addition, altitudinal gradients are useful scenarios for studying the possible ecological impacts of ongoing climate change. Populations clearly differ in functional characteristics in different environments, suggesting different strategies for establishing and utilizing resources. Using a multi-disciplinary approach, the variability of leaf characteristics, wood density and growth velocity in a semi-deciduous seasonal forest in southeastern Brazil was examined. Six tree populations of one species were studied that are widely distributed along an altitudinal gradient. Growth strategies were characterized by measurements of leaf and stem traits. Rapid growth characteristics were found at the lower levels, as well as slower growth pace was found at higher altitudes, suggesting with increasing altitude there is greater investment of resources in wood density, thicker and more durable leaves. In the multivariate analysis the characteristics of leaf thickness, petiole diameter, material content and wood density clearly showed associations and larger axes oriented to the 1300, 1400 and 1500 m levels. Differences in traits among individuals reflect variation in growth strategies. These different strategies will help in understanding the changing species distribution under predicted climate change scenarios.

Keywords: Semideciduous forests. Adaptation. Functional traits. Phenotypic variations. Intraspecific variation.

1 INTRODUÇÃO

Saber como o desempenho e a expressão fenotípica das plantas mudam ao longo de gradientes ambientais é essencial para compreender a resposta das comunidades de plantas às mudanças climáticas (Hillerislambers *et al.* 2012). Os impactos ecológicos das alterações climáticas serão substancialmente influenciados pelo grau em que as plantas podem responder às novas condições (Mclean *et al.* 2014). Neste sentido, existe um grande interesse sobre o papel das características funcionais nas estratégias de plantas, ecologia de comunidades e funcionamento de ecossistemas. (Costa-Saura 2016; Dvorský *et al.* 2015, Pollock *et al.* 2012, Stahl *et al.* 2014).

O *trade-off* entre a competitividade por recursos limitados e a tolerância ao estresse são responsáveis pela variação de características funcionais observadas ao longo de gradientes de altitude em todo o mundo (Cornwell & Ackerly 2009; Körner 2012). As plantas não respondem à altitude diretamente, mas sim a um conjunto de fatores que covariam com a altitude. Por exemplo, à medida que aumenta a altitude, a temperatura e a pressão atmosférica diminuem, e a radiação solar aumenta, embora cadeias de montanhas em todo o mundo apresentam diferentes tendências de umidade, na nebulosidade (Körner 2007).

Apesar da extensa variação existente entre as relações da altitude com o clima, em altitudes mais baixas, as condições tendem a favorecer espécies que podem tirar proveito na aquisição de níveis elevados de recursos, uma vez que a temperatura mais elevada estimula a atividade microbiana e aumenta a disponibilidade de recursos (Raich & Schlesinger 1992). Por outro lado, em altitudes mais elevadas, condições ambientais adversas e menor disponibilidade de recursos, selecionam espécies tolerantes ao estresse e que investem mais carbono (Körner *et al.* 1989; Körner 2012). Nessa perspectiva, espécies de rápido crescimento que possuem estratégias de aquisição de recursos tendem a

ter folhas de vida curta, enquanto que espécies de crescimento lento investem mais recursos em folhas espessas e duráveis. (Read *et al.* 2013).

A densidade de madeira é uma das características do caule mais amplamente estudada (Chave *et al.* 2009; Zanne *et al.* 2010), pois é possível se estimar facilmente e oferece informações sobre estratégias de alocação de recursos para suporte estrutural. Espera-se que as características foliares e de densidade da madeira estejam estreitamente relacionadas ao longo do espectro de estratégias de plantas de rápido crescimento, especializadas em adquirir recursos com baixo investimento em tecidos foliares e de lenho; e de crescimento lento, conservadoras, com alto investimento. (Santiago *et al.* 2004; Chave *et al.* 2009).

Um dado conjunto de condições ambientais favorece algumas estratégias funcionais em detrimento de outras e os indivíduos são filtrados em uma comunidade com base em suas características morfo-fisio-fenológicas (Read *et al.* 2013). No caso de um gradiente de severidade bem conhecido como a altitude, é sugerido que mudanças no ambiente ao longo da elevação podem explicar a variação das características funcionais em diversos níveis biológicos (Richardson *et al.* 2013). Estudos anteriores sugeriram que os efeitos intraespecíficos são mais importantes em gradientes ambientais curtos, onde as mudanças na composição das espécies são pequenas (Holdaway *et al.* 2011).

Neste estudo, procurou-se responder a seguinte questão central: (i) Como populações de uma mesma espécie respondem às mudanças nas condições ambientais? Para responder a essa pergunta, avaliou-se os padrões gerais de variação existente entre as características funcionais de seis populações de *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg. ao longo de um gradiente altitudinal. Foram construídos modelos de crescimento em diâmetro com base em análise de anéis de crescimento e mensuradas variáveis de crescimento, tais como: área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca, comprimento e

diâmetro do pecíolo e densidade da madeira. Espera-se que as populações apresentem diferentes estratégias de crescimento e adaptação ao longo do gradiente altitudinal.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e populações

Este estudo foi realizado em uma Floresta Tropical Atlântica, que ocorre ao longo de um gradiente altitudinal, no sul do estado de Minas Gerais (44°33'25''W e 21°37'27''W; 21°36'25''S e 21°37'27''S), sudeste do Brasil. A floresta recebe uma precipitação média anual de 1539 mm, com temperatura média de 19,2° C (Inmet 2015). Inserida na bacia hidrográfica do Alto Rio Grande, a área de estudo possui topografia irregular e acidentada com altitudes que variam de 1000 a 1500 m (Fig. 1). A cada 100 m de altitude foi definida uma cota altitudinal; e cinco indivíduos adultos de *Aspidosperma olivaceum* foram amostrados aleatoriamente, totalizando seis cotas e trinta indivíduos amostrados ao longo de todo o gradiente. As medições foram feitas em indivíduos reprodutivamente maduros ($\geq 15,7$ cm CAP) (Tab. 1) e com aparência saudável (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

