



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MARCOS AUGUSTO DA SILVA SCARANELLO

DINÂMICA E PRODUTIVIDADE DA COMUNIDADE ARBÓREA NA
FLORESTA ATLÂNTICA AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL DA
SERRA DO MAR

*FOREST DYNAMICS AND ABOVEGROUND BIOMASS BALANCE OF
ATLANTIC FOREST ACROSS AN ELEVATION GRADIENT OF THE "SERRA
DO MAR" STATE PARK*

CAMPINAS

2015



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MARCOS AUGUSTO DA SILVA SCARANELLO

DINÂMICA E PRODUTIVIDADE DA COMUNIDADE ARBÓREA NA FLORESTA ATLÂNTICA
AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL DA SERRA DO MAR

*FOREST DYNAMICS AND ABOVEGROUND BIOMASS BALANCE OF ATLANTIC FOREST
ACROSS AN ELEVATION GRADIENT OF THE "SERRA DO MAR" STATE PARK*

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas como parte dos
requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutor
em Biologia Vegetal

*Thesis presented to the Institute of Biology of University
of Campinas in partial fulfillment of the requirements for
the degree of Doctor in Plant Biology*

ORIENTADOR: PROF. DR. CARLOS ALFREDO JOLY
CO-ORIENTADOR: PROFA. DRA. SIMONE APARECIDA VIEIRA

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO
FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO
ALUNO MARCOS AUGUSTO DA SILVA SCARANELLO E ORIENTADA PELO
PROF. DR. CARLOS ALFREDO JOLY.

CAMPINAS

2015

Agência de fomento: FAPESP
Nº processo: 2011/11604-9

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Scaranello, Marcos Augusto da Silva, 1984-
Sca71d Dinâmica e produtividade da comunidade arbórea na Floresta Atlântica ao longo do gradiente altitudinal da Serra do Mar / Marcos Augusto da Silva Scaranello. – Campinas, SP : [s.n.], 2015.

Orientador: Carlos Alfredo Joly.

Coorientador: Simone Aparecida Vieira.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia das florestas tropicais. 2. Ecologia - Mata Atlântica. 3. Dinâmica florestal. 4. Produtividade florestal. 5. Madeira – Densidade. I. Joly, Carlos Alfredo, 1955-. II. Vieira, Simone Aparecida. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Forest dynamics and aboveground biomass balance of Atlantic Forest across an elevation gradient of the "Serra do Mar" state park

Palavras-chave em inglês:

Rain forest ecology

Ecology - Mata Atlântica (Brazil)

Forest dynamics

Forest productivity

Wood – Density

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Carlos Alfredo Joly [Orientador]

João Luís Ferreira Batista

Luiz Eduardo Oliveira e Cruz de Aragão

Mercedes Maria da Cunha Bustamante

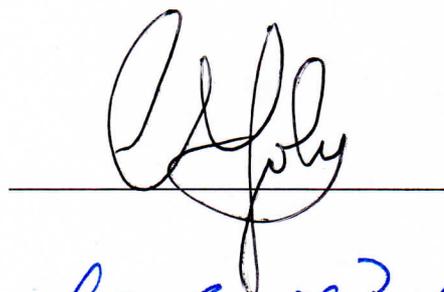
Flavio Antonio Maës dos Santos

Data de defesa: 18-08-2015

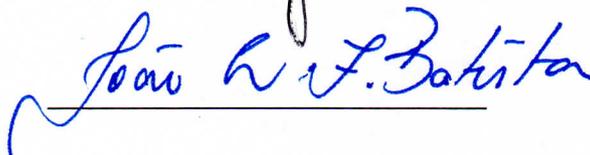
Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 18 de Agosto de 2015.

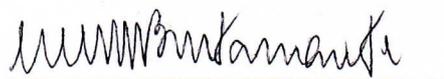
Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly



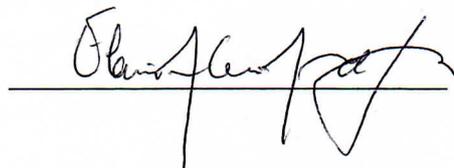
Prof. Dr. João Luís Ferreira Batista



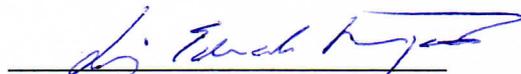
Profa. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante



Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos



Prof. Dr. Luiz Eduardo Oliveira e Cruz de Aragão



Prof. Dr. Rafael Oliveira Silva



Prof. Dr. Marco Antônio Assis



Prof. Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar



Agradecimentos

Agradeço aos meus orientadores Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly e Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira pela valiosa orientação, discussões teóricas e pela oportunidade concedida.

Agradeço a todos os membros da pré-banca e banca examinadora: Prof. João Batista, Prof. Flavio Santos, Profa. Mercedes Bustamante e Prof. Luiz Aragão.

Agradeço a pesquisadora Luciana Ferreira Alves pela orientação e sugestões em versões iniciais do texto.

Este projeto fez parte do projeto “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil (Processo FAPESP 03/12595-7)” e do projeto “Mudanças Globais e Tempo de Residência do Carbono na Vegetação e no Solo ao longo de um Gradiente Altitudinal de Mata Atlântica no Nordeste do Estado de São Paulo – Brasil (Processo FAPESP 2012/10851-5)”. Este projeto também contou com o apoio do projeto “Paisagens Sustentáveis do Brasil-EMBRAPA, Serviço Florestal Norte Americano & USAID” para a realização do 3º inventário florestal utilizado neste estudo.

Agradeço a Capes pela bolsa de doutorado concedida durante o período de 03/2011 até 10/2011.

Agradeço a FAPESP (processo 2011/11604-9) pela bolsa de doutorado durante o período de 11/2011 até 02/2014.

Agradeço aos amigos do NEPAM e do IB..

Agradeço a toda a minha família: Fatima, Milton, Marcelo, Milton Junior e Paula.

RESUMO

Compreender como a dinâmica da comunidade arbórea e a produtividade em florestas tropicais respondem a um gradiente de elevação pode auxiliar no entendimento de como as florestas tropicais se comportará sobre a influência de mudanças no clima no futuro. Nesta tese investigamos a dinâmica e a produtividade da floresta Atlântica ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar com foco na ecologia funcional, utilizando 13 parcelas permanentes de 1-ha. Representamos a dinâmica florestal como o crescimento, à mortalidade e o recrutamento da comunidade arbórea; e a produtividade como o incremento em biomassa dos indivíduos arbóreos vivos e sua mudança líquida. Utilizamos como atributo funcional chave a densidade da madeira, devido à sua capacidade de integrar o equilíbrio entre crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas em florestas tropicais. Como utilizamos um enfoque funcional, no primeiro capítulo avaliamos o potencial da utilização de modelos contínuos de probabilidade para descrever um dos importantes aspectos da diversidade funcional: a divergência. Descobrimos que o melhor modelo de probabilidade para descrever o dado de densidade da madeira, dentre os testados, foi de Weibull e que seu parâmetro *shape* atuou como um importante descritor de tradicionais índices que descrevem a divergência funcional em comunidades florestais. No segundo capítulo avaliamos a convergência funcional e os padrões de divergência da densidade da madeira em resposta ao gradiente de elevação. Não encontramos convergência da densidade da madeira tanto com relação a elevação quanto com relação ao gradiente de inclinação encontrado ao longo do gradiente. O padrão de divergência na escala da comunidade, por outro lado, variou ao longo do gradiente e apresentou relação com a inclinação do terreno e o estágio de clareira - definido aqui como o regime natural de distúrbio local e regeneração subsequente. Encontramos comunidades com menor divergência funcional em áreas mais inclinadas e de estágio avançado de clareira. No terceiro capítulo avaliamos o crescimento em múltiplas escalas ao longo do gradiente de elevação. Testamos a relação entre a densidade da madeira e o crescimento no nível da espécie e encontramos que a relação foi site-específica, em apenas 4 das 13 parcelas permanentes. Investigamos também os determinantes do crescimento no nível da comunidade e encontramos um efeito do padrão de divergência da densidade da madeira sobre o crescimento absoluto e relativo da comunidade. As comunidades com menor divergência funcional da densidade da madeira cresceram menos quando comparada com as comunidades com maior divergência funcional. Por fim, no quarto e último capítulo avaliamos a mortalidade e o recrutamento em múltiplas escalas ao longo do gradiente de elevação. Além disso, avaliamos a influência do *turnover* – a taxa com que

árvores morrem e recrutam em uma comunidade florestal – sobre a mudança líquida da biomassa acima do solo. Encontramos que a densidade da madeira foi um importante descritor da mortalidade no nível individual e de espécie, porém não na escala da comunidade. Nessa escala o estágio de clareira foi um importante descritor da mortalidade, do recrutamento e do *turnover*. Por fim, as áreas de menor *turnover* florestal foram às áreas que acumularam mais biomassa líquida acima do solo ao longo do gradiente. As áreas muito inclinadas do gradiente de elevação estão atuando como uma determinadora de nicho de espécies, abrigando comunidades menos dinâmicas e de estágio mais avançado de clareira. Conseqüentemente, essas comunidades apresentam menores taxas de crescimento, mortalidade e *turnover* e acumulam mais biomassa líquida acima do solo.

ABSTRACT

Understanding how the dynamics and productivity of the tree community in tropical forests change with an elevation gradient can help to produce insights about how these ecosystems will behave under the influence of climate change in the future. This thesis assessed the dynamics and productivity of the Atlantic forest along the elevation gradient of the Serra do Mar with a focus on functional ecology, using 13 permanent plots of 1-ha. We represented the forest dynamics as growth, mortality and recruitment of tree community; and productivity as the increment in biomass of the living individual trees and their net change. We used wood density as a key functional trait due to its ability to integrate the trade-off between growth and survival of tree species in tropical forests. As we used a functional approach, we evaluate in the first chapter the potential of using continuous probability distributions to describe one of the important aspects of functional diversity: the functional divergence. We found that the best probability model to describe the wood density data, among the tested, was Weibull and its shape parameter was an important descriptor of traditional indices describing the functional divergence in forest communities. In the second chapter we evaluate the functional convergence and patterns of wood density divergence in response to the elevation gradient. We did not find convergence of wood density both with respect to elevation and slope gradient found along the gradient. The pattern of divergence in community scale, on the other hand, changed along the gradient and was related to the slope of the terrain and the gap phase - defined here as the natural regime of local disturbance and subsequent regeneration. We found communities with lower functional divergence in steep slopes and advanced gap phase. In the third chapter we assessed the growth at multiple scales along the elevation gradient. We tested the relationship between the wood density and growth at species level and it was site-specific, in only 4 of the 13 permanent plots. We also investigated the determinants of growth at the community-level and found an effect of SES.PW - the standardized effect of mean pairwise trait distance, a measure of divergence - on the absolute and relative growth at the community-level. Communities with lower functional divergence showed the lowest growth rates when compared to communities with greater functional divergence. Finally, in the fourth and final chapter we evaluated the mortality and recruitment at multiple scales along the elevation gradient. In addition, we evaluated the influence of turnover - the rate at which trees die and recruit in a forest community - on above-ground biomass net change. We found that the wood density was an important descriptor of mortality at the individual and species level, but not at community-level. At the community-level, the gap phase was an important

descriptor of mortality, recruitment and turnover. Finally, we found that forest areas with the lowest turnover rates accumulated more above ground biomass across the elevation gradient. The very steep areas are acting as a determiner of species niche, harboring communities with low dynamics and with advanced gap phase. Consequently, these communities show lower mortality and turnover rates, grow slowly and accumulate more above ground biomass.

SUMÁRIO

Introdução.....	12
Metodologia geral.....	15
Referências.....	17
Fitting continuous probability distributions to wood density data: a novel method for quantifying trait diversity.....	21
Introduction.....	23
Material and methods.....	25
Results.....	27
Discussion.....	28
References.....	30
The wood density divergence at community-level is driven by a combination of gap phase and slope across an altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic forest.....	40
Introduction.....	42
Methods.....	44
Results.....	48
Discussion.....	49
References.....	50
A densidade da madeira e sua divergência como preditores do crescimento arbóreo em múltiplas escalas ao longo de um gradiente de altitude na floresta Atlântica.....	63
Introdução.....	65
Material e métodos.....	67
Resultados.....	70
Discussão.....	71

Referências.....	72
Determinantes da mortalidade em múltiplas escalas e suas relações com a mudança líquida da biomassa da comunidade arbórea na floresta Atlântica.....	92
Introdução.....	94
Material e métodos.....	96
Resultados.....	99
Discussão.....	100
Referências.....	102
Considerações finais.....	116
Referências.....	117
Anexos.....	118

Introdução

A floresta Atlântica no Brasil tem recebido atenção internacional pela elevada biodiversidade e alto nível de endemismo extremamente ameaçados pelo processo de fragmentação dos 12 % de remanescentes (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009). Ela abriga cerca de 15000 espécies de plantas vasculares (Stehmann et al., 2009) que estão distribuídas em dois grandes centros de endemismo: o bloco norte e o bloco sul (Marques et al., 2010). No bloco sul encontra-se o maior fragmento contínuo de floresta Ombrófila Densa Atlântica localizado na Serra do Mar (Ribeiro et al., 2009). A manutenção deste fragmento só foi possível devido a complexidade do terreno da Serra do Mar, proporcionando relevo muito inclinado e inapto para produção agrícola, e também devido a criação do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) na década de 1970. Conseqüentemente, o PESM tem desempenhado um papel muito importante na conservação da biodiversidade (Joly et al., 2012) e também na conservação de carbono florestal (Alves et al., 2010; Vieira et al., 2011).

Apesar de grande esforço colaborativo ter sido empregado em descrever a elevada diversidade (Assis et al., 2011; Gomes et al., 2011; Padgurschi et al., 2011; Prata et al., 2011) e também a capacidade de estocar carbono da floresta Ombrófila Densa Atlântica ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar (Alves et al., 2010; Vieira et al., 2011), ainda é necessário entender como a dinâmica e produtividade muda ao longo do gradiente de altitude e quais são seus principais determinantes. A dinâmica florestal na escala da comunidade pode ser decomposta em crescimento, mortalidade e recrutamento da comunidade arbórea a partir de um determinado diâmetro de inclusão (Swaine et al., 1987). Tais processos estão diretamente ligados a um dos principais serviços ecossistêmicos prestados pelas florestas tropicais, a capacidade de processar carbono através da fotossíntese e respiração (Malhi & Grace, 2000). O balanço entre o incremento em biomassa das árvores vivas e as perdas acima do solo é utilizado como indicador de sumidouro ou fonte de CO₂ para atmosfera da floresta e diversos trabalhos na Amazônia têm demonstrado valores positivos e com taxas crescentes ao longo do tempo (Phillips et al., 2009).

O gradiente de altitude da Serra do Mar pode auxiliar no entendimento de como esses processos de mudanças na escala da comunidade variam em resposta as variáveis ambientais (Díaz & Cabido, 2001), tais como a temperatura e topografia, e também através de diferentes graus de distúrbio. Dentro desse contexto, a dinâmica e produtividade da floresta Atlântica foram investigadas ao longo de um gradiente de altitude localizado no PESM. Além disso, a

dinâmica e produtividade da floresta Atlântica foram investigadas à luz da ecologia funcional (Díaz & Cabido, 2001). O efeito da diversidade sobre a dinâmica e funcionamento dos ecossistemas é atribuído aos atributos funcionais de espécies (principalmente o valor e variância) e como essas espécies se interagem entre si por competição ou com o ambiente (Díaz & Cabido, 2001; Fu et al., 2014). Mais importante, a dinâmica e produtividade foram investigadas com um enfoque funcional utilizando métricas contínuas de diversidade funcional ao invés de agrupar espécies em grupos funcionais categóricos (Kraft & Ackerly, 2010). As diferenças de estratégia ecológica entre as espécies de plantas são melhores descritas por eixos (Kraft & Ackerly, 2010; Westoby et al., 2002).

Ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar, a temperatura do solo pode variar de 13 °C (região mais alta, próximo a 1000 a. n. m.) a 25 °C (região mais baixa próximo a 50 m a. n. m.) (Sousa Neto et al., 2011). O crescimento – definido aqui como o crescimento em diâmetro absoluto e o crescimento em área basal relativo – e a produtividade – definida aqui como a produtividade primária líquida das árvores – tendem a diminuir com a elevação em resposta à diminuição da temperatura (Girardin et al., 2010; Rapp et al., 2012). Algumas hipóteses têm sido levantadas para explicar o presente declínio: (1) o efeito direto metabólico da temperatura sobre a fotossíntese, mostrando um aumento até um ponto de estabilização e então declínio da fotossíntese com o aumento da temperatura (Brown et al., 2004); (2) o efeito indireto do gradiente de temperatura gerando mudanças na composição florística que por sua vez resulta em diminuição no crescimento e produtividade, nesse caso se as espécies estão distribuídas ao longo do gradiente em relação a suas taxas de crescimento fundamentais (Rapp et al., 2012).

O gradiente de elevação da Serra do Mar também apresenta uma grande amplitude de variação de inclinação do terreno (Eisenlohr et al., 2013). A inclinação do terreno pode influenciar a composição florística e consequentemente a diversidade funcional – definida aqui como o valor e a amplitude de um atributo funcional que influencia o funcionamento de um ecossistema (Tilman, D., 2001), a mortalidade (de Toledo et al., 2011) e o recrutamento da comunidade arbórea (Bentos et al., 2013).

Por fim, o gradiente de elevação da Serra do Mar provavelmente está acompanhado de um gradiente de distúrbio seja natural ou antrópico (Eisenlohr et al., 2013). O distúrbio pode causar alterações na composição funcional (Carreño-Rocabado et al., 2012). O distúrbio pode ocasionar a remoção da biomassa e, consequentemente, o aumento da disponibilidade de recursos (Carreño-Rocabado et al., 2012). Como a resposta das espécies à mudança na

disponibilidade de recursos depende da capacidade de maximização de aquisição de recursos de cada espécie, o distúrbio pode causar um aumento de espécies de rápido crescimento, baixa densidade da madeira e alta área foliar específica (Carreño-Rocabado et al., 2012). Nesse contexto, o distúrbio pode alterar o valor médio ponderado de um determinado atributo funcional da comunidade ou sua amplitude de variação. (Carreño-Rocabado et al., 2012). Em áreas de florestas tropicais na Bolívia, por exemplo, a intensidade do distúrbio alterou o valor médio ponderado de 7 de 12 atributos funcionais avaliados (Carreño-Rocabado et al., 2012).

Nesse sentido, a presente tese de doutorado foi dividida em quatro capítulos. No primeiro capítulo avaliou-se o potencial da utilização de modelos de distribuição de probabilidade contínuos para a avaliação de um dos principais aspectos da diversidade funcional: a divergência funcional (Mouchet et al., 2010). Os índices propostos para descrever este importante aspecto necessitam de mais de um tipo de entrada de dado e seus cálculos podem durar horas dependendo do número de espécies e atributos. No segundo capítulo, foram respondidas perguntas sobre convergência funcional do nosso atributo alvo (Pillar et al., 2009), a densidade da madeira, ao longo do gradiente de elevação além de analisar seu padrão de divergência e relacioná-lo com as variáveis ambientais (Liu et al., 2013). No terceiro capítulo foram avaliados os determinantes de crescimento e produtividade em múltiplas escalas ao longo do gradiente de elevação da floresta tropical Atlântica. Por fim, no quarto capítulo foram avaliados os determinantes de mortalidade, recrutamento e suas relações com o balanço líquido da biomassa acima do solo ao longo do gradiente de elevação.

