

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

**FILIPE TORRES LEITE**

**Variação funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente  
ambiental na Floresta Atlântica**

**Alegre - ES**

**2017**

FILIPPE TORRES LEITE

**Variação funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente ambiental na Floresta Atlântica**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento (PPGGM) do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Genética e Melhoramento.

Orientadora: Tatiana Tavares Carrijo

Coorientadores: Mário Luís Garbin e Paulo César Cavatte.

Alegre - ES

2017

FILIPPE TORRES LEITE

**Varição funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente ambiental na Floresta Atlântica**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento.

01 de setembro de 2017.

**Comissão Examinadora:**

---

Dra. Tatiana Tavares Carrijo  
Universidade Federal do Espírito Santo  
Orientadora

---

Dr. Mário Luís Garbin  
Universidade Vila Velha  
Coorientador

---

Dr. Paulo Cezar Cavatte  
Universidade Federal do Espírito Santo  
Coorientador

---

Dr. Felipe Zamborlini Saiter  
Instituto Federal de Educação, Ciência e  
Tecnologia do Espírito Santo  
Membro externo

## Agradecimentos

A presente dissertação é produto do trabalho que desenvolvi com o auxílio de muitos colaboradores. Agradeço aqui, a todos que de alguma forma contribuíram para o resultado final desta dissertação.

Agradeço primeiramente à Universidade Federal do Espírito Santo pelo apoio logístico no desenvolvimento desse projeto e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento.

À FAPES pela concessão da bolsa de mestrado e pelo financiamento da pesquisa a qual esse trabalho está vinculado.

Ao IEMA pela licença concedida para realização das coletas, principalmente à gestão do PEMF pelo apoio logístico dado durante a execução deste trabalho.

À minha Orientadora Dr<sup>a</sup> Tatiana Carrijo, pela confiança depositada durante toda orientação. Obrigado por acreditar na proposta deste trabalho, pela oportunidade de trabalhar ao seu lado e por todos os ensinamentos científicos e pessoais transmitidos, certamente foram muitos.

Aos meus coorientadores, Dr. Mário Luís Garbin e Dr. Paulo César Cavatte, por todo o auxílio desde o início da execução do trabalho, todas as conversas e reuniões foram muito produtivas e essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos membros da banca pela disponibilidade em contribuir para o enriquecimento deste trabalho, Dr. Felipe Zamborlini Saiter, Dr. Mário Luís Garbin e Dr. Paulo César Cavatte.

À toda equipe que me auxiliou nas mais de cinquenta expedições a campo, Karina, Renan, Bethina, Thales, Jaqueline, Matheus, Fernando Bianchi, Fernando Paulino, Joaquim, Tati e aos motoristas, que todos os dias nos perguntavam quando ia acabar. Foi difícil, trabalhoso e parecia eterno *rs*, mas conseguimos finalizar. Sem o auxílio e a disponibilidade de vocês, certamente não teríamos conseguido. Obrigado por me aguentarem repetindo a frase mais falada nos últimos dois anos “ tem um exame aqui! ” Muito obrigado!

Aos amigos do Laboratório de Botânica, Amélia, Bethina, Cecília, Jaqui, Jheniffer, Karina, Karlo e Renan por aguentarem minhas lamúrias *rs* e por todo auxílio nos momentos de trabalho e descontração. Especialmente, Cecília pela ajuda com as análises de cinzas; Jaqui pela confecção do mapa; e Renan e Karina, que estiveram presentes desde o início, me auxiliando em todas as etapas deste trabalho.

Agradeço à toda minha família por todo apoio e incentivo sempre. Especialmente, meus pais, Neto e Eliani, por acreditarem e confiarem que este é o melhor caminho que tenho a seguir. À Bina e Cris, que além de irmãs são minhas companheiras. Tia Elza, Tia Orly e Vovó Célia, sempre atenciosas, me incentivando e dando força. Obrigado pelos conselhos e cuidados. Todos vocês são fundamentais na minha vida.

A todos vocês, meus sinceros agradecimentos!

*“todos iguais  
tão desiguais  
mas uns mais iguais que os outros...”*

*Humberto Gessinger*

## Lista de figuras

**Figura 1.** Área de estudo destacando o estado do Espírito Santo, o município de Castelo, o Parque Estadual de Mata das Flores e os 20,5 ha onde o levantamento foi realizado.

**Figura 2.** Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da composição das espécies de Rubiaceae ao longo de um gradiente topográfico. Notar que a composição das espécies está relacionada ao ambiente, onde *Faramea involucellata*, *Psychotria rhytidocarpa*, *Psychotria stellaris*, *Psychotria* sp. 1 e *Rudgea* sp. 1 estão relacionadas ao ambiente de baixada. *Rudgea* sp. 2 e *Amaioua* sp. ao ambiente de topo. *Faramea oligantha* e *Margaritopsis chaenotricha* associadas ao relevo inclinado, devido a ocorrência ao longo de todo o gradiente. Baixada (●), relevo inclinado (●) e topo de morro (○). Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp.

**Figura 3.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das sete espécies ocorrentes na baixada. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.

**Figura 4.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das seis espécies ocorrentes no relevo inclinado. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.

**Figura 5.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das quatro espécies ocorrentes no topo. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.

**Figura 6.** Dispersão conjunta de todos os atributos de cada espécie ao longo de todo o gradiente topográfico. O teste de permutação se mostrou significativo ( $P = 0.001$ ); porém o betadisper não foi significativo ( $P = 0.4133$ ). Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp.

**Figura 7.** Posição média relativa das espécies para os atributos/parâmetros área foliar específica (SLA), espessura foliar (LT), fotossíntese líquida ( $A_{max}$ ), ponto de saturação da luz ( $I_{max}$ ) e ponto de compensação luminoso ( $I_{comp}$ ). A linha vertical em cada gráfico representa a média do atributo para todas as espécies em cada ambiente. Os três últimos gráficos (da esquerda para a direita) representam a abundância das espécies nos ambientes de baixada, relevo inclinado e topo (de cima para baixo).  $\Delta$  representa a média da espécie no ambiente. Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp. Letras diferentes (a e b) indicam diferenças significativas entre os ambientes para um mesmo atributo, considerando as médias de cada táxon como réplicas.

**Figura 8.** Posição média relativa das espécies para os atributos/parâmetros taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ), rendimento quântico efetivo ( $\Phi$ ), rendimento quântico do fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), conteúdo de Nitrogênio presente nas folhas (N) e conteúdo de Fósforo (P) presente nas folhas.

A linha vertical em cada gráfico representa a média do atributo para todas as espécies em cada ambiente. Os três últimos gráficos (da esquerda para a direita) representam a abundância das espécies nos ambientes de baixada, relevo inclinado e topo (de cima para baixo).  $\Delta$  representa a média da espécie no ambiente. Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Pth. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp. Letras diferentes (a e b) indicam diferenças significativas entre os ambientes para um mesmo atributo, considerando as médias de cada táxon como réplicas.

## **Lista de tabelas**

**Tabela 1.** Valores médios e erro padrão da média dos atributos do solo para cada ambiente avaliado.



## SUMÁRIO

<b>ARTIGO: Variação funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente topográfico e de luz da Floresta Atlântica</b> .....	<b>11</b>
<b>Resumo</b> .....	<b>12</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>13</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>14</b>
<b>Material e Métodos</b> .....	<b>17</b>
<b>Resultados</b> .....	<b>25</b>
<b>Discussão</b> .....	<b>36</b>
<b>Conclusão</b> .....	<b>45</b>
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	<b>46</b>



**Variação funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente topográfico e de luz da Floresta Atlântica**

**Filipe Torres-Leite, Renan K. Hollunder, Karina Santos-Ferreira, Paulo Cezar Cavatte, Mário Luís Garbin & Tatiana T. Carrijo**

**Manuscrito a ser submetido para o periódico *Trees***

# **Varição funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente topográfico e de luz da Floresta Atlântica**

Filipe Torres Leite<sup>1\*</sup>, Renan Köpp Hollunder<sup>2</sup>, Karina Santos-Ferreira<sup>3</sup>, Paulo Cezar Cavatte<sup>1</sup>, Mário Luís Garbin<sup>3</sup> & Tatiana Tavares Carrijo<sup>1</sup>

*<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, Laboratório de Botânica, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias, Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, s.n., Guararema, 29.500-000, Alegre, ES, Brazil.*

*<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em biodiversidade Tropical, Centro Universitário Norte do Espírito Santo, Universidade Federal do Espírito Santo, Rodovia BR 101 Norte, Km 60, Litorâneo, 29.932-540, São Mateus, ES, Brazil.*

*<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Vila Velha, Rua Comissário José Dantas de Melo, s.n., Boa Vista, 29.102-770, Vila Velha, ES, Brazil.*

\* Autor para correspondência: [filipetorresleite@gmail.com](mailto:filipetorresleite@gmail.com)

*Mensagem principal* A amplitude dos traços ecofisiológicos associados a luz evidenciam que as espécies de Rubiaceae nos enxames apresentam alta tolerância à sombra e apresentaram pouca possibilidade de expressão de estratégias fotossintéticas variadas para sobrevivência neste tipo de ambiente.

## **Resumo**

A coexistência de espécies relacionadas é um importante componente para o entendimento da diversidade e distribuição de plantas em florestas tropicais. Entre os fatores que influenciam na coexistência e distribuição de plantas, a luz se destaca por exercer forte influência na sobrevivência, crescimento e distribuição de espécies vegetais. Para avaliar os efeitos do gradiente de luz sobre uma comunidade de Rubiaceae que apresenta distribuição gregária, foi realizado o levantamento de indivíduos organizados de forma gregária, ao longo de um gradiente topográfico (dividido em baixada, relevo inclinado e topo de morro) e de luz. Dez atributos relacionados à luz foram avaliados em 85 indivíduos pertencentes a nove espécies de Rubiaceae. Os baixos valores das taxas de fotossíntese líquida, respiração no escuro, ponto de compensação e saturação encontrados evidenciam a condição de alta tolerância à sombra das espécies avaliadas. A baixa amplitude de variação dos atributos relacionados à luz se deve, possivelmente, à pouca possibilidade de expressão de estratégias fotossintéticas variadas para sobrevivência em um ambiente de sombra.

**Palavras-chave:** coexistência, enxames, fotossíntese, tolerância à sombra.

## **Abstract**

The coexistence of related species is an important component for the understanding of plant diversity and distribution in tropical forests. Among the factors that influence the plant coexistence and distribution, light stands out because it exerts a strong influence on the survival, growth and distribution of plant species. In order to evaluate the effects of the light gradient on a Rubiaceae community with an aggregated distribution, a survey of individuals organized in an aggregated way was carried out along a topographical gradient (divided in valley, slope and ridge) and of light. Ten traits related to light were evaluated in 85 individuals belonging to nine species of Rubiaceae. The low range of photosynthetic rates, dark respiration, light compensation and light saturation point found evidenced the condition of tolerance to the shade of the evaluated species.

**Palavas-chave:** coexistence, photosynthesis, shade tolerance, swarms.

## Introdução

A coexistência de espécies aparentadas é um importante componente para o entendimento da diversidade alfa de plantas em florestas tropicais. Isto por que se espera que espécies próximas compartilhem demandas similares por recursos ambientais. Filtros ambientais podem ser fatores mais importantes que a competição em explicar o gregarismo de espécies próximas filogeneticamente (Sedio *et al.* 2012). Lidar com a sombra implica a existência de diferenças de nicho entre as espécies de sub-bosque (Valladares *et al.* 2016). No entanto, nosso entendimento de como espécies coocorrentes lidam com a limitação de luz no sub-bosque fortemente sombreado de florestas tropicais ainda é limitado. Acessar essas diferenças entre espécies gregárias, e aparentadas, em gradientes de radiação deverá lançar luz sobre os efeitos de diferentes estratégias das plantas sobre a organização de comunidades.

O sub-bosque de florestas tropicais tem Rubiaceae como um dos seus mais importantes componentes florísticos (Gentry & Emmons 1987; Laska 1997; Amorim *et al.* 2009). Esta família destaca-se com maior importância quando considerada a abundância e riqueza de espécies de Angiospermas do estrato arbustivo na região neotropical (Gentry & Emmons 1987; Laska 1997). Em escala local, frequentemente apresenta distribuição espacial gregária de indivíduos de uma mesma espécie ou de espécies diferentes (Sakai & Wright 2008; Sedio *et al.* 2012; Sterck *et al.* 2013; Mesquita-Neto *et al.* 2015; Silva & Vieira 2015; Luber *et al.* 2016). Este padrão de distribuição foi denominado por Gentry (1982, 1989) como “swarms” (i.e., enxames).