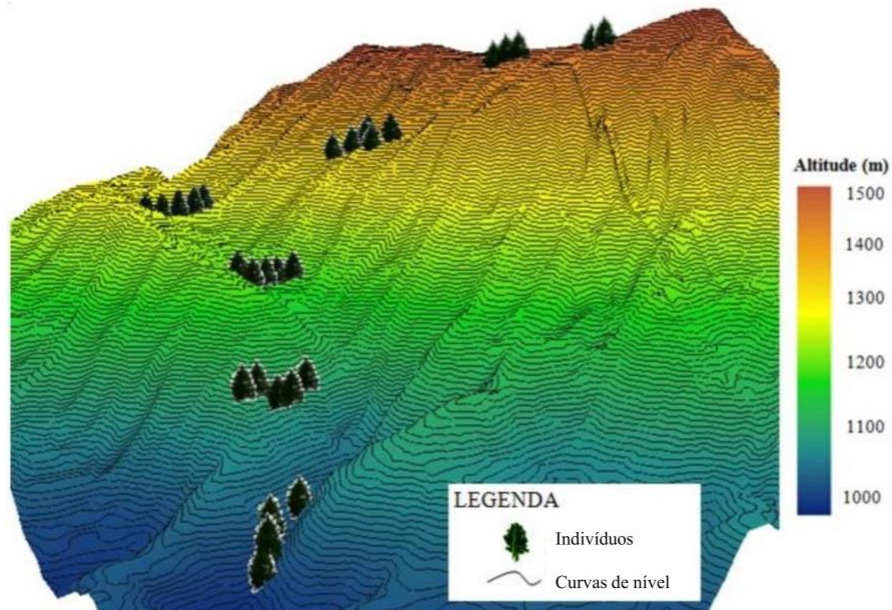


Figura 1- Localização da área de estudo ao longo do gradiente altitudinal 1000-1500 m da Floresta Estacional Semidecidual, Minduri, Minas Gerais, Brasil.

2.2 Características funcionais

2.2.1 Características foliares

Foram coletadas de 5-10 folhas no quarto nó do ramo para trinta indivíduos de *Aspidosperma olivaceum*. Obteve-se a medição de variáveis relacionadas ao crescimento das plantas (Tab. 2). As características foliares área foliar (AF), área foliar específica (AFE), espessura foliar (ES), tamanho (TP) e diâmetro do pecíolo (DP) e conteúdo de matéria seca (CMS), foram aferidas seguindo as especificações de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). As folhas coletadas foram mantidas umedecidas em sacos de papel até que elas chegassem ao laboratório. A espessura foliar e o diâmetro do pecíolo foram medidos através

de um micrômetro. Mediu-se o comprimento do pecíolo com o auxílio de um paquímetro. O peso fresco da folha foi obtido com uma balança eletrônica de precisão com aproximação de 0,1 mg. A área foliar foi medida com um scanner de mesa dentro de 12 horas após a coleta. Em seguida as folhas foram secas em estufa durante 72-96 horas a 60° C até obtenção do peso constante. A área foliar foi calculada usando o software imagem-J (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) com base nas imagens digitalizadas. Área foliar específica (cm² mg⁻¹) foi calculada pelo produto da área foliar pela massa de folha seca. O conteúdo de matéria seca foi calculado através da relação entre o peso seco e o peso fresco da folha.

Tabela 2 - Características avaliadas no presente estudo e sua relevância ecológica a hipótese de crescimento.

Características	Unidade	Relevância ecológica
Área foliar	mm ²	Área de interceptação de luz, respiração, resfriamento foliar, trocas gasosas.
Área foliar específica	mm ² mg ⁻¹	Taxa de crescimento relativo, tempo de vida da folha, capacidade fotossintética.
Espessura foliar	mm	Custos de construção, duração da folha, trocas gasosas e resfriamento foliar.
Tamanho do pecíolo	do mm	Capacidade de captura de luz.
Diâmetro do pecíolo	do mm	Custos de construção, duração da folha.
Conteúdo de matéria seca	de mg g ⁻¹	Densidade de tecido foliar, custos de construção e retenção de nutrientes.
Densidade da madeira	da g cm ⁻³	Custos de construção, taxa de crescimento, taxa de mortalidade.
Anéis de crescimento	de mm	Incremento, atividade cambial, ritmo de crescimento.

2.2.2 Densidade da madeira

Os procedimentos para calcular a densidade da madeira seguiram o protocolo Center for Tropical Forest Science (CTFS - <http://www.forestgeo.si.edu/>). Foi extraída, à altura do peito (1,30 m), uma amostra cilíndrica de lenho em cada indivíduo amostrado, com o auxílio de um trado de incremento de doze mm de diâmetro e comprimento variável conforme o raio da árvore. Em seguida, utilizou-se o método de deslocamento de água para medir o volume de madeira fresca dentro de 24 h após a coleta. Posteriormente, os corpos de prova foram secos em estufa a 103 °C até obterem peso constante. A densidade da madeira para cada segmento foi calculada através da relação entre o peso seco dividido pelo volume de madeira fresca.

2.2.3 Modelagem do crescimento

A partir dos 30 indivíduos amostrados, duas amostras de madeira por árvore, foram retiradas, a altura do peito, utilizando-se o trado de incremento de 12 milímetros em diferentes direções. As amostras retiradas foram fixadas em suporte com cola lavável, tendo-se o cuidado de os elementos axiais ficarem em posição vertical após montados, o que facilita a visualização dos anéis de crescimento. Após a montagem, esperou-se a secagem das amostras a temperatura ambiente e procedeu-se o polimento com lixas de diferentes granulações. Esse tipo de polimento permite visualizar com melhor qualidade os elementos anatômicos e é indispensável para correta análise das amostras e seus anéis de crescimento.