Metodologia geral

Área de estudo

O trabalho foi desenvolvido ao longo de um gradiente de elevação localizado na floresta tropical Atlântica, estado de São Paulo, Brasil (23°34'S e 45°02'W; 23°17'S e 45°11'W; 10–1200 m acima do nível do mar, Figura 1). O gradiente de elevação deste estudo inclui uma rede de 13 parcelas permanentes de um hectare (100 x 100 m, divididas em subunidades de 10 x 10 m) estabelecidas de 2005 a 2006 (Joly et al., 2012). Todas as parcelas estão localizadas dentro do PESM, nos núcleos Picinguaba e Santa Virginia. As parcelas permanentes foram distribuídas nos seguintes tipos de vegetação (adaptado de Veloso et al. (1991) para a realidade local): floresta de restinga (0 a 10 m), floresta de terras baixas (altitude < 300 m acima do nível do mar), floresta submontana (300 a 700 m) e montana (> 700 m). A precipitação média anual varia de 2300 mm no topo da Serra até 3000 mm no meio da encosta (Salemi, 2009; Vieira et al., 2011).

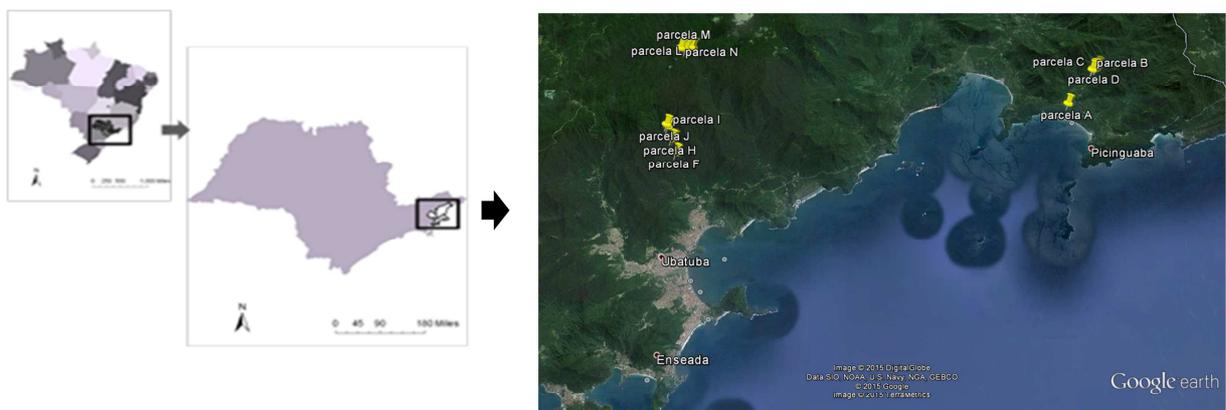


Figura 1. Localização das 13 parcelas permanentes. Parcela A: uma (1) parcela próxima a praia da Fazenda; parcela B, C, D e E: (4) parcelas até 300 m de altitude; parcela G, H, I e J: 4 parcelas permanentes de 300 a 700 m de altitude; parcela K, L, M e N : 4 parcelas permanentes acima de 700 m.

Inventário florestal

Em cada parcela permanente nós marcamos, identificamos e mensuramos todos os indivíduos com o diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 4,8 cm. Coletamos as

principais variáveis de inventário florestal: diâmetro a altura do peito (DAP), altura total, qualidade do tronco e posição espacial de cada indivíduo arbóreo em relação à sub-parcela. Após aproximadamente dois (2) e quatro (4) anos da implantação, realizamos o inventário florestal novamente em todas as parcelas permanentes com o objetivo de estudar a dinâmica da floresta. Portanto, informações relativas à dinâmica florestal destas áreas estão disponíveis para um intervalo de dois anos e quatro anos totalizando seis anos de estudo de dinâmica florestal.

Riqueza e distribuição de espécies

Ao longo do gradiente de elevação, a partir de uma análise de ordenação, um estudo desenvolvido por Eisenlohr et al. (2013) mostra que duas parcelas se destacam em relação as demais: a parcela permanente próxima a praia da Fazenda, sobre solo Neossolo Quartzarênico e com inundação frequente; e uma parcela na Floresta Ombrófila Densa de Terra Baixas que sofreu exploração seletiva (Eisenlohr et al., 2013). A riqueza de espécies (número de espécies em 1-ha) é maior na floresta Submontana da encosta, chegando a 211 espécies (Eisenlohr et al., 2013). As principais variáveis que se relacionaram com o padrão observado de riqueza foram: número de clareiras, número de indivíduos com caules múltiplos, altitude média e desvio padrão da inclinação do terreno (Eisenlohr et al. 2013). Apenas oito espécies – *Euterpe edulis*, *Calyptranthes lucida*, *Marlierea tomentosa*, *Guapira opposita*, *Hieronyma alchorneoides*, *Cupania furfuracea*, *Cecropia glaziovii* Snethl e *Coussapoa microcarpa* – ocorrem em todo o gradiente de elevação (Joly et al. 2012).

Estrutura florestal, estoque de carbono e nitrogênio

A densidade total de indivíduos arbóreos aumenta com a elevação e varia de 1230 indivíduos ha⁻¹ na Floresta de Terras Baixas até 1727 indivíduos ha⁻¹ na Floresta Submontana, com exceção da floresta de Restinga que está no início do gradiente (10 m) e possui 1630 indivíduos ha⁻¹ (Alves et al. 2010). A biomassa viva acima do solo também aumenta com a elevação e varia de 166 Mg ha⁻¹ na Floresta de Restinga até 271 Mg ha⁻¹ na Floresta Montana (Alves et al. 2010). A distribuição dos indivíduos por classe de DAP varia ao longo do gradiente: as árvores grandes (30 a 50 cm DAP) e muito grandes (> 50 cm DAP) são mais abundantes nas Florestas Submontana e Montana, quando comparadas com as florestas de

Restinga e de Terras Baixas (Alves et al. 2010). Consequentemente, os estoques de carbono e nitrogênio acima e abaixo do solo também aumentam com a elevação (Vieira et al. 2011). O estoque total de carbono acima do solo varia de 110 Mg ha⁻¹ até 150 Mg Mg ha⁻¹ e o de nitrogênio de 1 até 2 Mg ha⁻¹ (Vieira et al. 2011). Os estoques de carbono e nitrogênio abaixo do solo são maiores: de carbono varia de 200 Mg ha⁻¹ a 300 Mg ha⁻¹ e de nitrogênio de 14 a 20 Mg ha⁻¹ (Vieira et al. 2011).

Atributos físicos e químicos do solo

Os atributos físicos e químicos do solo variam amplamente dentro de cada tipo de floresta ao longo do gradiente de elevação, porém não apresenta padrão distinto entre os tipos florestais e nem apresentam relação com as variáveis ambientais do gradiente (Martins et al. 2015). Os únicos atributos físicos e químicos que mudam com a elevação são: o teor de silte (%), o teor de carbono (%) e nitrogênio (%) que aumentam com a elevação (Martins et al. 2015). O pH do solo é baixo ao longo de todo gradiente, apresentando pequena amplitude de 3,5 até 3,7 (Martins et al. 2015). A alta concentração de alumínio trocável e baixa concentração de fósforo é uma característica comum ao longo de todo o gradiente (Martins et al. 2015).

Referências

- ALVES, L.F., S.A. VIEIRA, M.A. SCARANELLO, P.B. CAMARGO, F.A.M. SANTOS, C.A. JOLY, and L.A. MARTINELLI. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679–691.
- ASSIS, M.A., E.M. BORGES PRATA, F. PEDRONI, M. SANCHEZ, P.V. EISENLOHR, F.R. MARTINS, F.A. MAES DOS SANTOS, ET AL. 2011. Restinga and Lowland forests in coastal plain of southeastern Brazil: vegetation and environmental heterogeneity. *Biota Neotropica* 11: 103–121.
- BENTOS, T.V., H.E.M. NASCIMENTO, and G.B. WILLIAMSON. 2013. Tree seedling recruitment in Amazon secondary forest: Importance of topography and gap micro-site conditions. *Forest Ecology and Management* 287: 140–146.

- BROWN, J.H., J.F. GILLOOLY, A.P. ALLEN, V.M. SAVAGE, and G.B. WEST. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771–1789.
- CARREÑO-ROCABADO, G., M. PEÑA-CLAROS, F. BONGERS, A. ALARCÓN, J.-C. LICONA, and L. POORTER. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology* 100: 1453–1463.
- DÍAZ, S., and M. CABIDO. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- EISENLOHR, P.V., L.F. ALVES, L.C. BERNACCI, M.C.G. PADGURSCHI, R.B. TORRES, E.M.B. PRATA, F.A.M. DOS SANTOS, ET AL. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 22: 2767–2783.
- FU, H., J. ZHONG, G. YUAN, C. GUO, H. DING, Q. FENG, and Q. FU. 2014. A functional-trait approach reveals community diversity and assembly processes responses to flood disturbance in a subtropical wetland. *Ecological Research* 30: 57–66.
- GIRARDIN, C.A.J., Y. MALHI, L.E.O.C. ARAGÃO, M. MAMANI, W. HUARACA HUASCO, L. DURAND, K.J. FEELEY, ET AL. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16: 3176–3192.
- GOMES, J.A.M.A., L.C. BERNACCI, and C.A. JOLY. 2011. Floristic and structural differences, between two altitudinal quotas, of the Submontane Atlantic Rainforest within the Serra do Mar State Park, municipality of Ubatuba/SP, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 123–137.
- JOLY, C.A., M.A. ASSIS, L.C. BERNACCI, J.Y. TAMASHIRO, M.C.R. CAMPOS, J.A.M.A. GOMES, M.S. LACERDA, ET AL. 2012. Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 12: 125–145.
- KRAFT, N.J., and D.D. ACKERLY. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.

- MALHI, Y., and J. GRACE. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 332–337.
- MARQUES, M.C.M., M.D. SWAINE, and D. LIEBSCH. 2010. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 20: 153–168.
- MOUCHET, M.A., S. VILLÉGER, N.W.H. MASON, and D. MOUILLOT. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA, and J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- PADGURSCHI, M. DE C.G., L. DE S. PEREIRA, J.Y. TAMASHIRO, and C.A. JOLY. 2011. Floristic composition and similarity between areas of Montane Atlantic Rainforest, Sao Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 139–152.
- PHILLIPS, O.L., L.E.O.C. ARAGAO, S.L. LEWIS, J.B. FISHER, J. LLOYD, G. LOPEZ-GONZALEZ, Y. MALHI, ET AL. 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344–1347.
- PRATA, E.M.B., M.A. ASSIS, and C.A. JOLY. 2011. Floristic composition and structure of tree community on the transition Lowland - Lowermontane Ombrophilous Dense Forest in Nucleo Picinguaba/Serra do Mar State Park, Ubatuba, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 11: 285–299.
- RAPP, J.M., M.R. SILMAN, J.S. CLARK, C.A.J. GIRARDIN, D. GALIANO, and R. TITO. 2012. Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology* 93: 2061–2072.
- RIBEIRO, M.C., J.P. METZGER, A.C. MARTENSEN, F.J. PONZONI, and M.M. HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.
- SOUSA NETO, E., J.B. CARMO, M. KELLER, S.C. MARTINS, L.F. ALVES, S.A. VIEIRA, M.C. PICCOLO, ET AL. 2011. Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and

carbon dioxide in a gradient of elevation in the coastal Brazilian Atlantic forest. *Biogeosciences* 8: 733–742.

- STEHMANN, J.R., FORZZA, R.C., SALINO, A., SOBRAL, M., COSTA, D.P., and KAMINO, R.H.Y. 2009. Plantas da Floresta Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- SWAINE, M.D., D. LIEBERMAN, and F.E. PUTZ. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359–366.
- TILMAN, D. 2001. Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity*,
- DE TOLEDO, J.J., W.E. MAGNUSSON, C.V. CASTILHO, and H.E.M. NASCIMENTO. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management* 262: 331–338.
- VIEIRA, S.A., L.F. ALVES, P.J. DUARTE-NETO, S.C. MARTINS, L.G. VEIGA, M.A. SCARANELLO, M.C. PICOLLO, ET AL. 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecology and Evolution* 1: 421–434.
- WESTOBY, M., D.S. FALSTER, A.T. MOLES, P.A. VESK, and I.J. WRIGHT. 2002. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.

Marcos Augusto da Silva Scaranello^{1*}, Simone Aparecida Vieira², Luciana Ferreira Alves³, Carlos Alfredo Joly¹

Fitting continuous probability distributions to wood density data: a novel method for quantifying trait diversity

¹ Department of Plant Biology, University of Campinas-UNICAMP, Sao Paulo State, Campinas, Brazil - Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo - Campinas – São Paulo State. P.O. Box: 6109

² Center for Environmental Studies and Research-NEPAM, University of Campinas-UNICAMP, Sao Paulo State, Campinas, Brazil - Rua dos Flamboyants, 155 - Cidade Universitária Zeferino Vaz, Campinas - CEP 13083-867

³ Center for research and development of Plant Genetic Resources, Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Campinas, SP, 13012-970, P.O.BOX. 28, Brazil

* Corresponding author: masscaranello@gmail.com. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo - Campinas – São Paulo State. P.O. Box: 6109 – Phone number: +55 19 35215165

Acknowledgments

This research was co-supported by the Brazilian National Research Council/CNPq (PELD Process 403710/2012-0), by the State of São Paulo Research Foundation/FAPESP as part of the projects PELD/BIOTA (Process 2012/51872-5, within the BIOTA/FAPESP Program - The Biodiversity Virtual Institute (www.biota.org.br)). COTEC/IF 002.766/2013 e 010.631/2013 permits. M. A. S. Scaranello was also supported by grant 2011/11604-9, São Paulo Research Foundation (FAPESP).

Abstract - Here we asked the following question to propose a novel, simple and complementary way to assess trait diversity in tropical forest communities: Are the continuous probability distributions fitted to trait data in each community able to capture the trait diversity pattern? We used functional evenness (FEv), functional dispersion (FDis) and standardized effect of mean pairwise trait distance (SES.PW) to express one of the facets of trait diversity. We selected the most known continuous distributions: Weibull, Gamma, Exponential, Log-normal and Normal. We first applied the proposed methodology to real data across an altitudinal gradient and finally we performed an across-scale analysis by simulating communities of two distinct scales and then re-applied the proposed methodology. We focus on wood specific gravity as a key functional trait. The Weibull distribution was the best one to explain wood density data, among the model candidates, in 12 of 13 permanent plots with the presence/absence data and in 8 of 13 permanent plots when accounting for differences in species abundance. We found strong relationship between the calculated FEv, FDis and SES.PW and the estimated value of Weibull shape parameter for the permanent plots across the elevation gradient in the Atlantic forest. When considering species abundance the relationship weakens but is still present. The shape parameter was also able to explain the observed variation of FEv, FDis and SES.PW in both small and large artificial communities. Finally, we provided an additional continuous variable to use as a factor to help explain ecological variables with the focus on the role of functional diversity.

Keywords: functional diversity; community assembly; functional traits; forest communities

Introduction

Functional ecology has emerged as an effective way to solve ecological questions when compared, in a simple example, to standard methods dealing with diversity based on species list (Mcgill et al. 2006). One single argument for this arising method is that different species can be functionally redundant in a community depending on the functional trait considered and the ecosystem function assessed (Mcgill et al. 2006), making them equal in their effects on ecosystem functioning (Mouchet et al. 2010). Functional diversity, defined here as ‘the value and range of those species traits that influencing ecosystem functioning (Tilman 2001)’, encompass two facets of trait composition: (1) how much of the functional niche space is filled by the species (functional richness) and (2) how this space is filled (Schleuter et al. 2010). Consequently, regarding to the latter aspect, species-rich communities may contain species more closely related occupying the trait space or may contain species less closely related and that pattern can ultimately determine ecosystem process (Mcgill et al. 2006; Liu et al. 2013).

How the space is filled by the species is an aspect that can be decomposed into two measures of trait diversity: functional evenness and functional divergence (Schleuter et al. 2010; Mouchet et al. 2010). Functional evenness describes how regularly species (or individuals if is considered) are distributed in the functional space (Mouchet et al. 2010). Functional divergence is related to the distance between the species from the central point of the functional space (Mouchet et al. 2010). There are some specific metrics for each component such as functional evenness (FEv) and functional dispersion (FDis) by (Villéger et al. 2008; Laliberté and Legendre 2010) and also the Rao quadratic entropy index (Rao’s Q) proposed by (Botta-Dukát 2005), related to functional divergence. Both metrics are distance-based approach (Mouchet et al. 2010). Another way to account for trait divergence is based on the branch length of dendograms or cladograms (Petchey and Gaston 2006). A metric based on the branch length commonly used in tropical forests is the mean pairwise distance between all species in each community (MPD), belonging to a specific species pool (Kraft et al. 2008). In summary, this metric integrates the following question: How closely related are the average pairs of species in a community (Webb et al. 2002)?

All of those metrics require more than one type of input data and are time consuming regarding to the calculation. The calculation of MPD requires, when only looking for distance between species, two types of table as input data (Webb et al. 2002; Liu et al. 2013): a table of

presence/absence of species as column and communities or samples as rows and a table of species as rows and trait (one or more) as column (Liu et al. 2013). There are, basically, three principal steps involved: (1) the creation of a distance matrix of traits; (2) the creation of a trait dendrogram, similar to the phylogenetic tree, by applying hierarchical clustering to the trait distance matrix; (3) the calculation of observed MPD and the standardized effect size of PW (SES.PW) after randomization of the taxa label list or other type of null model chosen (Liu et al. 2013). The same types of input data are used for the calculation of FEve and FDis (Villéger et al. 2008; Laliberté and Legendre 2010). Depending on the number of samples, the size of species pool and computer capacity, these procedures can be time consuming. Therefore, there is a need to provide alternative ways to ecologists and forestry scientists to assess trait diversity pattern that are less time consuming and more simplistic regarding input data. For example, when accounting for differences between individuals (the case where the species abundance is considered) rather than species, the calculation of MPD can last several hours depending on the number of samples and the size of each one.

Here we asked the following question to propose a new, simple and complementary way to assess trait diversity in tropical forest communities: Are the continuous probability distributions fitted to trait data in each community able to capture the trait diversity pattern? By using a set of continuous probability distributions, model selection approach and likelihood inference we first applied the proposed methodology to real data across an altitudinal gradient and finally we performed an across-scale analysis by simulating communities of two distinct scales and then re-applied the proposed methodology to show the overall applicability of the method. We focus on wood density as a key functional trait due to its capability to integrate the growth-survival trade-off of adult trees at individual and species level in tropical forests (Poorter et al. 2008; Rüger et al. 2011) and that can ultimately determine patterns of structure and function at ecosystem level (Baker et al. 2004). We also focus on the aspect of functional diversity that describes how the functional space is filled, specifically the functional evenness and divergence.

Material and methods

Study area and wood specific gravity data

We used data from a network of 13 one-hectare permanent plots established between 2005/2006 in the Atlantic forest, municipalities of Ubatuba and São Luis do Paraitinga (23°34'S, 45°02'W and 23°17'S, 45°11'W), southeastern region of Brazil (Joly et al. 2012). The network of permanent plots encompasses an altitudinal gradient from 10 m up to 1050 m (a.s.l), where the vegetation is classified according to the altitude of occurrence as Lowland, Submontane and Montane tropical rainforest (Joly et al. 2012) with the exception of one plot near the shoreline that is classified as Seasonally Flooded Forest (Scarano 2002). In each one-hectare sampled, all trees and palms with diameter at 1.30 m (or above any buttress) ≥ 4.8 cm were tagged, mapped and identified at species level (Joly et al. 2012). The aboveground biomass, forest and soil carbon stocks show marked differences across the altitudinal gradient (Alves et al. 2010; Vieira et al. 2011). The soil type is Inceptisol (United States Department of Agriculture taxonomy) in all plots with the exception of the plot under the Seasonally Flooded Forest that is classified as Quartzipsamment (Vieira et al. 2011; Eisenlohr et al. 2013) and there are slightly changes in soil physical and chemical properties (Vieira et al. 2011; Eisenlohr et al. 2013). Species diversity and richness also changes across the altitudinal gradients (Eisenlohr et al. 2013). The wood specific gravity was compiled from a global database (Chave et al. 2009) and also from individual sources (Alves et al. 2010).

