

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

Nucleação da floresta com araucária sobre o campo: estratégias das plantas e os modelos de metacomunidades

MORGANA RECH

Porto Alegre, abril de 2016

Nucleação da floresta com araucária sobre o campo: estratégias das plantas e os modelos de metacomunidades

Morgana Rech

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dra. Sandra Maria Hartz

Co-orientador: Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso - UFG

Prof. Dr. João André Jarenkow - UFRGS

Prof. Dra. Sandra Cristina Müller - UFRGS

Porto Alegre, abril de 2016

Dedico esta dissertação à minha
família, por todas as vezes que estive
ausente, mesmo estando presente.

AGRADECIMENTOS

Durante o período do mestrado, pude contar com o apoio de diversas pessoas, que, com palavras, gestos ou sorrisos, contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho. A essas pessoas, dedico meu mais sincero agradecimento.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRGS, professores e funcionários, especialmente à Silvana, por toda a atenção e disponibilidade em ajudar.

À minha orientadora, Sandra, por ser essa pessoa e profissional incrível, sempre preocupada e atenciosa com seus alunos, por ter acreditado em mim, e por todo apoio e ensinamentos desde o início do mestrado.

Ao meu co-orientador, Leandro, pelos dados cedidos, fundamentais para a realização do trabalho, pelo incentivo e por toda a troca de ideias e conhecimento compartilhado.

À PUCRS e a todo pessoal do CPCN Pró-Mata, pela permissão para a realização do estudo, e pelo carinho e recebimento maravilhoso que tivemos durante o campo.

À equipe da Pousada Agronomia, por ser meu lar em Porto Alegre, e à Eunice, por fazer com que eu me sentisse em casa todas as vezes em que estive lá.

Aos colegas que colabaram com a disponibilização de dados, Marcos, Rodrigo (Berga) e Guilherme. Sem vocês, esse trabalho não seria possível. Gostaria de agradecer a vocês ainda pelo apoio e troca de ideias.

Ao Marcos e ao Berga também pelo auxílio a campo e por tudo que aprendi com vocês.

À minha mãe, à Fernanda e à Renata, pelo auxílio nas medições das folhas.

Aos colegas que auxiliaram, de uma maneira ou de outra, no andamento do trabalho, especialmente, Vanderlei, André (Teló), Mariana e Marcelo.

Aos colegas do LEPeC, pela companhia nas minhas idas ao laboratório, pelos cafés e papos descontraídos, foi muito bom poder compartilhar esse período da minha vida com vocês.

À Secretaria Municipal do Meio Ambiente de Caxias do Sul, ao Secretário, Adivandro, e à Diretora Geral, Letícia, por terem concordado em me liberar, e por terem apoiado a realização do mestrado, desde o início.

Ao Setor de Praças, Parques e Jardins (PPJ) e a todos os colegas, especialmente: ao Diretor, Vacchi, pelo apoio e por permitir a realização do mestrado, com todas as férias e folgas necessárias; à Marina, que sempre segurou as pontas, para que o trabalho continuasse andando durante as minhas ausências; e ao Anderson, por ter aguentado muita “choradeira”, sempre com uma palavra de incentivo para tornar os dias mais leves.

À minha vó, à Munique e ao Rafa, e a todos os amigos, pelo apoio e incentivo, e também por compreenderem as vezes que não pude estar junto, com tantos finais de semana dedicados ao mestrado.

Ao Ismael, pela paciência, persistência, carinho, apoio e companheirismo: *“Thank you for loving me”*.

E, finalmente, aos meus pais, Vanice e Joares, pelo apoio incondicional, compreensão e paciência, e por todos os ensinamentos, que me tornaram a pessoa que sou hoje.

RESUMO

A expansão da floresta sobre o campo, a partir do estabelecimento de araucárias isoladas (nucleação), forma uma paisagem única no planalto sul-brasileiro, sendo que o uso de uma abordagem de metacomunidades pode auxiliar a compreender melhor esse processo. Existem quatro modelos de metacomunidades que explicam a relação entre comunidades locais: dinâmica de manchas, seleção de espécies, efeitos de massa e neutro. Esses modelos possuem diferentes premissas quanto aos processos de nicho e de dispersão que atuam na dinâmica da metacomunidade. No entanto, há uma lacuna entre a teoria e o teste desses modelos em estudos empíricos. Uma forma de testar mais claramente esses modelos é através de uma abordagem funcional. Nesse contexto, o objetivo do trabalho foi avaliar a importância (i) de atributos relacionados às estratégias de dispersão e de crescimento das espécies, (ii) da abundância das espécies no pool regional e (iii) do tamanho da mancha, na organização de comunidades de indivíduos lenhosos juvenis em áreas de nucleação florestal sobre o campo, a fim de compreender quais modelos de metacomunidades melhor explicam esse processo. Para tanto, calculamos o CWM (*Community Weighted Mean*) e índices de diversidade funcional, considerando a ocorrência (sesFD) e a abundância (sesFD_{is}) das espécies, para tamanho da semente e área foliar específica (SLA), em manchas florestais de distintos tamanhos e na floresta contínua adjacente ao campo, e testamos se as áreas diferem entre si de acordo com o tipo de ambiente. Avaliamos ainda se a abundância relativa das espécies nas áreas de nucleação é determinada pela abundância das mesmas na floresta contínua, através do uso dos modelos de *Community Assembly by Trait Selection (CATS)*. Os resultados foram então comparados com o esperado para cada modelo de metacomunidade. A maior parte dos sítios apresentou índices de diversidade funcional para SLA e tamanho da semente de acordo com o esperado ao acaso. As áreas não diferiram quanto ao CWM para SLA. No entanto, foram observadas diferenças quanto ao CWM para o tamanho da semente, com o favorecimento de espécies com sementes menores em áreas mais abertas, e espécies com sementes maiores em áreas mais sombreadas. De acordo com os modelos *CATS*, a abundância das espécies no pool regional foi mais importante do que os atributos para a determinação da abundância das mesmas nas comunidades locais. Concluiu-se que o modelo de metacomunidades que melhor explica o processo de nucleação florestal sobre o campo no planalto das araucárias é o modelo de efeitos de massa, o que ressalta a importância da dispersão para a estruturação das comunidades locais. Como a maior parte das espécies lenhosas existentes na área possui dispersão zoocórica, esse resultado indica que a preservação da fauna dispersora é fundamental para a dinâmica desse ecossistema. Com o uso de uma abordagem funcional, em conjunto com os modelos *CATS*, foi possível testar os quatro modelos de metacomunidades. Assim, o método proposto pode ser aplicado a outros sistemas naturais, auxiliando na compreensão do funcionamento de diferentes metacomunidades.

Palavras-chave: efeitos de massa, diversidade funcional, tamanho da semente, área foliar específica, modelos *CATS*

ABSTRACT

The forest expansion over the grassland, from the establishment of isolated *Araucaria* (nucleation) forms a unique landscape in south Brazilian plateau, and the use of a metacommunity approach can help to better understand this process. There are four metacommunity models that explain the relationship between local communities: patch-dynamics, species-sorting, mass-effects and neutral. These models have different assumptions about niche processes and dispersion that act in metacommunities dynamics. However, there is a gap between theory and the test of these models in empirical studies. One way to test these models more clearly is through a functional approach. In this context, the objective of this study was to evaluate the importance of (i) attributes related to dispersion and growth species strategies, (ii) species abundance in the regional pool and (iii) patch size, on structuring communities of juvenile woody individuals in forest nucleation areas on the grassland in order to understand which metacommunity model explains this process. Therefore, we calculate the CWM (*Community Weighted Mean*) and functional diversity indices, considering species occurrence (sesFD) and abundance (sesFD_{is}) for seed size and specific leaf area (SLA), in forest patches of different sizes and in adjacent continuous forest and tested if sites differ according to ambient. Further, we evaluated if species relative abundance in nucleation areas is determined by the abundance in the continuous forest, by the use of *Community Assembly by Trait Selection* (CATS) models. Then, we compared results with expected for each metacommunity model. Most of sites presented functional diversity values for SLA and seed size as expected by chance. Areas did not differ in CWM to SLA. However, we observed differences for CWM to seed size, favoring species with smaller seeds in more open areas, and species with larger seeds in more shaded areas. According to CATS models, species abundance in regional pool was more important than attributes to determine species abundance in local communities. We concluded that the metacommunity model that best explains forest nucleation on the grassland in *Araucaria* plateau is the mass-effects model, which emphasizes the importance of dispersion for structuring local communities. As most of existing woody species has zoochorous dispersion, this result indicates that preservation of disperser fauna is essential for ecosystem dynamic. By using a functional approach in combination with CATS models, it was possible to test the four metacommunity models. Thus, the method proposed in this work can be applied to other natural systems, helping understanding different metacommunities operation.

Keywords: mass-effects, functional diversity, seed size, specific leaf area, CATS models

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	8
LISTA DE TABELAS	9
Introdução	10
Dinâmica de metacomunidades	10
Atributos funcionais e estratégias ecológicas das plantas	12
Nucleação florestal sobre o campo	14
Objetivos e hipóteses	16
Material e Métodos	18
Área de Estudo	18
Coleta de Dados	19
Análise estatística	21
Resultados	24
Discussão	28
Modelos de Metacomunidades	28
Tamanho da semente	31
Área foliar específica	32
Modelos <i>CATS</i>	36
Nucleação florestal sobre o campo	37
Considerações finais	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
APÊNDICES	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Valores de CWM (a) e índices de diversidade funcional para o tamanho da semente, com dados da ocorrência (b) e da abundância relativa (c) das espécies lenhosas em diferentes ambientes de nucleação florestal (araucárias isoladas, manchas pequenas, capões) e áreas de floresta contínua. a) As áreas diferiram entre si quanto ao CWM (Anova: $F=24,49$; $gl=3$; $p<0,001$); b) Valores de sesFD (Anova: $F=5,466$; $gl=3$; $p=0,006$); c) Valores de sesFDIs (Anova: $F=0,995$; $gl=3$; $p=0,437$). Os valores de tamanho da semente foram transformados previamente à análise, através da soma de um e transformação logarítmica. Letras iguais significam valores similares, letras diferentes indicam diferenças significativas entre os ambientes, de acordo com a Anova e o teste de Tukey. Para os índices de diversidade funcional, o tamanho do efeito padronizado foi calculado com o uso do algoritmo *Independentswap*, valores de sesFD e sesFDIs entre -1,96 e +1,96 não diferem do esperado ao acaso.27

Figura 2. Valores de CWM (a) e índices de diversidade funcional para a área foliar específica (SLA), com dados da ocorrência (b) e da abundância relativa (c) das espécies lenhosas em diferentes ambientes de nucleação florestal (araucárias isoladas, manchas pequenas, capões) e áreas de floresta contínua. a) Valores de CWM (Anova: $F=0,864$; $gl=3$; $p=0,468$); b) Valores de sesFD (Anova: $F=14,8$; $gl=3$; $p<0,001$); c) Valores de sesFDIs (Anova: $F=7,954$; $gl=3$; $p=0,001$). Os valores de SLA foram transformados previamente à análise, através de logaritmo. Letras iguais significam valores similares, e letras diferentes indicam diferenças significativas entre os ambientes, de acordo com a Anova e o teste de Tukey. O cálculo do tamanho do efeito padronizado para os índices de diversidade funcional foi realizado através do algoritmo *Independentswap*, valores de sesFD e sesFDIs entre -1,96 e +1,96 não diferem do esperado ao acaso.27

LISTA DE TABELAS

Quadro 1. Padrões esperados para valor médio e medidas de diversidade funcional para tamanho da semente e área foliar específica (SLA) em diferentes ambientes de nucleação florestal sobre o campo e em áreas de floresta contínua adjacentes. As áreas de nucleação correspondem a araucárias isoladas no campo, manchas florestais pequenas e capões, representando um gradiente de ambiente campestre a florestal.	17
Tabela 1. Resultados obtidos com os modelos <i>CATS</i> . Efeitos (i) dos atributos das espécies, considerando área foliar específica (SLA) e tamanho da semente, (ii) da abundância das espécies no pool regional, (iii) efeitos conjuntos de (i) e (ii) que não podem ser separados, e (iv) desvio residual, na determinação da abundância relativa das espécies de indivíduos lenhosos juvenis em áreas de nucleação florestal sobre o campo.	28

Introdução

Dinâmica de metacomunidades

As regras de montagem de comunidades (*community assembly rules*) formam um conceito que auxilia na compreensão dos processos que determinam quantas e quais espécies vivem em um determinado local (Chase 2003). Muitos estudos de ecologia de comunidades têm focado em uma única escala, no entanto, tem se reconhecido que a estruturação de comunidades locais pode também ser influenciada por outras dinâmicas espaciais, que envolvem interações entre comunidades locais inseridas em uma escala maior, a qual pode ser referida como metacomunidade (Mouquet & Loreau 2002, 2003; Leibold et al. 2004; Xing et al. 2014).