Os enxames podem ser definidos como sítios onde diversos indivíduos de um mesmo táxon coexistem no espaço (Gentry 1982; Gentry 1989), ou seja, são espécies que sobrepõem sua existência no espaço e no tempo (Giacomini 2007). A agregação dos indivíduos de diferentes espécies no espaço é apontada como um possível mecanismo de manutenção da

coexistência (Hanski 1981; Ives 1988), dado que influencia a interação e o uso de recursos por estas espécies (Ives & May 1985), tornando a competição intraespecífica superior em relação à interespecífica (Hanski 1981; Ives 1988). Mais recentemente, Sedio *et al.* (2012) sugeriram que a filtragem ambiental deve ser um fator mais importante que a competição em explicar a coexistência em “enxames” do gênero *Psychotria* (Rubiaceae). Assim, a convergência funcional seria mais importante que a divergência em explicar essa coexistência.

A convergência é promovida pela filtragem ambiental existente no local, sendo caracterizada pelo compartilhamento de características fenotípicas comuns em determinados táxons, sejam estes relacionados ou não (Kraft *et al.* 2015). Já a divergência funcional caracteriza-se pela diferenciação de nicho, ou seja, as diferenças fenotípicas existentes nos organismos diminuem a competição por recursos entre eles (Mason *et al.* 2005). As espécies podem assumir diferentes estratégias em resposta aos ambientes a que estão submetidas, permitindo ou não a coexistência entre os diferentes táxons.

Sabe-se que fatores abióticos da comunidade atuam fortemente na estruturação da biodiversidade (Davidar *et al.* 2007; Kraft *et al.* 2015). Entre estes filtros abióticos, a topografia é uma das principais responsáveis pela alteração de vários outros fatores nas comunidades, como a disponibilidade de luz, água e nutrientes do solo (Small & McCarthy 2002; Guo *et al.* 2017b). Todas estas variações associadas influenciam o estabelecimento das espécies e, conseqüentemente, a sua distribuição espacial (Small & McCarthy 2002; Gracia *et al.* 2007; Hollunder *et al.* 2014; Huo *et al.* 2014; Andrade *et al.* 2015; Guo *et al.* 2017b). Assim, informações do ambiente aliadas às características intrínsecas das espécies permitem um melhor entendimento do processo de funcionamento das comunidades (Kraft *et al.* 2015).

Diversos estudos evidenciam a existência de variações morfológicas que influenciam o desempenho fisiológico de espécies vegetais (Sultan & Bazzaz 1993; Pereira *et al.* 2017;

Pfennigwerth *et al.* 2017; Thomas *et al.* 2017). Tais variações podem ser consideradas diferentes estratégias para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência em determinados ambientes. A mensuração das variações presentes nas espécies ou nos indivíduos pode ser realizada por atributos, os quais são definidos como o valor de uma característica em um ponto de determinado gradiente ambiental (Violle *et al.* 2007). O conjunto de atributos permite avaliar o desempenho ecológico das espécies, onde se têm as respostas dos atributos mensurados nos organismos ao longo do gradiente ambiental avaliado (Violle *et al.* 2007). Entre os atributos que apresentam tais variações, podemos citar a morfologia foliar, área foliar específica, desempenho fotossintético e densidade da madeira (Sultan & Bazzaz 1993; Sterck *et al.* 2013; Jung *et al.* 2014; Prado-Júnior *et al.* 2015; Pereira *et al.* 2017; Thomas *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2017). Estas variações são em grande parte promovidas pelo ambiente que modula determinados traços e, conseqüentemente, a abundância e distribuição das espécies (Ackerly 2003; Escudero & Valladares 2016).

A forma como as espécies de Rubiaceae lidam com os ambientes de luz de florestas tropicais deve ser um elemento chave para entender a grande riqueza e abundância desses sistemas. Nosso grupo focal são representantes de Rubiaceae coocorrentes em enxames no sub-bosque de uma floresta tropical. Esses enxames estão distribuídos ao longo de um gradiente topográfico. Este, por sua vez, estabelece gradientes de disponibilidade de luz e água, desde a baixada mais úmida e sombreada até as áreas mais elevadas mais secas e com maior disponibilidade de luz. Objetivamos entender como estas espécies variam ao longo do gradiente ambiental, para isso as seguintes hipóteses foram testadas: 1) as espécies que ocorrem no ambiente de baixada apresentam maior eficiência no uso da luz; 2) as espécies que ocorrem em áreas mais elevadas, apresentam maior desempenho fotossintético comparado às espécies de áreas mais baixas; 3) espécies que ocorrem ao longo do gradiente, desde áreas baixas até áreas mais elevadas, apresentam menor variação média em seu desempenho fotossintético; e 4)

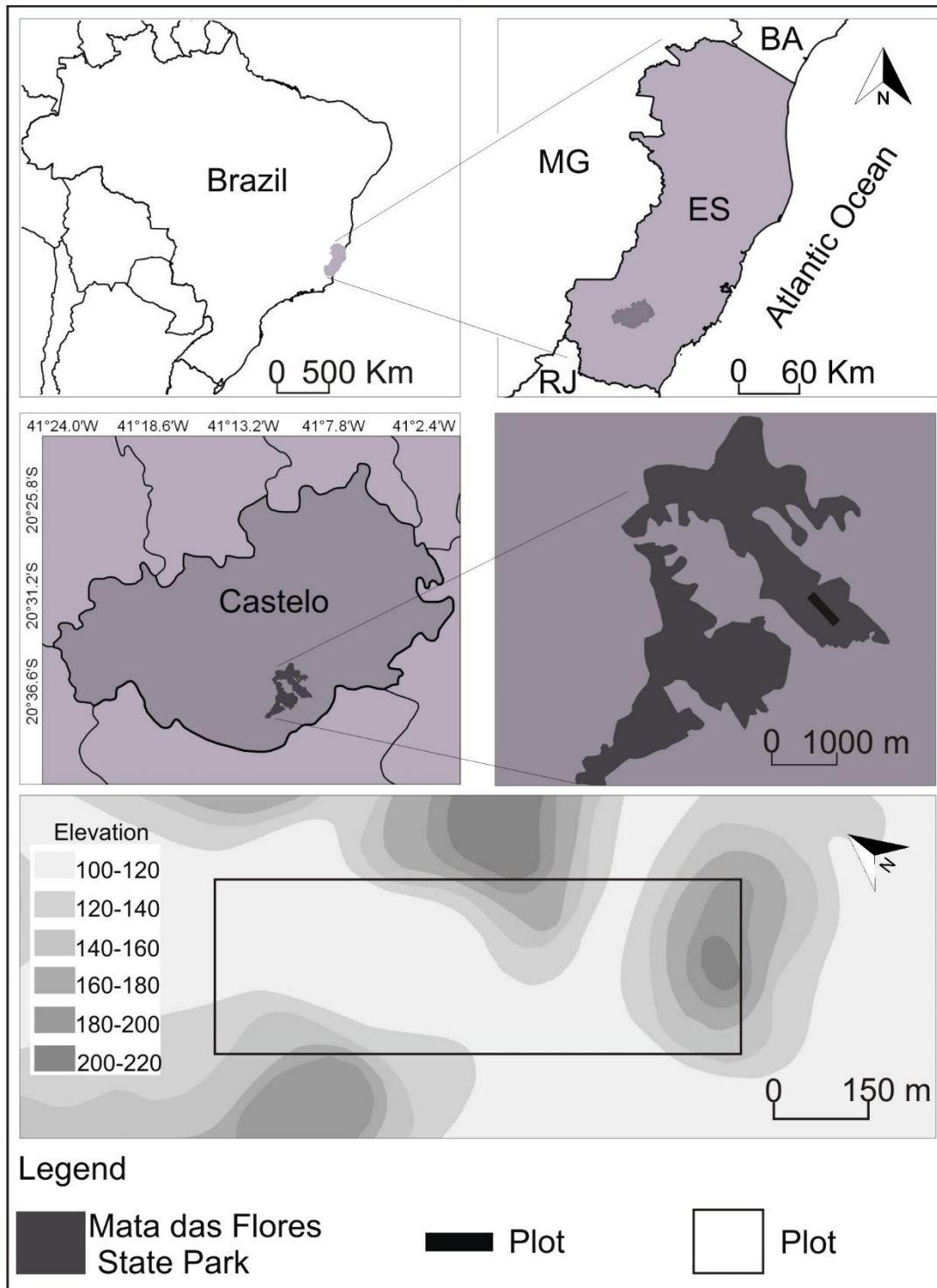


espécies mais abundantes em um mesmo ponto do gradiente apresentam maior desempenho fotossintético comparado a espécies menos abundantes.

## **Material e Métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata das Flores (PEMF, 20°35'54"S e 22°41'10'53"W) no município de Castelo, Espírito Santo (Fig. 1). A área total desta Unidade de Conservação é de aproximadamente 800 ha, com elevações variando de 100-440 m.s.m. (IEMA 2017). A vegetação do PEMF é classificada como Floresta Ombrófila de Terras Baixas (Oliveira-Filho *et al.* 2005) e, de acordo com o IPEMA (2011), a região é categorizada como de “Extrema Prioridade para Conservação”. A vegetação do PEMF vem sendo estudada quanto à sua composição e estrutura desde 2012. Neste contexto, foram montadas parcelas ao longo de um gradiente altitudinal que inclui áreas de baixada, de relevo inclinado e de topo de morro (Hollunder *et al.* 2014).



**Figura 1.** Área de estudo destacando o estado do Espírito Santo, o município de Castelo, o Parque Estadual de Mata das Flores e os 20,5 ha onde o levantamento foi realizado.

## **Caracterização da área**

A variação de luminosidade nesse gradiente foi avaliada por Ferreira-Santos (2016) e demonstrou diferenças em relação aos três ambientes avaliados. As áreas de baixada possuem maiores valores e o topo de morro os menores valores de cobertura e de índice de área da planta (IAP e fCOVER). Assim, em cada região topográfica o ambiente de luz é diferente, sendo que os valores de radiação fotossinteticamente ativa (fAPAR) aumentam das regiões de baixada para regiões de topo de morro (Ferreira-Santos 2016).

A umidade foi mensurada a partir de uma sonda TDR, em quatro pontos ao lado de cada um dos indivíduos avaliados, a uma profundidade de cerca de 20 cm. A partir dos valores obtidos foi calculada a média da umidade de cada indivíduo e posteriormente a média de cada ambiente. Amostras de solo foram coletadas em quatro pontos ao lado de cada um dos 85 indivíduos avaliados, a cerca de 30 cm de profundidade. A partir dos valores obtidos para cada variável do solo, foi calculada a média para cada indivíduo e, posteriormente, a média de cada ambiente. O ambiente de baixada apresentou os maiores níveis de fósforo, potássio, cálcio, magnésio, alumínio e sódio. Em relação à matéria orgânica, os três ambientes apresentaram valores próximos, sendo o topo de morro o ambiente que apresentou maior teor. O solo da área de topo de morro é mais ácido em relação ao relevo inclinado e baixada, respectivamente (Tab. 1).

**Tabela 1.** Valores médios e desvio padrão dos atributos do solo para cada ambiente avaliado.

<b>Variáveis do solo</b>	<b>Baixada</b>	<b>Inclinado</b>	<b>Topo</b>
<b>Fósforo</b>	3,46±0,29	2,5±0,11	2,74±0,13
<b>Potássio</b>	113,11±8,79	82,6±4,32	56,58±3,56
<b>Cálcio</b>	3,05±0,3	2,46±0,18	1,68±0,13
<b>Magnésio</b>	0,99±0,11	0,50±0,03	0,35±0,02
<b>Alumínio</b>	0,23±0,05	0,33±0,06	0,67±0,08
<b>Sódio</b>	49,94±3,45	35,07±1,59	25,73±1,23
<b>Matéria orgânica</b>	2,24±0,07	2,65±0,09	2,57±0,09
<b>pH em H<sub>2</sub>O</b>	5,50±0,08	5,34±0,06	4,94±0,06
<b>Umidade</b>	18,63%	10,04%,	11,66%

### **Levantamento da vegetação nos enxames e seleção das espécies**

O levantamento dos enxames foi realizado ao longo de um gradiente topográfico de 750m x 250m, totalizando 20.25ha. Os enxames foram caracterizados em campo como áreas onde cinco ou mais indivíduos pertencentes à família Rubiaceae apresentavam distribuição gregária. O centro dos enxames foi determinado a partir de um raio de 3m, e foi identificado com uma estaca portando numeração para identificação. A coordenada geográfica do enxame foi obtida com auxílio de aparelho GPS (Garmim GPSMAP 64S), e a quantidade de indivíduos por espécie foi quantificada e registrada em uma planilha contendo a listagem de todas as espécies de Rubiaceae identificadas no fragmento (Torres-Leite et al. prelo).