Functional divergence, evenness and standardized effect of mean pairwise distance

To assess the ability of probabilistic distributions in describing functional diversity patterns, we chose the indexes proposed by (Laliberté and Legendre 2010) for describing functional evenness (FEv) and functional divergence or dispersion (FDis). In addition, we also selected the proposed metric of trait divergence represented by the Rao quadratic entropy (hereafter called RaoQ) (Botta-Dukát 2005). To include the other type of measure of distance between species, we used standardized effect of mean pairwise trait distance (hereafter called SES.MPD) to express trait dispersion patterns (Webb et al. 2002; Liu et al. 2013). We calculated FEv, FDis and RaoQ through the use of 'FD' package implemented in the R environment (R Development Core Team, 2014). For the calculation of FEv, FDis and RaoQ we used a matrix of species presence/absence or abundances as column and communities as

rows and also a data frame containing the target trait as column and species as rows. We calculated SES.MPD for each community as follows: first, we compiled community data on a matrix of presence/absence with communities/samples in the rows and taxa in the columns; and also compiled trait data on a data frame with taxa in the rows and traits in the columns. Second, we created an Euclidian distance matrix with the trait data. Third, we applied a hierarchical clustering to the distance matrix and then converted the clustered object into dendrograms (Liu et al. 2013). The Euclidian matrix, hierarchical clustering and the conversion were performed using the *dist()*, *hclust()* and *as.dendrogram()* functions implemented in the R environment (R Development Core Team, 2014). The dendrograms, similar to phylogenetic trees, were again converted into *phylo* objects using the ‘ape’ package implemented in the R environment (Paradis et al. 2004). Using the *phylo* object and the community presence/absence matrix data we finally calculated the SES.MPD through the use of ‘picante’ package (Kembel et al. 2010).

Probability distributions and model selection approach

We selected the most known continuous distributions: Weibull, Gamma, Exponential, Log-normal and Normal. All those functions have the corresponding parameters that describe the format of the curve, depending on their value. The core of our analysis relies on likelihood principle and law (Royall 1997). Therefore we used maximum likelihood for estimating model parameters and also for the model selection approach (Burnham and Anderson 2002). The estimation of model parameters were performed by using the *fitdistr()* function implemented in the ‘MASS’ package of the R environment (R Development Core Team, 2014). We used the Akaike information criterion (AIC) for the selection of the best continuous distribution (among the selected ones), given the data (Burnham and Anderson 2002). The lowest AIC value indicates the best model, among the candidates (Burnham and Anderson 2002).

Applying the proposed methodology and simulating data

We focus on wood density as quantitative functional trait only. We performed the selection of the best continuous distribution in each one-hectare permanent plot, by fitting the continuous distributions to the wood density data from the species list of each community/plot. Moreover,

to incorporate the abundance of species, we performed the selection of the best continuous distribution by fitting the models to the inventory data (the list of trees rather than the species list). We then selected the best distribution for each plot. Finally, we used standard linear regression technique to relate the estimated value of the parameter (from the chosen distribution) to the FE_v, FD_{is} and SES.PW indexes in both cases (with and without abundance). In order to extend our approach, we also performed the fitting of distributions, model selection and the posterior relation of the parameters and the indexes in artificial wood density data of communities with 20 species (simulating small plots, hereafter called small communities) and communities with 100 species (simulating large plots, hereafter called large communities). We used a total of 8 artificial communities of both scale. We did not include species abundance on the simulation procedure. All these procedures were done through the use of the R environment (R Development Core Team 2014).

Results

The Weibull distribution was the best one to explain wood density data of the species list (with no abundance), among the model candidates, in 12 of 13 permanent plots (Table 1). There were two plots where the Normal and Weibull was considered equally plausible due to the value of ΔAIC lower than 2 (Burnham and Anderson 2002): plots K and H (Table 1); and one plot (plot G) that the Normal distribution fitted better (Table 1). The estimated value of shape parameter of Weibull distribution ranged from 4.32 up to 6.12 and the scale parameter remained relatively constant among plots (Table 1). As the scale parameter varied slightly among plots, we fixed this parameter to simulate random values for the small and large communities (Table 2). We changed only the shape parameter to create the random values, by using the *rweibull()* function in the R environment. We then fitted the Weibull distribution to the simulated data to obtain the parameter estimates of shape and scale (Table 2).

We found strong relationship between the calculated FD_{is} (r^2 : 0.90, $p < 0.01$), RaoQ (r^2 : 0.93, $p < 0.01$), SES.PW (r^2 : 0.75, $p < 0.01$) and the estimated value of Weibull shape parameter for the permanent plots across the elevation gradient in the Atlantic forest (Figure 1). We found no significant relationship between FE_v and the estimated value of shape parameter in our real database.

The shape parameter was also able to explain the observed variation of FDis (r^2 : 0.89, $p < 0.01$), RaoQ (r^2 : 0.85, $p < 0.01$) and SES.PW (r^2 : 0.91, $p < 0.01$) in large artificial communities (Figure 2); and also in small artificial communities (Figure 3); with r^2 : 0.85 for FDis, r^2 : 0.77 for RaoQ, and r^2 : 0.73 for SES.PW ($p < 0.01$ in all cases). The lowest values of Weibull shape parameter were associated with the higher positive values of SES.PW and higher values of FDis and RaoQ, whereas the highest values of shape were associated with the lowest negative values of SES.PW and the lowest values of FDis and RaoQ.

When accounting for differences in the abundance of species, the Weibull model was also the best one to explain wood density data in 8 of 13 plots (data not shown). However, the overall behavior of functional diversity was moderately associated with their shape parameter. The coefficient of determination of the relationship between shape and FDis was 0.33 ($p < 0.05$), for shape and RaoQ was 0.62 ($p < 0.01$) and for shape and SES.PW was 0.25 ($p < 0.05$). We also found no relationship between shape and FE_v considering species abundance.

Discussion

Which continuous distribution better fits the wood density data?

Initially proposed to study the resistance of materials and also with a myriad of applications (Bailey and Dell 1973), the Weibull distribution was the best one to explain the wood density data in the Atlantic forest both considering only the species list and the inventory list (accounting for species abundance). The Weibull distribution has been widely used in ecological and tropical forest studies, especially to modeling diameter distributions (Bailey and Dell 1973; Batista, J. L. F. 1989).

Is the shape parameter able to explain the trait diversity pattern in real and simulated data?

The shape parameter of Weibull distribution explained the trait diversity data for real communities across the elevation gradient in the Atlantic forest, for simulated communities of small scale (20 species, simulating small plots) and for simulated communities of large scale (100 species, simulating large plots). Specifically, we found strong relationship between the parameter and the aspect of the functional diversity which describe how the trait space is filled by the coexisting species within the communities. When the aspect takes into account the

abundance of species, rather than only the occurrence of the species *per se*, the relationship weakens but still persists.

In the range of our observed data, the lowest values of shape parameter were associated with communities showing the highest values of FDis and Rao and the highest positive values of SES.PW. Higher positive values of SES.PW indicates trait over-dispersion or species less closely related regarding wood density trait (Liu et al. 2013). The highest values of Weibull shape were associated with the lowest values of FDis and RaoQ and the negative, lowest values of SES.PW which indicates trait clustering or species more closely related (Liu et al. 2013). Those dispersion patterns can lead to contrasting behavior of forest functioning (Liu et al. 2013). In an example, in relation to wood density, a more dispersed forest community may be prone to higher mortality and growth rates when compared to a forest community composed by clustered species in the trait space (Scaranello et al. unpublished data).

FDis index is the mean distance in trait space of individual species to the centroid of all species in the community/sample (Laliberté and Legendre 2010), in other words FDis measures the dispersion of all species in a trait space relying on a distance-based approach. RaoQ index is very similar to FDis (Laliberté and Legendre 2010), in the concept of being a measure relying on a distance-based approach. However, RaoQ does it differently by measuring the average distance of two randomly selected species or individuals of a community with replacement.

Our results suggest that the shape parameter of Weibull distribution captures this distance between the individual species from a specific point, depending on the metric considered (FDis, RaoQ or SES.PW), no matter how the distance is measured. Here, we used metrics of two distinct approaches regarding to the distance: a distance-based approach from a matrix of dissimilarity and by measuring the branch length in a dendrogram. We advocate that the shape parameter of Weibull integrates the questions by controlling how dispersed the curve is from the central point. In the case of continuous distribution, the central point matches to the mass equilibrium or, in other words, the expected value of the curve (mean for the Gaussian or Normal distribution). This could be easily noted by observing the theoretical curves of Weibull density function (Figure 4). From the value of 3 to 7, the shape parameter controls how much dispersed the data is from their expected value (Figure 4). The value equals to 3 shows a more compressed distribution than the value equals to 7 (Figure 4). This behavior of the curve reflects how much dispersed the data of trait is.

Future directions and research needed

We have proved here the role of continuous distribution models in determining patterns of wood density diversity data in a simple way. By doing this we therefore provided an additional continuous variable to use as a factor to help explain key ecological variables such as variables related to ecosystem functioning, with the focus on the role of functional diversity. However, we identified some gaps and research topics to be addressed. There is a need of testing the shape parameter against the trait diversity index in a model selection framework. In sum, the question to be answered in this context is if the shape parameter is more likely to explain the target ecological variable rather than the official trait diversity index. In addition, we opened a window of opportunities to researchers testing other continuous functional traits, in order to describe trait diversity, through the use of model selection approach and probability distributions.

References

- Alves LF, Vieira SA, Scaranello MA, et al (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For Ecol Manag* 260:679–691. doi: 10.1016/j.foreco.2010.05.023
- Bailey RL, Dell TR (1973) Quantifying Diameter Distributions with the Weibull Function. *For Sci* 19:97–104.
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, et al (2004) Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob Change Biol* 10:545–562.
- Batista, J. L. F. (1989) A função Weibull como modelo para a distribuição de diâmetros de espécies arbóreas tropicais. Universidade de São Paulo
- Botta-Dukát Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Veg Sci* 16:533–540. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
- Burnham KP, Anderson D (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference*, 2nd edn. Springer

- Chave J, Coomes D, Jansen S, et al (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Eisenlohr PV, Alves LF, Bernacci LC, et al (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers Conserv* 22:2767–2783. doi: 10.1007/s10531-013-0553-x
- Joly CA, Assis MA, Bernacci LC, et al (2012) Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 12:125–145.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, et al (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463–1464. doi: 10.1093/bioinformatics/btq166
- Kraft NJ, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580–582.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305.
- Liu X, Swenson NG, Zhang J, Ma K (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct Ecol* 27:264–272. doi: 10.1111/1365-2435.12018
- Mcgill B, Enquist B, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct Ecol* 24:867–876. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290. doi: 10.1093/bioinformatics/btg412
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9:741–758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x

- Poorter L, Wright SJ, Paz H, et al (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920.
- Royall R (1997) *Statistical Evidence: A Likelihood Paradigm*. CRC Press
- Rüger N, Huth A, Hubbell SP, Condit R (2011) Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos* 120:1047–1056. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19021.x
- Scarano FR (2002) Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Ann Bot* 90:517–524. doi: 10.1093/aob/mcf189
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecol Monogr* 80:469–484.
- Tilman, D. (2001) Functional diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*.
- Vieira SA, Alves LF, Duarte-Neto PJ, et al (2011) Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecol Evol* 1:421–434. doi: 10.1002/ece3.41
- Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Figure captions

Fig. 1 Relation between the estimated value of Weibull shape parameter and functional dispersion (FDis), Rao quadratic entropy index (RaoQ) and the standardized mean pairwise trait distance (SES.MPD) for 13 one-hectare permanent plots across an altitudinal gradient in the Atlantic forest. The lines indicate the linear regression model which parameters are: $FDis \sim 1.59 - 0.13 * Shape$; $RaoQ \sim 2.95 - 0.35 * Shape$; $SES.PW \sim 14.70 - 2.64 * Shape$

Fig. 2 Relation between the estimated value of Weibull shape parameter and functional dispersion (FDis), Rao quadratic entropy index (RaoQ) and the standardized effect of mean pairwise trait distance (SES.PW) for 8 simulated large communities. The lines indicate the linear regression model which parameters are: $FDis \sim 1.46 - 0.13 * Shape$; $RaoQ \sim 2.44 - 0.28 * Shape$; $SES.PW \sim 8.99 - 1.87 * Shape$

Fig. 3 Relation between the estimated value of Weibull shape parameter and functional dispersion (FDis), Rao quadratic entropy index (RaoQ) and the standardized effect of mean pairwise trait distance (SES.PW) for 8 simulated small communities. The lines indicate the linear regression model which parameters are: $FDis \sim 1.29 - 0.10 * Shape$; $RaoQ \sim 2.21 - 0.25 * Shape$; $SES.PW \sim 3.55 - 0.71 * Shape$

Fig. 4 Theoretical histogram and curves of Weibull density function. First histogram with solid line shows a curve with shape parameter equal to 7 and second histogram and dotted line with shape parameter equal to 3 (both with scale parameter equal to 0.7).

Fig. 1

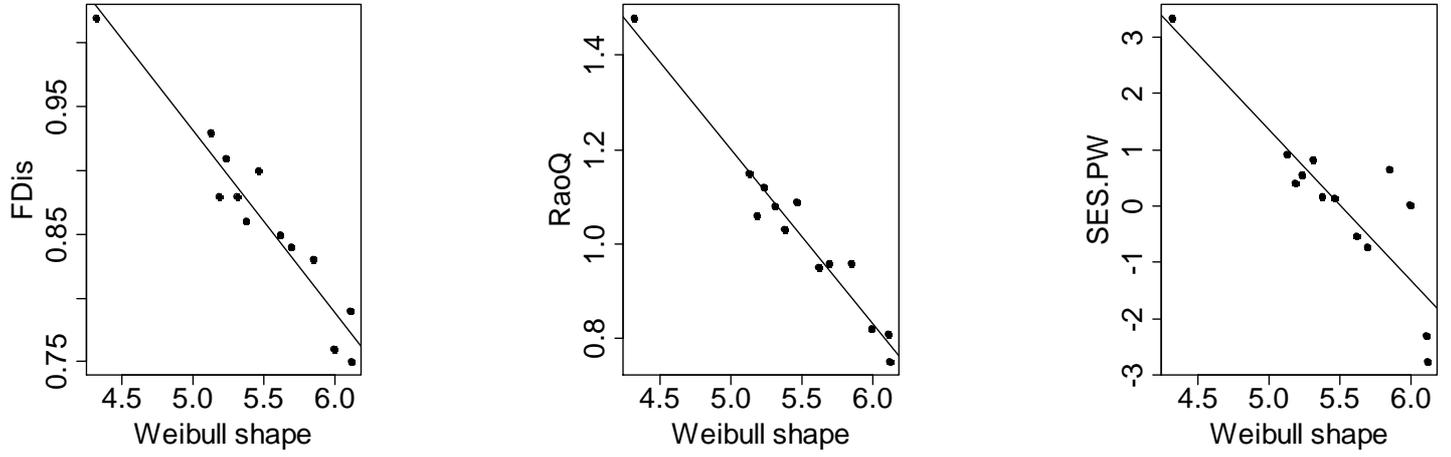


Fig. 2

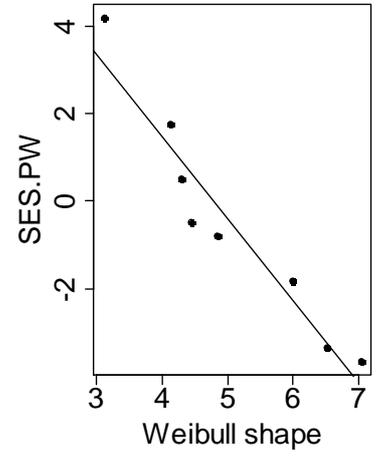
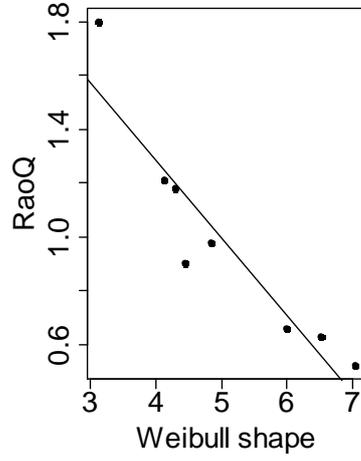
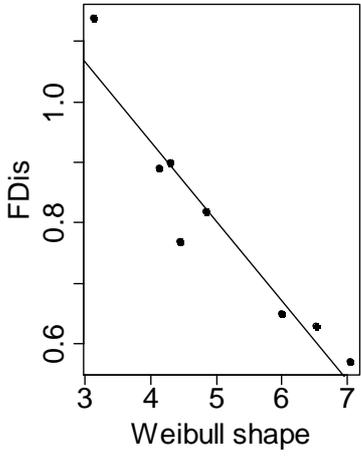


Fig. 3

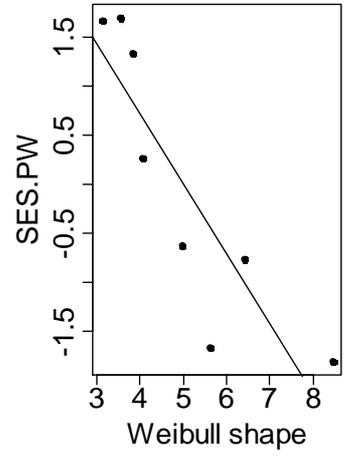
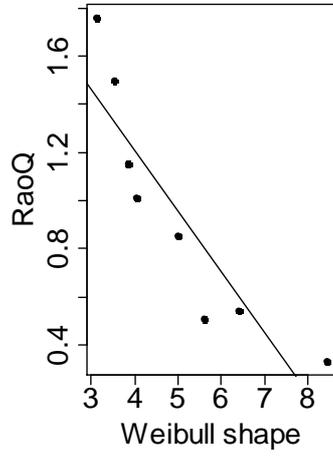
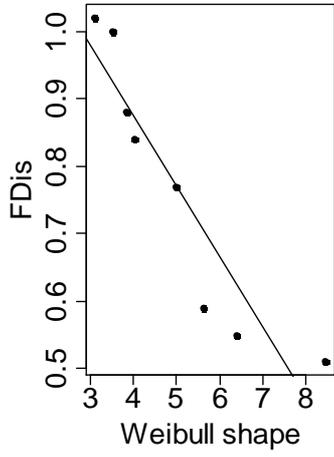
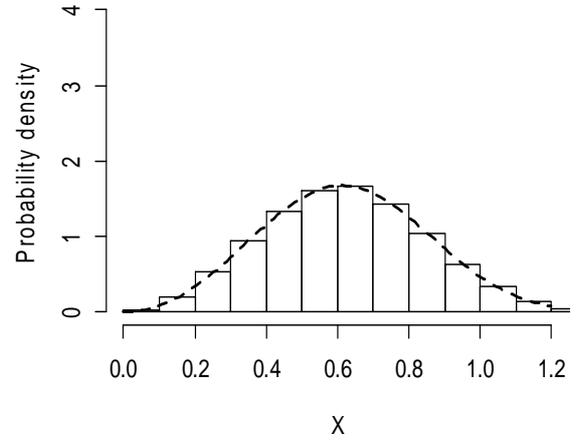
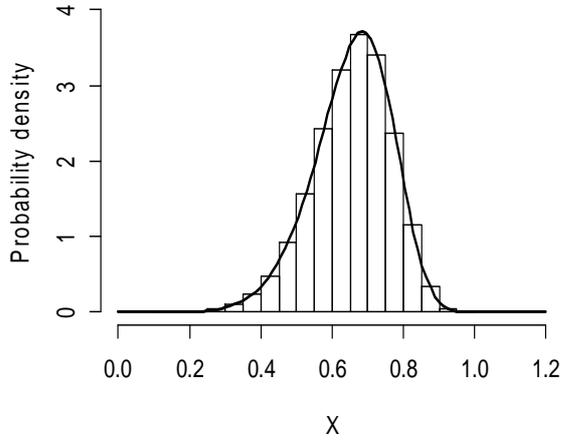


Fig. 4



Tables

Table 1. The difference between the best distribution model and the subsequent models (Δ AIC) for the 13 permanent plots across the elevation gradient in the Atlantic forest, fitted to wood density data. Shape and scale are parameters estimates of the Weibull distribution. FEv: functional evenness; FDis: functional divergence; RaoQ: Rao quadratic entropy index; SES.PW: standardized mean pairwise trait distance.