Existem quatro modelos de metacomunidades que procuram explicar a relação entre comunidades locais: dinâmica de manchas, seleção de espécies, efeitos de massa e neutro (Mouquet & Loreau 2003; Leibold et al. 2004; Borthagaray et al. 2015). Esses modelos possuem diferentes premissas quanto à heterogeneidade ambiental e à importância de processos de nicho (equivalência funcional, filtragem ambiental, interações bióticas) e dispersão (Mouquet & Loreau 2003; Leibold et al. 2004; Cottenie 2005; Logue et al. 2011; Winegardner et al. 2012; Borthagaray et al. 2015). Os modelos neutro e de dinâmica de manchas consideram o ambiente homogêneo, ou seja, as diferenças quanto às características abióticas entre os sítios não interferem na aptidão das espécies, de acordo com os atributos considerados. Já os modelos de efeitos de massa e seleção de espécies consideram a existência de heterogeneidade ambiental entre as manchas, assim diferentes espécies serão favorecidas em diferentes ambientes (Leibold et al. 2004; Logue et al. 2011; Borthagaray et al. 2015).

O modelo neutro é o único que assume que não há variação no efeito que atributos funcionais geram quanto ao desempenho de diferentes espécies (Bell 2001; Hubbell 2001; Chave 2004; Leibold et al. 2004). O modelo de dinâmica de manchas, por sua vez, considera que a

persistência de espécies com menor capacidade de competição em um ambiente homogêneo só é possível devido à limitação da dispersão das competidoras superiores (Leibold et al. 2004; Logue et al. 2011).

Os modelos de seleção de espécies e efeitos de massa consideram que há um *trade-off* entre espécies adaptadas a diferentes condições ambientais, e que a dispersão deve ser alta o suficiente para permitir a chegada de todas as espécies a todos os ambientes (Leibold et al. 2004; Ellis et al. 2006; Logue et al. 2011; Borthagaray et al. 2015). O modelo de seleção de espécies assume que há uma boa correspondência entre composição da comunidade e condições abióticas (Leibold et al. 2004; Ellis et al. 2006). O modelo de efeitos de massa pode ser considerado uma variação do modelo de seleção de espécies, sob maiores taxas de dispersão entre as comunidades locais (Winegardner et al. 2012). De acordo com o modelo de efeitos de massa, a persistência de espécies menos adaptadas às condições locais é possível devido à constante chegada das mesmas a partir de sítios fonte, onde as condições são mais favoráveis ao seu desenvolvimento (Mouquet & Loreau 2002; Chase 2003; Borthagaray et al. 2015). Assim, sob efeitos de massa, há uma quebra da correspondência entre composição e condições abióticas das comunidades locais (Mason et al. 2013).

Estudos empíricos, no entanto, mostram que não há um padrão geral, e que é difícil enquadrar um sistema natural em um dos quatro modelos de metacomunidades (Mouquet & Loreau 2003; Logue et al. 2011). A importância de processos relacionados a nicho e dispersão na estruturação de comunidades tem sido avaliada em diferentes tipos de organismos (Cottenie 2005; Cadotte 2007; Myers & Harms 2011; Shipley et al. 2012; Jiménez-Alfaro et al. 2015). A maior parte dos estudos empíricos, no entanto, testa somente um ou dois modelos (Mouquet & Loreau 2002; Cadotte et al. 2006; Logue et al. 2011; Brunbjerg et al. 2012; Livingston et al. 2013), devido à dificuldade de obtenção de dados e à falta da definição clara de métodos que possibilitem diferenciar padrões que seriam observados de acordo com cada um desses modelos (Logue et al. 2011). Ademais, há uma série de dificuldades em medir a dispersão em sistemas

naturais, sendo, muitas vezes, necessário utilizar medidas indiretas (Borthagaray et al. 2015). Assim, são raros os estudos que testam os quatro modelos de metacomunidades para o mesmo sistema natural (Ellis et al. 2006; Driscoll 2008; Spasojevic et al. 2014; Michelson et al. 2016). Além disso, a maior parte desses trabalhos diz respeito a sistemas aquáticos (Logue et al. 2011; Michelson et al. 2016), enquanto metacomunidades de plantas são raramente testadas (Spasojevic et al. 2014; Santos et al. 2015).

Atributos funcionais e estratégias ecológicas das plantas

A diversidade funcional pode ajudar a esclarecer os processos que determinam o funcionamento de metacomunidades, uma vez que os atributos funcionais são aqueles capazes de influenciar significativamente o estabelecimento, sobrevivência ou aptidão de uma espécie em seu ambiente natural (Reich et al. 2003). Por afetar, positiva ou negativamente, o desempenho dos indivíduos ou limitar a distribuição das espécies (no caso de atributos de diásporos), os atributos funcionais permitem avaliar o nicho dessas espécies (Violle & Jiang 2009).

Esquemas de estratégias ecológicas das plantas arranjam as espécies ao longo de um espectro, de acordo com seus atributos funcionais, a fim de fazer comparações entre elas (Westoby 1998). O esquema LHS (leaf-height-seed), proposto por Westoby (1998), consiste em três pilares: área foliar específica (SLA), altura da copa na maturidade e tamanho (ou massa) da semente. No esquema LHS, a SLA reflete a variação na resposta a oportunidades de rápido crescimento *versus* o contínuo crescimento lento (de competidores a estresse-tolerantes), já a altura e a massa da semente refletem aspectos relacionados à competição ou capacidade de lidar com distúrbio (Westoby 1998). Cada atributo está relacionado a outros, mas são indicadores mensuráveis que representam *trade-offs* controlando a estratégia das plantas (Westoby 2007). Assim, apesar de haver outras características das espécies relacionadas a esses *trade-offs*, tais atributos podem ser utilizados individualmente para avaliar esses aspectos da estratégia de vida

das plantas. Cabe salientar que, no presente trabalho, não utilizamos a altura da copa na maturidade por estarmos trabalhando com indivíduos juvenis.

O tamanho da semente representa um *trade-off* entre dispersão (sementes pequenas) e estabelecimento (sementes maiores) (Leishman 2001; Moles & Westoby 2004; Kitagima 2007) e é o melhor preditor da chance de um indivíduo dispersar um propágulo para uma oportunidade de estabelecimento (Westoby 1998). Experimentos demonstram que a dispersão restringe mais fortemente a colonização de espécies com sementes grandes (Leishman 2001; Kitagima 2007). Assim, como forma de compensar a limitação de dispersão, espécies com sementes maiores tendem a ser melhores competidoras (Cornelissen et al. 2003; Moles & Westoby 2004; Moles et al. 2005; Kitagima 2007), especialmente sob condições de sombreamento denso (Westoby 1998; Leishman et al. 2000). Devido à dificuldade de medir a capacidade de dispersão, o tamanho da semente tem sido utilizado como um substituto, a fim de testar o *trade-off* entre competição e colonização em diferentes comunidades de plantas (Kneitel & Chase 2004; Cadotte et al. 2006).

A SLA representa a área de captação de luz por unidade de massa alocada para esse propósito e está associada à eficiência no uso de recursos (Westoby 1998, 2007; Cornelissen et al. 2003). Uma alta SLA permite, sob condições favoráveis de crescimento, um retorno em curto prazo do conteúdo de massa investido em uma folha, devido à alta taxa fotossintética (Reich et al. 1997; Westoby 1998, 2007). Por outro lado, valores baixos de SLA correspondem a um investimento elevado em estrutura da folha (Reich et al. 1997; Cornelissen et al. 2003). Assim, a área foliar específica é considerada uma característica-chave relacionada ao espectro econômico da folha, que resume um *trade-off* entre investimento em crescimento ou em defesa e reservas (Dantas et al. 2013 a, b). Dessa forma, em condições menos favoráveis de crescimento, como em ambientes com pouca disponibilidade de recursos, espera-se uma diminuição da SLA, favorecendo espécies de crescimento lento (Westoby 1998, 2007; Cornelissen et al. 2003). Além disso, espécies com menor SLA também refletem características de folhas mais protegidas contra

herbívoros, sendo que evitar a perda de tecido é uma pressão seletiva importante em ambientes limitados em recursos (Kitagima 2007).

Atributos de sementes e plântulas relacionados às estratégias ecológicas das plantas estão intimamente associados com as preferências de habitat das espécies (Kitagima 2007) e podem ser utilizados para compreender processos de organização de comunidades, como especialização de nicho e *trade-off* entre colonização e competição (Muscarella et al. 2015). Assim, atributos relacionados à história de vida das plantas podem auxiliar na diferenciação de processos atuando na estruturação de comunidades locais inseridas em uma metacomunidade (Mouquet & Loreau 2003; Spasojevic et al. 2014; Borthagaray et al. 2015), sendo que alguns estudos recentes têm incluído o uso de índices de diversidade funcional para a análise de metacomunidades (Spasojevic et al. 2014; Michelson et al. 2016).

Nucleação florestal sobre o campo

Evidências paleoambientais indicam que os campos do planalto sul-brasileiro, ou planalto das araucárias, são relictos de fases glaciais e pós-glaciais frias e secas que precederam a atual situação de distribuição florestal (Behling et al. 2004). Segundo Rambo (1994), o clima atual, de alta umidade e temperatura, favorece as formações florestais, em particular a flora tropical. De fato, na região do planalto das araucárias, o clima vem favorecendo a expansão das florestas sobre áreas campestres (Pillar 2003; Machado 2004; Oliveira & Pillar 2004; Duarte et al. 2006a; Bergamin 2010; Carlucci et al. 2011a, b) e o aumento de elementos tropicais em áreas de floresta com araucária (Rambo 1994; Machado 2004; Bergamin 2010). Por outro lado, pressões antrópicas, como o pastejo e o fogo, têm, provavelmente, desacelerado o processo de expansão florestal sobre o campo (Pillar 2003).

A expansão florestal sobre o campo pode ocorrer através de dois processos: pela expansão gradual de espécies arbóreas a partir das bordas da floresta (Oliveira & Pillar 2004) e

por meio da formação de manchas florestais em áreas de campo a partir de plantas berçário (nucleação) (Scarano 2002; Duarte et al. 2006 a, b; Carlucci et al. 2011b; Silva & Anand 2011). No processo de expansão sobre áreas de campo, as espécies arbóreas encontram uma série de limitações, que podem ser distinguidas entre limitação de dispersão, de recrutamento e de estabelecimento (Silva 2009). A limitação de dispersão está associada às estratégias de dispersão das espécies e às suas interações com agentes dispersores, sendo que espécies isoladas no campo atuam como poleiros naturais, atraindo aves que dispersam sementes sob suas copas (Duarte et al. 2006a; Santos & Pillar 2007). Já as limitações de recrutamento e de estabelecimento estão associadas às características das plantas e às condições ambientais distintas do ambiente florestal.

Estudos realizados no planalto das araucárias mostraram que indivíduos isolados de *Araucaria angustifolia* espalhados nos campos atuam como plantas berçário, promovendo o estabelecimento de espécies florestais colonizadoras (Duarte et al. 2006a); a chegada e crescimento de árvores e arbustos florestais, por sua vez, leva ao desenvolvimento de manchas florestais, cuja composição de mudas de espécies lenhosas varia de acordo com o tamanho da mancha (Duarte et al. 2006b). Diferentes ambientes, variando de árvores isoladas a manchas florestais de distintos tamanhos inseridas em áreas de campo, representam um gradiente de áreas campestres a florestais, podendo ser considerados bons modelos para entender os padrões de organização das comunidades florestais formadas através do processo de nucleação.

O entendimento do processo de nucleação é fundamental para a conservação e manejo adequado desse mosaico de campo e floresta com araucária (Duarte et al. 2007). Cabe ressaltar que um ponto importante a ser considerado no entendimento da estrutura das comunidades locais é que a mesma é determinada pelo balanço entre processos locais e regionais (Xing et al. 2014). Para espécies lenhosas, escala local pode ser entendida como a escala em que não há uma barreira geográfica para a dispersão entre os sítios, e nem variação significativa nas características ambientais devido a um gradiente latitudinal ou longitudinal; áreas geográficas

maiores são então referidas como escala regional. O uso de uma abordagem de metacomunidade pode auxiliar na compreensão da importância de diferentes processos atuando em escala local e regional, como seleção de espécies e restrição da dispersão, na dinâmica do estabelecimento florestal sobre o campo através da nucleação.

Estudos de metacomunidades com plantas lenhosas geralmente são realizados em escalas regionais (Spasojevic et al. 2014). No entanto, trabalhos realizados com diferentes organismos mostram que os processos atuando na estruturação de metacomunidades são dependentes da escala de estudo (Spasojevic et al. 2014, Xing et al. 2014). Dessa forma, o sistema de estudo pode auxiliar no avanço de estudos de metacomunidades de plantas em escalas locais, complementando o entendimento do funcionamento de metacomunidades de espécies lenhosas.