A dendrocronologia forneceu dados sobre as idades das árvores a partir da contagem dos anéis e medição dos incrementos diamétricos a partir da largura dos anéis. A largura do anel foi medida perpendicularmente aos anéis,

utilizando-se um dispositivo de medição digital (LINTAB – Frank Rinn Distributors, Alemanha), que consiste numa plataforma com mesa móvel onde é colocada a amostra. Com o auxílio de uma lupa foram determinados os limites dos anéis, sendo que o deslocamento da plataforma que contem a amostra equivale à largura do anel. O equipamento trabalha associado ao programa TSAP (Time Series Analysis Program) no qual são efetuadas medições, manipulados bancos de dados e apresentadas séries temporais de crescimento.

O crescimento em diâmetro da espécie foi modelado a partir dos diferentes indivíduos. As taxas de incremento medidas nas amostras, da medula até a casca, foram acumuladas para construir curvas de crescimento individuais relacionadas ao diâmetro. As relações entre a idade e diâmetro a altura do peito, foram ajustadas a uma função sigmoideal usando o diâmetro como a variável independente (Schöngart *et al.* 2007; Schöngart 2008):

$$DBH = a / \left(1 + \left(\frac{b}{idade^c} \right) \right)$$

A relação entre a idade e o diâmetro da árvore foi ajustada a um modelo de regressão não linear, assim para cada idade da árvore ao longo da vida de *A. olivaceum* o seu diâmetro poderá ser estimado.

2.2.4 Processamento e análise dos dados

Os dados foram analisados utilizando-se estatística univariada e multivariada. As variáveis: área foliar, área foliar específica, espessura foliar, tamanho do pecíolo, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira tiveram a normalidade verificada e foram transformadas quando necessário, antes de se realizar a análise. Univariadas ANOVA (One-way) foram

feitas para cada uma das variáveis e as diferenças significativas entre as cotas altitudinais foram verificadas por meio do teste de Tukey (nível de significância de 0,05) (Zar, 2010).

Utilizou-se a Análise de Componentes Principais (PCA), que é um método de estatística multivariada que permite interpretar a estrutura de um conjunto de dados multivariados a partir das matrizes de variâncias. Consiste na transformação de um conjunto de dados originais, neste caso, foram à área foliar, área foliar específica, espessura foliar, tamanho do pecíolo, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira, em um novo conjunto de dados que são funções lineares do conjunto original. Essa análise foi realizada de forma a identificar novas variáveis que expliquem a maior parte da variabilidade. As análises estatísticas, uni e multivariadas, foram realizadas utilizando-se o software Past 3.0.

A modelagem de crescimento foi realizada através do software X-Act (SciLab). A partir do modelo de crescimento construído para cada cota altitudinal, estimaram-se os diâmetros em um período de 45 anos. A cada intervalo de 5 anos, foi testado se havia diferença significativa entre as velocidades de crescimento das cotas. No total foram determinados 9 intervalos de tempo (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-30, 31-35, 36-40, 41-45 anos). Utilizaram-se os anos como repetições e o diâmetro como a variável analisada. Verificou-se à normalidade dos dados e transformou-se quando necessário, antes de se realizar a análise. Univariadas ANOVA (One-way) foram feitas para cada intervalo e as diferenças significativas entre as cotas altitudinais foram verificadas por meio do teste de Tukey (nível de significância de 0,05) (Zar 2010).

3 RESULTADOS

3.1 Características foliares e da madeira

As populações de *Aspidosperma olivaceum* apresentaram diferenças significativas entre si para os traços de área foliar específica (One-way ANOVA: $F_{5,24} = 14.05$, $p = 0.0001$), espessura foliar ($F_{5,24} = 13.94$, $p = 0.0001$), diâmetro do pecíolo ($F_{5,24} = 6.86$, $p = 0.0006$), conteúdo de matéria seca ($F_{5,24} = 14.40$, $p = 0.0001$) e densidade da madeira ($F_{5,24} = 3.45$, $p = 0.017$). Em geral, árvores localizadas em maiores altitudes tiveram aumento na espessura foliar, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria seca e densidade básica da madeira e diminuição na área foliar específica. Em contraste, árvores localizadas em menores altitudes tiveram aumento na área foliar específica e diminuição das demais características. Não houve diferenciação entre área foliar e o tamanho do pecíolo das populações, que mostraram características semelhantes nestes aspectos.