Plot code	Δ AIC value					Parameters	FEv	FDis	RaoQ	SES.PW	
	Normal	Lognormal	Gamma	Weibull	Exponential	<i>shape</i>	<i>scale</i>				
A	0.1	4.8	2.3	0.0	194.7	5.99	0.71	0.55	0.76	0.82	0.021
B	5.8	21.9	14.8	0.0	300.2	5.47	0.73	0.40	0.90	1.09	0.152
C	3.0	14.1	8.8	0.0	249.1	5.23	0.72	0.39	0.91	1.12	0.544
D	0.9	10.0	5.2	0.0	309.4	5.31	0.72	0.40	0.88	1.08	0.815
E	1.3	8.6	4.5	0.0	262.2	5.13	0.72	0.42	0.93	1.15	0.928
F	1.6	17.3	9.1	0.0	178.4	4.32	0.68	0.42	1.02	1.48	3.344
G	1.4	1.8	0.0	4.8	323.6	5.19	0.71	0.41	0.88	1.06	0.413
H	0.0	9.3	4.4	0.6	360.1	5.62	0.72	0.38	0.85	0.95	-0.530
I	4.0	26.1	15.7	0.0	453.5	5.85	0.73	0.36	0.83	0.96	0.647
J	0.0	12.6	6.1	0.0	449.3	5.70	0.72	0.34	0.84	0.96	-0.724
K	0.0	3.3	0.9	1.0	381.1	6.12	0.69	0.34	0.75	0.75	-2.764
M	2.3	10.5	6.3	0.0	381.3	6.11	0.70	0.34	0.79	0.81	-2.287
N	2.7	9.6	5.9	0.0	275.6	5.38	0.69	0.41	0.86	1.03	0.174

Table 2. The range of simulated trait value, calculated FEv, FDis, RaoQ and SES.PW and parameters estimates of shape and scale for 8 communities with 20 (small) and 100 (large) different species.

Plot Code	Range		FEv		FDis		RaoQ		SES.PW		Shape		Scale	
	<i>small</i>	<i>large</i>												
a	0.34-1.29	0.10-1.10	0.51	0.58	1.02	1.14	1.76	1.80	1.66	4.19	3.11	3.12	0.73	0.68
b	0.30-1.01	0.24-1.08	0.62	0.58	0.88	0.89	1.15	1.21	1.33	1.75	3.84	4.13	0.68	0.71
c	0.29-1.06	0.28-0.99	0.53	0.58	1.00	0.77	1.50	0.90	1.70	-0.49	3.53	4.44	0.71	0.67
d	0.22-0.85	0.21-0.96	0.58	0.55	0.84	0.90	1.01	1.18	0.26	0.51	4.04	4.29	0.62	0.69
e	0.37-0.83	0.22-0.96	0.60	0.56	0.55	0.82	0.54	0.98	-0.77	-0.80	6.40	4.84	0.69	0.71
f	0.34-0.92	0.28-0.89	0.55	0.53	0.77	0.65	0.85	0.66	-0.63	-1.83	4.99	6.00	0.71	0.70
g	0.52-0.82	0.32-0.90	0.74	0.54	0.51	0.63	0.33	0.63	-1.81	-3.35	8.45	6.52	0.72	0.72
h	0.44-0.89	0.32-0.86	0.51	0.56	0.59	0.57	0.51	0.52	-1.67	-3.67	5.62	7.04	0.69	0.69

The wood density divergence at community-level is driven by a combination of gap phase and slope across an altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic forest

Marcos Augusto da Silva Scaranello^{1*}, Simone Aparecida Vieira², Luciana Ferreira Alves³, Carlos Alfredo Joly¹

¹ Department of Plant Biology, State University of Campinas-UNICAMP, Sao Paulo State, Campinas, Brazil

² Center for Environmental Studies and Research-NEPAM, State University of Campinas-UNICAMP, Sao Paulo State, Campinas, Brazil

³Center for research and development of Plant Genetic Resources, Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Campinas, SP, 13012-970, P.O.BOX. 28, Brazil

* Corresponding author: masscaranello@gmail.com. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo - Campinas – São Paulo State. P.O. Box: 6109

Abstract - The wood density plays a key role in determining physiological properties at individual-level, fitness at species-level and patterns of forest structure and function at community-wide scale. In addition, the wood density has been employed to infer on how forest communities are assembled in space. Here we assessed functional convergence and wood density divergence pattern along an elevation gradient in the Atlantic forest. Specifically, we addressed the following questions: (1) Is there functional convergence of wood density related to elevation at the meta-community level across the elevation gradient? (2) Is there functional convergence of wood density related to slope at the meta-community level across the slope gradient? (3) Do the pattern of wood density divergence change across the communities? If so, what is the major factor influencing its variation? We found no functional convergence related to both elevation and slope, even when tested across different scales (small, 10 x 10 m and large, 100 x 100 m). The pattern of wood density divergence changed across the elevation gradient. More important, the wood density divergence index (SES.PW) is being driven by a combination of slope and gap phase. The SES.PW reaches the maximum positive values (indicating trait over-dispersion) in lower gap phase and lower slope values whereas reaches the extreme negative values (indicating trait clustering) in higher values of gap phase and slope. This is due to the linear increase of gap phase in response of slope, suggesting a hierarchical effect. Steep slope pose a challenge to low wood density species and thus species with only wood density near the average values or a bit higher can survive in this terrain. We do expect under these circumstances low dynamism in steep slope and advanced gap phase areas when compared to areas with gentle slope and with low gap phase values.

Key-words: functional traits; trait-based community assembly; tropical forests

Introduction

The role of wood density in determining physiological properties at individual-level, fitness at species-level and patterns of forest structure and function at community-wide scale has been exhaustively reported and is consistent across tropical forest regions (Baker *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Malhi *et al.*, 2006; Poorter *et al.*, 2008; Rüger *et al.*, 2011). Starting at the core of a tree stem, wood density correlates with water transport efficiency and water transport safety (Chave *et al.* 2009). In the individual-level, wood density is an important predictor of the trade-off between growth and survival (Rüger *et al.* 2011). Such as in the individual-level, wood density is an important predictor of growth and survival at species-level for large trees (Poorter *et al.* 2008). Both at individual and species-level, the denser the wood is the slower in growth rates and higher in survival the individual and species are (Poorter *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2011). In the community-level scale the weighted wood density can also determines patterns of aboveground biomass stocks (Baker *et al.*, 2004) and has been hypothesized as a determinant of forest production in Amazonia (Baker *et al.*, 2009).

Besides these relations across different scales, the wood density and other important functional traits have been employed to infer about how communities are assembled in space (Kraft *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2013; Pillar *et al.*, 2009). By measuring the degree in which species are related with each other in a trait space, and confronting the observed pattern with that expected from null models it is possible to infer whether the community shows trait clustering or trait over-dispersion (Kraft *et al.* 2008; Liu *et al.* 2013). We define this pattern of trait diversity as trait divergence pattern (Liu *et al.* 2013). The functional divergence is an aspect of trait diversity which describes how the trait space is filled by the species within a community (Laliberté and Legendre 2010). An environmental filtering mechanism is inferred in the case of less diversity than expected or trait clustering and the biotic interactions mechanism is inferred when diversity is higher than expected or trait over-dispersion (Kraft *et al.* 2008; Liu *et al.* 2013). More important, it is possible to relate the trait divergence metric in a continuous manner with environmental or biotic variables using a modeling approach and then calculate the most likely determinant of the trait divergence pattern (Liu *et al.* 2013).

Another way to infer about the mechanisms for community assembling in a trait-based approach is to search for functional convergence along environmental gradients, in a meta-community scale (Pillar *et al.* 2009). Note that this is slightly different of the previous concept where the underlying mechanism is assessed within a community. Instead, the environmental

filtering is assessed throughout the communities and the signal of functional convergence is detected if the changes in the weighted mean of target trait is driven by the environmental gradient (Pillar *et al.* 2009).

In which situation do we expect convergence in wood density at the meta-community scale? As stated above, the environmental filtering can result in functional convergence (Pillar *et al.* 2009). An environmental gradient such as elevation gradients can act as a force that cause shifts in species composition (Rapp *et al.* 2012) and consequently leading to changes in the weighted wood density at community-level. Specifically in the case of elevation gradients it is predicted the increase of weighted wood density at community-level with altitude, since growth and production tend to reduce as the increasing altitude (Rapp *et al.* 2012). However, there are cases where the weighted mean trait value does not change along the meta-community; instead, the environmental gradient or another biotic gradient can leads to trait divergence (Liu *et al.* 2013). Then, we move towards the approach of looking for the underlying mechanism within a community, by selecting an index that takes it into account the facet of functional divergence (Mouchet *et al.* 2010). One common metric based on a measure of distance relying on the branch length of a trait dendrogram is the standardized effect size of mean pairwise trait distance (SES.PW) (Liu *et al.* 2013). The SES.PW is, by definition, the average distance between pairs of species of a specific functional trait within a community (Liu *et al.*, 2013).

Here, we assessed functional convergence and wood density divergence pattern along an elevation gradient in the Atlantic forest. The elevation gradient of the Atlantic forest in the southeast Brazil (Eisenlohr *et al.* 2013) has a relatively small altitudinal range (0-1100 m a.s.l), when compared to the others altitudinal gradients such as the Peruvian Andes (Rapp *et al.* 2012). However, the present elevation gradient shows equivalent temperature range observed in the Peruvian Andes (Eisenlohr *et al.* 2013; Rapp *et al.* 2012). In addition to the elevation, the Atlantic gradient of the present study also exhibits a gradient of slope (Eisenlohr *et al.* 2013) that also can act as a force for environmental filtering selecting species to be able to support steep slope and consequently reducing the probability of a low wood density species to survive (Toledo *et al.* 2011). Moreover, we have also a natural and human-induced gradient of disturbance (Joly *et al.* 2012) resulted from past disturbance at small scale (Feeley *et al.* 2007). In the context of acting as a force to induce shifts in wood density divergence, the gradient of disturbance may overcome the altitudinal or slope gradient and consequently leads to changes in the pattern of divergence at community-level and no

functional convergence related to the environmental gradient. Forest patches in the initial gap-phase – defined here as localized disturbances and subsequent regrowth – may contain species less closely related with each other regarding to wood density values due to the mix of species with low wood density that initially colonize the gaps with the species presented in the old-growth forest patches (Feeley *et al.* 2007; Rüger *et al.* 2011). Therefore, there is a need to use an analytical framework to test multiple hypotheses such as the model selection approach based on the likelihood principle and law (Johnson and Omland 2004). Specifically we tackle the following questions:

- (1) Is there functional convergence of wood density related to elevation at the meta-community level across the elevation gradient? (Rapp *et al.* 2012).
- (2) Is there functional convergence of wood density related to slope at the meta-community level across the slope gradient? (de Toledo *et al.* 2011).
- (3) Do the pattern of wood density divergence change across the communities? If so, what is the major factor influencing its variation?

We chose to use the analytical framework proposed by Pillar *et al.*, (2009) to search for convergence in both elevation and slope gradients. In addition, we assessed the pattern of wood density divergence by using the standardized effect size of mean pairwise trait distance (SES.PW) and assessed their most likely predictor by using a model selection approach (Burnham and Anderson 2002; Johnson and Omland 2004). Ultimately, the assessment of convergence of wood density at the meta-community level and the divergence pattern across the communities (as well as the factor influencing its variation) may produce important insights about the behavior of dynamics and functioning of the Atlantic forest along the elevation gradient.

Methods

Study site and sampling design

The present study was conducted in the Serra do Mar State Park, southeastern Brazil (23°34'S and 45°02'W; 23°17'S and 45°11'W). We assessed functional convergence and wood density divergence patterns through the use of 13 one-hectare permanent plots (100 x 100 m) from a plot network established in 2005-2006 that encompass a altitudinal range of ~1080m (Joly *et*

al. 2012). The vegetation is classified as lowland to montane rainforest, according to the altitude (Oliveira-Filho and Fontes 2000). The soils are Inceptisols in the entire of the altitudinal gradient, with the exception of a plot located near the shoreline classified as Quartzipsamment (Eisenlohr *et al.* 2013). There are no strongly differences in soil chemical, with low pH and low nutrients contents as a common characteristic among plots (Eisenlohr *et al.* 2013). Only soil carbon and nitrogen stocks increase significantly with altitude (Vieira *et al.* 2011). The soils are shallow and well-drained with the exception of the plot under the Quartzipsamment soil (Eisenlohr *et al.* 2013).

Environmental and biotic variables

We quantified elevation above the sea level in each 1-ha permanent plot (medium scale) through the use of high precision equipment. The plot slope was quantified through the use of elevation information from each 10 x 10 m corner point. We first created a digital elevation model (DEM) at 1-ha scale from the 10 x 10 m data. The DEM was created using the “*topo-to-raster*” tool, an interpolation method implemented in ArcGIS to generate DEMs (Hutchinson 1989). This procedure allowed us to store topographic information in a raster format with a high spatial resolution. We then extracted the slope at small scale (10 x 10 m) and scaled up to 1-ha scale by using probability density functions to extract the expected value of each 1-ha plot (e.g., the mean for a Gaussian distribution).

We used gap phase as a measure of localized disturbance and subsequent regrowth (Brokaw 1985; Feeley *et al.* 2007). Old-growth tropical forests are a mosaic of different patches of gaps showing different degree of regeneration from recently opened gaps up to mature and more steady-state dynamics patches (Brokaw, 1985), and that pattern of gap phase regeneration has important effects on forest composition and dynamics (Brokaw, 1985). We estimated the relative gap phase proposed by (Feeley *et al.* 2007) in each sub-plot of 10 x 10 m and also scaled up to 1-ha scale. This procedure enabled us to store micro site variability of this metric in a medium scale or community level. The estimation of gap phase (GP) was based on the logged ratio of basal area in large versus small stems as follows:

$$GP = \ln(BA_{large} + 1) - \ln(BA_{small} + 1)$$

Where BA_{large} is the total basal area of all trees with diameter at breast height (DBH) > 20 cm and BA_{small} is the total basal area of all stems with $DBH \geq 4.8$ and ≤ 10 cm. The GP is

robust to choice of size cut-offs showing strong correlations between different sizes (Feeley *et al.* 2007). GP is also a good measure of gap phase due to the strong correlation with other measures of forest maturity such as the relative abundance of pioneer trees and maximum canopy height per sub-plot (Feeley *et al.* 2007). The scaling up of GP up to the medium scale (one-hectare scale) was performed with appropriate probability density functions and the respective expected value of the distribution (as stated above). The distribution of GP of all plots fitted to the normal and gamma distribution, thus we used the mean as expected value.

Wood density convergence and divergence

We compiled wood density data from a global database (Chave *et al.* 2009) and also from individual sources (Alves *et al.* 2010). We assessed functional convergence by using the numerical framework proposed by (Pillar *et al.* 2009). The analysis of functional convergence requires a matrix of species abundance as column and samples or communities as rows, a matrix of species described by traits and a matrix of samples or communities described by the environmental variable of interest (Pillar *et al.* 2009). The trait data is then scaled up to the community-level and a new matrix is generated containing the weighted values of traits by each sample or community (Pillar *et al.* 2009). Thus, the functional convergence signal is detected applying a mantel correlation test between the community weighted trait and the environmental matrix and also confronted to a null model to test the significance (Pillar *et al.* 2009). We performed this analysis in both small (10 x 10 m) and medium (100 x 100 m) scales. However, we tested for functional convergence at small scale (10 x 10 m) with only slope data because elevation changes slightly within the plot. These analyses were performed using the 'SYNCSA' package of the R environmental (R Development Core Team, 2013).

To assess the wood density divergence pattern, we employed the methodology proposed by (Liu *et al.* 2013), adapted from (Kraft *et al.* 2008). First, we calculated a mean pairwise trait distance (PW) between all individuals from a trait dendrogram. The trait dendrogram was created by applying a hierarchical clustering to a Euclidian distance matrix (Liu *et al.* 2013). The resulted trait dendrogram can be compared analogously to a phylogenetic tree (Liu *et al.* 2013). The observed PW of each community was then compared to a null distribution drawing from the all species names and recalculated (Liu *et al.* 2013). The recalculation allowed us to obtain a standardized effect size for the PW (Liu *et al.* 2013). The standardized effect size of PW (hereafter referred to SES.PW) varies from negative values (indicating trait

clustering or low diversity) to high positive values (indicating trait over-dispersion or high diversity). We performed this analysis in both small (10 x 10 m) and medium (100 x 100 m) scales. These analyses were performed using the 'ape' and 'picante' packages of the R environmental (R Development Core Team, 2013).

Modeling approach to relate the divergence pattern to environmental and biotic variables

The most likelihood predictor of the wood density divergence pattern was assessed through the use of a model selection approach (Johnson and Omland 2004). The approach of model selection relies on selecting candidate models that correspond to ecological hypotheses of interest and, then, to select the model that assigns the highest likelihood given the empirical data set (Johnson and Omland 2004). The criterion for selecting the most likelihood model is based on the law of maximum likelihood (Burnham and Anderson 2002), penalizing more complex or larger number of parameters models. This criterion is called "Akaike Information Criterion" or AIC (Burnham and Anderson 2002).

First, we define the following general models:

model 1: $N(\mu, \sigma)$

model 2: $N(\mu, \sigma)\mu = \beta_0 + \beta_1 * X$

model 3: $N(\mu, \sigma)\mu = \beta_0 + \beta_1 * X; \sigma = e^{\beta_2 * X^{\beta_3}}$

Where μ is the mean, σ the standard deviation, β_0 and β_1 parameters of the linear relationship between μ and a given random response variable X, β_2 and β_3 parameters of the non-linear relationship between σ and a given response variable X. These Gaussian stochastic models without effect (model 1), with linear effect on μ (model 2) and heterocedastic with linear effect on μ (model 3) are used as a basis for testing the most likelihood predictor. The first performance test was carried out with the set of predictor variables (X) that we considered plausible, according to the ecological hypotheses. Then we selected the model that best explained our target response variable with the lowest AIC value. Finally, the selected model with the lowest AIC value was tested against with the Gaussian model with no effect (model 1). If the selected model with the random variable (model with linear effect) still showed the lowest AIC value, we confirmed the linear effect of the particular random predictor variable. We also used the method of maximum likelihood to estimate the parameters μ , σ , β_0 and β_1 of

each model, using the function *mle2* implemented in ‘*bbmle*’ package in the R environment (R Development Core Team, 2014). We included the heterocedastic model (model 3) in all performance tests. This procedure enabled us to detect and properly accommodate heterocedasticity, a case where the variance changes with the response variable.

Results

Despite the trend of increasing weighted wood density with increasing elevation (Figure 1), we observed no functional convergence of wood density in relation to elevation at the meta-community level ($\rho=0.26$, $p>0.1$, Figure 1). Community-weighted wood density ranged from 0.62 g cm^{-3} up to 0.69 g cm^{-3} (Figure 1).

We also observed no functional convergence of wood density in relation to slope both at small, considering the $10 \times 10 \text{ m}$ communities ($\rho=-0.01$, $p>0.1$, Figure 2), and medium scale, considering the $100 \times 100 \text{ m}$ communities ($\rho=0.08$, $p>0.1$, Figure 3). Although not significant, we also observed a trend in increasing weighted wood density with increasing slope at medium scale (Figure 3).

We observed changes in the wood density divergence pattern at medium scale ($100 \times 100 \text{ m}$) across the elevation gradient of the Atlantic forest (Table 1). SES.PW varied from -2.76 up to the highest positive value of 3.34 , indicating a gradient of functional trait assembly among the studied community: a continuum of extremely clustered communities up to extremely over-dispersed communities, in relation to wood density.