Objetivos e hipóteses

O objetivo geral do presente trabalho é avaliar a importância (i) de atributos relacionados às estratégias de dispersão e de crescimento das espécies, (ii) da abundância das espécies no pool regional e (iii) do tamanho da mancha, na organização de comunidades de espécies lenhosas em áreas de nucleação florestal sobre o campo, a fim de compreender quais modelos de metacomunidades melhor explicam esse processo.

A hipótese inicial é que atributos relacionados à estratégia de dispersão e de crescimento das espécies são importantes na estruturação das comunidades locais de indivíduos lenhosos juvenis, determinando quais espécies presentes no pool regional irão se dispersar e conseguir se estabelecer nas manchas florestais formadas através do processo de nucleação. O Quadro 1 contém um resumo dos padrões esperados para cada modelo de metacomunidades, de acordo com suas premissas quanto a características das espécies, heterogeneidade ambiental e importância da dispersão entre comunidades locais.

Quadro 1. Padrões esperados para valor médio e medidas de diversidade funcional para tamanho da semente e área foliar específica (SLA) em diferentes ambientes de nucleação florestal sobre o campo e em áreas de floresta contínua adjacentes. As áreas de nucleação correspondem a araucárias isoladas no campo, manchas florestais pequenas e capões, representando um gradiente de ambiente campestre a florestal.

Modelo de Metacomunidades	Padrões esperados em um gradiente campo-floresta
<p>Seleção de Espécies (Westoby 1998; Poorter & Rose 2005; Carlucci et al. 2012; Shipley et al. 2012; Muscarella et al. 2015)</p>	<p>Tamanho da semente: aumento do CWM, devido ao favorecimento de espécies com sementes maiores em áreas mais sombreadas; diminuição do sesFD e sesFD_{is}, devido ao filtro ambiental, selecionando espécies com sementes maiores nas áreas de maior sombreamento.</p> <p>SLA: aumento do CWM, devido ao favorecimento de espécies com menor SLA em áreas com maior abertura de dossel (estresse hídrico); aumento do sesFD e sesFD_{is}, devido ao filtro ambiental, excluindo espécies com alto SLA em áreas mais abertas; em áreas florestais mais heterogêneas espera-se a coexistência de espécies com diferentes valores de SLA.</p> <p>Sem efeito da abundância no pool regional: a dispersão é grande o suficiente para que todas as espécies cheguem a todos os ambientes, mas há uma seleção daquelas mais adaptadas a cada sítio.</p>
<p>Efeitos de Massa (Westoby 1998; Mouquet & Loreau 2002; Poorter & Rose 2005; Ellis et al. 2006; Logue et al. 2011; Carlucci et al. 2012; Mason et al. 2013; Borthagaray et al. 2015; Muscarella et al. 2015)</p>	<p>Tamanho da semente: aumento do CWM e diminuição do sesFD_{is}, semelhante ao modelo de seleção de espécies; no entanto, devido à constante chegada de espécies com valores de atributos menos adaptados ao sítio local, se não considerarmos a abundância das espécies no cálculo da diversidade funcional, não é possível verificar a atuação do filtro ambiental, ou seja, não haverá diferenças quanto ao sesFD.</p> <p>SLA: aumento do CWM e do sesFD_{is}, semelhante ao modelo de seleção de espécies. Como para o tamanho da semente, devido à constante chegada das espécies a partir de sítios com condições distintas, não haverá diferenças quanto ao sesFD.</p> <p>Com efeito da abundância no pool regional: a dispersão é grande o suficiente para que todas as espécies cheguem a todos os ambientes e para permitir que mesmo espécies menos adaptadas às condições locais consigam persistir. Assim, a abundância das espécies na metacomunidade é mais importante do que os atributos das mesmas na organização das comunidades locais.</p>
<p>Dinâmica de Manchas (Kneitel & Chase 2004; Leibold et al. 2004; Cadotte et al. 2006; Calcagno et al. 2006; Ellis et al. 2006; Logue et al. 2011; Muscarella et al. 2015)</p>	<p>Tamanho da semente: aumento do CWM, devido ao favorecimento de espécies com sementes menores nas fases iniciais de estabelecimento florestal sobre o campo (melhores dispersoras) e favorecimento das melhores competidoras em áreas florestais mais desenvolvidas; aumento do sesFD e sesFD_{is}, devido à limitação da chegada de espécies com menor capacidade de dispersão em áreas mais abertas.</p> <p>SLA: aumento do CWM, devido ao favorecimento das melhores competidoras em áreas florestais mais desenvolvidas; sesFD e sesFD_{is} constantes, já que há uma substituição das espécies favorecidas em diferentes etapas de desenvolvimento florestal.</p> <p>Sem efeito da abundância no pool regional: nem todas as espécies chegam a todos os ambientes, e há um <i>trade-off</i> entre ambientes que favorecem as melhores colonizadoras e ambientes que favorecem as melhores competidoras.</p>
<p>Neutro (Bell 2001; Hubbell 2001; Chave 2004; Leibold et al. 2004; Logue et al. 2011; Shipley et al. 2012)</p>	<p>Tamanho da semente e SLA: CWM constante, e valores de FD e FD_{is} semelhantes ao esperado ao acaso, já que o ambiente é homogêneo e os atributos das espécies não causariam alterações no desempenho das mesmas.</p> <p>Com efeito da abundância no pool regional: a abundância relativa das espécies em cada comunidade local, independente do tipo de ambiente, é um reflexo da abundância das mesmas no pool regional.</p>

Sob uma perspectiva de metacomunidades, espera-se observar padrões de organização das comunidades locais de acordo com os modelos de dinâmica de manchas e seleção de espécies. Em um gradiente de áreas de dossel aberto a áreas florestais mais fechadas, espera-se: para o tamanho da semente, aumento do CWM, devido ao favorecimento de sementes maiores em áreas mais sombreadas e à limitação da dispersão em áreas mais abertas, refletindo em menor diversidade funcional do que o esperado ao acaso nessas áreas, de acordo com o modelo de dinâmica de manchas; para SLA, um aumento do CWM e da diversidade funcional, de acordo com o modelo de seleção de espécies, se considerada a ocorrência de maior estresse ambiental em áreas mais abertas. Além disso, não é esperado um efeito significativo da abundância das espécies no pool regional, devido à limitação da dispersão de algumas espécies existentes na floresta contínua.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido no Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCCN Pró-Mata), localizado em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil, nas coordenadas 29°28'58,00''S, 50°12'26,00''O, a 900 m de altitude. O clima da região é do tipo Cfb, conforme o sistema de classificação de Köppen, com temperatura média anual de 14,5°C e precipitação média anual de 2252 mm, distribuída igualmente ao longo do ano (Duarte et al. 2007). O CPCCN Pró-Mata apresenta uma área de 4500 ha, composta por cerca de 78 ha de campos cercado por áreas contínuas de mata com araucária (Duarte et al. 2007), a qual se estende pela encosta do planalto. Na área de campo circundado pela mata com araucária, houve a formação de manchas florestais, através do processo de nucleação. O manejo do gado e o uso da prática de queimadas foram excluídos da área desde 1994, o que permite a permanência dessas

manchas florestais na área de campo (Oliveira & Pillar 2004; Duarte et al. 2006b, 2007). Assim, o gradiente de vegetação na área de estudo abrange floresta contínua, manchas florestais grandes (capões) e pequenas, araucárias isoladas e vegetação campestre (Silva & Anand 2011).

A floresta contínua corresponde à mata com araucária que circunda o campo e se estende ao longo das encostas. As áreas de nucleação foram divididas em três classes: araucárias isoladas, manchas pequenas e manchas florestais grandes (capões), conforme descrito por Duarte et al. (2006b). Como araucárias isoladas foram consideradas araucárias adultas ocorrendo de forma isolada em área campestre, com a presença de indivíduos juvenis de espécies florestais sob a sua copa, e com nenhum outro indivíduo arbóreo adulto ou arbusto alto tocando ou sob a área ocupada por sua copa. Manchas florestais foram definidas como aquelas formadas por um agrupamento de plantas lenhosas, com, no mínimo, uma árvore adulta, acompanhada por arbustos, formando um dossel contínuo, cercado por vegetação herbácea. As manchas formadas por vegetação lenhosa sem uma estrutura vertical clara, com dossel aberto, permitindo a persistência de espécies campestres, geralmente com poucas árvores adultas, foram classificadas como manchas pequenas. Manchas florestais maiores, com elevado desenvolvimento estrutural, quando comparado a manchas pequenas, foram classificadas como capões. Os capões apresentam um estrato arbóreo estruturado, um estrato arbustivo bem definido e um estrato herbáceo constituído exclusivamente por espécies florestais. O tamanho médio das manchas para cada tipo de ambiente encontra-se descrito no apêndice 1.

Coleta de Dados

Os dados dos indivíduos lenhosos juvenis, com altura superior a 10 cm e diâmetro à altura do peito (DAP) até 5 cm, ocorrentes sob árvores isoladas (*Araucaria angustifolia*) e em manchas pequenas foram obtidos por Duarte et al. (2006b). Os dados referentes a indivíduos

lenhosos juvenis ocorrentes em manchas florestais grandes (capões) foram obtidos por Machado (2004) e foram também utilizados por Duarte et al. (2006b).

Parte dos dados referentes aos indivíduos lenhosos juvenis e adultos (DAP acima de 5 cm) localizados em áreas de floresta contínua foram obtidos por L. Duarte (dados não publicados) e seguiram a mesma metodologia utilizada para a coleta de dados nas manchas, através do estabelecimento de seis parcelas (de 100 m² cada) junto ao sítio A e sete parcelas junto ao sítio B, sendo que cada sítio corresponde a uma unidade amostral. Cada sítio iniciava próximo à borda da floresta com o campo e se estendia até a área mais interna da floresta, distante aproximadamente 60 m da borda. Para a floresta contínua, foram também utilizados os dados obtidos por Bergamin (2010), em três sítios de um hectare, cada um com 12 parcelas circulares de 100 m².

A metodologia de coleta dos dados para cada tipo de ambiente encontra-se descrita mais detalhadamente no apêndice 1. No total, foram identificados (em nível de espécie) os indivíduos de espécies lenhosas, arbóreas ou arbustivas, localizados em 43 unidades amostrais, sendo 23 realizadas sob a copa de árvores isoladas, dez em manchas pequenas, cinco em capões e cinco em áreas de floresta contínua. Assim, obteve-se uma matriz com a abundância relativa das espécies para cada unidade amostral, caracterizada de acordo com o tipo de ambiente.

Os dados do tamanho médio da semente das espécies existentes na área de estudo foram obtidos por Duarte et al. (2007) e G. Seger (dados não publicados) e correspondem à média entre diâmetro e comprimento, em centímetros. Para espécies que não foram coletados frutos a campo, os dados foram obtidos em herbários e na literatura. Os dados quanto à SLA média de parte das espécies foram obtidos por Carlucci (2014), e para as demais espécies, a medição dos atributos foi feita a campo, seguindo-se a metodologia adaptada de Cornelissen et al. (2003), conforme descrito a seguir.

Foram coletadas seis folhas de cinco indivíduos juvenis por espécie, retirando-se as folhas juntamente com seu pecíolo. Procurou-se coletar folhas bem expandidas e saudáveis, com

o mínimo de evidência de herbivoria, queima por geadas ou apodrecimento. Assim que eram coletadas, as folhas eram colocadas em envelopes de papel acondicionados em sacos plásticos herméticos umedecidos com borrifador e mantidos em sacola térmica até o fim do dia. As amostras foram mantidas umedecidas e resfriadas em refrigerador ou em caixa térmica com gelo por até 72 h, até as medidas serem tomadas. O processamento das amostras deu-se da seguinte forma: escaneamento; secagem em estufa a 60°C por 72h; e pesagem em balança de alta precisão para a obtenção da massa foliar seca. As medidas das áreas foliares foram obtidas através do programa ImageJ. Para o cálculo da SLA de cada indivíduo, dividiu-se a área foliar (em centímetros quadrados) pela massa seca total (em gramas), e foi, então, calculada a média da SLA dos indivíduos de cada espécie.

Análise estatística

Foram calculados dois índices de diversidade funcional: FD (Petchey & Gaston 2002) e FDis (Laliberté & Legendre 2010). As medidas de SLA e tamanho da semente foram logaritmizadas anteriormente às análises estatísticas (Westoby 1998). Para o tamanho da semente, foi somado um ao valor real antes da transformação logarítmica, a fim de não obter valores negativos nos resultados. Os cálculos dos índices FD e FDis foram feitos separadamente para SLA e tamanho da semente, conforme sugerido por alguns autores para verificar a ocorrência de filtros ambientais (Ricotta & Moretti 2011; Spasojevic & Suding 2012; Mason et al. 2013).