Nove espécies foram selecionadas a partir das abundâncias relativas e de suas distribuições espaciais nas três áreas que correspondem ao gradiente topográfico da área estudada (áreas de baixada, relevo inclinado e topo de morro). A abundância relativa foi obtida a partir do número total de indivíduos de uma espécie em um enxame dividido pela riqueza

total de indivíduos no enxame. Todas as espécies selecionadas são arbustos ou subarbustos do sub-bosque de Floresta Atlântica. Dentre as nove espécies estudadas, foram escolhidas duas ocorrentes ao longo de todo o gradiente topográfico (avaliando-se 15 indivíduos em cada uma, 5 para cada tipo de ambiente), três espécies ocorrentes apenas na área de baixada (avaliando-se cinco indivíduos de cada espécie), duas ocorrentes nas áreas de baixada e de relevo inclinado (avaliando-se 10 indivíduos de cada uma, em cada ambiente) e duas ocorrentes nas áreas de relevo inclinado e no topo de morro (avaliando-se 10 indivíduos de cada uma, em cada ambiente), totalizando 85 indivíduos divididos em 17 grupos. Assim, cada grupo é representado por cinco indivíduos de uma mesma espécie. Apenas indivíduos adultos foram incluídos nas avaliações. As espécies selecionadas para o estudo, seguidas de seu respectivo acrônimo, foram: *Faramea involucellata* Müll. Arg. (Fin), *Faramea oligantha* Müll. Arg. (Fol), *Margaritopsis chaenotricha* (DC.) C. M. Taylor (Mch), *Psychotria rhytidocarpa* Müll. Arg. (Prh), *Psychotria stellaris* Müll. Arg. (Pst), *Psychotria* sp. (Pno), *Amaioua* sp. (Ano), *Rudgea* sp. 1 (Rno1) e *Rudgea* sp. 2 (Rno2).

### **Levantamento dos atributos ecofisiológicos**

Os atributos ecofisiológicos foram mensurados em cinco a quinze indivíduos adultos de cada uma das nove espécies selecionadas. Dez atributos morfofisiológicos foram mensurados nos 85 indivíduos das nove espécies selecionadas, sendo eles: 1) Área Foliar Específica – SLA; 2) Espessura Foliar – LT; 3) Fotossíntese Líquida –  $A_{max}$ ; 4) Ponto de Saturação da Luz –  $I_{max}$ ; 5) Ponto de Compensação Luminoso –  $I_{comp}$ ; 6) Taxa de Respiração no Escuro –  $R_d$ ; 7) Rendimento Quântico Efetivo –  $\phi$ ; 8) Rendimento Quântico do Fotossistema II –  $\phi_{PSII}$ ; 9) Nitrogênio foliar – N e 10) Fósforo foliar – P.

Para a avaliação dos parâmetros morfológicos foram coletadas cinco folhas completamente expandidas e saudáveis. Para a determinação da área foliar específica (SLA),

as folhas foram fotografadas com uma câmera digital e a área foliar calculada com o auxílio do software de análise de imagens ImageJ®. Posteriormente, estas mesmas folhas foram secas em estufa de circulação fechada a 60°C até atingirem massa constante, e pesadas com o auxílio de uma balança analítica para determinação da massa seca. A área foliar específica foi, então, determinada pela divisão da área foliar pela massa seca foliar (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Este atributo está relacionado com a assimilação de carbono e com a taxa de crescimento relativo da planta, para as quais valores menores são associados com um maior investimento em componentes estruturais e, conseqüentemente, com maior resistência a dessecação e herbivoria, além de maior longevidade foliar (Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004). Em ambientes onde há maior disponibilidade de recursos são esperados valores de área foliar específica mais elevados (Wilson *et al.* 1999). Estes altos valores estão associados a maior produtividade das folhas, em contrapartida, a resistência à dessecação e longevidade foliar são inferiores à de espécies com menores valores deste atributo (Grime *et al.* 1996; Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004). A espessura foliar (LT) também foi medida em cinco folhas de cada um dos 85 indivíduos selecionados, e mensurada com medidor de espessura digital (Mitutoyo®, modelo 547-301) sem a sobreposição das nervuras principal e secundárias. Maiores valores de espessura estão associados a maiores taxas fotossintéticas devido ao maior potencial para acúmulo de compostos estruturais relacionados à maquinaria fotossintética (Niinemets 2001). Além disso, este atributo está relacionado ao investimento de carbono e arquitetura hidráulica da planta, apresentando maiores valores quando em ambientes considerados estressantes, com elevada disponibilidade de luz e baixa disponibilidade hídrica e nutricional (Rosado & de Mattos 2007; Gama *et al.* 2016). Os menores valores são frequentes em espécies ocorrentes em áreas com menor incidência luminosa e maior disponibilidade hídrica e nutricional (Rosado & de Mattos 2007; Gama *et al.* 2016).

De modo geral, parâmetros de trocas gasosas e fluorescência permitem compreender

quais estratégias fotossintéticas as espécies desenvolvem nos diferentes ambientes de ocorrência, possibilitando observar as variações intra e interespecíficas. Os parâmetros de trocas gasosas selecionados foram: fotossíntese líquida ( $A_{\max}$ ) – corresponde ao ganho líquido de carbono, obtido pela diferença entre a fotossíntese e o processo respiratório da planta (Valladares & Niinemets 2008); taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ) – quando não há absorção de  $\text{CO}_2$  pela planta, apenas liberação devido ao processo respiratório do indivíduo; ponto de compensação luminoso ( $I_{\text{comp}}$ ) – ponto onde a absorção e a liberação de  $\text{CO}_2$  se equilibram; ponto de saturação da luz ( $I_{\max}$ ) – ponto onde a taxa fotossintética máxima do indivíduo é obtida devido aos limites de capacidade para absorção de luz ou  $\text{CO}_2$ ; e rendimento quântico efetivo ( $\Phi$ ) – este atributo é obtido a partir da razão entre a quantidade de mol de  $\text{CO}_2$  absorvidos por mol de fótons absorvidos (mol  $\text{CO}_2$ /mol fótons), estando relacionado à eficiência no uso da luz. O parâmetro de fluorescência avaliado foi o rendimento quântico do fotossistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) - está relacionado a capacidade fotossintética da planta, onde quanto maior a capacidade de transferência de elétrons maior a capacidade fotossintética. Os parâmetros foram mensurados em uma folha saudável e completamente expandida de cada indivíduo, sob radiação fotossinteticamente ativa semelhante àquela disponível no ambiente no momento da medição e pressão parcial de  $\text{CO}_2$  de 40 Pa, com um analisador de gases infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA). As curvas de luz foram elaboradas a partir do modelo proposto por Lobo *et al.* (2013). Para determinação dos conteúdos de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares foram realizados os métodos preconizados pela USP-ESALQ.

### **Análise dos dados**

Os dados de abundância foram organizados em uma matriz de espécies (linhas) por enxames (colunas). As abundâncias absolutas (número de indivíduos de cada espécie por enxame) foram padronizadas (Legendre & Gallagher 2001). Após normalização, foi calculada

a distância euclidiana entre os exames e aplicada uma análise de coordenadas principais (PCoA) (Legendre & Legendre 2012). Para análise das diferenças de composição, a matriz de abundâncias foi binarizada (presença-ausência), sendo usada a distância de Jaccard (complemento da similaridade de Jaccard) como medida de dissimilaridade entre as unidades amostrais. As ordenações buscaram detectar diferenças entre os três ambientes com relação à composição e abundância de espécies de Rubiaceae.

Curvas de luz foram calculadas a partir da fotossíntese líquida (A) em função da radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Foram obtidas médias dos valores de cada curva de luz para cada espécie em cada ambiente. Portanto, foram ajustadas curvas de luz para cada espécie em cada ambiente utilizando a equação retangular de Michaelis-Menten (Lobo *et al.* 2013). As diferenças entre as espécies foram testadas via análise de variância por testes de permutação (PERMANOVA; Anderson 2001) para todo o conjunto de atributos. Além disso, as diferenças na dispersão de cada espécie em relação aos atributos foram calculadas via PERMDISP (Anderson *et al.* 2006). Estes dois testes usaram distâncias euclidianas como medidas de dissimilaridade entre grupos de espécies. Uma terceira PCoA foi calculada utilizando uma matriz de espécies por parâmetros de trocas gasosas e fluorescência. Após padronização dos dados, foi utilizada a distância euclidiana como medida de dissimilaridade, e aplicada uma PcoA para detectar padrões gerais dos atributos em relação à topografia e às espécies.

O padrão de dispersão e a média de cada atributo para cada espécie nos três ambientes, foram avaliados através de gráficos boxplots. Para essa etapa, foi calculada a média geral de cada atributo para cada ambiente, indicada por uma linha contínua vertical em cada boxplot. O teste de Dunn (Dunn 1964) foi usado para testar se as médias de cada atributo são estatisticamente diferentes entre os três ambientes. Para tal, foram consideradas como réplicas,

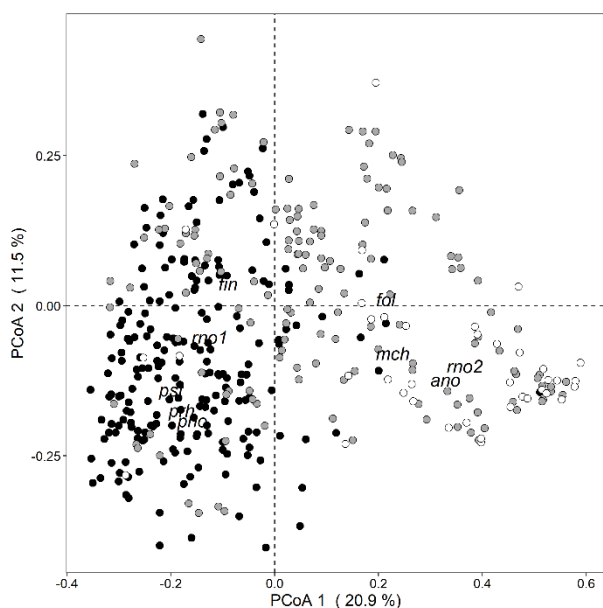


dentro de cada ambiente, as médias de cada taxon para cada atributo. Por fim, a correlação de Spearman (Legendre & Legendre 2012) foi usada para verificar se existe relação entre a média de cada atributo para todas as espécies com as abundâncias das espécies ( $n = 17$ ). Todas as análises foram feitas no ambiente R (R core Team 2017) usando os pacotes drc (Ritz *et al.* 2015), stats (R Core Team 2017), vegan (Oksanen *et al.* 2017) e dunn.test (Dinno 2017).