More important, the model selection approach revealed two equally plausible variables to explain the observed variation of SES.PW even after to confront with the model without effect (Table 2). The SES.PW reaches the maximum positive values, indicating a greater trait distance among co-occurring species than expected, in the lower gap phase values and lower slope values whereas reaches the extreme negative values (indicating trait clustering) in the higher values of gap phase and slope (Figure 4 and Figure 5). This is due the linear increase of gap phase in response of slope (Figure 6), suggesting a hierarchical effect.

At the small scale ($10 \times 10 \text{ m}$), SES.PW also changed from -3.6 up to 6 (Figure 7). However, any of selected variables were able to predict the observed variation of SES.PW in that scale.

Discussion

We first sought the functional convergence of wood density related to elevation gradient of the Atlantic forest and found no significance at medium scale. More important, functional convergence signal was also absent in relation to slope of terrain at both small and medium scales. Even observing the absence of functional convergence, we found that the pattern of wood density divergence changes across the elevation gradient of the Atlantic forest and its variation is predicted by a combination of past disturbance and slope. Surprisingly, we found a combined effect of slope of terrain indicating a hierarchical effect in the observed pattern of wood density divergence. In summary, we found communities showing species more closely related (in relation of wood density) in plots with advanced degree of forest maturity and under steep slope. Communities showing greater distance than expected, the inverse of trait clustering, were found in plots with low degree of forest maturity and gentle slopes.

For this observed variation of wood density divergence we hypothesized that: (1) Historic human-induced disturbance, which increases community wood density variance by creating gaps, do not reach steep slope areas; or (2) Steep slope pose a challenge to low wood density species and thus species with only wood density near the average values or a bit higher can survive on this terrain (Lawton 1984; Williamson 1984). Human-induced disturbance could be resulted from different sources such as selective logging in lowland forests (Joly *et al.* 2012), palm harvesting for the usage of palm heart (Brancalion *et al.*, 2012) and also from the recreational use of trails (Talora *et al.* 2007). It is feasible that steep slope areas probably drive off any kind of these human-induced disturbance practices.

The second and most likely hypothesis (2) could be reinforced by the higher gap phase values in steep slope, indicating communities with advanced degree of stability and low dynamism. (Williamson 1984) also found the lacking of extreme low wood density values in the middle elevation areas and lack of both extreme low and high wood density values in higher elevation areas among the elevation gradients of tropical forests and is consistent with the findings showed here where communities with species more closely related near the weighted wood density values were found in this areas. These findings also matches with the hypothesis proposed by Terborgh (1973) and confirmed by Swenson & Enquist (2007). The authors strongly suggest that species in communities on the more stressful end of a given abiotic gradient should generally have trait distributions that are constrained (Swenson and Enquist

2007). The stressful abiotic environment thus act as the primary determinant of trait variances (Swenson and Enquist 2007).

In conclusion, being a crucial functional trait determining intrinsic growth rates for species in tropical forests (Rüger *et al.* 2011) and also probability of mortality (Chao *et al.* 2008) we do expect under these circumstances low dynamism in steep slope and advanced gap phase areas when compared to areas with gentle slope and with low gap phase values. The lacking of species with extreme low wood density values in steep slope and advanced gap phase might leads to low mortality and growth rates at community-level.

Acknowledgements

This research was co-supported by the Brazilian National Research Council/CNPq (PELD Process 403710/2012-0), by the State of São Paulo Research Foundation/FAPESP as part of the projects PELD/BIOTA (Process 2012/51872-5, within the BIOTA/FAPESP Program - The Biodiversity Virtual Institute (www.biota.org.br). COTEC/IF 002.766/2013 e 010.631/2013 permits. M. A. S. Scaranello was also supported by grant 2011/11604-9, São Paulo Research Foundation (FAPESP).

References

Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For. Ecol. Manag.* **260**, 679–691.

Baker, T. R., Phillips, O. L., Laurance, W. F., Pitman, N. C. A., Almeida, S., Arroyo, L., DiFiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T. J. (2009) Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*.

Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., others (2004) Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Change Biol.* **10**, 545–562.

- Brancalion, P. H. S., Vidal, E., Lavoretti, N. A., Batista, J. L. F., Rodrigues, R. R. (2012) Soil-mediated effects on potential *Euterpe edulis* (Arecaceae) fruit and palm heart sustainable management in the Brazilian Atlantic Forest. *For. Ecol. Manag.*
- Brokaw, N. V. L. (1985) Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*. **66**, 682–687.
- Burnham, K. P., Anderson, D. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference*. 2nd edn. Springer.
- Chao, K.-J., Phillips, O. L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martínez, R. V. (2008) Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *J. Ecol.* **96**, 281–292.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* **12**, 351–366.
- Eisenlohr, P. V., Alves, L. F., Bernacci, L. C., Padgurschi, M. C. G., Torres, R. B., Prata, E. M. B., dos Santos, F. A. M., Assis, M. A., Ramos, E., Rochelle, A. L. C., Martins, F. R., Campos, M. C. R., Pedroni, F., Sanchez, M., Pereira, L. S., Vieira, S. A., Gomes, J. A. M. A., Tamashiro, J. Y., Scaranello, M. A. S., Caron, C. J., *et al.* (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* **22**, 2767–2783.
- Feeley, K. J., Davies, S. J., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., Supardi, M. N. N., Kassim, A. R., Tan, S., Chave, J. (2007) The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 2857–2864.
- Hutchinson, M. F. (1989) A new procedure for gridding elevation and stream line data with automatic removal of spurious pits. *J. Hydrol.* **106**, 211–232.
- Johnson, J. B., Omland, K. S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 101–108.
- Joly, C. A., Assis, M. A., Bernacci, L. C., Tamashiro, J. Y., Campos, M. C. R., Gomes, J. A. M. A., Lacerda, M. S., Santos, F. A. M., Pedroni, F., Pereira, L. S. (2012) Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. **12**, 125–145.

Kraft, N. J., Valencia, R., Ackerly, D. D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*. **322**, 580–582.

Laliberté, E., Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. **91**, 299–305.

Lawton, R. O. (1984) Ecological Constraints on Wood Density in a Tropical Montane Rain Forest. *Am. J. Bot.* **71**, 261.

Liu, X., Swenson, N. G., Zhang, J., Ma, K. (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct. Ecol.* **27**, 264–272.

Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., *et al.* (2006) The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Glob. Change Biol.* **12**, 1107–1138.

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* **24**, 867–876.

Oliveira-Filho, A. T., Fontes, M. A. L. (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate¹. *Biotropica*. **32**, 793–810.

Pillar, V. D., Duarte, L. S., Sosinski, E. E., Joner, F. (2009) Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *J. Veg. Sci.* **20**, 334–348.

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martinez-Ramos, M., Mazer, S. J. (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*. **89**, 1908–1920.

- Rapp, J. M., Silman, M. R., Clark, J. S., Girardin, C. A. J., Galiano, D., Tito, R. (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*. **93**, 2061–2072.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S. P., Condit, R. (2011) Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos*. **120**, 1047–1056.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J. (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am. J. Bot.*. **94**, 451–459.
- Talora, D. C., Magro, T. C., Schilling, A., Forets, C. (2007) Impacts associated with trampling on tropical sand dune vegetation. *Snow Landsc. Res.*. **81**. [online]. Available from: <http://www.wsl.ch/publikationen/pdf/8189.pdf> [Accessed October 30, 2014].
- Terborgh, J. (1973) On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *Am. Nat.*. **107**, 481–501.
- de Toledo, J. J., Magnusson, W. E., Castilho, C. V., Nascimento, H. E. M. (2011) How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *For. Ecol. Manag.*. **262**, 331–338.
- Vieira, S. A., Alves, L. F., Duarte-Neto, P. J., Martins, S. C., Veiga, L. G., Scaranello, M. A., Picollo, M. C., Camargo, P. B., do Carmo, J. B., Neto, E. S., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2011) Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecol. Evol.*. **1**, 421–434.
- Williamson, G. B. (1984) Gradients in Wood Specific Gravity of Trees. *Bull. Torrey Bot. Club*. **111**, 51.

Tables

Table 1. Slope ($^{\circ}$), gap phase, elevation (m) and standardized effect size of mean pairwise trait distance (SES.PW) in each permanent plot across the altitudinal gradient in the Atlantic forest.

Plot code	Slope ($^{\circ}$)	Gap phase	Elevation (m)	SES.PW
A	1.3	0.048	10.1	0.02
B	15.1	0.111	45.5	0.15
C	16.1	0.089	63.7	0.54
D	13.0	0.105	57.0	0.81
E	11.2	0.117	73.0	0.93
F	12.0	0.080	104.8	3.34
G	12.5	0.151	188.5	0.41
H	9.4	0.151	207.9	-0.53
I	27.7	0.175	350.3	0.65
J	26.0	0.181	375.0	-0.72
K	25.9	0.149	1066.0	-2.76
M	26.1	0.188	1045.0	-2.29
N	16.0	0.145	1025.0	0.17

Table 2. Analysis of the best predictor of standardized effect size of mean pairwise trait distance (SES.PW) and parameter estimates of the candidate models chosen for the model selection approach. SES.PW was modeled as a linear model of: gap phase, slope, H. gap phase (heterocedastic model), Gaussian only without effect- $N(\mu, \sigma)$ and H. slope (heterocedastic model). Δ AIC less than 2 indicates models equally plausible to explain the SES.PW variable.

Model	Δ AIC	df	Model parameters					
			μ	σ	β_0	β_1	a	b
<i>SES.PW ~ Gap phase</i>	0.0	3	-	1.21	2.59	-19.51	-	-
<i>SES.PW ~ Slope</i>	1.3	3	-	1.27	1.54	-0.09	-	-
<i>SES.PW ~ H. Gap phase</i>	1.6	4	-	-	2.90	-21.68	0.50	-0.32
<i>SES.PW ~ $N(\mu, \sigma)$</i>	2.7	2	0.06	1.45	-	-	-	-
<i>SES.PW ~ H. slope</i>	3.3	4	-	-	1.65	-0.10	0.33	-0.04

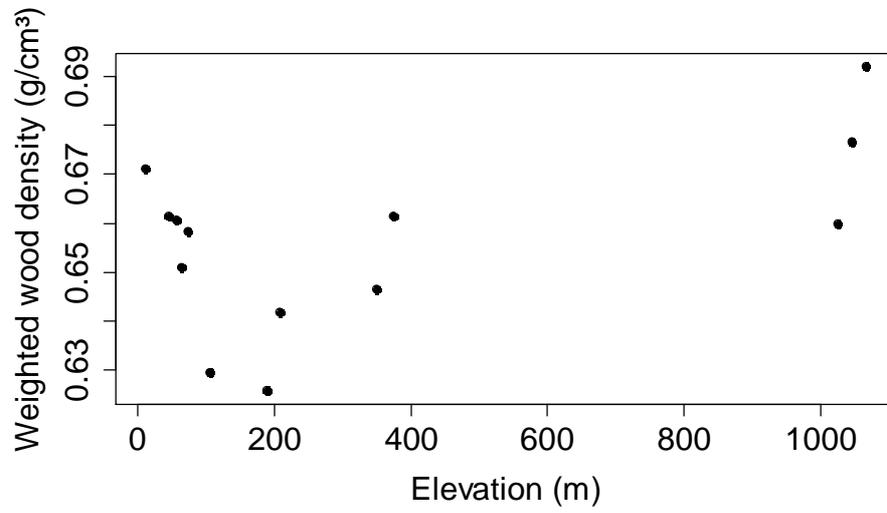
Figures

Figure 1. Relationship between weighted wood density (g/cm^3) and elevation (m) at community level (100 x 100 m).

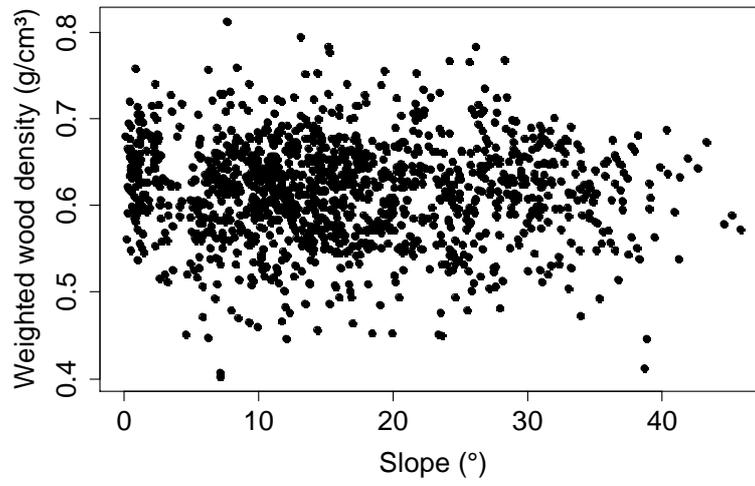


Figure 2. Relationship between weighted wood density (g/cm³) and slope (°) at small scale (10 x 10 m).

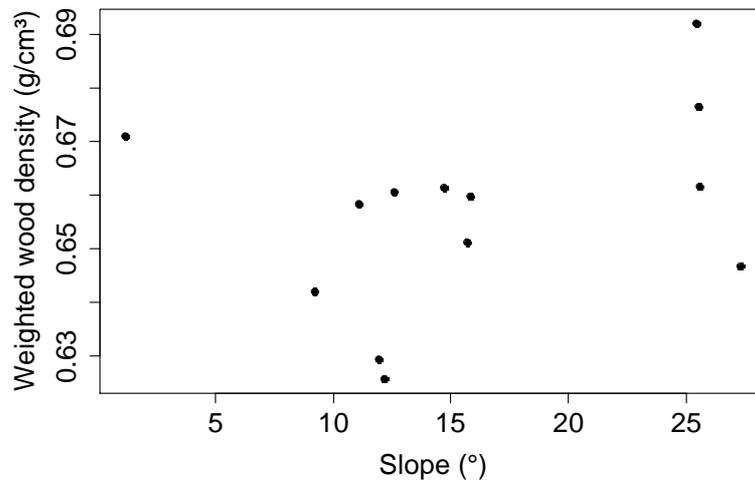


Figure 3. Relationship between weighted wood density (g/cm³) and slope (°) at medium scale (100 x 100 m).

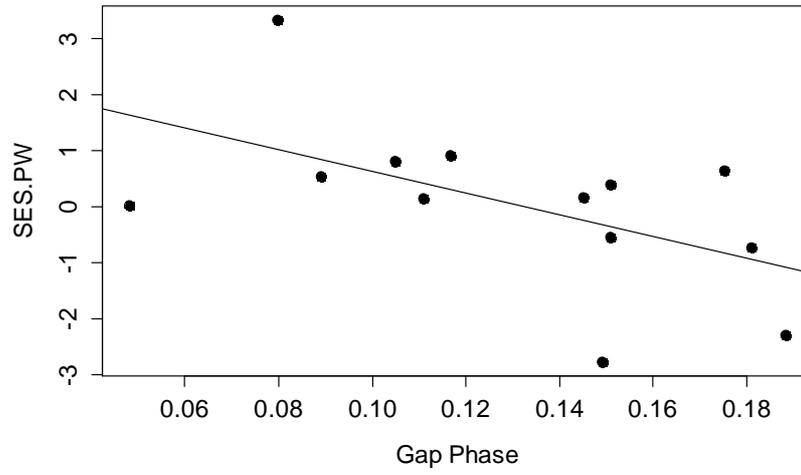


Figure 4. Relationship between SES.PW and Gap Phase at medium scale (100 x 100 m).

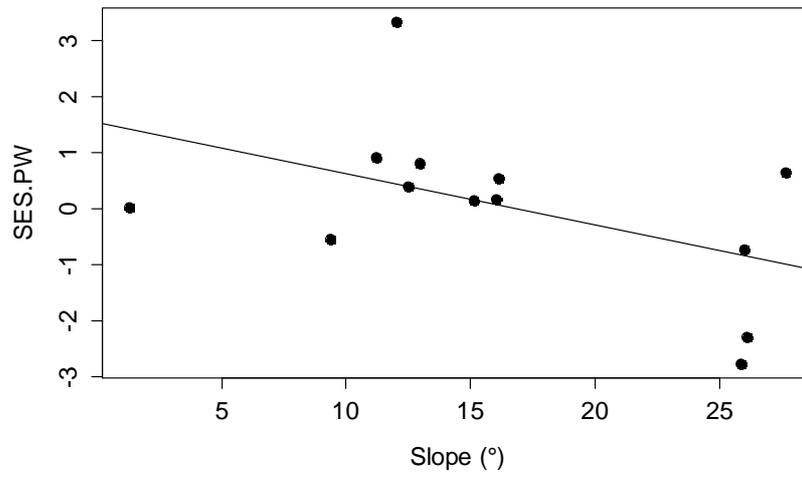


Figure 5. Relationship between SES.PW and Slope (°) at medium scale (100 x 100 m).

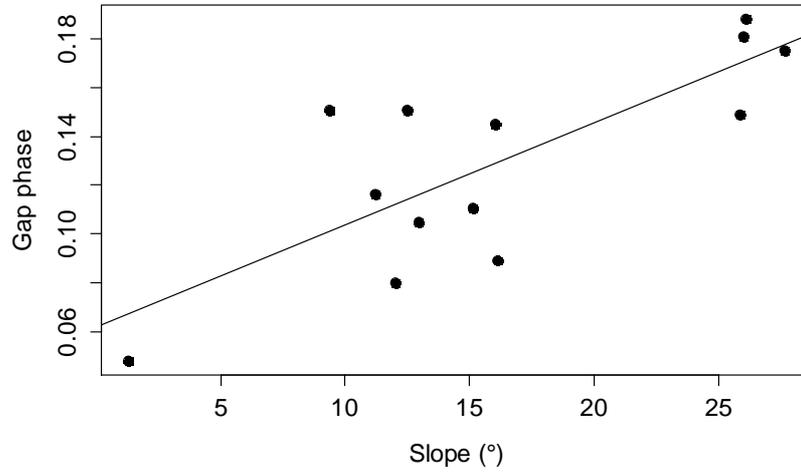


Figure 6. Relationship between Gap phase and Slope (°) at medium scale (100 x 100 m).

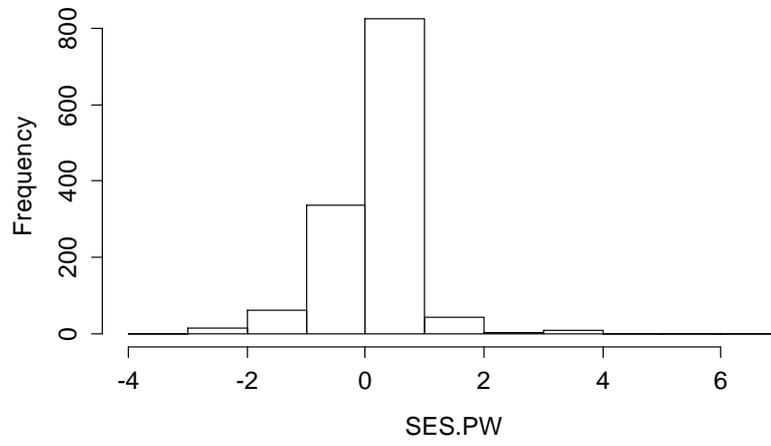


Figure 7. Histogram of SES.PW at small scale (10 x 10 m).