Para o cálculo do FD, o dendrograma foi feito a partir da distância euclidiana entre os valores dos atributos de todas as espécies amostradas na área de estudo, através do método de agrupamento UPGMA (Petchey & Gaston 2002; Mouchet et al. 2008). FD é frequentemente correlacionado à riqueza de espécies (Mouchet et al. 2010; Mason et al. 2013), no entanto, o efeito da riqueza foi removido com o uso do índice sesFD (Gotelli & McCabe 2002).

O índice FD é uma medida indireta da riqueza funcional, e é considerado robusto para testar filtros ambientais (Petchey & Gaston 2002; Mason et al. 2005; Mouchet et al. 2010). Esse índice, no entanto, não leva em consideração a abundância das espécies, sendo que a matriz de abundância das espécies foi transformada em uma matriz de ocorrência anteriormente ao cálculo. Por esse motivo, no entanto, o índice FD pode ser fortemente influenciado por espécies raras (Petchey & Gaston 2002; Mason et al. 2003; Laliberté & Legendre 2010). Mason et al. (2013) sugerem a utilização conjunta de índices que detectem a influência de processos baseados em atributos tanto na probabilidade de ocorrência quanto na abundância das espécies, uma vez que processos independentes dos atributos podem romper o “*link*” entre os atributos das espécies e sua probabilidade de ocorrência ou abundância. Os autores verificaram que o uso dos valores de $sesFD_{Dis}$ foi mais robusto do que o $sesFD$ para mostrar a existência de filtros ambientais em comunidades com efeitos de massa (Mason et al. 2013).

Assim, a fim de retratar a dispersão funcional das espécies, considerando-se suas abundâncias, utilizamos o índice de dispersão funcional (FD_{Dis}) proposto por Laliberté & Legendre (2010). Como os pesos são as abundâncias relativas das espécies, esse índice não é diretamente afetado pela riqueza de espécies ou fortemente influenciado por espécies raras (Laliberté & Legendre 2010). Enquanto o FD é uma medida da riqueza funcional, o índice FD_{Dis} mede dois aspectos da diversidade funcional em conjunto, riqueza, que é o volume ocupado no espaço funcional, e divergência, que é a distribuição da abundância das espécies nesse espaço (Mason et al. 2005, 2013; Laliberté & Legendre 2010).

Salienta-se que o FD_{var}, descrito por Mason et al. (2003), é semelhante ao FD_{Dis} para um único atributo. No presente estudo, o cálculo do FD_{Dis} foi implementado no pacote FD do software R (R Core Team 2012), a fim de facilitar sua utilização para comparação entre um maior número de estudos, já que o mesmo permite o uso de um ou mais atributos, de diferentes tipos. Assim, apesar de estarmos utilizando atributos únicos separadamente, optou-se pelo uso do FD_{Dis}, mas cabe ressaltar que, na prática, o mesmo corresponde ao FD_{var}.

Nós comparamos os índices FD e FDis com os valores esperados ao acaso, usando o *standardized effect size* (SES) descrito por Gotelli & McCabe (2002), a fim de remover efeitos triviais das diferenças quanto à riqueza de espécies de cada sítio (Mason et al. 2013). Os valores de sesFD e sesFDis foram obtidos usando o método *Independentswap* (Gotelli & Entsminger 2001) para aleatorizar a matriz de ocorrência ou de abundâncias relativas das espécies em cada sítio, mantendo fixas a riqueza de espécies das comunidades e a frequência da ocorrência das espécies na matriz. Valores de sesFD e sesFDis entre -1,96 e +1,96 não diferem do esperado ao acaso. Valores de diversidade funcional menores do que o esperado ao acaso indicam a existência de filtros quanto aos atributos incluídos para o cálculo, selecionando espécies mais semelhantes entre si; por outro lado, valores maiores do que o esperado ao acaso indicam a existência de processos para evitar a similaridade entre as espécies (Petchey & Gaston 2002; Ricotta & Moretti 2011).

Foi calculado ainda o índice CWM (*Community Weighted Mean*) para cada um dos atributos, a fim de avaliar se há um aumento no tamanho da semente e diminuição na SLA para áreas com dossel mais fechado. Salienta-se que os valores de CWM representam a média do valor do atributo, ponderada pela abundância relativa da espécie na comunidade local (Garnier et al. 2004). As áreas de nucleação de diferentes tamanhos e as áreas de floresta contínua foram então comparadas entre si quanto aos valores de CWM, sesFD e sesFDis, através da realização de análises de variâncias (Anova), utilizando-se o Teste de Tukey quando encontradas diferenças significativas, com intervalo de confiança de 95%.

Com o objetivo de compreender e quantificar que fatores estão atuando na determinação da abundância das espécies nas áreas de nucleação, utilizou-se também os modelos de *Community Assembly by Trait Selection* (CATS) (Shipley 2014). Baseado no modelo de máxima entropia (*MaxEnt*) (Shipley et al. 2006; Shipley 2010a, 2014), foram construídos quatro modelos, usando duas diferentes composições prévias da abundância das espécies e duas restrições relacionadas aos atributos funcionais. Como distribuição prévia, usamos uma

distribuição uniforme da abundância das espécies como uma distribuição não-informativa, e a abundância relativa das mesmas na floresta contínua, como uma distribuição informativa, representando o pool regional de espécies. As restrições foram expressas utilizando os atributos das espécies (SLA e tamanho da semente) *versus* atributos permutados entre as espécies. Além dos dados de abundância relativa das espécies, foram utilizados os valores do CWM para cada atributo nas diferentes comunidades locais. Com o uso deste método, quantificou-se a proporção do desvio total entre as abundâncias relativas previstas e observadas atribuídas a: seleção local (1) baseada puramente nos atributos, (2) efeito de dispersão de massa da metacomunidade, (3) contribuições conjuntas de 1 e 2 que não podem ser separadas; e (4) desvio residual. Uma descrição detalhada do processo de decomposição pode ser encontrada em Shipley et al. (2012) e Shipley (2014).

Cabe ressaltar que, para os cálculos de CWM, sesFD_{is} e sesFD, foram utilizados somente os dados de abundância relativa dos indivíduos juvenis, com diâmetro à altura do peito (DAP) de até 5 cm. Para os modelos *CATS*, os dados de abundâncias relativas em áreas de floresta contínua englobam juvenis e adultos, a fim de retratar a composição do pool regional de espécies. Todas as análises foram conduzidas na plataforma R (R Core Team 2012), utilizando funções dos pacotes *Picante* (Kembel et al. 2010), *Vegan* (Oksanen et al. 2015), *FD* (Laliberté & Legendre 2010; Laliberté et al. 2014) e modificações propostas por Shipley (2014) para as funções *maxent* e *maxent.test*. Os resultados obtidos nas análises foram então comparados com o esperado de acordo com os quatro modelos de metacomunidades (ver Quadro 1).

Resultados

Foram identificadas 90 espécies no presente estudo, das quais 11 estiveram presentes sob a copa de araucárias isoladas, 22 em manchas florestais pequenas, 54 em capões e 85 na floresta contínua. As espécies que apresentaram maior abundância relativa nas áreas de estudo foram (i)

Myrsine lorentziana, *Miconia hyemalis*, *Ilex dumosa*, *Araucaria angustifolia* e *Psidium cattleianum* sob araucárias isoladas; (ii) *Myrsine lorentziana*, *Miconia hyemalis*, *Myrcia retorta*, *Myrcia guianensis*, *Psidium cattleianum* e *Miconia cinerascens* em manchas pequenas; (iii) *Myrsine lorentziana*, *Daphnopsis fasciculata*, *Drimys angustifolia*, *Siphoneugena reitzii*, *Miconia hyemalis* e *Araucaria angustifolia* nos capões; e (iv) *Myrceugenia myrcioides*, *Myrcia retorta*, *Myrsine lorentziana*, *Daphnopsis fasciculata*, *Siphoneugena reitzii*, *Nectandra grandiflora*, *Ocotea corymbosa* e *Ilex microdonta* em áreas de floresta contínua. A média do tamanho da semente das espécies encontradas variou de 0,04 a 3,63 cm, e a SLA variou de 52,61 a 557,64 cm²/g.

Foi encontrada diferença significativa entre os ambientes quanto ao valor médio do tamanho da semente, medido através do CWM (Figura 1a). As áreas de nucleação apresentaram menores valores de CWM, no entanto, áreas de capões não diferiram significativamente de manchas pequenas e das áreas de floresta contínua. As áreas não diferiram entre si quanto ao sesFDIs para esse atributo, quanto ao sesFD, áreas de araucária isoladas diferiram de capões e áreas de floresta contínua, no entanto, a maior parte das unidades amostrais apresentou valores de FD e FDis de acordo com o esperado ao acaso, considerando a riqueza de espécies de cada sítio e o pool regional de espécies existente na floresta contínua (sesFD e sesFDIs entre -1,96 e +1,96), conforme pode ser observado na Figura 1 (b, c).

Para a SLA, as áreas não diferiram entre si quanto ao CWM (Figura 2a). Quanto à diversidade funcional, foram encontradas diferenças entre os ambientes, com valores maiores de sesFD e sesFDIs para araucárias isoladas e manchas pequenas do que para áreas florestais (Figura 2b,c). Salienta-se, no entanto, que a maior parte das unidades amostrais apresentou valores de FD e FDis maiores do que o esperado ao acaso (sesFD e sesFDIs acima de -1,96), assim, considera-se que não há a atuação de filtros ambientais para esse atributo na escala das comunidades locais, em nenhum tipo de ambiente.

De acordo com os modelos *CATS* (Tabela 1), os atributos utilizados não explicaram a distribuição das abundâncias relativas das espécies em cada sítio, e a abundância das espécies no pool regional apresentou maior efeito do que os atributos em todos os tipos de ambiente.

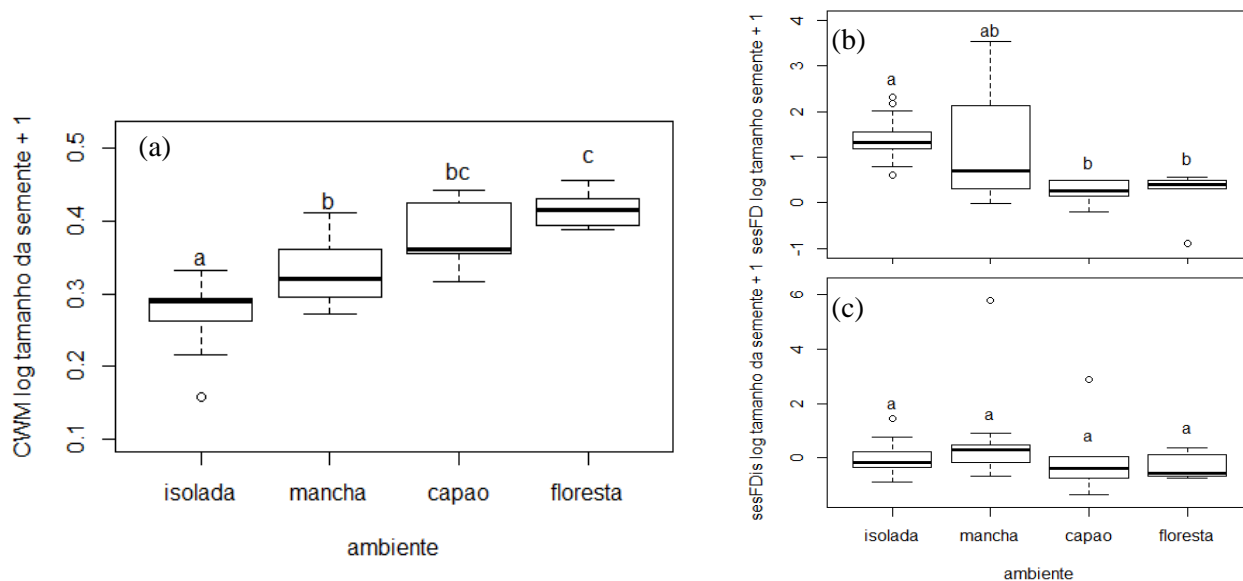


Figura 1. Valores de CWM (a) e índices de diversidade funcional para o tamanho da semente, com dados da ocorrência (b) e da abundância relativa (c) das espécies lenhosas em diferentes ambientes de nucleação florestal (araucárias isoladas, manchas pequenas, capões) e áreas de floresta contínua. a) As áreas diferiram entre si quanto ao CWM (Anova: $F=24,49$; $gl=3$; $p<0,001$); b) Valores de sesFD (Anova: $F=5,466$; $gl=3$; $p=0,006$); c) Valores de sesFDIs (Anova: $F=0,995$; $gl=3$; $p=0,437$). Os valores de tamanho da semente foram transformados previamente à análise, através da soma de um e transformação logarítmica. Letras iguais significam valores similares, letras diferentes indicam diferenças significativas entre os ambientes, de acordo com a Anova e o teste de Tukey. Para os índices de diversidade funcional, o tamanho do efeito padronizado foi calculado com o uso do algoritmo *Independentswap*, valores de sesFD e sesFDIs entre -1,96 e +1,96 não diferem do esperado ao acaso.