## Resultados

### Abundância e composição dos enxames

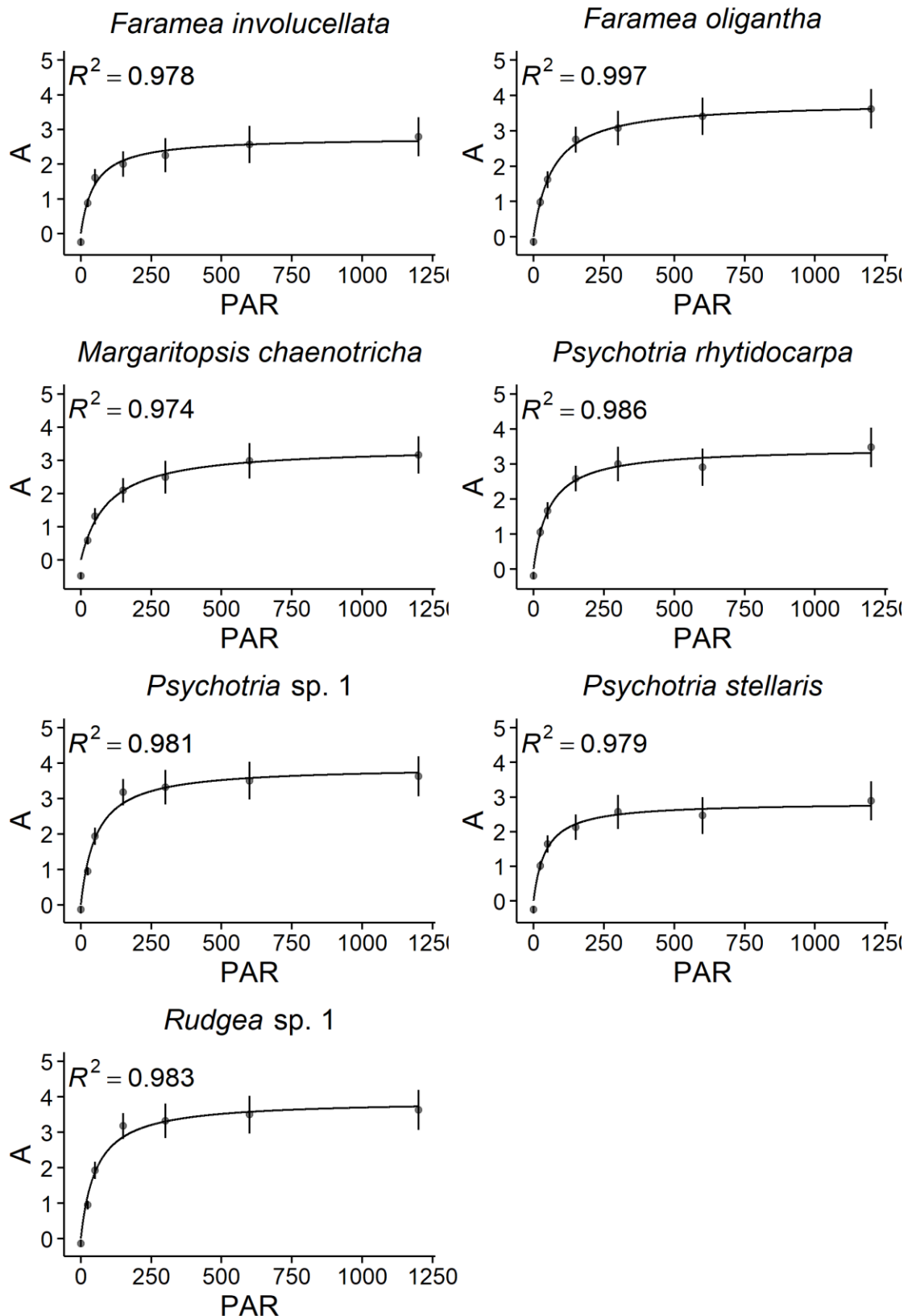
Foi amostrado um total de 548 enxames. Destes, 273 foram localizados na área de baixada, 230 na área de relevo inclinado e 45 na área de topo. Em relação à abundância, foi amostrado um total de 12.236 indivíduos, sendo 7.669 na área de baixada, 4.031 em área de relevo inclinado e 536 nas áreas de topo. O valor médio de indivíduos por enxame foi de 22. Em relação aos três ambientes, baixada, relevo inclinado e topo, os valores médios foram de 28, 18 e 12 indivíduos, respectivamente. Com a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) foi possível observar que a composição de espécies dos enxames, está relacionada com os ambientes topográficos avaliados (Fig. 2). *Faramea oligantha* e *Margaritopsis chaenotricha* estiveram associadas aos três ambientes. *Psychotria rhytidocarpa*, *Psychotria stelar* e *Psychotria* sp. foram avaliadas exclusivamente na área de baixada. *Faramea involucellata* e *Rudgea* sp. 1 ocorrem nos ambientes de baixada e topo de morro. *Amaioua* sp. e *Rudgea* sp. 2 estão associadas aos ambientes de relevo inclinado e topo de morro. Em relação a abundância, os enxames com maior abundância estão localizados no ambiente de baixada, relevo inclinado e topo de morro, respectivamente.



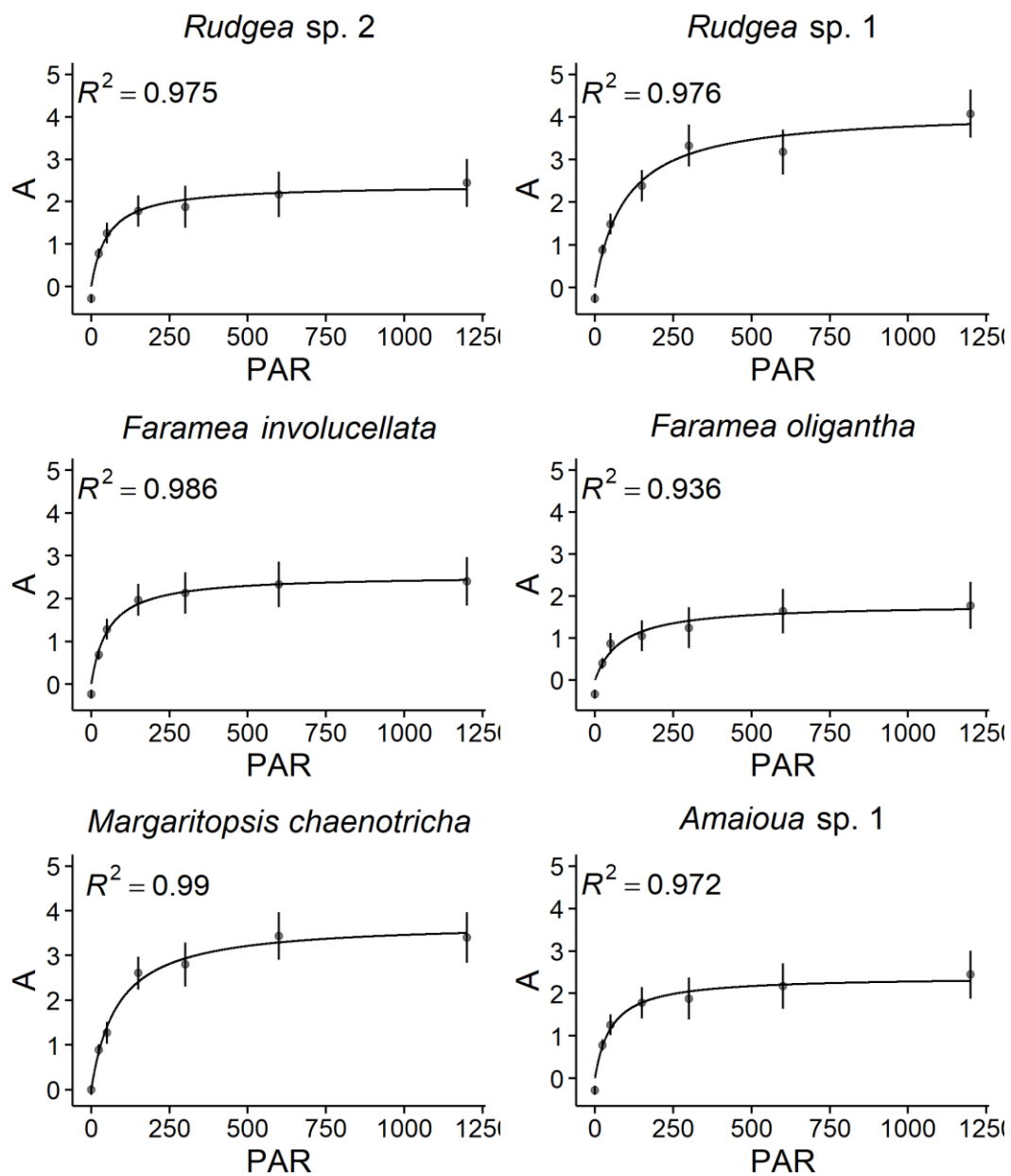
**Figura 2.** Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da composição das espécies de Rubiaceae ao longo de um gradiente topográfico. Notar que a composição das espécies está relacionada ao ambiente, onde *Faramea involucellata*, *Psychotria rhytidocarpa*, *Psychotria stellaris*, *Psychotria* sp. 1 e *Rudgea* sp. 1 estão relacionadas ao ambiente de baixada. *Rudgea* sp. 2 e *Amaioua* sp. ao ambiente de topo. *Faramea oligantha* e *Margaritopsis chaenotricha* associadas ao relevo inclinado, devido a ocorrência ao longo de todo o gradiente. Baixada (●), relevo inclinado (◐) e topo de morro (○). Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp.

### Atributos ecofisiológicos

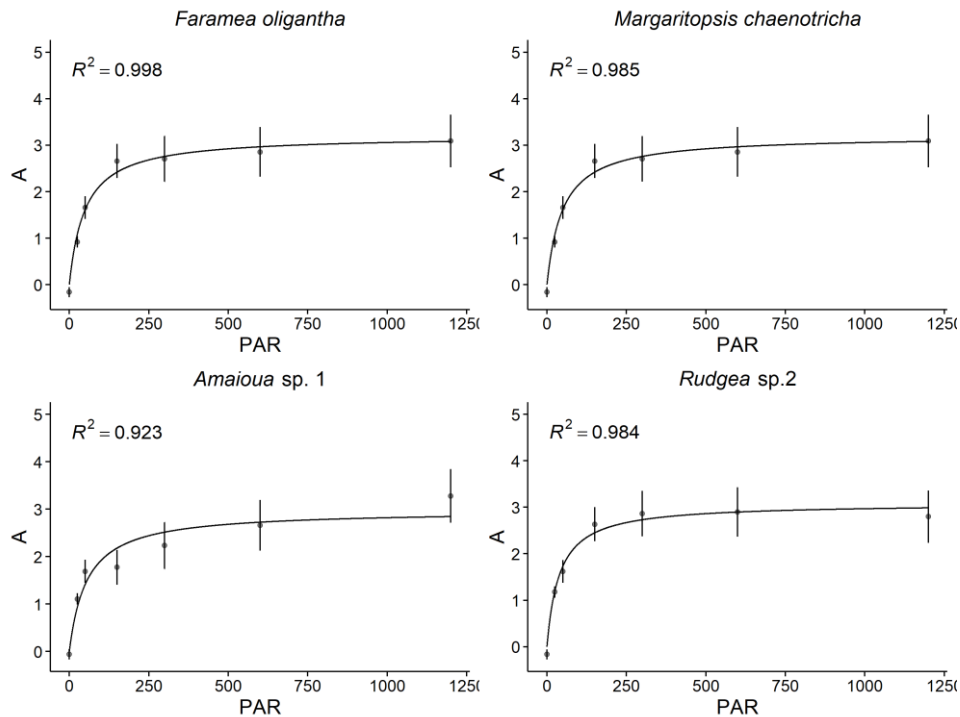
A partir das curvas de luz foi possível observar que o valor médio entre os três ambientes do ponto de compensação da luz foi de  $1,82 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \mu\text{mol} (\text{photon})^{-1}$ , do ponto de saturação da luz foi de  $62,63 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e da taxa de fotossíntese líquida,  $3,79 \mu\text{mol} (\text{photon}) \text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figs. 3, 4 e 5). Em nenhuma espécie foi observado decréscimo da taxa fotossintética com o aumento da intensidade luminosa.



**Figura 3.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das sete espécies ocorrentes na baixada. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.

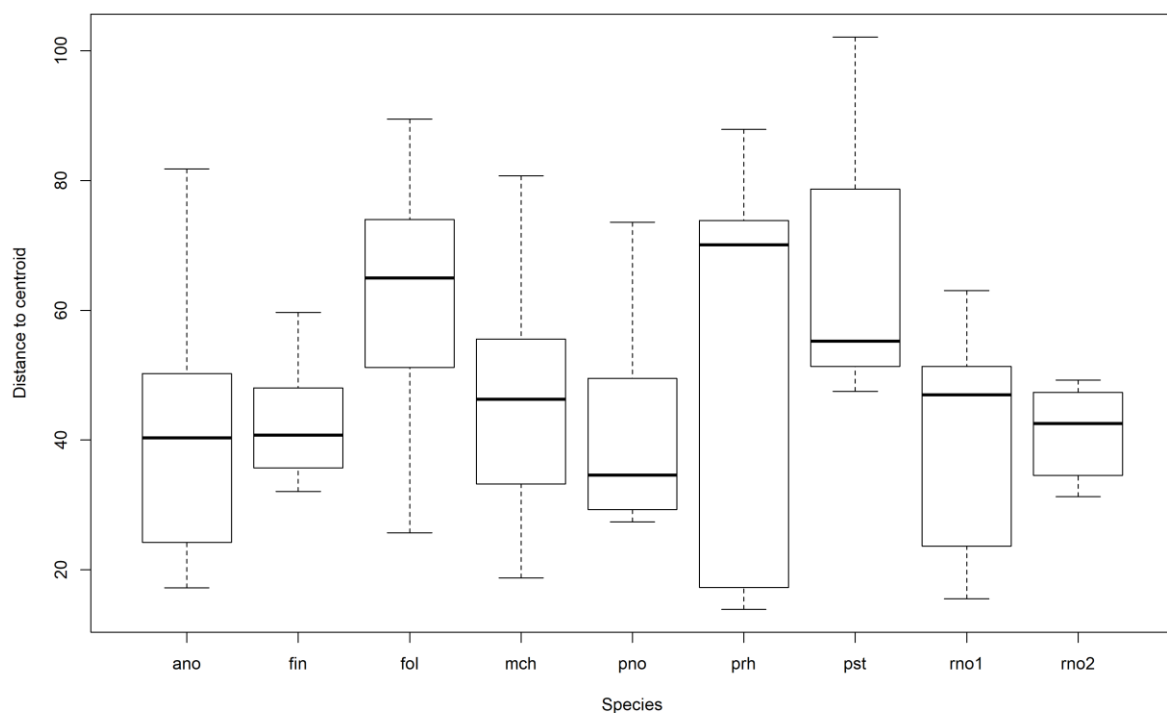


**Figura 4.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das seis espécies ocorrentes no relevo inclinado. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.