A densidade da madeira e sua divergência como preditores do crescimento arbóreo em múltiplas escalas ao longo de um gradiente de altitude na floresta Atlântica

Marcos A. S. Scaranello^{1*}, Simone A. Vieira², Luciana F. Alves³, Plinio B. Camargo⁴ & Carlos A. Joly¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP, São Paulo, Campinas, Brasil

² Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais-NEPAM, Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP, São Paulo, Campinas, Brasil

³ Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Recursos Genéticos Vegetais, Instituto Agrônômico de Campinas (IAC), Campinas, SP, Brasil

⁴ Laboratório de Ecologia Isotópica, Centro de Energia Nuclear na Agricultura-CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brasil

* Corresponding author: masscaranello@gmail.com. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo - Campinas – São Paulo State. P.O. Box: 6109

Resumo - O crescimento diamétrico absoluto (CDA_{scaled}), o crescimento relativo em área basal (CR_{stand}) e a produtividade primária líquida das árvores (PPLA) no nível da comunidade florestal tendem a diminuir com o aumento da altitude em gradientes de elevação. Entretanto, o histórico de perturbação do passado pode também determinar as variações observadas de CDA_{scaled} , CR_{stand} e PPLA em florestas tropicais e superar o efeito do gradiente ambiental. Em ambos os casos, mudanças na composição florística e diversidade funcional acompanham o gradiente ambiental ou de regeneração. A densidade da madeira é um atributo funcional chave que integra o custo-benefício entre crescimento e sobrevivência e determina o crescimento no nível de espécie e da comunidade em alguns locais. Neste estudo, respondemos as seguintes questões: (1) A densidade da madeira é capaz de prever o CDA_{sp} no nível de espécie na floresta Atlântica? (2) A divergência da densidade da madeira está determinando a variação observada do CDA_{scaled} , CR_{stand} e PPLA da comunidade arbórea na floresta Atlântica ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar? O efeito da densidade da madeira sobre o CDA_{sp} no nível de espécie foi site-específico. Observamos o efeito em 4 de 13 parcelas permanentes. Não detectamos o efeito da variável altitude sobre o CDA_{scaled} , CR_{stand} e PPLA das árvores vivas. O índice de divergência da densidade da madeira foi capaz de explicar a variação observada no CDA_{scaled} e também está determinando o CR_{stand} na escala da comunidade. As áreas de maior divergência funcional, que coincidem com as áreas que apresentam maior grau de perturbação, crescem mais quando comparadas com as áreas de menor divergência funcional ou maior agrupamento funcional que coincidem com as áreas que apresentam menor grau de distúrbio.

Palavras-chave: produtividade florestal; distúrbio local; densidade da madeira; diversidade funcional.

Introdução

Os gradientes ambientais podem atuar como verdadeiros experimentos em larga escala para ajudar a responder importantes questões ecológicas (Mcgill *et al.* 2006). Uma delas é como será o funcionamento das florestas tropicais em resposta as mudanças do clima (Rapp *et al.* 2012). Por exemplo, entender como o crescimento em múltiplas escalas responderá ao aumento da temperatura pode ajudar a entender como se comportará o ciclo do carbono florestal nos trópicos (Clark *et al.* 2003; Rapp *et al.* 2012).

O crescimento – definido aqui como o crescimento diamétrico absoluto (CDA) e o crescimento relativo em área basal (CR) - ao nível da comunidade e a produtividade – definido aqui como a produtividade primária líquida das árvores (PPLA) - tendem a diminuir com o aumento da altitude em gradientes de elevação de florestas tropicais em resposta à diminuição da temperatura (Girardin *et al.* 2010; Rapp *et al.* 2012). Algumas hipóteses têm sido levantadas para explicar o presente declínio: (1) o efeito direto metabólico da temperatura sobre a fotossíntese, mostrando um aumento até um ponto de estabilização e então declínio da fotossíntese com o aumento da temperatura (Brown *et al.* 2004); (2) o efeito indireto do gradiente de temperatura gerando mudanças na composição florística que por sua vez resulta em diminuição no CDA, CR e PPLA, nesse caso se as espécies estão distribuídas ao longo do gradiente em relação a suas taxas de crescimento fundamentais (Rapp *et al.* 2012). Entretanto, o grau de perturbação natural ou antrópico também pode determinar as variações de CDA, CR e PPLA em florestas tropicais no nível da comunidade (Feeley *et al.* 2007) e superar o efeito do gradiente ambiental. Por isso é necessário uma abordagem analítica de inferência estatística que confronte o maior número possível de hipóteses teóricas (Burnham and Anderson 2002).

A influência do grau de perturbação sobre o CDA, CR e a PPLA no nível da comunidade em uma floresta tropical também é acompanhada por mudanças na composição florística (Feeley *et al.* 2007). Em conjunto com a variação na composição florística, é também esperado variações na composição funcional. A densidade da madeira, por exemplo, é um atributo funcional determinante do crescimento tanto no nível de espécie (Poorter *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2012) quanto também tem sido levantada como potencial determinante de dinâmica e produtividade na Amazônia através da variação do seu valor médio ponderado (Baker *et al.* 2009). Áreas dominadas por manchas de clareiras em estágio inicial de regeneração, seguido de um evento natural (ex. queda de uma árvore de grande porte) ou

antrópico (ex. corte seletivo de madeira), tendem a exibir maior número de espécies de baixa densidade da madeira que coexistem com espécies de média e alta densidade da madeira (Brokaw 1985). Essas áreas, então, apresentam maior divergência funcional relacionada à densidade da madeira no nível da comunidade quando comparadas com as áreas que apresentam predomínio de manchas em estágio de regeneração mais avançado (Capítulo 2).

Ao longo do gradiente de altitude da floresta Atlântica da Serra do Mar a divergência da densidade da madeira da comunidade arbórea – representado neste trabalho como a distância média de um determinado atributo funcional entre pares de espécies (SES.PW) – varia desde mais agrupado até muito disperso e está sendo determinada por uma combinação do grau de perturbação – aqui definido como a dinâmica interna de clareira devido a distúrbios locais e regeneração subsequente - e inclinação média do terreno (Capítulo 2). No caso do gradiente de elevação da Serra do Mar, nossa hipótese é de que a inclinação do terreno impõe uma restrição para a permanência e sobrevivência de espécies de baixa densidade da madeira (Capítulo 2). Tal imposição, conseqüentemente, resulta em comunidades mais estáveis, menos dinâmicas e com predominância de manchas em estágios mais avançados de distúrbio local e regeneração subsequente. Dentro desse contexto, a primeira pergunta que buscamos responder neste trabalho é: (1) A densidade da madeira é capaz de prever o CDA no nível de espécie na floresta tropical Atlântica? Verificado o efeito da densidade da madeira sobre o CDA em nível de espécie, a segunda pergunta que buscamos responder foi: (2) A divergência da densidade da madeira está determinando a variação observada do CDA, CR e PPLA da floresta Atlântica ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar? A expectativa é de que o CDA, CR e PPLA no nível da comunidade diminuam em resposta ao gradiente observado de divergência da densidade da madeira desde mais disperso a mais agrupado. Em resumo, esperamos encontrar comunidades de menor crescimento em áreas de maior agrupamento funcional (“*trait clustering*”). Através de uma abordagem de seleção de modelos (Burnham and Anderson 2002), respondemos essa segunda questão incluindo além da variável distância média de um determinado atributo funcional entre pares de espécies também a variável altitude em relação ao nível do mar. Esse procedimento permitiu-nos confrontar duas hipóteses teóricas de maneira simultânea e assim selecionar a variável mais plausível para explicar o crescimento e produtividade da comunidade arbórea.

Material e métodos

Área de estudo, desenho amostral e inventário florestal

Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, região sudeste do Brasil (23°34'S e 45°02'W; 23°17'S e 45°11'W). Para responder as questões propostas neste capítulo, utilizamos 13 parcelas permanentes de 1-ha (100 x 100 m) de uma rede de parcelas permanentes estabelecidas entre 2005 e 2006 que engloba um gradiente de elevação de aproximadamente 1080 m (Joly *et al.* 2012).

A vegetação é classificada como: Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas até Floresta Ombrófila Densa Montana de acordo com sua altitude em relação ao nível do mar (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Os solos são classificados como Cambissolos em todo o gradiente, com exceção de uma das parcelas localizadas próxima a praia da Fazenda que é classificado como Neossolo Quartzarênico, onde encontra-se a floresta de restinga (Eisenlohr *et al.* 2013). No geral, os solos apresentam baixo pH e baixa concentração de nutrientes em todo o gradiente (Eisenlohr *et al.* 2013) e os estoques de carbono e nitrogênio aumentam significativamente com a altitude (Vieira *et al.* 2011). Os solos são rasos e bem drenados com exceção do Neossolo Quartzarênico próximo a praia da Fazenda que apresenta regimes sazonais de inundação (Alves *et al.* 2010; Eisenlohr *et al.* 2013).

Realizamos o inventário florestal no momento da implantação das parcelas permanentes e após 2 e 4 anos, totalizando 6 anos de estudo de dinâmica florestal. O protocolo adotado de implantação e remedição das parcelas permanentes seguiu uma adaptação do protocolo amplamente utilizado na Amazônia (Phillips *et al.* 2009), adaptado pra floresta Atlântica (Alves *et al.* 2010). Durante os inventários florestais, todos os indivíduos com o diâmetro a altura do peito (DAP) maior ou igual a 4,8 cm foram marcados com placas de alumínio, mensurados e verificado o status de vivo ou morto. As medidas do DAP foram realizadas sempre no mesmo ponto, a 1,30 m, ou acima de irregularidades (Alves *et al.* 2010). Os inventários florestais foram realizados na mesma época do ano para evitar anomalias de crescimento devido às variações de conteúdo de água no tronco. Os dados utilizados neste capítulo se referem ao intervalo de crescimento entre 2005-2007 a 2011/2012.

Crescimento (CDA e CR) em múltiplas escalas e produtividade (PPLA)

O CDA em nível de espécie foi representado pelo crescimento em diâmetro absoluto médio:

$$CDA_{sp} = (DAP_f - DAP_i)/t$$

Onde CDA_{sp} é crescimento absoluto em diâmetro, DAP_i é o DAP no ano da implantação da parcela permanente e DAP_f é o DAP após um determinado tempo t em anos. O CDA_{sp} médio por espécie foi calculado para cada parcela permanente de 1-ha. Estimamos também o CDA de cada indivíduo arbóreo em cada parcela permanente e ampliamos para a escala de 1-ha (100 x 100 m) para obter um valor representativo do crescimento individual em uma escala mais ampla (comunidade) como em (Feeley *et al.* 2007). A ampliação do crescimento arbóreo individual para a escala de 1-ha foi realizada ajustando funções probabilísticas ao dado de crescimento e estimando o valor esperado da distribuição correspondente em cada parcela permanente (ex. a média em uma distribuição normal). O dado de crescimento absoluto em diâmetro individual apresentou distribuição log-normal em todas as parcelas permanentes. O valor ampliado, chamado aqui de CDA_{scaled} , apresenta unidade de $mm\text{ ano}^{-1}$. Além do crescimento individual ampliado para a escala da unidade amostral de 1-ha e o crescimento no nível de espécie, estimamos também o que chamamos de crescimento no nível da comunidade (Feeley *et al.* 2007). Esse crescimento foi representado pelo crescimento relativo em área basal e foi calculado de acordo com a seguinte fórmula:

$$CR_{stand} = \frac{\ln(AB_f) - \ln(AB_i)}{t}$$

Onde o CR_{stand} é o crescimento relativo no nível da comunidade, AB é a área basal de todas as árvores no início (AB_i) e no final (AB_f) do intervalo considerado em um determinado tempo t em anos. Consideramos apenas as árvores vivas para este cálculo (Feeley *et al.* 2007).

A PPLA (produtividade primária líquida das árvores) em nível da comunidade foi representada pelo incremento em biomassa dos indivíduos arbóreos vivos somados em cada parcela permanente. A biomassa foi estimada através da equação pan-tropical proposta por (Chave *et al.* 2005) para florestas úmidas (“*moist forests*”) com as seguintes variáveis independentes: DAP, altura total e densidade da madeira por espécie. A altura total foi estimada através de modelos locais de relação diâmetro-altura (Scaranello *et al.* 2012).

Abordagem de seleção de modelos para responder as questões ecológicas

A primeira questão estabelecida neste trabalho é sobre a capacidade da densidade da madeira predizer o crescimento em diâmetro absoluto (CDA_{sp}) no nível de espécie, como descrito em (Poorter *et al.* 2008). Respondemos essa pergunta através de uma abordagem de seleção de modelos (Burnham and Anderson 2002; Johnson and Omland 2004).

Primeiro, definimos os seguintes modelos gerais:

modelo 1: $N(\mu, \sigma)$

modelo 2: $N(\mu, \sigma)\mu = \beta_0 + \beta_1 * X$

modelo 3: $N(\mu, \sigma)\mu = \beta_0 + \beta_1 * X; \sigma = \exp(\beta_2) * X^{\beta_3}$

Onde μ é a média, σ o desvio padrão, β_0 , β_1 , β_2 e β_3 parâmetros da relação linear entre a μ e uma determinada variável resposta aleatória X e de uma relação de potência entre σ e X . Esses modelos estocásticos gaussianos ou “normais” sem efeito (modelo 1), com efeito linear para a média (modelo 2) e efeito linear para a média e de potência para o desvio padrão (modelo 3) é que utilizamos como base para responder as questões. Incluímos o terceiro modelo para acomodar heterocedasticidade, ou seja, quando também existe o aumento ou diminuição do desvio padrão em função da variável aleatória X . Após definir os modelos, o próximo passo é realizar um teste de desempenho de modelos utilizando o critério de Akaike, ou AIC (Burnham and Anderson 2002). Se o modelo 2 ou modelo 3 forem os modelos escolhidos de acordo com o AIC, podemos concluir que existe um efeito da densidade da madeira sobre o crescimento no nível de espécie. Os parâmetros de todos os modelos foram estimados através do método da máxima verossimilhança (Johnson and Omland 2004). A mesma lógica foi utilizada para responder a segunda questão estabelecida neste estudo. Para a segunda questão, utilizamos as variáveis altitude em relação ao nível do mar (m) e a distância média de um determinado atributo funcional entre pares de espécies (chamado de SES.PW ao longo do texto). O SES.PW foi calculado utilizando metodologia padrão (Liu *et al.* 2013), considerando apenas a densidade da madeira como atributo funcional alvo.

Resultados

A densidade da madeira é capaz de prever o CDA_{sp} em nível de espécie?

O efeito da densidade da madeira sobre o CDA_{sp} no nível de espécie foi site-específico (Tabela 1). Observamos o efeito da densidade da madeira sobre o CDA_{sp} em 4 parcelas de 13. Como descrito na literatura (Poorter *et al.* 2008), o crescimento diminui com o aumento da densidade da madeira (Tabela 1, Figura 1-4). É possível notar a heterocedasticidade em todas as parcelas onde a densidade da madeira foi capaz de prever o crescimento (Figura 1-4, Tabela 1), capturado pelo teste de desempenho de modelos (Tabela 1).

A divergência da densidade da madeira está determinando a variação observada do CDA_{scaled} , CR_{stand} e PPLA da floresta Atlântica ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar?

De acordo com a expectativa inicial, o índice de divergência da densidade da madeira (SES.PW) está determinando a variação observada no crescimento diamétrico absoluto ampliado na escala da comunidade (CDA_{scaled} , mm ano^{-1}) e também está determinando o crescimento relativo em área basal na escala da comunidade (CR_{stand}), como mostram as figuras 5 e 6. O CDA_{scaled} variou de 0,84 até 0,89 mm ano^{-1} (Tabela 2). O CR_{stand} (multiplicado por 100) variou de 1,32 até 1,65 (Tabela 2). O efeito da variável SES.PW sobre as duas variáveis de crescimento na escala da comunidade avaliadas neste estudo foi confirmado através do teste de desempenho de modelos (Tabela 3). O crescimento diamétrico absoluto individual ampliado (CDA_{scaled}) e o crescimento relativo em área basal (CR_{stand}), ambos em nível da comunidade, aumenta com a variável aleatória SES.PW. As áreas de maior agrupamento funcional relacionado a densidade da madeira crescem menos quando comparadas com as áreas de maior dispersão funcional.

O efeito da variável altitude sobre o crescimento absoluto e relativo não foi detectado através da abordagem de seleção de modelos (Figura 7 e Figura 8), apesar da tendência de declínio. O efeito da altitude e do SES.PW sobre a produtividade primária líquida das árvores (PPLA) também não foi significativo e revelou uma tendência de aumento com o aumento da altitude (Figura 9). Sendo essa variável o resultado de uma soma, essa tendência de aumento pode estar relacionada com variações de estrutura da floresta (Tabela 2).

Discussão

A divergência da densidade da madeira foi capaz de prever o crescimento no nível da comunidade ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar. Mais importante, a variação observada na divergência da densidade da madeira não está seguindo o padrão geralmente encontrado em gradientes de elevação e que conseqüentemente resulta na diminuição do crescimento com o aumento da altitude (Rapp *et al.* 2012). Em resumo, as comunidades com menores taxas de crescimento foram encontradas nas áreas de maior agrupamento funcional (“*trait clustering*”) ou menor diversidade funcional do que esperado por um modelo nulo (Liu *et al.* 2013) ao passo que comunidades com as maiores taxas de crescimento foram encontradas nas áreas de maior diversidade funcional ou áreas de maior divergência funcional (“*trait over-dispersion*”), com relação a densidade da madeira.

A divergência da densidade da madeira está sendo determinada por uma combinação de grau de distúrbio e da inclinação do terreno (Capítulo 2). Nesse contexto é importante testar um possível efeito da inclinação do terreno no crescimento em nível de espécie para detectar se existe alguma restrição da inclinação no crescimento das espécies que ocorrem em todo o gradiente, desde as áreas menos inclinadas até as mais inclinadas. Se o efeito não for detectado, é possível concluir que as variações na composição florística impostas pela combinação da inclinação do terreno e estágio de clareira, como discutido no capítulo anterior, está determinando o padrão de divergência da densidade da madeira que por sua vez está impactando o crescimento em nível da comunidade. Para isso estimamos o crescimento em nível de espécie para cinco (5) espécies que ocorrem em todo o gradiente de elevação (Figura 10-14). Observamos o efeito da inclinação do terreno sobre o crescimento em nível de espécie apenas para uma espécie de cinco testadas, a espécie *Marlierea tomentosa* (Figura 10-14). Portanto, é possível concluir que não existe um efeito restritivo da inclinação do terreno sobre o crescimento observado.

A inclinação do terreno provavelmente está atuando como uma determinadora de nicho de espécies, como discutido no capítulo anterior. As áreas de inclinação mais acentuadas impõe um desafio para espécies de baixa densidade da madeira (Capítulo 2), reforçando a teoria de que ambientes estressantes atuam diminuindo a variância de determinados atributos funcionais (Swenson and Enquist 2007). Essa restrição resulta em comunidades com distribuição do atributo funcional alvo mais agrupado (redundância funcional), apresentando espécies mais próximas dos valores médios de densidade da madeira,

nas áreas mais inclinadas. A distribuição mais agrupada de valores de densidade da madeira, por sua vez, proporciona comunidades mais estáveis e menos dinâmicas quando comparadas com as áreas com distribuição mais dispersa ou mais divergente. Os valores de grau de perturbação, representado pela variável estágio de clareira (Feeley *et al.* 2007), reforçam essa condição. As áreas mais inclinadas apresentaram os maiores valores de estágio de clareira (Capítulo 2). Por fim, a combinação desses fatores resulta no padrão observado de crescimento no nível de comunidade encontrado neste capítulo: as parcelas permanentes sobre as áreas mais inclinadas crescem menos quando comparadas com as áreas menos inclinadas e de menor estágio de clareira. Apenas o incremento em biomassa dos indivíduos arbóreos vivos não acompanha essa tendência, pelo fato de ser uma variável de muita dependência estrutural (densidade de indivíduos arbóreos por hectare, por exemplo).