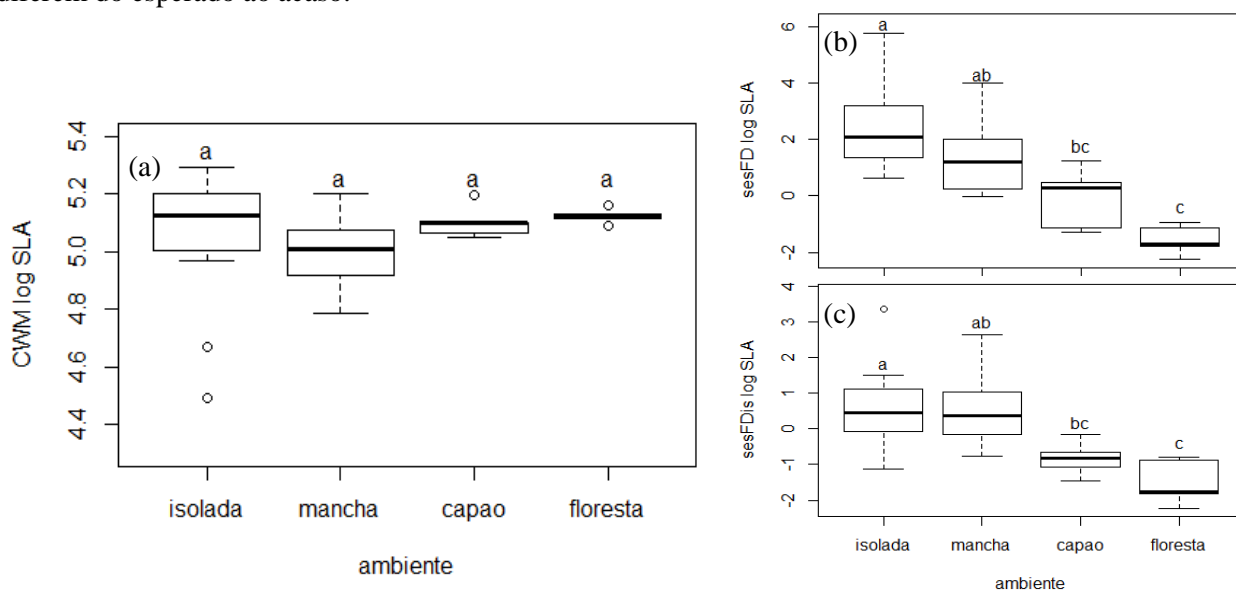


Figura 2. Valores de CWM (a) e índices de diversidade funcional para a área foliar específica (SLA), com dados da ocorrência (b) e da abundância relativa (c) das espécies lenhosas em diferentes ambientes de nucleação florestal (araucárias isoladas, manchas pequenas, capões) e áreas de floresta contínua. a) Valores de CWM (Anova: $F=0,864$; $gl=3$; $p=0,468$); b) Valores de sesFD (Anova: $F=14,8$; $gl=3$; $p<0,001$); c) Valores de sesFDIs (Anova: $F=7,954$; $gl=3$; $p=0,001$). Os valores de SLA foram transformados previamente à análise, através de logaritmo. Letras iguais significam valores similares, e letras diferentes indicam diferenças significativas entre os ambientes, de acordo com a Anova e o teste de Tukey. O cálculo do tamanho do efeito padronizado para os índices de diversidade funcional foi realizado através do algoritmo *Independentswap*, valores de sesFD e sesFDIs entre -1,96 e +1,96 não diferem do esperado ao acaso.

Tabela 1. Resultados obtidos com os modelos *CATS*. Efeitos (i) dos atributos das espécies, considerando área foliar específica (SLA) e tamanho da semente, (ii) da abundância das espécies no pool regional, (iii) efeitos conjuntos de (i) e (ii) que não podem ser separados, e (iv) desvio residual, na determinação da abundância relativa das espécies de indivíduos lenhosos juvenis em áreas de nucleação florestal sobre o campo.

	Efeitos na abundância relativa das espécies nas comunidades locais (%)			
	Tipo de ambiente			
	Araucárias isoladas	Manchas pequenas	Capões	Todas áreas de nucleação
Atributos (i)	-2,42	2,91	-2,49	-0,86
Abundância no pool regional (ii)	37,19	32,97	50,15	37,20
Atributos + abundância no pool regional (iii)	-2,75	0,05	1,61	-1,53
Desvio residual (iv)	67,99	64,08	50,73	65,19

Discussão

Modelos de Metacomunidades

O modelo neutro de metacomunidades presume que as espécies são ecologicamente equivalentes (Bell 2001; Chave 2004; Logue et al. 2011) e que suas abundâncias não variam entre os sítios, a não ser que eles sejam muito isolados e a dispersão muito pequena (Bell 2001). Embora as áreas não tenham diferido quanto à SLA, o aumento do CWM para tamanho da semente em direção à floresta indica que o modelo neutro não é suficiente para explicar a estruturação das comunidades locais no processo de nucleação florestal sobre o campo. Além disso, outro estudo realizado na área demonstrou que fatores de nicho relacionados ao efeito berçário são importantes na determinação da composição da comunidade de indivíduos lenhosos juvenis em áreas de nucleação florestal, sugerindo que efeitos baseados na teoria neutra apresentam um menor papel na estruturação da comunidade (Duarte et al. 2010).

Com exceção do modelo neutro, o aumento do CWM para o tamanho da semente no gradiente campo-floresta é condizente com todos os modelos de metacomunidades (ver Quadro 1). O modelo de dinâmica de manchas pressupõe que a coexistência de espécies só é possível em um ambiente homogêneo devido a um *trade-off* entre competição e colonização (Leibold et al.

2004; Cadotte et al. 2006; Calcagno et al. 2006; Borthagaray et al. 2015), e que a dispersão deve ser fraca o suficiente para restringir a mobilidade dos melhores competidores (Logue et al. 2011). Assim, de acordo com o modelo de dinâmica de manchas, as dispersoras inferiores estariam ausentes nas áreas em processo inicial de estabelecimento florestal sobre o campo, que correspondem às araucárias isoladas, sob as quais chegariam somente espécies com sementes menores.

Dessa forma, de acordo com o modelo de dinâmica de manchas, além do aumento do CWM para o tamanho da semente, haveria um aumento na diversidade desse atributo em áreas mais fechadas. Assim, os resultados quanto ao tamanho da semente não refletem os padrões preditos por esse modelo. Cabe salientar que, de acordo com o modelo de dinâmica de manchas, seria esperado ainda um aumento do CWM para SLA em áreas mais fechadas (Reich et al. 1998; Poorter & Garnier 2007), o que também não foi observado. Além disso, devido à limitação da dispersão de algumas espécies, a abundância das espécies no pool regional não teria efeitos sobre a abundância das mesmas em cada sítio, diferentemente dos resultados encontrados (Tabela 1).

O modelo de seleção de espécies considera que as manchas locais diferem entre si quanto a fatores abióticos e que as interações entre as espécies dependem desses fatores (Mouquet & Loreau 2003; Leibold et al. 2004; Soininen 2014). Assim, seriam verificadas diferenças quanto ao CWM para os dois atributos de acordo com o tipo de ambiente. Além disso, devido à existência de filtros ambientais, a diversidade funcional seria menor do que o esperado ao acaso em áreas mais fechadas para o tamanho da semente e em áreas mais abertas para a SLA, sendo verificadas diferenças tanto para $sesFD$ quanto para $sesFD_{is}$ (ver Quadro 1). De acordo com o modelo de efeitos de massa, seriam esperados os mesmos padrões previstos pelo modelo de seleção de espécies. No entanto, a atuação de filtros ambientais é mais facilmente detectada no modelo de seleção de espécies. Enquanto para o modelo de efeitos de massa, a diferença na diversidade funcional somente seria observada quando considerada a abundância das espécies

(FDis) (Mason et al. 2013), já que a chegada constante de espécies a partir de habitats fontes rompe o “*link*” entre atributos e condições ambientais (Mouquet & Loreau 2002).

Ainda que a média da SLA não tenha variado entre os ambientes e os valores de diversidade para SLA e tamanho da semente não tenham sido menores do que o esperado ao acaso em nenhum tipo de ambiente, o aumento do tamanho médio da semente no gradiente campo-floresta pode estar de acordo com ambos modelos de seleção de espécies ou efeitos de massa. A fim de diferenciar os padrões decorrentes de cada um desses modelos, é importante ressaltar ainda que, se a estruturação das comunidades locais estivesse de acordo com o modelo de seleção de espécies, a abundância das espécies no pool regional não teria efeitos sobre a abundância das mesmas em cada sítio (Shipley 2010b). No entanto, a partir do uso dos modelos *CATS*, verificou-se que a abundância no pool regional foi mais importante do que os atributos das espécies na estruturação das comunidades locais em todos os ambientes.

Nessas condições, os resultados obtidos indicam que o modelo de efeitos de massa é o que melhor explica a estruturação das comunidades de indivíduos lenhosos juvenis no processo de nucleação florestal sobre o campo. A maior parte dos estudos empíricos realizados demonstram que as metacomunidades estão estruturadas por dinâmicas de seleção de espécies, seguido por uma ação conjunta de seleção de espécies e efeitos de massa (Cottenie 2005; Soininen 2014), sendo que a verificação de modelos atuantes na organização de metacomunidades é dependente da escala de estudo (Xing et al. 2014). Estudos de metacomunidades em escalas regionais demonstram com mais frequência a ocorrência de padrões de acordo com o modelo de seleção de espécies (Spasojevic et al. 2014; Santos et al. 2015). Ao passo que a atuação de padrões de acordo com o modelo de efeitos de massa é mais facilmente detectada em escalas locais (Xing et al. 2014; Heino et al. 2015), onde os sítios com condições ambientais heterogêneas são separados por pequenas distâncias (Kunin 1998), corroborando os resultados observados no presente estudo.

Tamanho da semente

Uma espécie pode estar ausente em uma determinada comunidade local simplesmente porque as sementes não chegaram até lá (limitação de dispersão), ou porque aquele não é um local adequado para o estabelecimento da plântula (limitação de estabelecimento) (Kitagima 2007). O tamanho da semente está inversamente relacionado à capacidade de dispersão (Westoby 1998), além disso, sementes pequenas permitem uma persistência no banco de sementes do solo por mais tempo, para germinar em condições favoráveis (Poorter & Rose 2005), o que está geralmente associado às primeiras colonizadoras (Kitagima 2007).

Em contrapartida, espécies com sementes maiores têm mostrado experimentalmente sobreviver melhor sob algumas condições de estresse (Leishman 2001; Cornelissen et al. 2003; Moles & Westoby 2004), como o sombreamento denso (Westoby 1998; Leishman et al. 2000). A capacidade de sobrevivência a altos níveis de sombreamento está relacionada à fase em que o cotilédone é a fonte de recursos da plântula, visto que sementes maiores são capazes de reter reservas metabólicas por um período mais longo, deixando esse recurso disponível para respiração quando em déficit de carbono (Westoby 1998; Poorter & Rose 2005; Kitagima 2007). Além disso, sementes grandes produzem mudas maiores, que conseguem ultrapassar a serapilheira e indivíduos vizinhos com maior facilidade e acessar melhor a luz (Poorter & Rose 2005; Kitagima 2007). Assim, possuir sementes grandes é vantajoso em áreas com maior sombreamento, conforme verificado no presente estudo, com maiores valores de CWM para áreas de floresta contínua e capões, quando comparado a áreas mais abertas, corroborando resultados obtidos por outros autores (Foster & Janson 1985; Leishman et al. 2000; Poorter & Rose 2005; Muscarella et al. 2015).

Verificou-se, no entanto, que as áreas não apresentaram valores de diversidade funcional menores do que o esperado ao acaso para os dois índices calculados, assim, não foi possível verificar a atuação de filtros abióticos quanto ao tamanho da semente em nenhum tipo de

ambiente. Mason et al. (2013) observaram que, quando inseridos efeitos de massa, o índice sesFD não foi adequado para indicar a existência de filtros ambientais. Assim, se a estruturação da metacomunidade estivesse de acordo com o modelo de efeitos de massa, somente seria possível verificar a existência de filtros ambientais com o uso do índice sesFD_{is}, o que também não foi verificado no presente estudo. Salienta-se, no entanto, que o modelo nulo utilizado não remove completamente o componente de riqueza funcional do índice FD_{is}, como sugerido por Mason et al. (2013) para facilitar a verificação de padrões de filtro ambiental sob efeitos de massa, apresentando menor poder do que um índice exclusivamente de divergência funcional. Cabe ressaltar ainda que a amostragem de áreas de floresta contínua muito próximo à borda com a área campestre pode ter influenciado na determinação do pool regional de espécies, dificultando a observação de índices de diversidade funcional menores do que o esperado ao acaso para um determinado pool de espécies.