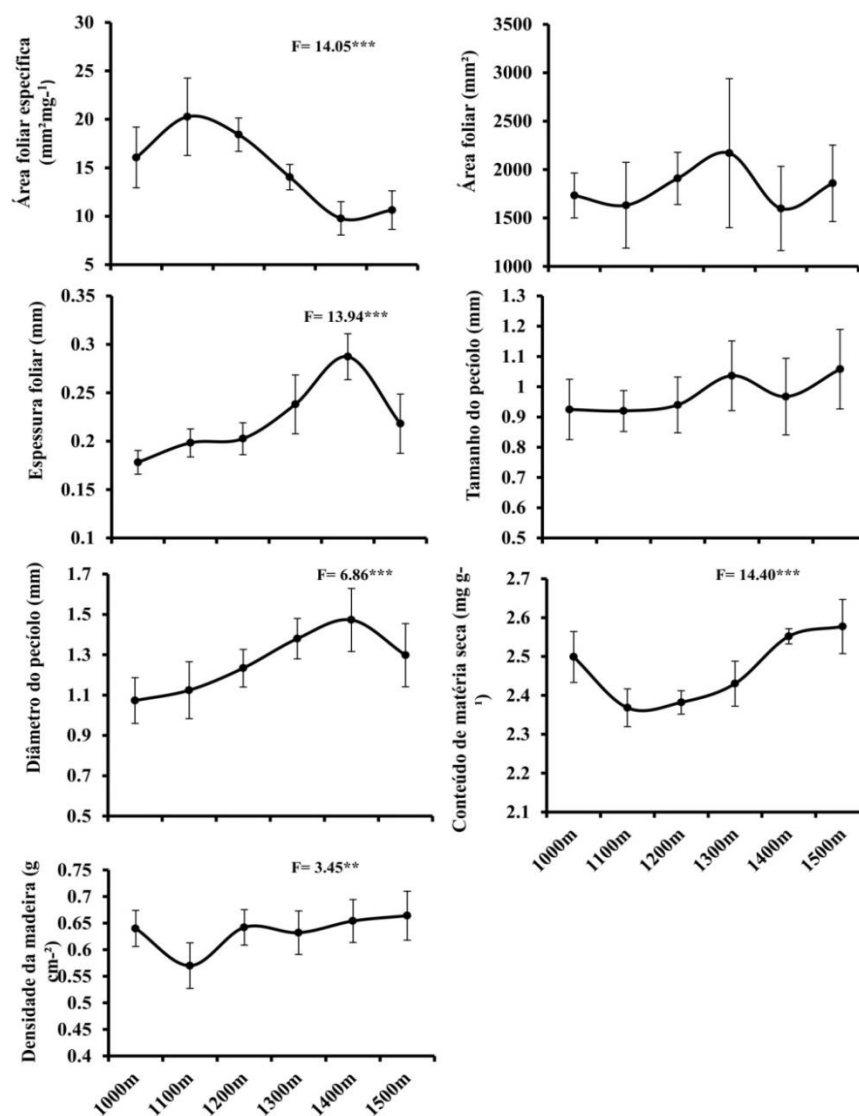


Figura 2 - ANOVA (One-Way) foram realizadas nos dados e as diferenças significativas entre as populações foram verificadas pelo teste Tukey a nível de 0.05 de confiança. Os F-valores das ANOVA foram dados e os níveis de significância estão indicados por asteriscos da seguinte forma: $P < 0,05$ *, $< 0,01$ **, $< 0,001$ ***. Os graus de liberdade e de erro de liberdade são 5 e 24, respectivamente, para todas as variáveis.

3.2. Ordenação entre as características funcionais

A análise multivariada das características funcionais de 6 populações de *Aspidosperma olivaceum* identificou dois grandes eixos de ordenação que explicaram 69.5% da variação dos dados (Fig. 3; Tab. 3). O primeiro eixo CP 1 (48.46%) identificou um gradiente com 1300, 1400 e 1500 no lado positivo do gráfico associadas positivamente ao aumento na espessura foliar (“EF” 0.4877), diâmetro do pecíolo (“DP” 0.4256) e conteúdo de matéria seca (“CMS” 0.3569) e relaciona-se negativamente com área foliar específica (“AFE” -0.5221). Em contraste, existe um gradiente com 1000, 1100 e 1200m no lado negativo do CP 1. O segundo eixo CP 2 (21.1%) está positivamente associado à área foliar (“AF” 0.53594), diâmetro do pecíolo (“DP” 0.43707) e área foliar específica (“AFE” 0.2342) e negativamente associado ao conteúdo de matéria seca (“CMS” -0.53264) e a densidade básica da madeira (“DBM” -0.2913).

Nesta análise é possível observar o agrupamento de características que descrevem a dispersão das cotas estudadas. Tais observações foram feitas da seguinte maneira: (i) “DP”, “EF”, “DBM” e “CMS” aparecem voltados opostamente aos pontos referentes às cota de 1000, 1100 e 1200 m, que se encontram dispersos no lado esquerdo do gráfico; e estão voltados aos pontos referentes às cotas de 1500, 1400 e 1300 m, que se apresentam dispersos no lado direito do gráfico; (ii) os pontos referentes às cota de 1100 e 1200 m aparecem positivamente relacionados à “AFE”, que por sua vez aparece oposta a 1500, 1400 e 1300 m. Assim pode-se inferir que as cotas de maior altitude, 1300, 1400 e 1500 apresentam uma tendência no aumento da espessura foliar, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria seca e densidade básica da madeira e diminuição na área foliar específica. Tais resultados corroboram e complementam os resultados encontrados nas análises univariadas.

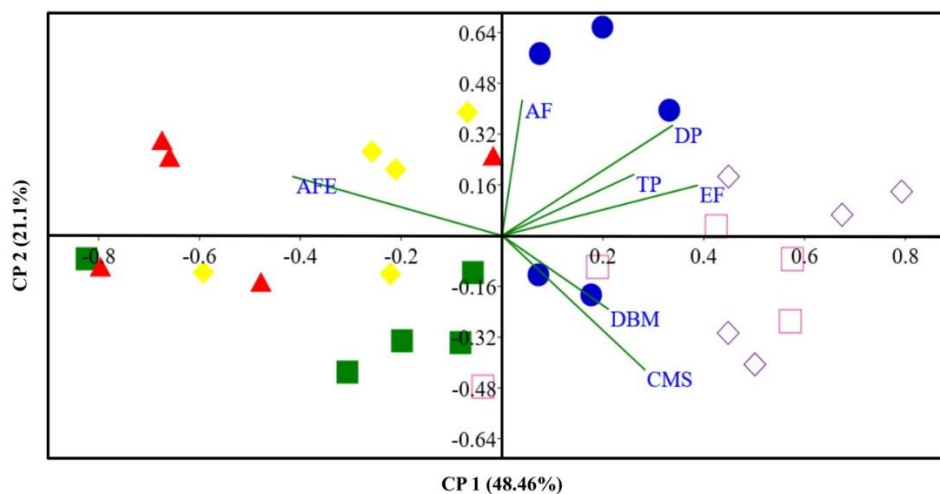


Figura 3 - PCA das características foliares e densidade da madeira de 6 populações de *Aspidosperma olivaceum* ao longo de um gradiente altitudinal. As ponderações das características funcionais são traçadas como vetores cujo comprimento e direção a representam a contribuição de cada variável na explicação do padrão de agrupamento. Cores e símbolos indicam os seis grupos de indivíduos em cada cota altitudinal (1000 m - quadrados fechados; 1100 m – triângulos fechados; 1200 m – losango fechado; 1300 - círculo fechado; 1400 m - losango aberto; 1500 m – quadrado aberto).