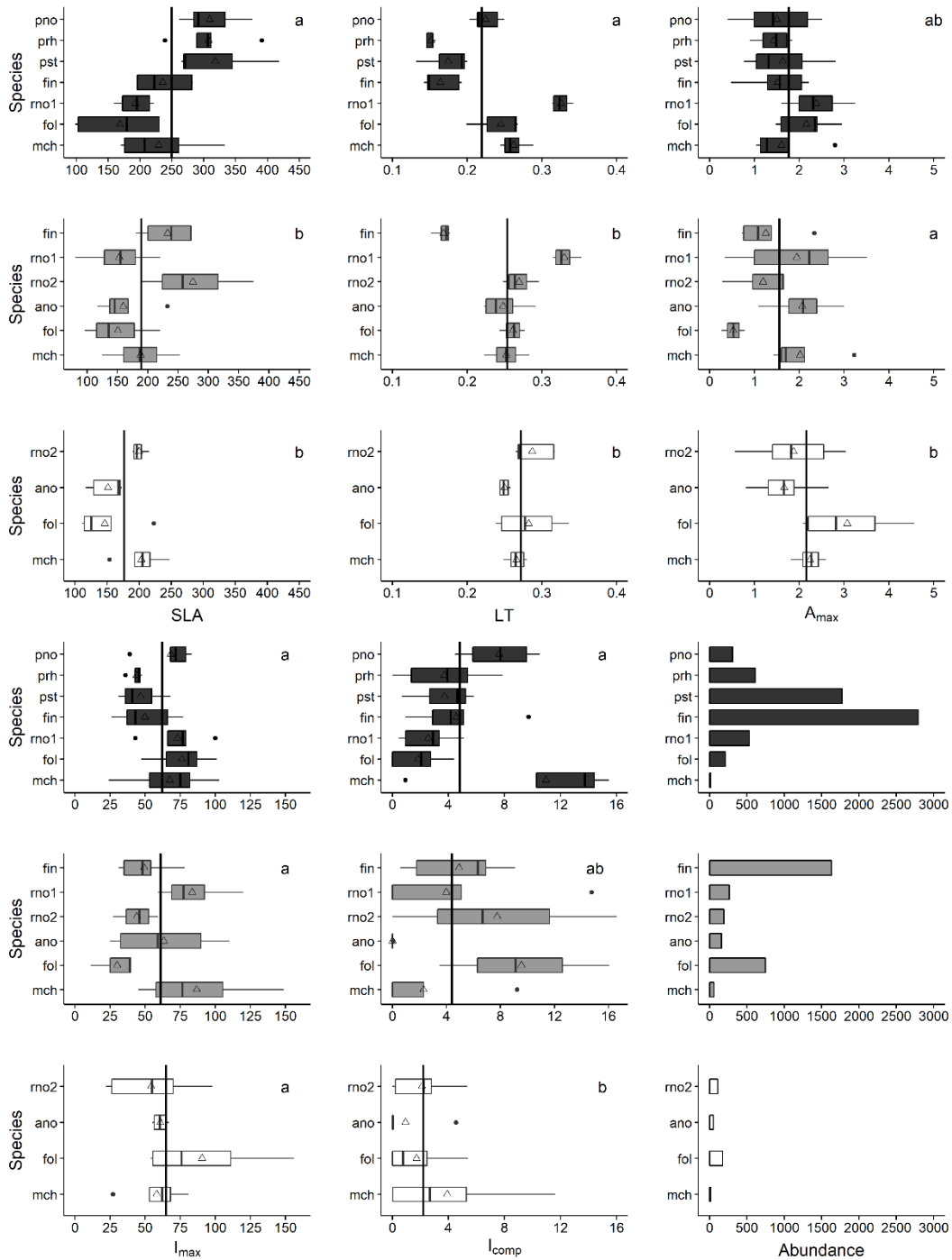
**Figura 5.** Curvas de luz ajustadas para a média dos indivíduos das quatro espécies ocorrentes no topo. As curvas foram ajustadas seguindo a equação retangular de Michaelis-Menten. Cada ponto no gráfico representa a média ( $\pm$  SE) dos pontos PAR dos indivíduos representantes das espécies. A – Fotossíntese líquida; PAR – radiação fotossinteticamente ativa.

A PERMANOVA revelou diferenças entre as espécies para todo o conjunto de atributos ( $P=0,001$ ), mas a dispersão dos atributos dentro de cada espécie não foi significativa como indicado pelo PERMDISP ( $P = 0,4133$ ). *Psychotria rhytidocarpa* (Fig. 6) foi a espécie que apresentou maior variação quando considerado o conjunto de traços avaliados, enquanto *Faramaea involucellata* e *Rudgea sp. 2* (Fig. 6) foram as espécies que apresentaram as menores variações no conjunto de atributos. Os valores dos atributos dentro de espécies congênicas se mostraram variáveis, assim como quando comparados entre espécies de gêneros distintos. O valor médio entre todos os parâmetros avaliados (Fig. 6) apresentam maiores semelhanças entre *F. involucellata* e *Rudgea sp. 2*; *F. oligantha* e *P. rhytidocarpa*; e *Psychotria sp.* e *Rudgea sp. 1*.

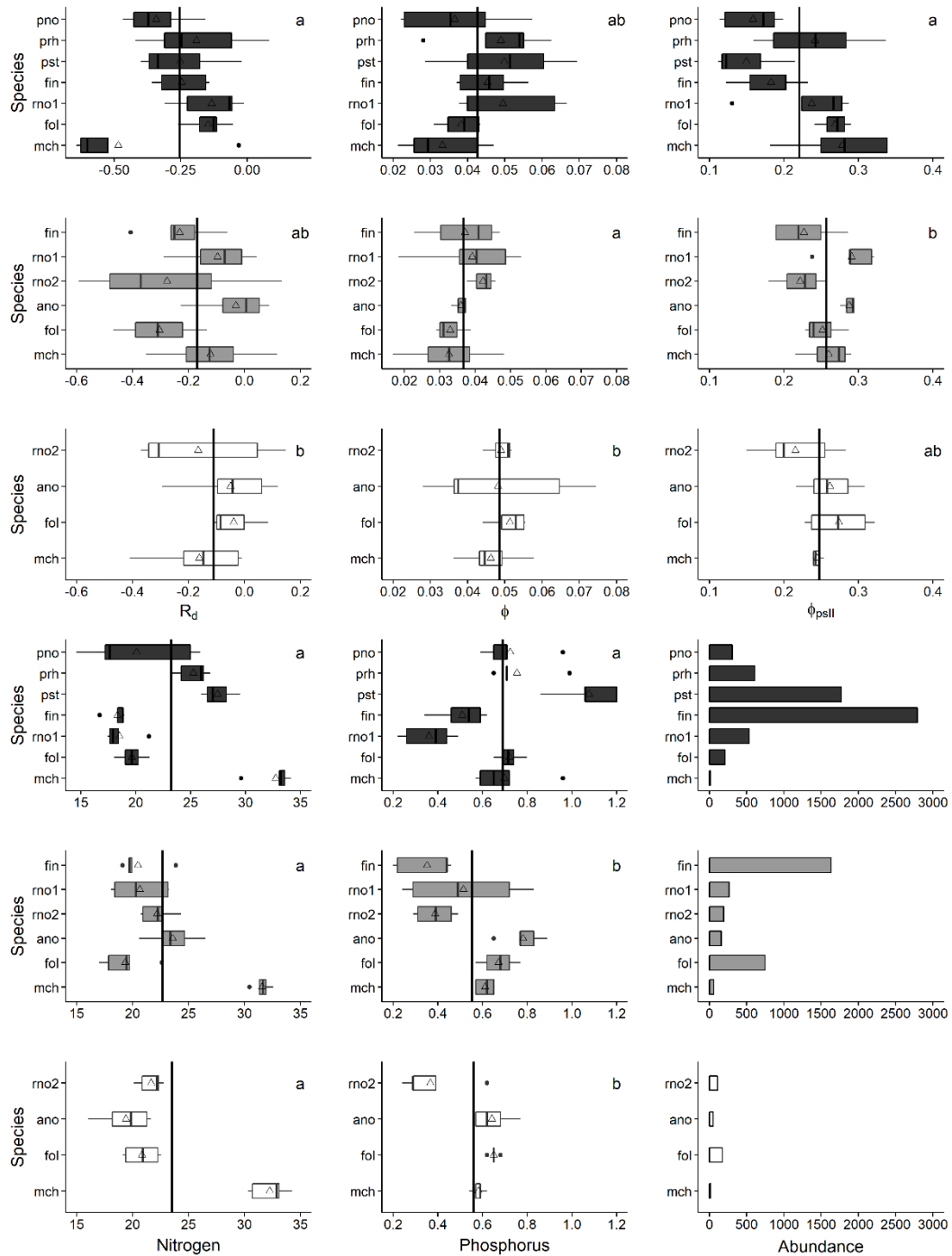


**Figura 6.** Dispersão conjunta de todos os atributos de cada espécie ao longo de todo o gradiente topográfico. O teste de permutação se mostrou significativo ( $P = 0.001$ ); porém o betadisper não foi significativo ( $P = 0.4133$ ). Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp.

De modo geral, no ambiente de baixada os grupos de espécies apresentaram maiores variações nas respostas dos atributos avaliados. Já os grupos de espécies presentes no topo de morro foram os que apresentaram as menores diferenças entre as médias de cada espécie (dadas pelos triângulos) em relação às médias gerais (dada pela linha vertical contínua) (Figs. 7 e 8).



**Figura 7.** Posição média relativa das espécies para os atributos/parâmetros área foliar específica (SLA), espessura foliar (LT), fotossíntese líquida ( $A_{max}$ ), ponto de saturação da luz ( $I_{max}$ ) e ponto de compensação luminoso ( $I_{comp}$ ). A linha vertical em cada gráfico representa a média do atributo para todas as espécies em cada ambiente. Os três últimos gráficos (da esquerda para a direita) representam a abundância das espécies nos ambientes de baixada, relevo inclinado e topo (de cima para baixo).  $\Delta$  representa a média da espécie no ambiente. Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp.1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp. Letras diferentes (a e b) indicam diferenças significativas entre os ambientes para um mesmo atributo, considerando as médias de cada táxon como réplicas.



**Figura 8.** Posição média relativa das espécies para os atributos/parâmetros taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ), rendimento quântico efetivo ( $\phi$ ), rendimento quântico do fotosistema II ( $\phi_{PSII}$ ), conteúdo de Nitrogênio presente nas folhas (N) e conteúdo de Fósforo (P) presente nas folhas. A linha vertical em cada gráfico representa a média do atributo para todas as espécies em cada ambiente. Os três últimos gráficos (da esquerda para a direita) representam a abundância das espécies nos ambientes de baixada, relevo inclinado e topo (de cima para baixo).  $\Delta$  representa a média da espécie no ambiente. Fin. *Faramea involucellata*; Fol. *Faramea oligantha*; Mch. *Margaritopsis chaenotricha*; Prh. *Psychotria rhytidocarpa*; Pno1. *Psychotria* sp.; Pst. *Psychotria stellaris*; Rno1. *Rudgea* sp. 1; Rno2. *Rudgea* sp. 2; Ano. *Amaioua* sp. Letras diferentes (a e b) indicam diferenças significativas entre os ambientes para um mesmo atributo, considerando as médias de cada táxon como réplicas.