Área foliar específica

Maiores valores de SLA estão relacionados a maiores taxas fotossintéticas e maior potencial de crescimento relativo (Reich et al. 1997; Grime et al. 1997; Westoby 2007; Poorter et al. 2009), sendo que indivíduos com baixa SLA são normalmente encontrados em ambientes com fatores de estresse (Westoby 1998). Além disso, há uma relação positiva entre SLA e disponibilidade de água, já que investimentos adicionais para tolerância à seca (pilosidade, cutícula foliar, aumento da concentração de lipídios, camada de cera, lignificação extra, etc.) aumentam a biomassa por unidade de área foliar e, assim, diminuem a SLA (Poorter & Garnier 2007). Ademais, maior espessura e menor SLA parecem ser favoráveis para resistência a danos por vento (Poorter & Garnier 2007). Em contrapartida, em ambientes com condições favoráveis de crescimento, espécies com maior SLA têm vantagens em crescer mais rápido e competir melhor pela captação de luz (Reich et al. 1998; Poorter & Garnier 2007).

Espécies florestais colonizando campos abertos devem ser capazes de tolerar condições ambientais muito distintas das comumente encontradas nas florestas, como a alta variação de temperatura e umidade e a competição com gramíneas (Duarte et al. 2006a). Assim, esperava-se encontrar um filtro ambiental mais forte em áreas mais abertas, selecionando espécies com baixo SLA, devido ao estresse ambiental. No entanto, não foram verificadas diferenças entre os ambientes quanto à média da SLA. Valores de $sesFD$ e $sesFD_{is}$ semelhantes ao esperado ao acaso indicam que não há um filtro ambiental agindo nessa escala local, além disso, algumas áreas mais abertas apresentaram valores superiores a 1,96, indicando maior diversidade para esse atributo do que o esperado ao acaso. Nessas condições, o valor médio da SLA parece não ser importante para determinar quais espécies lenhosas conseguem estabelecer-se em áreas de nucleação sobre o campo.

Cabe destacar que o efeito berçário das araucárias e dos demais indivíduos adultos em áreas de manchas pequenas e capões pode diminuir a importância da SLA para o estabelecimento de espécies florestais. Isso porque o efeito berçário consiste na facilitação de uma planta sobre o estabelecimento de outros indivíduos, devido à melhoria da disponibilidade de recursos e das condições ambientais, como irradiação, temperatura, umidade e características químicas do solo (Guevara et al. 1992; Callaway 1995; Duarte et al. 2010; Carlucci et al. 2011b).

Além disso, diversos estudos têm demonstrado que a SLA é um atributo com alta plasticidade em resposta a características abióticas, tais como luminosidade e umidade do ar (Lusk et al. 2008; Long et al. 2011; Carlucci et al. 2012, 2015). Por esse motivo, apesar da média de atributos por espécie ser muito utilizada na literatura (Violle et al. 2012; Spasojevic et al. 2014), estudos recentes em ecologia de comunidades têm indicado a importância de considerar a variação intraespecífica desse e de outros atributos (Jung et al. 2010; Paine et al. 2011; Cianciaruso et al. 2012; Shipley et al. 2012; Carlucci et al. 2015).

Com o uso de uma abordagem em nível de indivíduo, Carlucci et al. (2012) encontraram menores valores de média e diversidade para SLA em áreas com maior abertura de dossel, mais

quentes e secas, do que sob dosséis mais fechados. Em outro estudo, no entanto, os autores observaram que a plasticidade fenotípica quanto à SLA possibilitou que espécies lenhosas ocorressem em uma variedade de condições no gradiente de abertura de dossel, sugerindo que esse padrão observado por Carlucci et al. (2012) não seria decorrente de um filtro ambiental (Carlucci et al. 2015). Os resultados observados no presente estudo demonstram que a SLA não parece restringir espécies a ocupar áreas mais abertas, corroborando as observações feitas por Carlucci et al. (2015) e por Jung et al. (2010).

Outro estudo recente, realizado em áreas de transição campo-floresta no Rio Grande do Sul, encontrou diferenças significativas para a média e a diversidade da SLA, com valores inferiores para áreas de transição, quando comparado a áreas florestais (Silva 2015). Apesar de não ter utilizado uma abordagem em nível de indivíduo, no referido trabalho foram utilizadas medições da SLA para o ambiente em que a espécie foi encontrada, assim, para espécies que ocorriam nos dois ambientes, foram utilizadas duas médias para SLA, uma para a área florestal e uma para a área de transição, ratificando a importância da plasticidade desse atributo (Silva 2015). Como algumas espécies podem apresentar maior capacidade de resposta às condições ambientais, a incorporação da medida da variação dentro das espécies poderia auxiliar no entendimento da importância da SLA para o estabelecimento das espécies em áreas abertas.

Cabe ressaltar ainda que, embora a SLA não tenha sido importante nessa escala de estudo, não é possível afirmar que não haja um filtro ambiental atuando em uma escala regional (Xing et al. 2014). Para tanto, seria necessário incluir, no pool regional, espécies com ocorrência na região fitogeográfica, mesmo que não verificadas durante as amostragens. Espécies com menor SLA apresentam maior resistência a baixas temperaturas, já que folhas com menor SLA apresentam menores taxas de congelamento, diminuindo a ocorrência de danos severos em decorrência das baixas temperaturas (Poorter et al. 2009). Resultados encontrados por Moles et al. (2014) indicaram que a temperatura foi melhor preditor da SLA das espécies existentes em um determinado local do que a pluviosidade. A área de estudo apresenta temperaturas baixas

durante o inverno, sendo comum a ocorrência de espécies com folhas menores e mais grossas, mais resistentes ao frio. Essa seleção ambiental devido à temperatura ocorrendo em uma escala regional pode ter maior importância do que a variação entre os ambientes quanto à disponibilidade de água, resultando em um padrão onde a SLA média das espécies presentes no pool regional não é determinante para o sucesso do seu estabelecimento em diferentes sítios locais.

Ademais, o estresse hídrico ocorrente na área de estudo pode ser menor do que em outras regiões de transição campo-floresta onde a SLA dos indivíduos lenhosos existentes sob dosséis mais abertos foi menor do que em áreas florestais mais fechadas (Carlucci et al. 2012), já que o planalto das araucárias apresenta maiores índices de pluviosidade do que regiões do centro-sul do Rio Grande do Sul. A fim de testar se ocorre, de fato, maior estresse hídrico em áreas com maior abertura de dossel, seria adequado medir o teor de umidade do solo e a evapotranspiração.

No caso de não haver estresse hídrico significativo em áreas de maior abertura de dossel, espécies com maior SLA poderiam ser beneficiadas nessas áreas, já que espécies colonizadoras normalmente apresentam, em ambientes favoráveis, maior SLA e maiores taxas de crescimento relativo (Reich et al. 1998). Por outro lado, espécies de sub-bosque tolerantes à sombra apresentam, de maneira geral, menor SLA do que espécies que não toleram sombreamento denso (Reich et al. 1998), assim, em áreas florestais mais fechadas pode haver uma diminuição da SLA média devido à maior quantidade de espécies tolerantes à sombra do que em áreas de dossel mais aberto. A relação com diferentes gradientes ambientais torna complexa a interpretação de padrões de variação quanto a esse atributo em áreas com diferentes níveis de abertura de dossel, apontando a necessidade da análise dos fatores de estresse ambiental que podem estar relacionados a esse gradiente.

Modelos CATS

De acordo com os modelos *CATS* (Tabela 1), observou-se que a contribuição puramente dos atributos para a determinação da abundância das espécies nas comunidades locais foi insignificante. Assim, o valor médio do tamanho da semente e da SLA não explicam a distribuição da abundância das espécies nas comunidades locais.

Contribuições conjuntas de atributos e da abundância no pool regional positivas ou negativas indicam que a seleção de atributos em escala local e da metacomunidade são positiva, ou negativamente correlacionadas (Shipley 2014; Xing et al. 2014). Os efeitos conjuntos de atributos e da abundância no pool regional encontrados no presente estudo foram pequenos, mas positivos, para manchas pequenas e capões, indicando que a seleção dos atributos ocorre na mesma direção que na metacomunidade. Já o valor negativo para áreas de araucárias isoladas pode indicar que, nesses ambientes, a seleção de atributos ocorre no sentido contrário à seleção na metacomunidade. Tal fato pode estar relacionado às maiores diferenças ambientais entre áreas florestais e áreas sob araucárias isoladas, indicando a existência de heterogeneidade ambiental entre as comunidades locais.

Conforme o resultado observado na Tabela 1, o efeito exclusivo da abundância no pool regional foi maior em áreas de capões. Isso pode estar relacionado ao fato de que as características ambientais nos capões são mais semelhantes às áreas florestais, já que há um dossel fechado, com maior sombreamento e menor ocorrência de gramíneas, quando comparado a araucárias isoladas e manchas pequenas (Duarte et al. 2006b). Todavia, o efeito da abundância no pool regional também foi mais importante do que os atributos das espécies na determinação da abundância dos indivíduos lenhosos juvenis em áreas mais abertas, ressaltando a importância da dispersão na estruturação das manchas florestais estabelecidas através do processo de nucleação.

Quando todos os atributos funcionais refletindo a adaptação das espécies ao ambiente são incluídos, e variações intraespecíficas são apropriadamente incorporadas, o componente residual dos modelos *CATS* representa variações locais estocásticas (Shipley et al. 2012; Shipley 2014). No entanto, a inclusão de atributos adicionais e a incorporação de variações intraespecíficas poderiam aumentar o componente de seleção baseada em atributos e, assim, também diminuiriam os valores de desvios residuais (Xing et al. 2014).

O fato das variações residuais terem sido altas em todos os tipos de ambiente também pode estar relacionado a uma amostragem insuficiente da abundância relativa das espécies na área de floresta contínua (Shipley et al. 2012), subestimando a importância da abundância das espécies no pool regional. Cabe ressaltar que a área de floresta contínua amostrada corresponde às áreas mais próximas ao campo, na parte alta do planalto, já a parte da floresta que ocorre na encosta do planalto não foi amostrada, devido à dificuldade de acesso. Espécies ocorrendo mais próximo à borda da floresta podem ser diferentes das espécies ocorrendo em áreas mais interiores, não somente devido à localização na encosta, mas também devido ao efeito de borda, com condições ambientais distintas do interior da floresta. Assim, o levantamento realizado, incluindo parcelas próximas à borda da floresta pode não representar de maneira adequada o pool regional, diminuindo os valores do efeito de massa observados nos modelos *CATS* e diminuindo também o poder de comparação dos níveis de diversidade encontrados com o que seria esperado ao acaso, tanto para SLA quanto para tamanho da semente.

Nucleação florestal sobre o campo

A hipótese inicial de que atributos relacionados à capacidade de dispersão e de estabelecimento das espécies são importantes na estruturação das comunidades locais de indivíduos lenhosos juvenis no processo de nucleação florestal sobre o campo foi parcialmente confirmada. Nessa escala de estudo, a SLA não foi importante para diferenciar comunidades de

acordo com o tipo de ambiente, por outro lado, o tamanho da semente demonstrou o favorecimento de espécies com sementes maiores em áreas mais fechadas. Esse resultado pode indicar que o estágio inicial de desenvolvimento da plântula, onde ainda há a presença do cotilédono, pode ser mais importante para o estabelecimento em áreas mais abertas do que estágios mais tardios, diferentemente do observado por Streit et al. (2014).

Outro estudo realizado na área também mostrou um aumento do tamanho da semente, para espécies colonizadoras com dispersão zoocórica, de acordo com o aumento do tamanho da mancha (Duarte et al. 2007). Os autores verificaram, no entanto, que o investimento em dispersão (número de sementes por diásporo) foi mais importante do que o investimento em sobrevivência (tamanho da semente) no processo de expansão da floresta sobre o campo, independente do tipo de ambiente (Duarte et al. 2007). Esses resultados são condizentes com o modelo de efeitos de massa, o qual considera a atuação de processos baseados no nicho das espécies, mas uma importância maior da dispersão entre os sítios locais (Mouquet & Loreau 2002), corroborando o resultado encontrado no presente trabalho.