3.3 Dinâmica de crescimento

Os coeficientes de determinação (R^2) encontrados em cada modelagem mostraram bons ajustes dos modelos em relação às amostras, 1000 m (0.9495), 1100 m (0.9529), 1200 (0.9362), 1300 (0.9555), 1400 (0.9658), 1500 (0.9731). Observaram-se diferenças na dinâmica de crescimento das populações em quase todos os intervalos de tempo, excetuando-se apenas o primeiro intervalo (1 a 5 anos) em que todas as cotas apresentavam o mesmo ritmo de crescimento (Fig. 4; ver Tab. 4 e 5 para resultados completos, ANOVA One-way). A partir do segundo intervalo (6 a 10) a cota de 1100m se diferenciou das demais apresentando máxima velocidade de crescimento ao longo do tempo. No terceiro intervalo (11 a 15) a cota de 1200 passou a se diferenciar das demais por apresentar o ritmo de crescimento mais lento entre as cotas. Posteriormente a cota de 1400 m passa a se diferenciar aparecendo, juntamente com 1200, como as cotas de menores ritmos de crescimento. As cotas de 1000 m, 1500 m e 1300 m aparecem na posição intermediária entre as curvas de maior e menor velocidade de crescimento, apenas nos dois últimos intervalos a cota de 1000m se diferencia de 1500 e 1300m por apresentar crescimento mais acelerado.

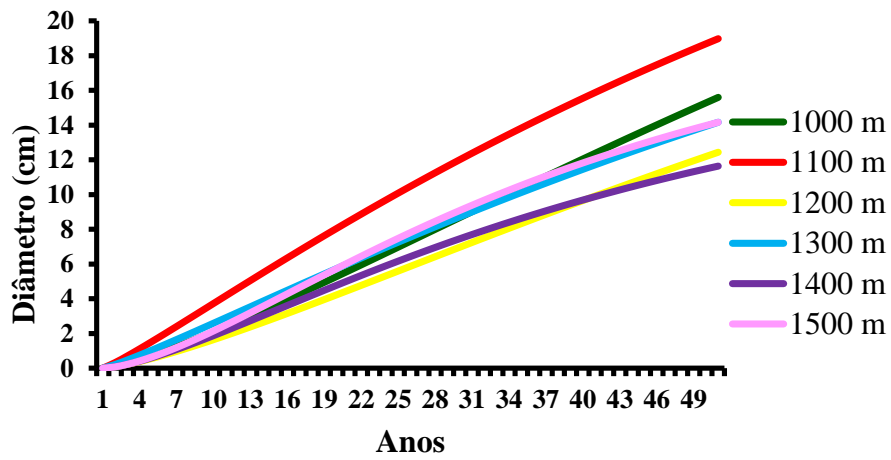


Figura 4 - Curvas de crescimento em diâmetro acumulativo de seis populações de *Aspidosperma olivaceum* de Floresta Estacional Semidecidual ao longo de um gradiente altitudinal.

Tabela 4 ANOVA (One-way) entre o crescimento em diâmetro das populações em intervalos de tempo de 1 a 25 anos. Os F-valores e os níveis de significância (p) foram dados. Os graus de liberdade e erro são 5 e 24 respectivamente para todos os intervalos de tempo. O teste Tukey mostra onde houve diferença ($p < 0,05$).

Intervalos (anos)	1 a 5	6 a 10	11 a 15	16 a 20	21 a 25
F =	2.3564	9.0512	17.6303	28.76	43.1538
(p) =	0.0706	0.0002	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
	-	1100 e 1000	1100 e 1000	1100 e 1000	1100 e 1000
	-	1100 e 1200	1100 e 1200	1100 e 1200	1100 e 1200
	-	1100 e 1300	1100 e 1300	1100 e 1300	1100 e 1300
	-	1100 e 1400	1100 e 1400	1100 e 1400	1100 e 1400
	-	1100 e 1500	1100 e 1500	1100 e 1500	1100 e 1500
Tukey	-		1200 e 1300	1200 e 1300	1200 e 1000
	-			1200 e 1500	1200 e 1300
	-				1200 e 1500
	-				1300 e 1400
	-				1400 e 1500

Tabela 5 ANOVA (One-way) entre o crescimento em diâmetro das populações em intervalos de tempo de 26 a 45 anos. Os F-valores e os níveis de significância (p) foram dados. Os graus de liberdade e erro são 5 e 24 respectivamente para todos os intervalos de tempo. O teste Tukey mostra onde houve diferença ($p < 0,05$).