Referências

- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For. Ecol. Manag.* **260**, 679–691.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Laurance, W. F., Pitman, N. C. A., Almeida, S., Arroyo, L., DiFiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T. J. (2009) Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*.
- Brokaw, N. V. L. (1985) Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*. **66**, 682–687.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. **85**, 1771–1789.
- Burnham, K. P., Anderson, D. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference*. 2nd edn. Springer.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra,

- B., Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. **145**, 87–99.
- Clark, D. A., Piper, S. C., Keeling, C. D., Clark, D. B. (2003) Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **100**, 5852–5857.
- Eisenlohr, P. V., Alves, L. F., Bernacci, L. C., Padgurschi, M. C. G., Torres, R. B., Prata, E. M. B., dos Santos, F. A. M., Assis, M. A., Ramos, E., Rochelle, A. L. C., Martins, F. R., Campos, M. C. R., Pedroni, F., Sanchez, M., Pereira, L. S., Vieira, S. A., Gomes, J. A. M. A., Tamashiro, J. Y., Scaranello, M. A. S., Caron, C. J., *et al.* (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* **22**, 2767–2783.
- Feeley, K. J., Davies, S. J., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., Supardi, M. N. N., Kassim, A. R., Tan, S., Chave, J. (2007) The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 2857–2864.
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K. J., Rapp, J., Silva-Espejo, J. E., Silman, M., Salinas, N., Whittaker, R. J. (2010) Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Glob. Change Biol.* **16**, 3176–3192.
- Johnson, J. B., Omland, K. S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 101–108.
- Joly, C. A., Assis, M. A., Bernacci, L. C., Tamashiro, J. Y., Campos, M. C. R., Gomes, J. A. M. A., Lacerda, M. S., Santos, F. A. M., Pedroni, F., Pereira, L. S. (2012) Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. **12**, 125–145.
- Liu, X., Swenson, N. G., Zhang, J., Ma, K. (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct. Ecol.* **27**, 264–272.
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 178–185.

- Oliveira-Filho, A. T., Fontes, M. A. L. (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica*. **32**, 793–810.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Feldpausch, T. R., Brien, R. (2009) RAINFOR field manual for plot establishment and remeasurement. *Livro*. [online]. Available from: http://www.rainfor.net/upload/ManualsEnglish/RAINFOR_field_manual_version_June_2009_ENG.pdf [Accessed December 3, 2012].
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. J. (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*. **89**, 1908–1920.
- Rapp, J. M., Silman, M. R., Clark, J. S., Girardin, C. A. J., Galiano, D., Tito, R. (2012) Intra- and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*. **93**, 2061–2072.
- Rüger, N., Wirth, C., Wright, S. J., Condit, R. (2012) Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*. **93**, 2626–2636.
- Scaranello, M. A. da S., Alves, L. F., Vieira, S. A., Camargo, P. B. de, Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2012) Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest trees in southeastern Brazil. *Sci. Agric.* **69**, 26–37.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J. (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am. J. Bot.* **94**, 451–459.
- Vieira, S. A., Alves, L. F., Duarte-Neto, P. J., Martins, S. C., Veiga, L. G., Scaranello, M. A., Picollo, M. C., Camargo, P. B., do Carmo, J. B., Neto, E. S., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2011) Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecol. Evol.* **1**, 421–434.

Tabelas

Tabela 1. Análise do efeito da densidade da madeira sobre o crescimento em diâmetro absoluto no nível de espécie (CDA_{sp}). Modelo escolhido: modelo selecionado pelo teste de desempenho utilizando AIC. Modelo 1: indica ausência de efeito; Modelo 3: indica presença de efeito (modelo heterocedástico). μ : valor transformado em log.

Código da parcela	Modelo escolhido	Parâmetros do modelo escolhido					
		β_0	β_1	β_2	β_3	μ	σ
A	Modelo 1	-	-	-	-	2,449	0,116
B	Modelo 3	2,865	-0,545	-2,554	-1,757	-	-
C	Modelo 3	2,615	-0,169	-2,599	-0,999	-	-
D	Modelo 3	2,617	-0,291	-2,943	-1,777	-	-
E	Modelo 1	-	-	-	-	2,505	0,215
F	Modelo 1	-	-	-	-	2,603	0,224
G	Modelo 3	2,703	-0,341	-2,421	-1,044	-	-
H	Modelo 1	-	-	-	-	2,506	0,197
I	Modelo 1	-	-	-	-	2,421	0,100
J	Modelo 1	-	-	-	-	2,435	0,140
K	Modelo 1	-	-	-	-	2,451	0,158
M	Modelo 1	-	-	-	-	2,385	0,070
N	Modelo 1	-	-	-	-	2,448	0,160

Tabela 2. Crescimento diamétrico absoluto ampliado na escala da comunidade (CDA_{scaled}), índice de divergência da densidade da madeira (SES,PW), biomassa viva acima do solo, produtividade primária líquida das árvores (PPLA), crescimento relativo em área basal da comunidade (CR_{stand} , multiplicado por 100) e elevação em relação ao nível do mar em cada parcela permanente deste estudo.

Código da parcela	CDA_{scaled}	SES,PW	Biomassa viva		CR_{stand}	Altitude (m)
	ampliado ($mm\ ano^{-1}$)		acima do solo ($Mg\ ha^{-1}$)	PPLA ($Mg\ ha^{-1}\ ano^{-1}$)		
A	1,12	0,02	164,0	3,25	1,91	10,1
B	1,40	0,15	215,0	3,76	1,95	45,5
C	1,64	0,54	198,7	4,22	2,27	63,7
D	1,14	0,81	231,0	3,66	1,60	57,0
E	1,27	0,93	243,7	3,95	1,57	73,0
F	1,89	3,34	202,8	6,36	2,65	104,8
G	1,19	0,41	281,2	4,78	1,67	188,5
H	1,23	-0,53	265,8	5,34	1,89	207,9
I	0,84	0,65	302,9	5,02	1,32	350,3
J	1,11	-0,72	325,5	4,74	1,37	375,0
K	1,12	-2,76	314,1	5,18	1,53	1066,0
M	0,96	-2,29	341,4	4,91	1,33	1045,0
N	1,50	0,17	267,5	5,88	1,97	1025,0

Tabela 3. Efeito do índice de divergência da densidade da madeira (SES.PW) sobre o crescimento diamétrico absoluto (CDA_{scaled}) e crescimento em área basal relativo (CR_{stand}) ambos em nível da comunidade. O modelo escolhido através do teste de desempenho de modelos foi o modelo 2, com o efeito da variável SES.PW sobre a variável CDA_{scaled} e CR_{stand} .

Variável	Modelo escolhido	Parâmetros do modelo		
		β_0	β_1	σ
CDA (mm ano-1)	$CDA_{scaled} \sim N(\mu, \sigma) \mu = \beta_0 + \beta_1 * SES.PW$	1.099	0.943	0.199
Crstand	$CR_{stand} \sim N(\mu, \sigma) \mu = \beta_0 + \beta_1 * SES.PW$	0.157	0.120	0.029

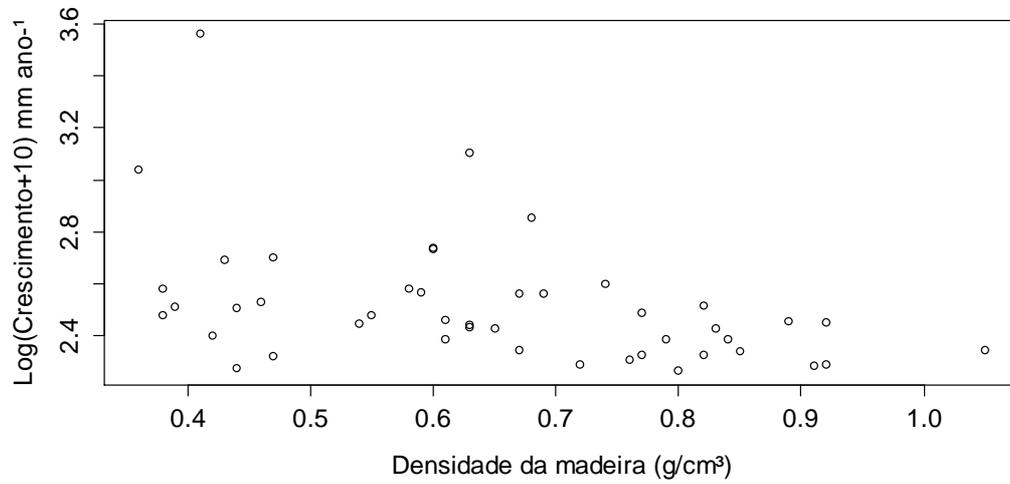
Figuras

Figura 1. Relação entre o $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ em mm ano^{-1} e a densidade da madeira em g/cm^3 da parcela permanente de código B do presente estudo. A transformação $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ foi utilizada devido a distribuição log-normal do dado de crescimento e de valores negativos.

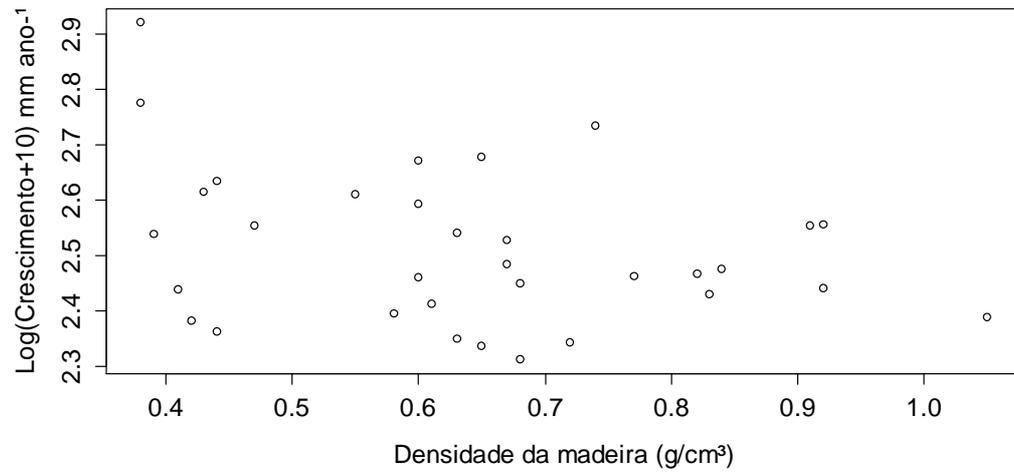


Figura 2. Relação entre o $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ em mm ano^{-1} e a densidade da madeira em g/cm^3 da parcela permanente de código C do presente estudo. A transformação $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ foi utilizada devido a distribuição log-normal do dado de crescimento e de valores negativos.

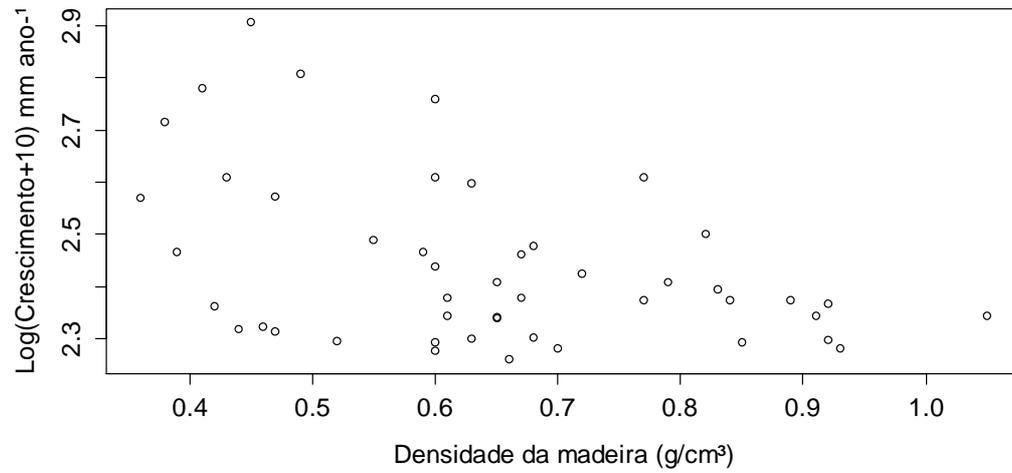


Figura 3. Relação entre o $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ em mm ano^{-1} e a densidade da madeira em g/cm^3 da parcela permanente de código D do presente estudo. A transformação $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ foi utilizada devido a distribuição log-normal do dado de crescimento e de valores negativos.

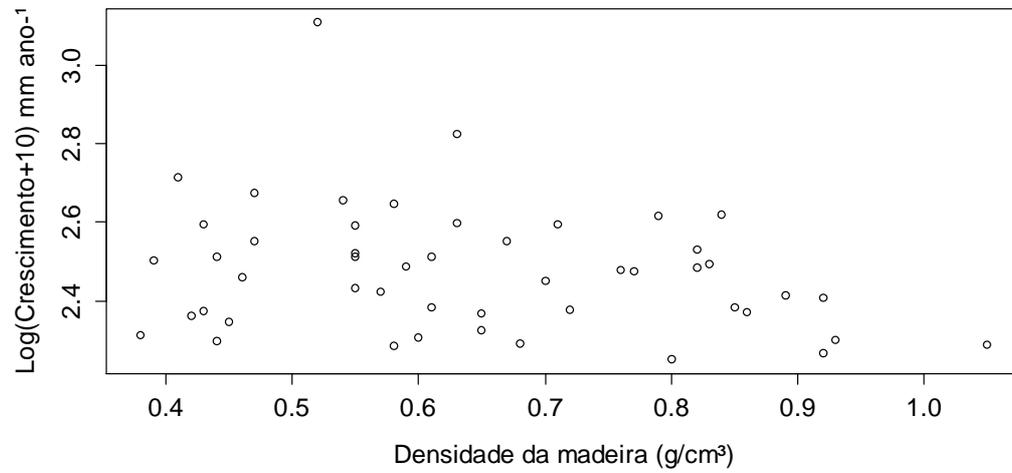


Figura 4. Relação entre o $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ em mm ano^{-1} e a densidade da madeira em g/cm^3 da parcela permanente de código G do presente estudo. A transformação $\log(\text{CDA}_{\text{sp}}+10)$ foi utilizada devido a distribuição log-normal do dado de crescimento e de valores negativos.

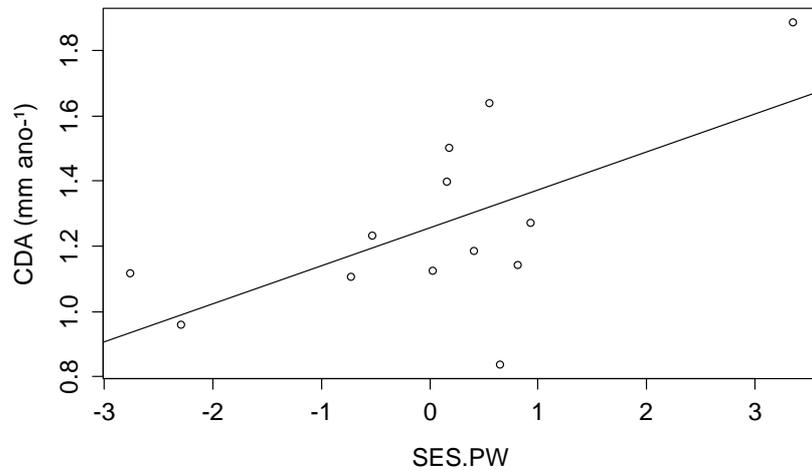


Figura 5. Relação entre o crescimento diamétrico absoluto ampliado na escala da comunidade (CDA_{scaled}) e o índice de divergência da densidade da madeira (SES.PW).

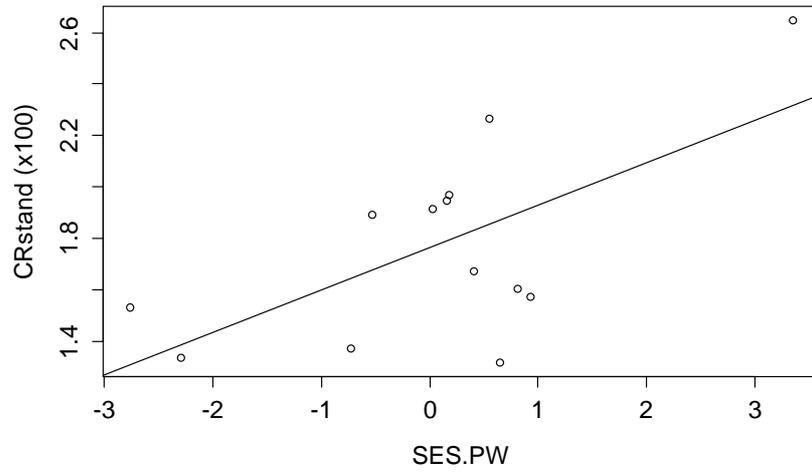


Figura 6. Relação entre o crescimento relativo em área basal da comunidade (CR_{stand}) e o índice de dispersão da densidade da madeira (SES.PW).

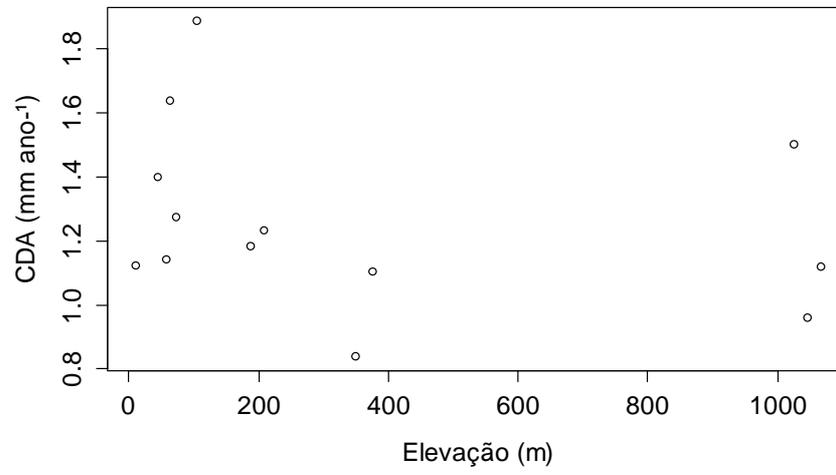


Figura 7. Relação entre o crescimento diamétrico absoluto ampliado na escala da comunidade (CDA_{scaled}) e a altitude em relação ao nível do mar.

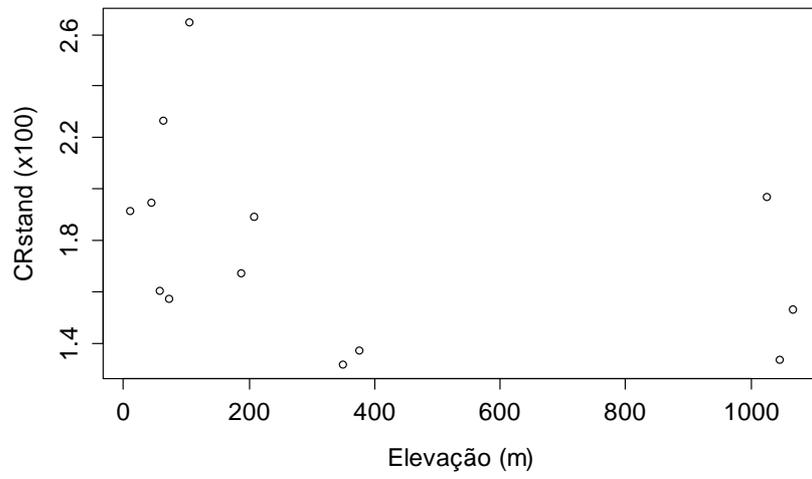


Figura 8. Relação entre o crescimento relativo (CR_{stand}) em área basal da comunidade e a altitude em relação ao nível do mar.

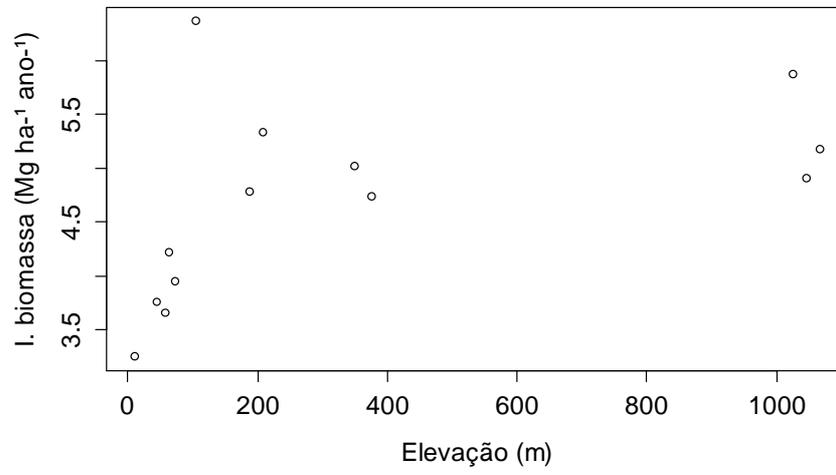


Figura 9. Relação entre o incremento em biomassa das árvores vivas (PPLA) e a altitude em relação ao nível do mar.