Em outro estudo realizado na área, comparando a composição de espécies nas diferentes manchas florestais, Duarte et al. (2006a) verificaram que a maioria das espécies sob araucárias isoladas também foi abundante nas manchas, sendo que essas espécies generalistas ocorreram em diversas condições ambientais, desde locais muito abertos e com gramíneas até sub-bosques muito sombreados. *Myrsine lorentziana* foi a espécie mais abundante nas áreas de nucleação, e também foi a espécie mais abundante encontrada na chuva de sementes sob araucárias isoladas, de acordo com o estudo realizado por Santos et al. (2011), na mesma área. Essa espécie produz um grande número de frutos pequenos dispersos por pássaros, além disso, *M. lorentziana* é uma espécie com crescimento rápido em condições de alta luminosidade, o que pode explicar sua alta abundância nas áreas de expansão florestal sobre o campo (Duarte et al. 2006a). No presente estudo, verificou-se que o valor médio da SLA para *M. lorentziana* foi de 181,50 cm²/g, mas os valores individuais variaram de 64,63 cm²/g a 275,77 cm²/g para essa espécie. Esses resultados

indicam que espécies que ocorrem em um amplo espectro de condições ambientais devem apresentar alta plasticidade em resposta a condições ambientais, e oferecem suporte à hipótese de que a SLA média da espécie pode não ser limitante para o seu estabelecimento em áreas campestres, conforme verificado também por Carlucci et al. (2015).

O fato do modelo de metacomunidades que melhor explica o padrão observado no processo de nucleação florestal sobre o campo ser o modelo de efeitos de massa ressalta a importância da dispersão entre as comunidades locais. Diversos trabalhos realizados na região indicaram que a dispersão zoocórica é essencial para a expansão da floresta com araucária sobre o campo, visto que a maioria das espécies florestais encontradas nessas áreas possui diásporos com atributos relacionados com a dispersão por vertebrados, principalmente por aves (Duarte et al. 2006a, 2007, 2011; Carlucci et al. 2011b; Santos et al. 2011). Outros estudos realizados na área demonstraram a importância do efeito de poleiro de estruturas artificiais, como postes de energia elétrica, e naturais, como árvores isoladas, arbustos e afloramentos rochosos, para o estabelecimento florestal sobre o campo (Duarte et al. 2006a; Santos & Pillar 2007; Carlucci et al. 2011 a, b). Ademais, Hartz et al. (2012) verificaram que espécies de aves frugívoras residentes e migratórias desempenham um importante papel na dispersão das espécies florestais em áreas de campo. Nessas condições, e de acordo com os resultados por nós observados, conclui-se que a preservação da fauna dispersora, principalmente a avifauna, é essencial para a conservação desse ecossistema, conforme sugerido também para outras regiões de transição campo-floresta no estado do Rio Grande do Sul (Streit et al. 2014).

Ainda de acordo com o modelo de efeitos de massa, mesmo que não seja observado um padrão compatível com a teoria de nicho na composição das comunidades locais, não significa que ela não esteja atuando, em uma escala regional (Mouquet & Loreau 2003). Esse resultado indica que processos regionais (como restrições geográficas de dispersão ou filtros ambientais), operando em escalas regionais para determinar a estrutura da metacomunidade, são importantes direcionadores da organização das comunidades em escalas locais. Xing et al. (2014)

encontraram resultados semelhantes, e sugeriram que focar nos mecanismos que determinam a estruturação de comunidades em escalas regionais pode auxiliar a entender de maneira mais completa os padrões de abundância das espécies em escalas locais.

Considerações finais

Os resultados encontrados permitiram avaliar os quatro modelos de metacomunidades, inferindo que o modelo de efeitos de massa é o que melhor explica a estruturação das comunidades locais no processo de nucleação florestal sobre o campo. O uso de algum substituto da dispersão é crucial para distinguir os modelos de metacomunidades, especialmente efeitos de massa e seleção de espécies (Logue et al. 2011; Borthagaray et al. 2015; Heino et al. 2015). Em estudos de larga escala, esse substituto normalmente é a distância entre os sítios (Spasojevic et al. 2014; Borthagaray et al. 2015), todavia, em estudos de escala local para comunidades de espécies lenhosas, o uso da distância não seria adequado. Nessa escala de estudo, o uso do tamanho da semente como um atributo relacionado à capacidade de dispersão, em conjunto com o uso dos modelos *CATS*, permitiram testar a importância de outros fatores, como o efeito de massa da metacomunidade, na organização das comunidades locais.

No entanto, sugere-se que, para estudos futuros, seja incorporada uma medida mais direta da importância da capacidade de dispersão das espécies, como por exemplo, dados da chegada de sementes nos diferentes sítios. Os únicos estudos de chuva de sementes realizados na área não levaram em consideração as características funcionais das espécies (Santos & Pillar 2007; Santos et al. 2011). Comparar a chegada de sementes de diferentes tamanhos e a persistência das plântulas em um determinado sítio permitiria concluir, de maneira mais clara, se o tamanho da semente é mais importante para a sobrevivência da plântula ou para a dispersão entre diferentes ambientes.

Além disso, estudos futuros, incorporando mais atributos das espécies lenhosas, bem como a variação intraespecífica desses atributos, devem ser conduzidos, a fim de confirmar as conclusões obtidas no presente trabalho. Como atributos adicionais, poderiam ser utilizados componentes foliares, como C e N, entre outras características (Carlucci et al. 2012). Ainda, conforme sugerido por Xing et al. (2014), incluir uma abordagem de escala regional pode auxiliar a compreender melhor os processos atuando na estruturação da metacomunidade. A inclusão de uma escala regional permitiria incluir espécies que ocorrem na encosta da floresta contínua, e não somente nas bordas mais próximas ao campo, diminuindo também a interferência do efeito de borda na determinação do pool de espécies.

Como o teste dos modelos de metacomunidades está diretamente relacionado à importância da heterogeneidade entre os tipos de ambiente, estudos futuros devem incorporar também a medida de variáveis ambientais, como luminosidade, teores de nutrientes e de matéria orgânica do solo, disponibilidade de água e índices de evapotranspiração. Tais medidas permitiriam construir hipóteses mais claras quanto à variação nos atributos que seria esperada de acordo com níveis de estresse ambiental, especialmente quanto ao estresse hídrico, em um gradiente de abertura de dossel.

Por fim, cabe salientar que a inclusão de uma abordagem funcional para o estudo dos modelos de metacomunidades é bastante recente e ainda pouco utilizada, mas tem se reconhecido que incluir o uso de atributos funcionais é crucial para diferenciar claramente os processos que atuam na estruturação de metacomunidades (Borthagaray et al. 2015; Michelson et al. 2016). Pelo nosso conhecimento, o único estudo de comunidades vegetais que incorpora uma abordagem funcional para testar os quatro modelos de metacomunidades foi feito por Spasojevic et al. (2014), no entanto, trata-se de um estudo de escala regional. Assim, além de auxiliar no entendimento do processo de nucleação florestal sobre o campo, a abordagem proposta no presente trabalho representa um importante passo para a compreensão do funcionamento de

diferentes metacomunidades, podendo ser aplicada, com as devidas adaptações, a outros sistemas naturais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

- Behling, H., Pillar, V.D., Orlóci, L. & Bauermann, S.G. 2004. Late quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 277-297.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418.
- Bergamin, R.S. 2010. *Especificidade de espécies arbóreas no sudeste da Mata Atlântica e padrões de diversidade em florestas com araucária*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Borthagaray, A.I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L. & Arim, M. 2015. Effects of metacommunity network on local communities structure: from theoretical predictions to empirical evaluations. In: Belgrano, A., Woodward, G. & Jacob, U. (eds) *Aquatic functional biodiversity: an ecological and evolutionary perspective*, pp. 75-114. Academic Press.
- Brunbjerg, A.K., Ejrnaes, R. & Svenning, J. 2012. Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. *Acta Oecologica* 39: 33-42.
- Cadotte, M.W., Mai, D.V., Jantz, S., Collins, M.D., Keele, M. & Drake, J.A. 2006. On testing the competition–colonization tradeoff in a multispecies assemblage. *The American Naturalist* 168: 704-709.
- Cadotte, M.W. 2007. Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 2739-2744.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Calcagno, V., Mouquet, N., Jame, P. & David, P. 2006. Coexistence in a metacommunity: the competition–colonization trade-off is not dead. *Ecology Letters* 9: 897-907.
- Carlucci, M.B. 2014. *Padrões e processos de organização de comunidades de plantas lenhosas : nicho, evolução e biogeografia histórica*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Carlucci, M.B., Duarte, L.D.S. & Pillar, V.D. 2011a. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in Southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22: 111-119.
- Carlucci, M.B., Teixeira, F.Z., Brum, F.T. & Duarte, L.D.S. 2011b. Edge expansion of *Araucaria* forest over Southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. *Community Ecology* 12(2): 196-201.
- Carlucci, M.B., Streit, H., Duarte, L.D.S. & Pillar, V.D. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science* 23: 176-186.

¹ As citações e referências bibliográficas estão formatadas conforme requisitos para submissão ao periódico *Journal of Vegetation Science*.

- Carlucci, M.B., Debastiani, V.J., Pillar, V.D. & Duarte, L.D.S. 2015. Between-and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *Journal of Vegetation Science* 26: 21-31.
- Chase, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241-253.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 205-216.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175-1182.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A. & Pausas, J.G. 2013a. Fire drives functional thresholds on the savana-forest transition. *Ecology* 94(11): 2454-2463
- Dantas, V.L., Pausas, J.G., Batalha, M.A., Loiola, P.P. & Cianciaruso, M.V. 2013b. The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. *Oecologia* 171: 487-494.
- Driscoll, D.A. 2008. The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape. *Oikos* 117: 297-309.
- Duarte, L.D.S., Carlucci, M.B., Fontana, C.S., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2011. Plant diaspora traits as indicators of mutualistic interactions in woody vegetation patches developing into a grassland-forest mosaic. *Community Ecology* 12(1): 126-134.
- Duarte, L.D.S., Carlucci, M.B., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2007. Plant dispersal strategies and the colonization of *Araucaria* forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* 18: 847-858.
- Duarte, L.D.S., Dos Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006a. Role of nurse plants on *Araucaria* forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- Duarte, L.D.S., Hoffmann, G.S., Dos Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21: 462-471.
- Duarte, L.D.S., Machado, R.E., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006b. What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 799-808.
- Ellis, A.M., Lounibos, L.P. & Holyoak, M. 2006. Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecology* 87(10): 2582-2590.
- Foster, S.A. & Janson, C.H. 1985. The relationship between seed mass and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.

- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* 129: 281-291.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., (...) & Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- Hartz, S.M., Pinheiro, G.C., Mendonça-Lima, A. & Duarte, L.D.S. 2012. The potential role of migratory birds in the expansion of *Araucaria* forest. *Natureza & Conservação* 10(1): 52-56.
- Heino, J., Melo, A.S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S. & Bini, L.M. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845-869.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Jiménez-Alfaro, B., Marceno, C., Guarino, R. & Chytry, M. 2015. Regional metacommunities in two coastal systems: spatial structure and drivers of plant assemblages. *Journal of Biogeography* 42: 452-462.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134-1140.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. 2010. Picante: {R} tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- Kitagima, K. 2007. Seed and seedling ecology. In: Pugnaire, F.I & Valladares, F. (eds.). *Functional plant ecology*. 2nd ed. pp. 549-580. CRC Press, New York, US.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Kunin, W.E. 1998. Biodiversity at the edge: a test of the importance of spatial "mass effects" in the Rothamsted Park Grass experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 207-212.
- Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.

- Labiberté, E., Legendre, P. & Shipley, B. 2014. *FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. R package version 1.0-12.
- Leibold, M.A.; Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzales, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Leishman, M. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294-302.
- Leishman, M., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (eds.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed., pp. 31-57. CAB International, Wallingford, UK.
- Livingston, G., Philpott, S.M. & Rodriguez, A.M. 2013. Do species sorting and mass effects drive assembly in tropical agroecological landscape mosaics? *Biotropica* 45(1): 10-17.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 482-491.
- Long, W., Zang, R., Schamp, B.S. & Ding, Y. 2011. Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia* 167: 1103-1113.
- Lusk, C.H., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D. & Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution* 23: 299-303.
- Machado, R.E. 2004. *Padrões vegetacionais em capões de floresta com araucária no planalto nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Mason, N.W.H., De Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24; 794-806.
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B. & Wilson, J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Michelson, A.V., Boush, L.E.P. & Pan, J.J. 2016. Discerning patterns of diversity from biogeographical distributions: testing models of metacommunity dynamics using non-marine ostracodes from San Salvador Island, Bahamas. *Hydrobiologia* 766: 305-319.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B. & Westoby, M. 2005. A brief history of seed size. *Science* 307: 576-580.
- Moles, A.T., Perkins, S.E., Laffan, S.W., Flores-Moreno, H., Awasthy, M., Tindall, M.L., Sack, L., Pitman, A., Kattge, J. (...) & Bonser, S.P. 2014. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25:1167-1180.