Intervalos (anos)	26 a 30	31 a 35	36 a 40	41 a 45
F =	61.5545	85.0071	115.0813	153.9948
(p) =	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
Tukey	1100 e 1000	1100 e 1000	1100 e 1000	1100 e 1000
	1100 e 1200	1100 e 1200	1100 e 1200	1100 e 1200
	1100 e 1300	1100 e 1300	1100 e 1300	1100 e 1300
	1100 e 1400	1100 e 1400	1100 e 1400	1100 e 1400
	1100 e 1500	1100 e 1500	1100 e 1500	1100 e 1500
	1200 e 1000	1200 e 1000	1200 e 1000	1200 e 1000
	1200 e 1300	1200 e 1300	1200 e 1300	1200 e 1300
	1200 e 1500	1200 e 1500	1200 e 1500	1200 e 1500
	1300 e 1400	1300 e 1400	1300 e 1400	1300 e 1000
	1400 e 1500	1400 e 1500	1400 e 1500	1300 e 1400
				1400 e 1500

4 DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo demonstram que as características funcionais variam conforme as mudanças no ambiente. Assumiu-se que ao nível de população, as plantas podem responder a altitude, adaptando a morfologia foliar, por exemplo, aumentando a espessura das folhas através do número de camadas de células e diminuindo o tamanho das células, resultando em altos valores de espessura foliar (ES) e diâmetro do pecíolo (DP) e baixos valores de área foliar específica (AFE) (Scheepens *et al.* 2010). Ratificou-se que medidas morfológicas simples podem prever estratégias de vida de populações para obter sucesso em ambientes variados: folhas de vida longa e alta densidade da madeira têm taxas de crescimento em diâmetro mais lentas, enquanto folhas de vida curta e baixa densidade da madeira têm taxas de crescimento em diâmetro mais acelerada.

A área foliar específica é uma razão entre a área foliar e o conteúdo de matéria seca da folha. Ambos os componentes podem contribuir para a AFE em diferentes graus, a depender do habitat e do grupo de plantas em questão. Os valores de AFE já foram mostrados como dependentes de diversos fatores, entre eles, diferenças nos níveis de radiação, fertilidade solo, fornecimento de água, dióxido de carbono atmosférico, concentrações de ozono, perturbações e usos da terra (Meziane & Shipley 200; Poorter & De Jong 1999; Garnier *et al.* 2004; Reich *et al.* 1999; Larigauderie *et al.* 1988; Bussotti 2008; Kleyer 1999; Diaz *et al.* 1999). Em áreas com limitação solo-nutriente, por exemplo, é comum exibirem plantas de crescimento lento com folhas esclerófilas, nesses locais, baixa AFE está associada ao elevado conteúdo de matéria seca da folha (Pérez-Harguindeguy 2013).

Por apresentar relações positivas e lineares com o crescimento das plantas, a AFE, frequentemente tem sido considerada como uma característica

chave para explicar a distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais (Villar *et al.* 2005; Garnier *et al.* 2004; Poorter *et al.* 2009). Observou-se maior investimento em conteúdo de matéria seca (CMS) foliar nas cotas mais elevadas, resultando em menor AFE e maior EF e DP. Grandes avanços foram feitos a respeito das estratégias ecológicas de plantas relacionadas às características foliares. Através de uma análise de dados global, foi mostrado que a durabilidade da folha possui relação direta com a quantidade de biomassa por unidade de área. Folhas de curta duração possuem baixa massa foliar por unidade de área, altas concentrações de nutrientes e elevadas taxas fotossintéticas por unidade de massa (Wright 2004).

Na cota de 1100 m, obtiveram-se as maiores médias de crescimento em uma estimativa de 45 anos, esta cota também apresentou altos valores médios de área foliar específica, baixos valores médios de espessura foliar, diâmetro do pecíolo, conteúdo de matéria seca foliar e a menor média de densidade da madeira. Este conjunto de características configura a estratégia de crescimento acelerado nesta cota em relação às demais. Além das características foliares, a baixa densidade da madeira pode estar contribuindo para maior taxa de crescimento do caule, pois nesta situação, é produzido maior volume por unidade de biomassa (King *et al.* 2015). Bem como, alta AFE indica eficiência no investimento de biomassa para interceptação de luz, que é um dos principais fatores determinantes no crescimento de árvores, geralmente a taxa de crescimento aumenta linearmente com a interceptação de luz (King *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2008).

A densidade da madeira é identificada como uma característica fundamental que determina taxas de crescimento médias (Chave *et al.* 2009; Wright *et al.* 2010; Hérault *et al.* 2011). O custo de construção e a resistência mecânica da madeira são proporcionais à densidade, logo, a alta densidade proporciona maior resistência, porem implica em maiores custos e um

crescimento mais lento. De acordo com esta linha de raciocínio, menor densidade da madeira integra o conjunto de característica de espécies com caráter pioneiro, que possuem madeiras menos densas porque para a sua história de vida de menor duração é dispendioso reduzir o ritmo de crescimento e aumentar a resistência a eventos catastróficos esporádicos (Muller-Landau 2004). Nesse caso, sugere-se que exista uma diferenciação de nicho entre as populações estudadas, há uma faixa na qual os indivíduos respondem melhor do que em outros. Implicitamente, pressupõe-se que isso reflete no desempenho do crescimento (Poorter 1999).

Interpretando os resultados da densidade básica da madeira e do modelo de crescimento em diâmetro é possível observar este contraste entre a população que se encontra na cota de 1100 m e as populações de 1500, 1400 e 1200 m, que apresentaram respectivamente as maiores médias de densidade da madeira e se diferenciaram por apresentarem ritmos de crescimento em diâmetro mais lentos. A população de 1100 m, com a menor média de densidade de madeira, cresceu rapidamente, pois provavelmente foi capaz de responder melhor a períodos de maior disponibilidade de luz e mostrou ritmo de crescimento mais acelerado. Em contraste, populações com madeiras mais densas cresceram mais lentamente, pois se desenvolveram em ambientes com menor disponibilidade de nutrientes e que oferecem condições de estresse associados ao aumento da altitude (Reich *et al.* 1992; Ruger *et al.* 2012).