Os grupos de espécies pertencentes ao gênero *Psychotria*, exclusivas da baixada, apresentaram os maiores valores de área foliar específica (SLA) comparado a todos os demais grupos de espécies, independente do ambiente de ocorrência das demais. *Psychotria stelar* apresentou valor médio de 318,11 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>, seguido de *Psychotria* sp. com valor médio de 309,33 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup> e *Psychotria rhytidocarpa* com valor médio de 307,43 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>. O valor médio dos grupos de espécies de topo de morro foi o menor (176,48 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>) em relação aos demais ambientes de baixada e relevo inclinado, 249,73 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup> e 189,57 m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>, respectivamente. Entre os três ambientes, apenas o valor médio da baixada diferiu significativamente (Fig. 7). Assim como para área foliar específica, o atributo espessura foliar (LT), diferiu significativamente apenas no ambiente de baixada, onde as espécies apresentaram valor médio de 0,21 mm, seguido pelas espécies de relevo inclinado com espessura média de 0,25 mm. Entre os três ambientes avaliados, os grupos de espécies presentes no topo de morro apresentaram o maior valor médio para este atributo (0,27 mm) e as menores variações entre os grupos de espécies deste ambiente (0,25 mm a 0,28 mm) (Fig.7).

Os grupos de espécies que apresentaram as maiores taxas de fotossíntese líquida máxima ( $A_{max}$ ) foram os de ocorrência no topo de morro, com valor médio de 2,16  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Já espécies de relevo inclinado apresentaram o menor valor médio, 1,56  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , diferindo significativamente da média das espécies presentes no topo de morro. O grupo de espécies presente na baixada apresentou um valor médio para a fotossíntese líquida de 1,76  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , não diferindo significativamente dos demais ambientes. *Faramea oligantha* foi a espécie que apresentou as maiores variações, 2,15  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  na baixada, 0,52  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  no relevo inclinado e 3,07  $\mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  no topo de morro (Fig. 10). Para o ponto de saturação da luz ( $I_{max}$ ) não foi observada diferenças significativas entre os ambientes. O menor valor, 60,95  $\mu\text{mol}$

(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> foi observado para os grupos de espécies do relevo inclinado e o maior valor, 64,83 μmol (CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, para os grupos de espécies do topo de morro (Fig. 7).

O ponto de compensação luminoso ( $I_{comp}$ ) foi mais elevado nos ambientes de baixada, 4,79 μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup>. Os grupos de espécies do topo de morro apresentaram os menores valores, com média de 2,19 μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup> e a menor variação entre as espécies (1,54 μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup> a 3,92 μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup>). Os ambientes de baixada e topo de morro apresentaram variações significativas. O ambiente de relevo inclinado se mostrou similar a ambos ambientes (Fig. 7).

Assim como para o ponto de compensação luminoso, para a taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ) os ambientes de baixada e topo de morro apresentaram variações significativas e o ambiente de relevo inclinado não diferiu em relação aos demais. A taxa de respiração no escuro foi menor entre os grupos de espécies presentes na baixada (0,25 μmol (CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), seguida dos grupos de espécies presentes na área de relevo inclinado (0,16 μmol (CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) e dos grupos presentes no topo de morro (0,11 μmol (CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). O grupo de espécie que apresentou a menor taxa de respiração no escuro foi *Margaritopsis chaenotricha*, na baixada (0,48 μmol (CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Fig. 8).

Em relação ao rendimento quântico efetivo ( $\Phi$ ), as espécies presentes na área de relevo inclinado apresentaram o menor rendimento médio (0,036 μmol (photon) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> [μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup>]) e os grupos de espécies presente na área de topo apresentaram o maior valor médio de 0,048 μmol (photon) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> [μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup>], diferindo significativamente um do outro. O ambiente de baixada apresentou valores próximos aos encontrados nos demais ambientes 0,042 μmol (photon) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> [μmol (CO<sub>2</sub>) μmol (photon)<sup>-1</sup>], e não diferiu significativamente. O grupo de espécie que apresentou o maior valor médio de rendimento quântico efetivo foi *F. oligantha* no topo de morro (0,053 μmol (photon) m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

[ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ ]). Já os grupos de espécies que apresentaram os menores valores médios de rendimento foram *M. chaenotricha* e *F. oligantha*, ambos na área de relevo inclinado, com rendimento médio de  $0,032 \mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  [ $\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ ] (Fig. 8).

A partir do parâmetro de fluorescência avaliado, o rendimento quântico do fotossistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), foi possível observar que o ambiente de baixada apresentou maior variação entre os grupos de espécies avaliados, 0,14 a 0,27. Considerando as médias dos ambientes, os grupos de espécies presentes na área de relevo inclinado apresentaram valor médio de 0,25, seguido dos grupos presentes no topo de morro com valor médio de 0,24, e os grupos de baixada com o menor valor médio de rendimento quântico efetivo do fotossistema II, 0,22. Apenas os grupos de espécies presentes na área de baixada e relevo inclinado apresentaram diferenças significativas (Fig. 8).

O conteúdo de nitrogênio (N) nas folhas não apresentou diferença significativa entre os valores médios dos três ambientes avaliados (Fig. 8). Em relação ao fósforo (P) presente nas folhas, apenas o ambiente de baixada apresentou diferença significativa em relação aos demais ambientes (Fig. 8). O maior valor médio foi do grupo de espécies presentes na baixada (1,07 g/Kg), seguido das espécies presentes no topo de morro (0,56 g/Kg) e relevo inclinado (0,55 g/Kg).

A correlação de Spearman evidenciou uma associação negativa entre a abundância e os atributos de área foliar específica ( $r = -0,52$ ;  $P = 0,03$ ), e conteúdo de fósforo nas folhas ( $r = -0,42$ ;  $P = 0,09$ ); e positiva para a taxa de respiração no escuro ( $r = 0,43$ ;  $P = 0,08$ ), e rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do fotossistema II ( $r = 0,58$ ;  $P = 0,02$ ).

## Discussão

Os atributos funcionais diferiram entre as espécies da família Rubiaceae independente das relações congênicas existentes entre elas. Os resultados encontrados indicam que as espécies apresentam variações em diferentes parâmetros ecofisiológicos que influenciam o desempenho fotossintético ao longo do gradiente topográfico e de luz. De modo geral, os grupos de espécies presentes nas áreas de baixada apresentaram as maiores variações interespecíficas em seus atributos. Em relação à eficiência fotossintética, os indivíduos presentes neste ambiente não apresentaram melhor desempenho. A elevada variação, abundância e maior disponibilidade de recursos no solo (umidade e nutrientes) deste ambiente podem ser os fatores responsáveis pelas maiores diferenças entre os parâmetros nos táxons que coexistem nesta área. Já as espécies presentes no topo de morro apresentaram menores variações em relação às demais, evidenciando que a restrição de recursos seja um fator determinante para as menores variações nas estratégias das espécies ocorrentes neste ambiente. Deste modo, o padrão de distribuição de representantes de Rubiaceae em ambientes tropicais é influenciado por diferentes estratégias de resposta à luz.

As diferentes estratégias de resposta à luz envolvidas no padrão de distribuição de Rubiaceae, são evidenciadas pelas variações nas características morfológicas. Diversos autores apontam a área foliar específica como um atributo variável (Reich *et al.* 1992; Diaz *et al.* 1998; Wilson *et al.* 1999). Os maiores valores de área foliar específica foram observados nos grupos de espécies presentes na área de baixada e apresentaram diferenças significativas em relação aos demais ambientes. Este padrão é esperado (Ackerly *et al.* 2002) dado que menores valores deste atributo estão relacionados à maior resistência a dessecação (Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004). Este tipo de estresse pelo qual as plantas estão submetidas ocorre com maior intensidade em ambientes onde há maior disponibilidade de luz e baixa disponibilidade hídrica, como pode ser observado na área de topo de morro avaliada neste estudo. Em áreas menos

elevadas, onde a disponibilidade de luz é baixa, espera-se encontrar maiores valores para este atributo, pois com maior área foliar específica as taxas fotossintéticas são potencializadas (Wright *et al.* 2004). Espécies pertencentes ao gênero *Psychotria*, exclusivas da área de baixada, apresentaram os maiores valores médios para este atributo. Esta é uma das estratégias, utilizadas por espécies de sub-bosque, para otimizar o ganho de carbono (Evans e Poorter 2001; Ackerly *et al.* 2002), uma vez que este tipo de ambiente apresenta limitações em relação à disponibilidade de luz. No entanto, observou-se aqui uma correlação negativa entre SLA e abundância das espécies nos ambientes. Isto pode ser explicado pelas espécies da área de baixada que apresentaram altos valores de SLA, apresentaram alta (*Psychotria stellaris*) ou baixa (*Psychotria* sp.) abundância. Isso demonstra a maior variação do ambiente de luz e de estratégias das espécies nesse ambiente.

A espessura foliar também apresentou diferenças significativas entre os grupos de espécies de baixada e topo de morro. Os menores valores de espessura estão associados as espécies presentes na baixada e os maiores nas espécies ocorrentes em topo de morro. Este padrão inverso observado entre área foliar específica e espessura da folha se deve ao fato de que estes atributos estão diretamente correlacionados (Valladares & Niinemets 2008). Pois, o aumento da área foliar associado a menores espessuras aumentam os valores de área foliar específica, que é obtido através do peso seco da folha pela unidade de área da folha (Valladares & Niinemets 2008). Assim, espécies presentes na área de baixada apresentaram maior investimento em área possibilitando o aumento das taxas fotossintéticas, auxiliando no incremento de carbono do indivíduo. Já as espécies presentes no topo de morro apresentaram menores valores de área e investiram em espessura, podendo apresentar um aumento da resistência a dessecação.

Os valores esperados para as taxas de capacidade fotossintética de plantas de sombra

segundo Larcher (2000) estão entre  $5 \mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $7 \mu\text{mol (photon) CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , bem acima dos valores observados aqui. Além deste, os valores obtidos neste estudo foram inferiores aos observados por diversos outros autores (Loescher *et al.* 2003; Vourlitis *et al.* 2003; Zhang *et al.* 2006; Brodribb *et al.* 2007). Como observado aqui, King (1994) e Sterck *et al.* (2011), demonstraram que o desempenho fotossintético apresentou variações ao longo de um gradiente de luz. Assim como Sterck *et al.* (2013), nossas expectativas eram de que os indivíduos de espécies ocorrentes em áreas mais sombreadas apresentassem maior eficiência em seu desempenho fotossintético. Pois devido à baixa luminosidade, espera-se que espécies presentes na sombra otimizem a eficiência no uso da pouca luz disponível a partir de diferentes estratégias. Porém, uma possível explicação é que os produtos gerados podem estar sendo dissipados por outras vias de dissipação energética, por exemplo para a síntese de produtos relacionados à defesa contra herbivoria e proteção da maquinaria fotossintética.

Em relação ao ponto de compensação luminoso, os grupos de espécies presentes no topo de morro apresentaram os menores valores e as menores variações entre as espécies. Sterck *et al.* (2013) estudando 15 espécies simpátricas do gênero *Psychotria* na Ilha do Barro Colorado, Panamá, encontraram um padrão inverso ao observado no presente trabalho. Estes autores observaram que os maiores valores e as maiores variações estiveram presentes nos ambientes de maior luminosidade. Os valores médios observados em nosso estudo se encontram abaixo de  $5 \mu\text{mol (CO}_2) \mu\text{mol (photon)}^{-1}$  nos três ambientes avaliados. A espécie que apresentou os maiores pontos de compensação foi *Margaritopsis chaenotricha* no ambiente de baixada, com valor médio próximo a  $11 \mu\text{mol (CO}_2) \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ . Larcher (2000) aponta que plantas lenhosas de florestas tropicais apresentam ponto de compensação luminoso próximo a  $10 \mu\text{mol (CO}_2) \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ . Para o gênero *Psychotria*, avaliado por Sterck *et al.* (2013), os valores médios encontrados foram entre 10 e  $25 \mu\text{mol (CO}_2) \mu\text{mol (photon)}^{-1}$ . Uma vez que ponto de compensação da luz é definido pelo equilíbrio entre a absorção e a liberação de  $\text{CO}_2$  pela planta

(Larcher 2000), os baixos valores encontrados para as espécies estudadas indicam que essas plantas demandam uma baixa quantidade de luz absorvida para atingir o ponto de compensação, isso devido as baixas taxas de respiração.

Diferenças significativas não foram observadas para o ponto de saturação da luz. Esta similaridade entre os valores encontrados neste atributo pode ser explicada pelo fato de que a limitação de luz não apresenta influências no ponto de saturação, devido aos maiores valores de área foliar específica (Evans & Poorter 2001), que são frequentemente observados em ambientes onde a luz é um recurso limitante. Apesar de não apresentar diferenças significativas entre os ambientes, vale ressaltar que os valores de ponto de saturação da luz encontrados em nosso estudo se mostraram muito baixos, variando entre  $60,95 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $64,83 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Larcher (2000) relataram para plantas de sombra valores entre  $200 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $300 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Os baixos valores encontrados foram observados pois estas espécies precisam de uma baixa quantidade de luz para sobrevivência, uma vez que o processo fotossintético satura pela elevada presença de luz.