- Moles, A.T. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Mouchet, M.A., Vileger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouchet, M.A., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N.W.H., Tomasini, J.A. & Mouillot, D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117: 794-800.
- Mouquet, N. & Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* 159(4): 420-426.
- Mouquet, N. & Loreau, M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist* 162(5): 544-557.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Aide, T.M., Erickson, D.L., Forero-Montaña, J., Fress, W.J., Swenson, N.G. & Zimmerman, J.K. 2015. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* Article first published online: 10 nov. 2015
- Myers, J.A. & Harms, K.E. 2011. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology* 92(3): 676-686.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-1.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and *Araucaria* forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5(2): 197-202.
- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120: 720-727.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Pillar, V.D. 2003. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: Claudino-Sales, V. (org.) *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação*, pp. 209-216. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, CE, BR.
- Poorter, H. & Garnier, E. 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: Pugnaire, F.I & Valladares, F. (eds.). *Functional plant ecology*. 2nd ed. pp. 67-100. CRC Press, New York, US.
- Poorter, H., Niinemets, U., 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, L. & Rose, S.A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387.

- R Core Team. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>. The R Project for Statistical Computing
- Rambo, B. 1994. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3rd ed. Unisinos, São Leopoldo, BR.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12: 327-338.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 13730-13734.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: 143-164.
- Ricotta, C. & Moretti, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181-188.
- Santos, M.M.G, Oliveira, J.M., Müller, S.C. & Pillar, V.D. 2011. Chuva de sementes de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com araucária e campos no Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 160-167.
- Santos, M.M.G. & Pillar, V.D. 2007. Influência de poleiros naturais e artificiais na expansão da floresta com araucária sobre os campos, em São Francisco de Paula, RS. *Revista Brasileira de Biociências* 5(1): 594-596.
- Santos, A.S., Saraiva, D.D., Müller, S.C. & Overbeck, G.E. 2015. Interactive effects of environmental filtering predict beta-diversity patterns in a subtropical forest metacommunity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 96-106.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Shipley, B. 2010a. *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shipley, B. 2010b. Inferential permutation tests for maximum entropy models in ecology. *Ecology* 91: 2794-2805.
- Shipley, B. 2014. Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science* 25: 55-65.
- Shipley, B., Paine, C.E.T. & Baraloto, C. 2012. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93: 760-769.
- Shipley, B., Vile, D. & Garnier, E. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812-814.

- Silva, A.S. 2009. *Dinâmica de colonização de Araucaria angustifolia em campos e sua influência na expansão florestal no sul do Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. 2011. Plant functional types in Brazilian savannas: The niche partitioning between herbaceous and woody species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 201-206.
- Silva, L.C.R. & Anand, M. 2011. Mechanisms of *Araucaria* (Atlantic) forest expansion into Southern Brazilian grasslands. *Ecosystems* 14: 1354-1371.
- Silva, M.G. 2015. *Padrões funcionais de comunidades de plantas lenhosas em transições floresta-campo em resposta a gradientes ambientais no sul do Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.
- Soininen, J. 2014. A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. *Ecology* 95(12): 3284-3292.
- Spasojevic, M.J., Copeland, S. & Suding, K.N. 2014. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography* 37: 939-949.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100: 652-661.
- Streit, H., Carlucci, M.B., Bergamin, R.S., Pillar, V.D. & Duarte, L.D.S. 2014. Patterns of diaspore functional diversity in *Araucaria* Forest successional stages in extreme southern Brazil. *Brazilian Journal of Biosciences* 12(2): 106-114.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 244-252.
- Violle, C. & Jiang, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2: 87-93.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby, M. 2007. Generalization in functional plant ecology: the species-sampling problem, plant ecology strategy schemes, and phylogeny. In: Pugnaire, F.I & Valladares, F. (eds.). *Functional plant ecology*. 2nd ed. pp. 685-704. CRC Press, New York, US.
- Winegardner, A.K., Jones, B.K., Ng, I.S.Y., Siqueira, T. & Cottenie, K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27(5): 253-254.
- Xing, D., Swenson, N.G., Weiser, M.D. & Hao, Z. 2014. Determinants of species abundance for eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography* 23: 903-911.

APÊNDICES

Apêndice 1. Método da coleta dos dados para cada tipo de ambiente. Como indivíduos juvenis, foram incluídos indivíduos de espécies lenhosas, tanto arbóreas como arbustivas, com altura superior a 10 cm e diâmetro à altura do peito (DAP) até 5 cm; e como adultos, foram considerados os indivíduos com DAP acima de 5 cm.

Tipo de ambiente (Autores)	Descrição da Metodologia de coleta de dados
Araucárias isoladas (Duarte et al. 2006b)	Cada indivíduo de araucária isolado no campo corresponde a uma unidade amostral. Foram utilizados dados de 23 unidades amostrais, coletados de outubro a dezembro de 2003. Todos os indivíduos juvenis ocorrentes sob a copa de cada araucária isolada foram identificados e contados. Área total média por UA (m ² +-EP): 35,9+-5,2 Área amostrada média por UA (m ² +-EP): 35,9+-5,2
Manchas pequenas (Duarte et al. 2006b)	Foram utilizados dados de dez manchas pequenas, coletados de outubro a dezembro de 2003. Cada mancha corresponde a uma unidade amostral. Ao longo do eixo principal de cada mancha, foram delimitados quadrantes de 1,7 m x 1,7 m, nos quais todos indivíduos juvenis foram contados e identificados. Foram feitos, em média, cinco quadrantes por mancha, representando 8 % da área total desse ambiente. Área total média por UA (m ² +-EP): 195,3+-37,9 Área amostrada média por UA (m ² +-EP): 15,3+-1,7
Capões (Machado 2004)	Foram utilizados dados de cinco capões, sendo que cada capão corresponde a uma unidade amostral. Em cada capão eram feitos quadrantes de 5 m x 5 m, dentro dos quais eram feitos quadrantes menores, de 1,7 m x 1,7 m, para os quais eram identificados e contados todos os indivíduos lenhosos juvenis. Foram feitos, em média, 72 quadrantes para cada capão, totalizando 11 % da área desse tipo de ambiente. Área total média por UA (m ² +-EP): 1899,6+-255,7 Área amostrada média por UA (m ² +-EP): 209,8+-6,4
Floresta contínua i) (L. Duarte, dados não publicados); ii) (Bergamin 2010)	i) Foram utilizados dados de dois sítios, sendo que cada sítio corresponde a uma unidade amostral. Foram estabelecidas seis parcelas (de 100 m ² cada) junto ao sítio A e sete parcelas junto ao sítio B. Cada sítio iniciava próximo à borda da floresta com o campo e se estendia ao longo de um transecto de 10 m de largura até a área mais interna da floresta, com as parcelas distantes aproximadamente 10 m entre si. Em cada parcela, todos indivíduos juvenis e adultos foram contados e identificados. Área total média por UA (m ²): 650 Área amostrada média por UA (m ²): i) 650 ii) Foram utilizados dados de três sítios de um hectare (100 m x 100 m), sendo que cada sítio corresponde a uma unidade amostral. Dentro de cada sítio, foram distribuídas 12 parcelas circulares de 100 m ² , cada três estabelecidas de forma aleatória em um quarto de hectare (setores de 50 m x 50 m). Em cada parcela, todos indivíduos juvenis e adultos foram contados e identificados. Área total média por UA (m ²): 10.000 Área amostrada média por UA (m ²): 1200

Apêndice 2. Lista das espécies lenhosas encontradas em áreas de nucleação florestal sobre o campo e na área de floresta contínua adjacente, no Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. Os dados de ocorrência das espécies foram obtidos por L. Duarte (dados não publicados), Bergamin (2010), Machado (2004) e Duarte et al. (2006b).

Espécie	Araucárias isoladas	Manchas pequenas	Capões	Floresta contínua
<i>Annona rugulosa</i>			X	X
<i>Araucaria angustifolia</i>	X	X	X	X
<i>Baccharis brachylenoides</i>				X
<i>Berberis laurina</i>				X
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>				X
<i>Cabrlea canjerana</i>			X	X
<i>Calyptanthes grandifolia</i>			X	X
<i>Casearia obliqua</i>				X
<i>Casearia decandra</i>			X	X
<i>Cedrela fissilis</i>				X
<i>Cestrum bracteatum</i>				X
<i>Cinnamomum amoenum</i>				X
<i>Cinnamomum glaziovii</i>				X
<i>Clethra uleana</i>			X	X
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>				X
<i>Cupania vernalis</i>				X
<i>Dalbergia frutescens</i>				X
<i>Daphnopsis fasciculata</i>		X	X	X
<i>Dasyphyllum spinescens</i>				X
<i>Drimys angustifolia</i>	X	X	X	X
<i>Endlicheria paniculata</i>				X
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>			X	X
<i>Eugenia handroi</i>				X
<i>Eugenia oeidocarpa</i>				X
<i>Eugenia subterminalis</i>				X
<i>Eugenia uruguayensis</i>			X	X
<i>Ficus luschnathiana</i>			X	
<i>Ilex brevicuspis</i>			X	X
<i>Ilex dumosa</i>	X	X		X
<i>Ilex microdonta</i>	X	X	X	X
<i>Ilex paraguariensis</i>			X	X
<i>Inga virescens</i>				X
<i>Inga lentiscifolia</i>			X	X
<i>Lamanonia ternata</i>	X	X	X	X
<i>Laplacea acutifolia</i>	X	X	X	X
<i>Leandra dasytricha</i>				X
<i>Leandra regnelli</i>			X	X
<i>Leandra laevigata</i>			X	X
<i>Matayba elaeagnoides</i>		X	X	X
<i>Miconia cinerascens</i>		X	X	X
<i>Miconia hyemalis</i>	X	X	X	X

Espécie	Araucárias isoladas	Manchas pequenas	Capões	Floresta contínua
<i>Miconia sellowiana</i>			X	X
<i>Mimosa scabrella</i>				X
<i>Mollinedia elegans</i>			X	X
<i>Myrceugenia ovata</i>				X
<i>Myrceugenia oxysepala</i>				X
<i>Myrceugenia euosma</i>	X		X	X
<i>Myrceugenia miersiana</i>			X	X
<i>Myrceugenia myrcioides</i>			X	X
<i>Myrcia oligantha</i>				X
<i>Myrcia guianensis</i>		X	X	X
<i>Myrcia hartwegiana</i>			X	X
<i>Myrcia retorta</i>		X	X	X
<i>Myrciaria delicatula</i>				X
<i>Myrciaria floribunda</i>				X
<i>Myrsine lorentziana</i>	X	X	X	X
<i>Myrsine coriacea</i>		X	X	X
<i>Nectandra megapotamica</i>				X
<i>Nectandra grandiflora</i>			X	X
<i>Ocotea diospyrifolia</i>				X
<i>Ocotea elegans</i>			X	X
<i>Ocotea laxa</i>				X
<i>Ocotea corymbosa</i>			X	X
<i>Ocotea porosa</i>			X	X
<i>Ocotea puberula</i>			X	
<i>Ocotea pulchella</i>			X	
<i>Piptocarpha angustifolia</i>				X
<i>Piptocarpha axillaris</i>			X	X
<i>Piptocarpha notata</i>			X	X
<i>Podocarpus lambertii</i>			X	X
<i>Prunus myrtifolia</i>				X
<i>Psidium cattleianum</i>	X	X	X	X
<i>Psychotria suterella</i>				X
<i>Roupala montana var. paraensis</i>		X	X	X
<i>Rudgea parquioides</i>		X	X	X
<i>Sapium glandulosum</i>		X	X	X
<i>Siphoneugenia reitzii</i>	X	X	X	X
<i>Solanum mauritianum</i>				X
<i>Solanum pseudocapsicum</i>				X
<i>Solanum pseudoquina</i>			X	X
<i>Solanum johannae</i>			X	
<i>Solanum variabile</i>		X	X	X
<i>Symplocos tetrandra</i>				X
<i>Tibouchina sellowiana</i>			X	X
<i>Vernonanthura puberula</i>				X
<i>Vernonanthura discolor</i>		X	X	X

Espécie	Araucárias isoladas	Manchas pequenas	Capões	Floresta contínua
<i>Vitex megapotamica</i>			x	
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>		x		x
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>			x	x
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>			x	x

Apêndice 3. Valores mínimo e máximo das médias dos atributos das espécies encontradas em áreas de nucleação florestal sobre o campo e na floresta contínua adjacente, no planalto do Rio Grande do Sul. Para tamanho da semente, excluiu-se a *Araucaria angustifolia* (3,63 cm), a qual foi encontrada em todos os tipos de ambiente.

	Araucárias isoladas	Manchas pequenas	Capões	Floresta contínua
Tamanho da semente (cm)	0,17 0,64	0,06 0,94	0,04 1,35	0,04 1,54
SLA (cm ² /g)	52,61 244,65	52,61 306,27	52,61 428,36	52,61 557,64