A redução da temperatura ambiente e o aumento do estresse de temperatura ao longo do gradiente altitudinal levam ao *turnover* de espécies em comunidades de plantas. Espécies de crescimento rápido requerem altas temperaturas para expansão das células, à medida que a temperatura diminui, são substituídas por espécies de crescimento lento que exibem expansão de células em limiares de temperatura mais baixos (Woodward *et al.* 1986; Körner & Woodward 1987). No entanto, o ambiente pode induzir mudanças no

comportamento do indivíduo a nível morfológico e/ou fisiológico e tais mudanças podem ser cruciais para a sobrevivência em condições heterogêneas e variáveis (Gratani 1996; Zunzunegui *et al.* 2011; Price *et al.* 2013). Uma população pode responder a um ambiente extremamente variável, tornando-se mais plástica e mais geneticamente variável. Em geral, as consistentes respostas observadas, evidenciam a plasticidade fenotípica da espécie estudada, que é definida como uma alteração no fenótipo expresso por um único genótipo em diferentes ambientes (Gratani 2014). Muitas respostas fenotípicas aos fatores de estresse ambiental podem ter como consequência redução no crescimento devido às limitações dos recursos (Gratani & Crescente 1997; Dorn 2000).

Nas últimas décadas, a atenção tem se concentrado cada vez mais nas respostas evolutivas a rápidas mudanças climáticas (Parmesan 2006; Bradshaw 2006). Uma das principais preocupações inseridas neste contexto relaciona-se com a capacidade de espécies de vida longa para lidar com alterações climáticas rápidas (Kremer 2007; Linder *et al.* 2010). Em regiões de encostas, mudanças abruptas nos fatores abióticos ocorrem em curtas distâncias, levando a grandes mudanças nas pressões de seleção que atuam sobre as características que compõem as estratégias de vida das plantas (Vitasse *et al.* 2009). Este estudo mostrou a variação das características funcionais de plantas em resposta a fatores ambientais. Tais variações trazem implicações para a capacidade das populações em responder às mudanças nas condições ambientais. Devido à longa vida útil das árvores, florestas futuras serão formadas por árvores que já estão presentes hoje. A plasticidade fenotípica permite que as árvores suportem alterações climáticas exacerbadas, no entanto são necessárias estratégias de conservação *ex-situ*, no caso de indivíduos ou determinadas espécies que não consigam se ajustar (Nicotra *et al.* 2010).

Ao longo do gradiente altitudinal, a divergência entre as populações podem ter sido influenciada por diferenças nas pressões seletivas impostas pelos

diferentes ambientes ecológicos, processos evolutivos neutros ou ambos (Still *et al.* 2005). Os ajustes morfológicos e fisiológicos permitem que os indivíduos persistam em ambientes estressantes associados com elevadas altitudes. Por exemplo, os indivíduos que cresceram em altitudes mais elevadas apresentaram características morfológicas distintivas, a fisiologia foliar também é modificada. Vários estudos já mostraram que o conteúdo de matéria seca aumentou com o aumento da altitude, sugerindo folhas mais espessas em maiores altitudes (Zhang & Marshall 1995; Hultine & Marshall 2000; Kao & Chang 2001).

5 CONCLUSÃO

Estudando populações de uma mesma espécie, distribuída ao longo de um gradiente altitudinal, encontrou-se variações nas características foliar, densidade básica da madeira e taxa de incremento em diâmetro. Demonstrou-se que, dentro das populações, características funcionais apresentam estratégias variáveis de alocação de recurso para o crescimento. Além de oferecer métricas úteis para se inferir sobre plasticidade fenotípica e adaptação da espécie ao ambiente, este estudo desafia o uso de valores médios de características funcionais como a resposta de uma espécie a mudanças ambientais. As características de espécies devem então ser substituídas por características médias das populações em cada condição ambiental.

REFERÊNCIAS

Bradshaw, W. E. & Holzapfel, C. M. 2006. Evolutionary response to rapid climate change. **Science (Washington)** **312**: 1477-1478.

Bussotti, F. 2008. Functional leaf traits, plant communities and acclimation processes in relation to oxidative stress in trees: a critical overview. **Global Change Biology** **14**: 2727-2739.

Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S. L.; Swenson, N. G. & Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters** **12**: 351-366.

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.

Costa-Saura, J. M.; Martínez-Vilalta, J.; Trabucco, A.; Spano, D. & Mereu, S. 2016. Specific leaf area and hydraulic traits explain niche segregation along an aridity gradient in Mediterranean woody species. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **21**: 23-30.

Díaz, S.; Cabido, M.; Zak, M.; Martínez Carretero, E. & Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. **Journal of Vegetation Science** **10**: 651-660.

Dorn, L. A.; Hammond Pyle, E. & Schmitt, J. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. **Evolution** **54**: 1982-1994.

Dvorský, M.; Altman, J.; Kopecký, M.; Chlumská, Z.; Řeháková, K.; Janatková, K. & Doležal, J. 2015. Vascular plants at extreme elevations in eastern Ladakh, northwest Himalayas. **Plant Ecology & Diversity** **8**: 571-584.

Garnier, E.; Shipley, B.; Roumet, C. & Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. **Functional ecology** **15**: 688-695.

Garnier, E.; Cortez, J.; Billès, G.; Navas, M. L.; Roumet, C.; Debussche, M.; ... & Neill, C. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology** **85**: 2630-2637.

Gratani, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in botany** **2014**: 1-17.

Gratani, L. & Crescente, M. F. 1997. Phenology and leaf adaptive strategies of Mediterranean maquis plants. **Ecologia mediterranea** **23**: 11-19.

Herault, B.; Ouallet, J.; Blanc, L.; Wagner, F. & Baraloto, C. 2010. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. **Journal of applied ecology** **47**: 821-831.

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, Evolution, and Systematics** **43**: 227-248.

Holdaway, R. J.; Richardson, S. J.; Dickie, I. A.; Peltzer, D. A. & Coomes, D. A. 2011. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. **Journal of Ecology** **99**: 954-963.

Hultine, K. R., & Marshall, J. D. 2000. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. **Oecologia**, v. 123, n. 1, p. 32-40.

Kao, W. Y. & Chang, K. W. 2001. Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan. **Australian Journal of Botany** **49**: 509-514.