Um outro mecanismo utilizado para diminuir as perdas de carbono pelas espécies de sombra são as baixas taxas de respiração no escuro. De modo geral, as taxas de respiração variam entre  $0,05 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $0,2 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  em plantas de sombra de florestas tropicais (Larcher 2000). As variações de respiração no escuro encontradas em nosso estudo foram de  $0,03 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $0,4 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Valladares *et al.* (2000) avaliando espécies de *Psychotria* de sub-bosque encontraram variações superiores às observadas em nosso estudo, de aproximadamente  $0,3 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $1,0 \mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Os grupos de espécies da baixada apresentaram os menores valores para este atributo, diferindo significativamente do ambiente de topo de morro. Notamos então que os grupos de espécies presentes nas áreas com menor luminosidade foram mais eficientes ao evitar a perda

de carbono durante processo de respiração. Isso ocorre pois durante o processo de respiração na ausência de luz, não há absorção de CO<sub>2</sub> pela planta, apenas liberação. Sendo assim, quanto menores as taxas de respiração da planta, menores serão as perdas de carbono (Baltzer & Thomaz 2007). Com esta estratégia o aumento do potencial fotossintético não se torna regra para as espécies tolerantes à sombra (Walters & Reich 2000; Craine & Reich 2005). Além disso, os baixos valores de respiração no escuro resultam em pontos de compensação luminosos também mais baixos (Kozlowski, & Pallardy 1997; Walters & Reich 2000; Craine & Reich 2005), como observado no presente estudo. Deste modo, a taxa de respiração no escuro pode ser considerada um importante atributo para manutenção do equilíbrio de carbono e redução dos custos metabólicos das plantas, onde baixas taxas favorecem a sobrevivência de espécies em ambientes pobres em luz (Baltzer & Thomaz 2007).

Com relação ao rendimento quântico efetivo, Ehleringer & Björkman (1977) apontaram que o valor médio em plantas C3 é de 0,05  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$ . Outros autores apontam que em plantas terrestres esta variação fica entre 0,05  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  e 0,12  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$ ; em plantas vasculares submersas entre 0,01  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  e 0,07  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$ ; e em macroalgas entre 0,03  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  e 0,09  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  (Larcher 2000). No presente estudo observamos que o rendimento quântico efetivo variou entre 0,02  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  e 0,07  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$ . Estes valores demonstram que os indivíduos avaliados apresentaram respostas próximas ao que é esperado para plantas terrestres, porém com valores médios inferiores, entre 0,03  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$  e 0,04  $\mu\text{mol (photon) m}^{-2} \text{s}^{-1} [\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (photon)}^{-1}]$ . Apesar de inferior em relação ao de outras plantas terrestres, podemos inferir que estas plantas, mesmo recebendo



pouca luz, são eficientes no uso deste recurso. Em relação aos grupos de plantas avaliados, esta maior eficiência refletiu no padrão encontrado nas taxas de fotossíntese líquida. Onde as maiores médias foram encontradas nestes dois atributos para a área de topo de morro, baixada e relevo inclinado, respectivamente.

Quanto maiores os valores do rendimento quântico do fotossistema II, maior é a capacidade de transferência de elétrons durante a fotossíntese, sendo assim o processo fotossintético é otimizando. O grupo de espécies que apresentaram maior valor para este atributo foram os de ocorrência na área de relevo inclinado. Em contrapartida, o grupo de espécies presente neste ambiente foi o que apresentou a menor média de fotossíntese líquida. Um possível mecanismo para explicar este padrão contrário encontrado entre estes dois parâmetros no ambiente de relevo inclinado é que os produtos gerados podem estar sendo dissipados por outras vias de dissipação energética.

Diante dos parâmetros apresentados, podemos notar que existe uma tendência das espécies de baixada divergirem em seus atributos, ou seja, os grupos de espécies presentes neste ambiente apresentaram maiores variações em relação aos demais grupos. Chen *et al.* (1996) afirmam que espécies de sombra apresentam uma tendência a apresentarem maiores variações em determinados atributos. Isso sugere que a exclusão competitiva é o principal mecanismo estruturador da comunidade de Rubiaceae na baixada. Essa hipótese prevê que em ambientes altamente diversos, as espécies tendem a ser diferentes em relação ao uso dos recursos (Finke & Snyder 2015). Em contrapartida, no topo de morro, as espécies apresentaram menores variações em relação à baixada. Este padrão sugere que a filtragem ambiental é o principal mecanismo estruturador da comunidade de Rubiaceae neste ambiente. A perspectiva de filtragem ambiental prevê que alguns fatores ambientais podem restringir o estabelecimento e a persistência de espécies que não toleram tais condições (Kraft *et al.* 2015). Além disso, a

baixada apresenta maior abundância geral de espécies quando comparada ao topo (Hollunder *et al.* 2014), o que pode gerar mais competição no ambiente de baixada em relação ao topo. Portanto, a exclusão competitiva tenderia a gerar padrões de divergência funcional na baixada e a filtragem ambiental tenderia a gerar padrões de convergência funcional no topo. O relevo inclinado mostrou padrões de variação funcional intermediário em relação à baixada e o topo de morro, que é esperado já que as espécies estão distribuídas ao longo de um gradiente ambiental.

Os atributos apresentaram correlação com os diferentes ambientes. Isso reflete abundância de espécies de Rubiaceae, que difere em relação aos três ambientes avaliados. É possível notar que com o aumento da elevação há uma diminuição no número de indivíduos desta família. Além disso, a presença de espécies exclusivas de um único ambiente indica que determinados táxons apresentam características que não permitem sua ampla distribuição ao longo do gradiente. Este padrão de diminuição da riqueza de espécies de Rubiaceae com o aumento da elevação também foi observado por outros autores que avaliaram diferentes faixas altitudinais, desde 45 a 300 m até áreas mais elevadas com variação de 1.000 a 3.100 m de altitude (Mendonza-Cifuentes 2012; Valois-Cuesta *et al.* 2016).

As diferenças no padrão de distribuição das espécies de Rubiaceae com o aumento da elevação também são respostas às variações de outros fatores abióticos como o gradiente de luz, diretamente influenciado pelo gradiente topográfico (Small & McCarthy 2002; Gracia *et al.* 2007; Hollunder *et al.* 2014; Guo *et al.* 2017b). Guo *et al.* (2017a) mencionam que a topografia induz a diferenciação de nichos, permitindo a manutenção da elevada riqueza e abundância de espécies. Observamos que a variação luminosa influenciou abundância e distribuição das espécies de Rubiaceae, onde áreas com maior incidência luminosa apresentaram abundância inferior à de áreas em que a disponibilidade de luz é menor, o mesmo

foi verificado por Andrade *et al.* (2015) que avaliaram fragmentos de Floresta Atlântica no sul da Bahia.

Maiores abundâncias relacionam-se a melhores desempenhos na capacidade fotossintética e na eficiência no uso da luz. Nossos dados demonstram que apenas quatro parâmetros apresentaram correlação significativa com a abundância das espécies: área foliar específica, taxa de respiração no escuro, rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do fotossistema II e conteúdo de fósforo nas folhas. O ambiente de baixada foi o que apresentou maior abundância de Rubiaceae, com 7.669 indivíduos. Porém, o atributo respiração no escuro apresentou melhor desempenho e eficiência neste ambiente. Os demais atributos apresentaram maiores valores médios nos ambientes com menores abundâncias, relevo inclinado (4.031) e topo de morro (536), respectivamente. Como mencionado anteriormente, menores taxas de respiração no escuro representam menores perdas de carbono (Baltzer & Thomaz 2007), e influenciam em menores pontos de compensação (Walters & Reich 2000; Craine & Reich 2005), não havendo assim a necessidade de maximização dos ganhos (Walters & Reich 2000; Craine & Reich 2005) e sim uma forma de evitar perdas. Estes resultados dão explicam a tendência de membros da família Rubiaceae ocorrerem predominantemente no sub-bosque sombreado das florestas tropicais.

Apesar de determinados grupos de espécies ocorrerem em áreas com maior intensidade luminosa, os traços funcionais apontam que as nove espécies avaliadas são plantas de sombra. A tolerância à sombra pode ser definida como a quantidade mínima de luz que uma planta precisa para sobreviver (Valladares & Niinemets 2008). Assim, espécies tolerantes à sombra são aquelas capazes de sobreviver em ambientes que apresentam restrições à luz (Valladares *et al.* 2016). Além da luminosidade, Valladares *et al.* (2016) apontam que diversos outros fatores como o aumento da matéria orgânica no solo, proteção contra o vento, aumento de dispersores,

aumento de fungos e pragas fitofágicas, diminuição de polinizadores, herbivoria e as diferenças de temperatura influenciam na sobrevivência de espécies neste tipo de ambiente. Assim, as associações entre estes diferentes fatores permitem a coexistência de espécies (Valladares *et al.* 2016). Além disso, aspectos morfológicos como as diferenças de estatura entre os indivíduos determinam a eficiência na captura de luz em um ambiente onde este recurso é tão limitante (Hirose & Werger, 1995; Anten & Hirose, 1999; Anten 2005). A morfologia seria então um dos fatores que, associados à luminosidade e demais fatores citados acima, auxiliariam no melhor entendimento da coexistência em plantas.

Espécies ocorrentes em ambiente de sombra apresentam determinados padrões em seus atributos que permitem caracterizá-las. Por exemplo, a alta sensibilidade à fotoinibição (baixo ponto de saturação da luz), os altos valores de área foliar específica, baixos valores de espessura da lâmina foliar, baixas taxas de respiração no escuro e principalmente os baixos valores do ponto de compensação de luz (Kozlowski, & Pallardy 1997; Valladares & Niinemets 2008). As respostas destes atributos fazem com que plantas de sombra apresentem desempenho fotossintético inferior em relação às plantas de sol (Kozlowski, & Pallardy 1997; Larcher 2000; Valladares & Niinemets 2008). O melhor desempenho no sol pode ser explicado pela maior concentração da Rubisco e de outras enzimas do aparelho fotossintético (Givnish 1988), constituídas em grande parte por nitrogênio (Spreitzer & Salvucci 2002). O teor de nitrogênio da planta está correlacionado como teor de clorofilas e, conseqüentemente, com as respostas fotossintéticas do indivíduo (Lambers *et al.* 2008). Sendo assim, espera-se que folhas de plantas presentes em áreas com maior intensidade luminosa apresentem maiores concentrações de nitrogênio. Nossos resultados evidenciam que não houve diferenças significativas entre os grupos de espécies presentes nos três ambientes com relação às concentrações foliares de N. Este resultado pode refletir na taxa de fotossíntese líquida, dado que os grupos de espécies presentes nos dois ambientes extremos em relação à luminosidade, não apresentaram diferenças

significativas.

## **Conclusão**

Os valores extremamente baixos, aqui relatados, dos atributos ecofisiológicos mensurados nas espécies de Rubiaceae coexistentes nos enxames evidenciam alta tolerância à sombra. Os grupos de espécies ocorrentes na área de baixada se mostraram mais variáveis em relação às respostas dos atributos avaliados, comparado àqueles presentes nos demais ambientes. A baixa amplitude de variação dos atributos diretamente relacionados à luz se deve, possivelmente, à pouca possibilidade de expressão de diferentes estratégias fotossintéticas para sobrevivência em um ambiente de sombra.

## Referências Bibliográficas

- Ackerly, D.D. 2003. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. **International Journal of Plant Sciences** 164: 164-184.
- Ackerly, D.D.; Knight, C.A.; Weiss, S.B.; Barton, K. & Starmer, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. **Oecologia** 130: 449-457.
- Amorim, A.M.; Jardim, J.G.; Lopes, M.M.M.; Fiaschi, P.; Borges, P.A.X.; Perdiz, R. & Thomas, W.W. 2009. Angiospermas em remanescentes de Floresta Montana no Sul da Bahia, Brasil. **Biota Neotropica** 9: 313-348.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** 26: 32-46.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology Letter** 9: 683-693.
- Andrade, E.R.; Jardim, J.G.; Santos, B.A.; Melo, F.P.L.; Talora, D.C.; Faria, D. & Cazetta, E. 2015. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. **Forest Ecology and Management** 349: 73-84.
- Anten, N.P.R. & Hirose, T. 1999. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. **Journal of Ecology** 76: 472-486.
- Anten, N.P.R. 2005. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. **Annals of Botany** 95: 495-506.
- Baltzer, J. L. & Thomas, S. C. 2007. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. **Journal of Ecology** 95: 1208-1221.
- Bremer, B. & Eriksson, O. 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamily, and tribes. **International Journal of Plant Science** 170: 766-793.
- Brodribb, T.J.; Feild, T.S. & Jordan, G.J. 2007. Leaf Maximum Photosynthetic Rate and Venation Are Linked by Hydraulics. **Plant Physiology** 144: 1890-1898.