King, D. A.; Davies, S. J.; Supardi, M. N. & Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. **Functional ecology** **19**: 445-453.

Kleyer, M. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. **Journal of Vegetation science** **10**: 697-708.

Körner, C. 2012. **Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits**. Basel, Switzerland: Springer.

Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in ecology & evolution** **22**: 569-574.

Körner, C., N., M.; Menendez-riedl, S. & Smeets-Scheel, A. Functional morphology of mountain plants. **Flora** **182**: 353 – 383.

Körner, C. & Woodward, F. I. 1987. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. **Oecologia** **72**: 279-283.

Kremer, A. 2007. How well can existing forests withstand climate change? **In Climate change and forest genetic diversity. Implications for sustainable forest management in Europe**. Eds. Koskela J. Buck A. Teissier du Cros E.. Biodiversity International, Rome. Pp. 3-17.

Larigauderie, A.; Hilbert, D. W. & Oechel, W. C. 1988. Effect of CO₂ enrichment and nitrogen availability on resource acquisition and resource allocation in a grass, *Bromus mollis*. **Oecologia** **77**: 544-549.

Lindner, M.; Maroschek, M.; Netherer, S.; Kremer, A.; Barbati, A.; Garcia-Gonzalo, J.; ... & Lexer, M. J. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. **Forest Ecology and Management** **259**: 698-709.

McLean, E. H.; Prober, S. M.; Stock, W. D.; Steane, D. A.; Potts, B. M.; Vaillancourt, R. E. & Byrne, M. 2014. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa*. **Plant, cell & environment** **37**: 1440-1451.

Meziane, D. & Shipley, B. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. **Annals of Botany** **88**: 915-927.

Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees I. **Biotropica** **36**: 20-32.

Nicotra, A. B.; Atkin, O. K.; Bonser, S. P.; Davidson, A. M.; Finnegan, E. J.; Mathesius, U. ... & van Kleunen, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science** **15**: 684-692.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **37**: 637-669.

Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P. ... & Urcelay, C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany** **61**: 167-234.

Pollock, L. J.; Morris, W. K. & Vesk, P. A. 2012. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model. **Ecography** **35**: 716-725.

Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Poorter, L.; Wright, I. J. & Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**. **182**: 565-588.

Poorter, H.; De Jong, R. O. B. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. **New Phytologist** **143**: 163-176.

Poorter, L.; Wright, S. J.; Paz, H.; Ackerly, D. D.; Condit, R.; Ibarra-Manríquez, G. ... & Muller-Landau, H. C. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology** **89**: 1908-1920.

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional ecology** **13**: 396-410.

Price, T. D.; Qvarnström, A.; Irwin, D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences** **270**: 1433-1440.

Raich, J. W. & Schlesinger, W. H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. **Tellus B** **44**: 81-99.

Read, Q. D.; Moorhead, L. C.; Swenson, N. G.; Bailey, J. K. & Sanders, N. J. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. **Functional Ecology** **28**: 37-45.

Reich, P. B.; Ellsworth, D. S.; Walters, M. B.; Vose, J. M.; Gresham, C.; Volin, J. C. & Bowman, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology** **80**: 1955-1969.

Reich, P. B.; Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological monographs** **62**: 365-392.

Richardson, S. J.; Allen, R. B.; Buxton, R. P.; Easdale, T. A.; Hurst, J. M.; Morse, C. W.; ... & Peltzer, D. A. 2013. Intraspecific relationships among wood density, leaf structural traits and environment in four co-occurring species of *Nothofagus* in New Zealand. **PloS one** **8**: e58878.

Rüger, N.; Wirth, C.; Wright, S. J. & Condit, R. 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. **Ecology** **93**: 2626-2636.

Santiago, L. S.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Fisher, J. B.; Machado, K.; Woodruff, D. & Jones, T. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia** **140**: 543-550.

Scheepens, J. F.; Frei, E. S. & Stöcklin, J. 2010. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. **Oecologia** **164**: 141-150.

Stahl, U.; Reu, B. & Wirth, C. 2014. Predicting species range limits from functional traits for the tree flora of North America. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **111**: 13739-13744.

Still, D. W.; Kim, D. H. & Aoyama, N. 2005. Genetic variation in *Echinacea angustifolia* along a climatic gradient. **Annals of botany** **96**: 467-477.

Villar, R.; Maranon, T.; Quero, J. L.; Panadero, P.; Arenas, F. & Lambers, H. 2005. Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: the importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. **Plant and Soil** **272**: 11-27.

Vitasse, Y.; Delzon, S.; Bresson, C. C.; Michalet, R. & Kremer, A. 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. **Canadian Journal of Forest Research** **39**: 1259-1269.

Woodward, F. I.; Körner, C. & Crabtree, R. C. 1986. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. **Oecologia** **70**: 222-226.

Wright, I. J.; Reich, P. B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F. ... & Flexas, J. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** **428**: 821-827.

Wright, S. J.; Kitajima, K.; Kraft, N. J.; Reich, P. B.; Wright, I. J.; Bunker, D. E. ... & Engelbrecht, B. M. 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology** **91**: 3664-3674.

Zanne, A. E.; Westoby, M.; Falster, D. S.; Ackerly, D. D.; Loarie, S. R.; Arnold, S. E. & Coomes, D. A. 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany** **97**: 207-215.

Zar, J. H. 2010. **Biostatistical analysis**. 5th ed. Upper Saddle River: Prentice-Hall. 944 p.

Zhang, J. W. & Marshall, J. D. 1995. Variation in carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange among populations of *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* in different environments. **Functional Ecology** **9**: 402-412.

Zunzunegui, M.; Barradas, M. C. D.; Ain-Lhout, F.; Alvarez-Cansino, L.; Esquivias, M. P. & Novo, F. G. 2011. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities. **Plant Ecology** **212**: 127-142.