- Chen, H.Y.H; Klinka, K. & Kayahara, G.J. 1996. Effects of light on growth, crown architecture, and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var. *latifolia* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. **Canadian Journal of Forest Research** 26: 1149-1157.
- Craine, J.M. & Reich, P.B. 2005. Leaf-level light compensation points are lower in shade-tolerant woody seedlings: evidence from a synthesis of 115 species. **New Phytologist** 166: 710–713.
- Davidar, P.; Rajagopal, B.; Mohandass, D.; Puyravaud, J.P.; Condit, R.; Wright, S.J. & Leigh Jr., E.G. 2007. The effect of climatic gradients, topographic variation and species traits on the beta diversity of rain forest trees. **Global Ecology and Biogeography** 16: 510-518.
- Diaz, S.; Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science** 9: 113-122.
- Dinno, A 2017. **Dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums**. R package version 1.3.4. <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>
- Dunn, Olive Jean. 1964. Multiple Comparisons Using Rank Sums. **Technometrics** 6(3): 241-252.
- Ehleringer, J.R. & Björkman, O. 1977. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. **Plant Physiology** 59: 86-90.
- Escudero, E. & Valladares, F. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. **Oecologia**. Special topic on Functional Traits.
- Evans, J.R. & Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment** 24: 755-767.
- Ferreira-Santos, K. 2016. **Relação dos parâmetros estruturais do dossel florestal com atributos químicos do solo no Parque Estadual de Mata das Flores, ES**. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre. 46p.
- Finke, D.L. & Snyder, W.E. 2008. Niche Increases Resource Partitioning by Diverse Communities Exploitation. **Science** 321: 1488–1490.

- Gama, T.C.P. et al. 2017. Anatomia foliar, fisiologia e produtividade de cafeeiros em diferentes níveis de adubação. **Coffee Science** 12(1): 42-48.
- Gentry & Emmons, L.H. 1987. Geographical Variation in Fertility, Phenology, and Composition of the Understory of Neotropical Forests. **Biotropica** 19(3): 216-227.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? **Annals of the Missouri Botanical Garden** 69(3): 557-593.
- Gentry, A.H. 1989. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 75(1) 1-34.
- Giacomini, H.C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis** 11(4): 521-543.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: A whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 15: 63-92.
- Gracia, M.; Montané, F.; Piqué, J. & Retana, J. 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). **Forest Ecology and Management** 242: 391-397.
- Gracia, M.; Montané, F.; Piqué, J. & Retana, J. 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). **Forest Ecology and Management** 242: 391-397.
- Grime, J.P.; Cornelissen, J.H.C.; Thompson, K. & Hodgson, J.G. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. **Oikos** 77: 489-494.
- Guo, Y. et al. 2016. Topographic species–habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest. **Chinese Journal of Plant Ecology** 10(3): 450-460.
- Guo, Y; Wang, B.; Li, D.; Mallik, A. U.; Xiang, W.; Ding, T.; Wen, S.; Lu, S.; Huang, F.; He, Y. & Li, X. 2017 b. Effects of topography and spatial processes on structuring tree species composition in a diverse heterogeneous tropical karst seasonal rainforest. *Flora* 231: 21–28.



- Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment. **Ecology** 64(3): 493-500.
- Hirose, T. & Werger, M.J.A. 2013. Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. **Ecology** 76: 466–474.
- Hollunder, R.K.; Guidoni-Martins, K.G.; Luber, J.; Ferreira, R.S.; Carrijo, T.T.; Mendonça, E. de S.; Garbin, M.L. 2014. Associação entre espécies de sub-bosque e variação topográfica em um fragmento de Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo. **Acta Scientiae & Technicae** 2(2): 35-41.
- Huo H, Feng Q, Su Y. 2014. The influences of canopy species and topographic variables on understory species diversity and composition in coniferous forests. **The Scientific World Journal** 252489: 1-8.
- IEMA (Instituto Estadual do Meio Ambiente). 2017. **Parque Estadual de Mata das Flores**. Disponível em <<http://www.meioambiente.es.gov.br/default.asp?pagina=16706>> Acesso em 25 maio 2017.
- IPEMA (Instituto de Pesquisas da Mata Atlântica). 2011. **Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica no Estado do Espírito Santo**. Vitória: Instituto de Pesquisas da Mata Atlântica. 64p.
- Ives, A.R. 1988. Aggregation and the coexistence of competitors. **Annales Zoologici Fennici** 25: 75-88.
- Jung, V.; Albert, C.H.; Violle, C.; Kunstler, G.; Loucougaray, G. & Spiegelberger, T. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. **Journal of Ecology** 102: 45–53.
- King, D.A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. **American Journal of Botany** 81: 948-957.
- Kozlowski, T.T. & Pallardy, S.G. 1997. **Physiology of woody plants**. Elsevier. 554 p.
- Kraft, N.J.B.; Adler, P.B.; Godoy, O.; James, E.C.; Fuller, S. & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology** 29: 592-599.

- Lambers, H.; Chapim, F.S. & Pons, T.L. 2008. **Plant physiological ecology**. 2 ed. Berlin: Springer.
- Laska, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. **Biotropica** 29: 29-37.
- Legendre, P. & Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia** 129: 271-280
- Legendre, R. & Legendre, L. 2012. **Numerical ecology**. Amsterdam: Elsevier. 852 p.
- Lobo, F.D.A; de Barros, M.; Dalmagro, H.; Dalmolin, Â.; Pereira W.; de Souza, É.; Vourlitis, G. & Ortíz, C.R. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. **Photosynthetica** 51: 445-456.
- Loescher, H.W.; Oberbauer, S.F.; Gholz, H.L. & Clark, D.B. 2003. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. **Global Change Biology** 9: 396-412.
- Luber, J.; Tuler, A.C.; Torres-Leite, F.; Christ, J.A.; Guidoni-Martins, K.G.; Zanetti, M.; Hollunder, R.K.; Manhães, V.C.; Zorzanelli, J.P.F.; Mendonça, E.S.; Garbin, M.L. & Carrijo, T.T. 2016. List of angiosperm species in an Atlantic Forest fragment reveals collection gaps in Espírito Santo state, Brazil. **Check List** 12(1): 1-10.
- Mason, N.W.H.; Mouillot, D.; Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos** 111(1): 112-118.
- Mesquita-Neto, J.N.; Silva-Neto, C.M. & Franceschinelli, E.V. 2015. Theoretical predictions of plant-pollinator interactions in sympatric species of *Psychotria* (Rubiaceae) in Cerrado of Brazil. **Plant Ecology and Evolution** 148(2): 229-236.
- Mesquita-Neto, J.N.; Silva-Neto, C.M. & Franceschinelli, E.V. 2015. Theoretical predictions of plant-pollinator interactions in sympatric species of *Psychotria* (Rubiaceae) in Cerrado of Brazil. **Plant Ecology and Evolution** 148(2): 229-236.
- Niinemets, U. 2016. Global-Scale Climatic Controls of Leaf Dry Mass per Area, Density, and Thickness in Trees and Shrubs. **Ecology** 82: 453-469.

- Oksanen, J. et al. 2017. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.4-2.  
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Peter, R.; Minchin, R.B.O.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2015. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>> Acesso em 14 dezembro 2015.
- Oliveira-Filho, A.T.; Tameirão-Neto, E.; Carvalho, W.A.C.; Werneck, M.; Brima, A.E.; Vidal, C.V.; Rezende, S.C. & Pereira, J.A.A. 2005. Análise florística do comportamento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das Bacias do Leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). **Rodriguésia** 56(87): 185-235.
- Pereira, E.G.; Siqueira-Silva A.I.; Souza, A.E.; Melo, N.M.J. & Souza, J.P. 2017. Distinct ecophysiological strategies of widespread and endemic species from the megadiverse campo rupestre. **Flora**.
- Pérez-Harguindeguy, N. et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany** 61: 167-234.
- Pfennigwerth A.A.; Bailey J.K. & Schweitzer J.A. 2017. Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. **AoB PLANTS** 9: 1-13.
- Prado-Júnior, J.; Schiavini, I.; Vale, V.; Lopes, S.; Arantes, C. & Oliveira, A.P. 2015. Functional leaf traits of understory species: strategies to different disturbance severities. **Brazilian Journal of Biology** 75(2): 339-346.
- R Core Team (2017). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reich, P.B.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 2011. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. **Ecological Society of America** 62: 365-392.
- Ritz, C.; Baty, F.; Streibig, J.C. & Gerhard, D. 2015. Dose-Response Analysis Using R. **Plos One** 10(12): 1-13.

- Rosado, B.H.P. & Mattos, E.A. de. 2007. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21:741-762.
- Sakai S. & Wright S.J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): when is heterostyly lost? **Biological Journal of the Linnean Society** 93: 125-134.
- Sedio, B.E.; Wright, S.J. & Dick, C.W. 2012. Trait evolution and the coexistence of a species swarm in the tropical forest understorey. **Journal of Ecology** 100: 1183-1193.
- Silva, C.A. & Vieira, M.F. 2015. Flowering and pollinators of three distylous species of *Psychotria* (Rubiaceae) co-occurring in the Brazilian Atlantic Forest. **Revista Árvore** 39(5): 779-789.
- Small, C.J. & McCarthy B.C. 2002. Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. **Plant Ecology** 164: 37-48.
- Spreitzer, R. J., and Salvucci, M. E. (2002) Rubisco: Structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 53: 449-475.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 108(20): 627-632.
- Sterck, F.J.; Duursma, R.A.; Pearcy, R.W.; Fernando Valladares, F.; Cieslak, M. & Weemstra, M. 2013. Plasticity influencing the light compensation point offsets the specialization for light niches across shrub species in a tropical forest understorey. **Journal of Ecology** 101: 971-980.
- Sultanl, S.E. & BAZZAZ, F.A. 1993. Phenotypic plasticity in *polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. **Evolution** 47(4): 1032-1049.
- Thomas, F.M.; Yu, R.; Schäfer, P.; Zhang, X. & Lang, P. 2017. How diverse are *Populus* “diversifolia” leaves? Linking leaf morphology to ecophysiological and stand variables along water supply and salinity gradients. **Flora** 233: 68–78

- Tilman, D. 2001. **Functional Diversity**. University of Minnesota, St. Paul.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 39: 237-257.
- Valladares, F.; Skillman, J.B. & Pearcy, R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: A case of morphological compensation. **American Journal of Botany** 89: 1275-1284.
- Valladares, F.; Wright, J.; Lasso, E.; Kitajima, K. & Pearcy, R. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congenetic shrubs from panamain rainforest. **Ecology** 81: 1925-1936.
- Valois-Cuesta, H.; Córdoba-Arias, J.A. & Rentería-Arriaga, E. 2016. Patrones de diversidad de plantas en un gradiente de baja elevación en el Chocó, Colombia, usando especies indicadoras (Rubiaceae). **Revista Mexicana de Biodiversidad** 87 1275-1282.
- Violle, C. Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! **Oikos** 116: 882-892.
- Vourlitis, G.L.; Priante-Filho, N.; Hayashi, M.M.S.; Nogueira, J.S.; Raiter, F.; Hoegel, W. & Campelo, J.H. 2004. Effects of meteorological variations on the CO<sub>2</sub> exchange of a Brazilian transitional tropical forest. **Ecological Applications** 14: S89-S100.
- Walters, M.B. & Reich, P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? **New Phytologist** 143: 143-154.
- Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 33: 125-159.
- Wilson, P.J.; Thompson, K. & Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and dry leaf matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist** 143: 155-162.
- Wright, I.J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** 428: 821-827.

Zhang, B.; Lu, X.; Jiang, J.; DeAngelis, D.L.; Fu, Z. & Zhang, J. 2017. Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest. **Ecology and Evolution** 1-13.

Zhang, L.M.; Yu, G.R.; Sun, X.M.; Wen, X.F.; Ren, C.Y.; Fu, Y.L.; Li, Q.K.; Li, Z.Q.; Liu, Y.F.; Guan, D.X. & Yan, J.H. 2006. Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield ( $\alpha$ ) and maximum photosynthesis rate ( $P_{\max}$ ) of different forest ecosystems in China. **Agricultural and Forest Meteorology** 137: 176-187.