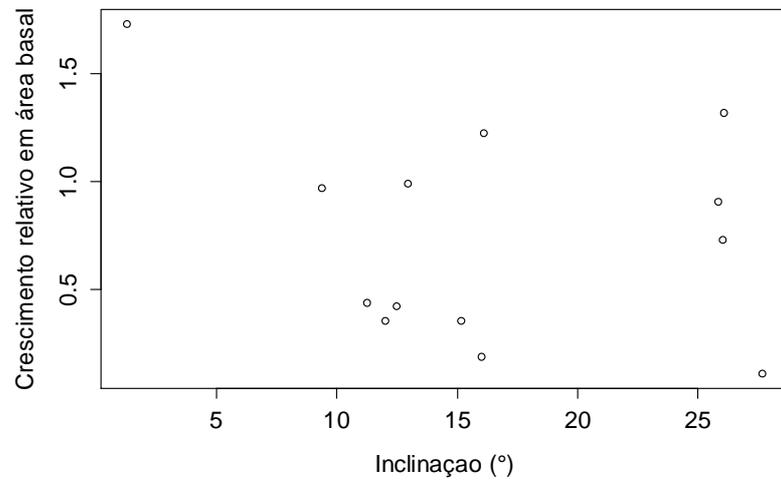


Figura 10. Relação entre o crescimento relativo em área basal da espécie *Calyptrotrichum lucida* e a inclinação na escala da parcela permanente (°).

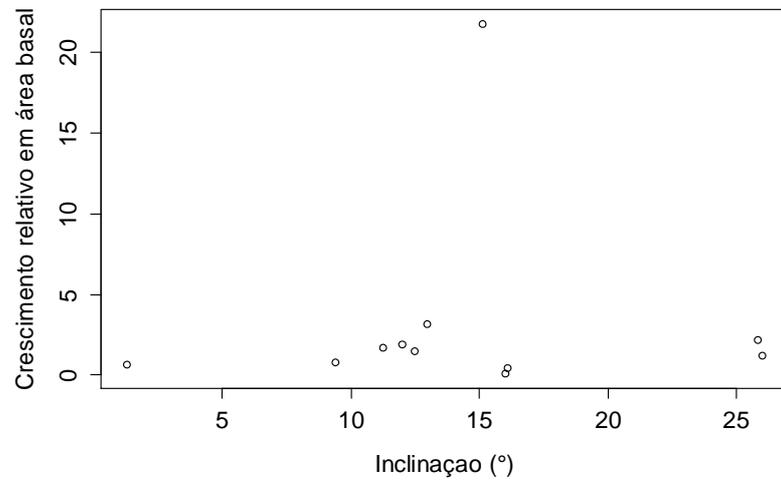


Figura 11. Relação entre o crescimento relativo em área basal da espécie *Cecropia glaziovii* e a inclinação na escala da parcela permanente (°).

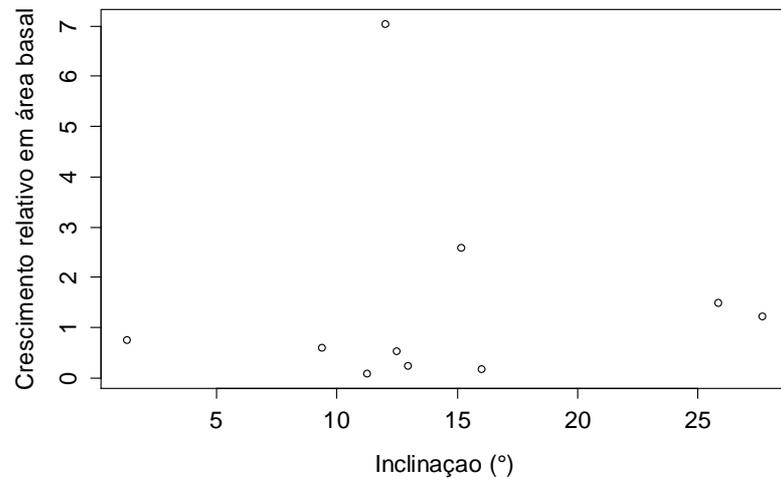


Figura 12. Relação entre o crescimento relativo em área basal da espécie *Coussapoa microcarpa* e a inclinação na escala da parcela permanente (°).

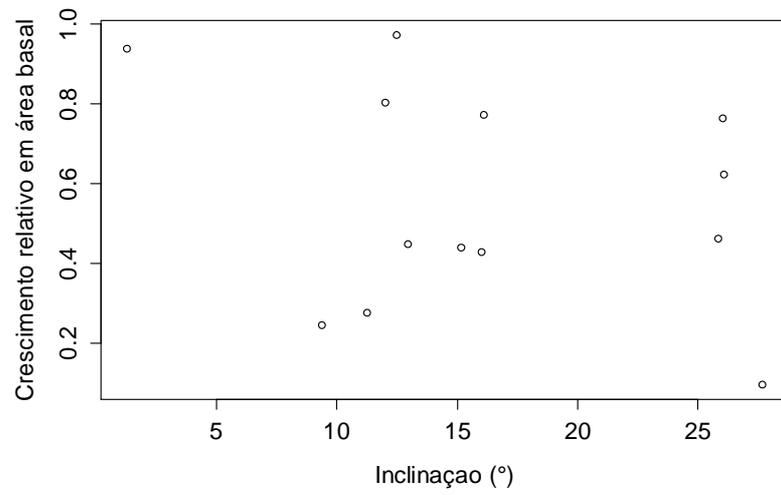


Figura 13. Relação entre o crescimento relativo em área basal da espécie *Guapira opposita* e a inclinação na escala da parcela permanente (°).

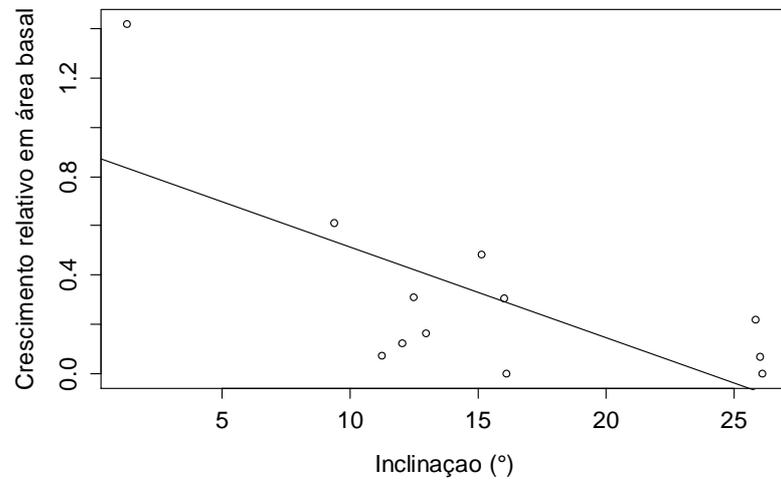


Figura 14. Relação entre o crescimento relativo em área basal da espécie *Marlierea tomentosa* e a inclinação na escala da parcela permanente (°).

Determinantes da mortalidade em múltiplas escalas e suas relações com a mudança líquida da biomassa da comunidade arbórea na floresta Atlântica

Marcos A. S. Scaranello^{1*}, Simone A. Vieira², Luciana F. Alves³, Plinio B. Camargo⁴ & Carlos A. Joly¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP, São Paulo, Campinas, Brasil

² Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais-NEPAM, Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP, São Paulo, Campinas, Brasil

³ Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Recursos Genéticos Vegetais, Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), Campinas, SP, Brasil

⁴ Laboratório de Ecologia Isotópica, Centro de Energia Nuclear na Agricultura-CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brasil

* Corresponding author: masscaranello@gmail.com. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo - Campinas – São Paulo State. P.O. Box: 6109

Resumo – A mortalidade e o *turnover* da comunidade arbórea influenciam o ecossistema como um todo: a estrutura florestal, a composição florística e a ciclagem de carbono e nutrientes. A densidade da madeira atua como importante determinadora da mortalidade em múltiplas escalas em florestas tropicais. Utilizamos uma abordagem funcional para responder as seguintes perguntas neste estudo: (1) O tamanho e a densidade da madeira estão determinando a mortalidade arbórea no nível individual na floresta Atlântica? (2) A densidade da madeira está determinando também a mortalidade no nível de espécie na floresta Atlântica? (3) A divergência da densidade da madeira está determinando a mortalidade e o turnover da comunidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar? (4) Existe uma relação entre o *turnover* da comunidade arbórea e a mudança líquida de biomassa acima do solo ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar? A densidade da madeira, em primeiro lugar, e o tamanho estão determinando a mortalidade arbórea no nível individual. O efeito da densidade da madeira sobre a mortalidade no nível de espécie foi observado em 8 das 13 parcelas permanentes. Tanto no nível individual quanto no nível da espécie a mortalidade diminui com o aumento da densidade da madeira. O efeito da divergência da densidade da madeira sobre a mortalidade do nível de comunidade está sendo mediado pelo regime de distúrbio local e regeneração subsequente (estágio de clareira). O estágio de clareira foi capaz de capturar a variação da mortalidade dos indivíduos da classe de diâmetro de 30 a 50 cm e também da taxa de *turnover* da comunidade. As áreas de maior estágio de clareira apresentaram as menores taxas de mortalidade, recrutamento e *turnover* florestal. Conseqüentemente, as áreas de menor *turnover* florestal e maior inclinação do terreno estão acumulando mais biomassa acima do solo durante o período de estudo.

Palavras-chaves: diversidade funcional; densidade da madeira; mudança líquida da biomassa

Introdução

A mortalidade e a entrada de indivíduos arbóreos (recrutamento) em florestas tropicais influenciam o ecossistema como um todo: a estrutura florestal, a composição florística, a taxa de ciclagem de carbono e ciclagem de nutrientes (Franklin *et al.* 1987). A mortalidade de apenas um indivíduo arbóreo de grande porte, por exemplo, pode reduzir significativamente o estoque de biomassa da comunidade (Franklin *et al.* 1987) e aumentar o estoque de necromassa (Chao *et al.* 2009). O grande aporte de necromassa oriundo da mortalidade de um indivíduo arbóreo de grande porte pode atuar como uma potencial fonte de CO₂ para a atmosfera, alterando significativamente a troca líquida de CO₂ do ecossistema para um valor negativo (Phillips *et al.* 2009). O recrutamento combinado com a mortalidade resulta em uma estimativa de dinamismo da floresta (Phillips *et al.* 1994), amplamente utilizada em estudos comparativos ou dentro de um mesmo estudo quando se quer avaliar a variabilidade espacial da dinâmica florestal e a influência da mudança do clima sobre o ecossistema florestal (Phillips *et al.* 1994). O *turnover*, a taxa com que árvores morrem e recrutam em uma comunidade florestal (Phillips *et al.* 2004), possui estreita relação com o balanço líquido de biomassa acima do solo (Phillips *et al.* 2004). Por isso, existe grande importância no entendimento de como essas taxas variam no espaço em diferentes níveis, de indivíduo até comunidade.

A mortalidade no nível individual em florestas tropicais está relacionada com a vitalidade, o tamanho e a densidade da madeira da árvore (Chave *et al.* 2009; Rüger *et al.* 2011). O tamanho influencia a resistência mecânica e a capacidade competitiva do indivíduo arbóreo (Clark and Clark 1991; Vanclay 1991). As árvores menores estão mais susceptíveis ao dano mecânico e a herbivoria, sendo assim a probabilidade de um indivíduo arbóreo morrer diminui com o tamanho até certo limite que antecede a senescência (Clark and Clark 1991).

As propriedades taxonômicas relacionadas à história de vida das espécies também influenciam a mortalidade em florestas tropicais no nível de espécie e novamente a densidade da madeira desempenha um importante papel (Chao *et al.* 2008). Nesse nível, esse atributo funcional chave reflete o importante *trade-off* entre aquisição de recurso e investimento em sobrevivência (Nascimento *et al.* 2009). Quanto maior a densidade da madeira, maior a resistência do tronco ao dano mecânico e ruptura, conseqüentemente o risco de mortalidade diminui (Chao *et al.* 2008). No nível da comunidade florestal, o valor médio ponderado da

densidade da madeira também está relacionado com a estrutura florestal e o dinamismo da floresta Amazônica (Baker *et al.* 2004).

O principal objetivo deste estudo é avaliar os determinantes da mortalidade e recrutamento em múltiplas escalas da floresta Atlântica ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar. A densidade da madeira é capaz de atuar como preditora do crescimento no nível de espécie em alguns locais do gradiente da Serra do Mar e sua divergência também está atuando como determinadora do crescimento arbóreo no nível da comunidade ao longo de todo o gradiente (Capítulo 2 e Capítulo 3). Como a densidade da madeira é um importante descritor da mortalidade tanto no nível individual quanto de espécie (Chao *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2011), utilizamos uma abordagem funcional para responder as seguintes questões neste estudo:

(1) O tamanho e a densidade da madeira estão determinando a mortalidade arbórea no nível individual na floresta Atlântica? A expectativa é de que a probabilidade de um indivíduo arbóreo morrer diminua com o aumento do tamanho e da densidade da madeira (Poorter *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2011).

(2) A densidade da madeira está determinando também a mortalidade no nível de espécie na floresta Atlântica? Assim como no nível individual, esperamos que a mortalidade diminua com o aumento da densidade da madeira (Poorter *et al.* 2008).

(3) A divergência da densidade da madeira está determinando a mortalidade e o *turnover* da comunidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar? Esperamos que a mortalidade e o *turnover* da comunidade arbórea sejam menores nas áreas de maior agrupamento funcional, assim como o crescimento no nível da comunidade (Capítulo 3).

(4) Existe uma relação entre o *turnover* da comunidade arbórea e a mudança líquida de biomassa acima do solo - calculada através do incremento em biomassa dos indivíduos vivos mais recrutadas menos as perdas de biomassa pela mortalidade (Phillips *et al.* 2004) - ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar?

Material e métodos

Área de estudo e desenho amostral

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual da Serra do Mar, nos municípios de Ubatuba e São Luis do Paraitinga do estado de São Paulo (23°34'S e 45°02'W; 23°17'S e 45°11'W). Estimamos as taxas de mortalidade e recrutamento através do uso de 13 parcelas permanentes de um (1) hectare (divididas em sub-parcelas de 10 x 10 m), estabelecidas entre 2005-2006 ao longo de um gradiente de elevação de aproximadamente 1080 m (Joly *et al.* 2012). Durante o inventário de implantação, marcamos e mensuramos todos os indivíduos arbóreos com o diâmetro à altura de 1,30 m (DAP) maior que 4,8 cm.

Ao longo do gradiente, a vegetação é classificada de acordo com a sua altitude de ocorrência variando de floresta ombrófila densa de terras baixas a floresta montana (Oliveira-Filho and Fontes 2000). Os solos são classificados como Cambissolos ao longo de todo o gradiente de altitude, com exceção da parcela permanente localizada próxima a praia da Fazenda em Ubatuba que é classificado como Neossolo Quartzarênico (Eisenlohr *et al.* 2013). Os atributos químicos do solo variam pouco, sendo o baixo pH e a baixa concentração de nutrientes a característica geral entre os solos encontrados sob as parcelas permanentes (Eisenlohr *et al.* 2013). Apenas os estoques de carbono e nitrogênio que aumentam com a altitude (Vieira *et al.* 2011). Os solos são bem drenados, com exceção apenas do Neossolo Quartzarênico que apresenta regime de inundação durante o período de maior precipitação (Eisenlohr *et al.* 2013).

Após 2 e 6 anos do período de implantação, realizamos o inventário de remedição de todas as parcelas permanentes totalizando 6 anos de estudo de dinâmica florestal. Durante esses inventários, mensuramos todas as árvores marcadas inicialmente e verificamos o status de viva ou morta. Os indivíduos que alcançaram o DAP mínimo de inclusão considerado neste estudo também foram marcados e mensurados para a contagem do recrutamento. Para o presente estudo, consideramos o maior intervalo de 6 anos.

Mortalidade e recrutamento

Calculamos a mortalidade por espécie ou comunidade utilizando o modelo exponencial proposto por (Sheil *et al.* 1995):

$$m = \frac{\ln\left(\frac{N_o}{N_s}\right)}{\Delta t}$$

Para o cálculo do recrutamento utilizamos um modelo semelhante:

$$I = \frac{\ln\left(\frac{N_f}{N_o}\right)}{\Delta t}$$

Onde m , I , N_o , N_s e N_f são a taxas de mortalidade, taxa de recrutamento, número de indivíduos arbóreos no início do inventário, número de indivíduos sobreviventes e o número de indivíduos arbóreos no final do inventário respectivamente. Esses modelos assumem que o recrutamento e a mortalidade são processos contínuos e constantes ao longo do tempo (Phillips *et al.* 1994; Sheil *et al.* 1995). As taxas de mortalidade e recrutamento representam taxas instantâneas por unidade de indivíduo (Sheil *et al.* 1995). Calculamos também a taxa de *turnover* florestal através da média entre mortalidade e recrutamento e assim assumimos que a comunidade florestal encontra-se em equilíbrio (Phillips *et al.* 1994). Utilizamos essa medida de dinamismo florestal para comparar a floresta tropical Atlântica com outras florestas tropicais.

Abordagem de seleção de modelos para testar as hipóteses propostas

Utilizamos uma abordagem de seleção de modelos para responder as perguntas propostas neste estudo (Burnham and Anderson 2002; Johnson and Omland 2004). A abordagem de seleção de modelos consiste em traduzir hipóteses ecológicas plausíveis em modelos matemáticos para então serem ajustados ao dado coletado (Burnham and Anderson 2002; Johnson and Omland 2004). Especificados os modelos e após o ajuste, o próximo passo é selecionar o modelo que é mais bem sustentado pelo dado ou o “melhor modelo” dentre os modelos candidatos (Burnham and Anderson 2002). Na primeira pergunta, modelamos a probabilidade de um indivíduo arbóreo morrer em função do diâmetro e densidade da madeira como variáveis preditoras através do uso de um modelo linear generalizado com distribuição Binomial (link logit) para a variável resposta. Para testar o efeito das duas variáveis,

ajustamos um modelo simples sem efeito (apenas modelando em função de uma constante), um modelo com apenas o diâmetro como variável preditora, um modelo com apenas a densidade da madeira como variável preditora e um modelo com ambas as variáveis. Na segunda pergunta, modelamos a mortalidade no nível de espécie como uma função da densidade da madeira em cada parcela permanente e também confrontamos esse modelo com um modelo simples, com ausência de efeito. Para esse teste de desempenho incluímos também um modelo heterocedástico, modelando além da média também o desvio padrão da mortalidade em função da densidade da madeira (Capítulo 3). Na terceira pergunta modelamos a mortalidade no nível da comunidade como uma função do índice de divergência da densidade da madeira, representado pela distância média de um atributo funcional entre pares de espécie (SES.PW, ver Capítulo 1), e novamente confrontamos esse modelo com um modelo com ausência de efeito. A mesma lógica foi utilizada para responder a última pergunta. Todos os parâmetros dos modelos foram estimados através do método da máxima verossimilhança (Burnham and Anderson 2002). A seleção do melhor modelo em cada teste de desempenho foi realizada através do uso do critério de Akaike (Burnham and Anderson 2002).

Estimativa da biomassa acima do solo

A biomassa acima do solo foi estimada com o uso da equação alométrica proposta por Chave *et al.* (2005), utilizando o diâmetro, a altura e a densidade da madeira como variáveis independentes do modelo. A altura total de cada árvore foi estimada através de um modelo de relação diâmetro-altura local (Scaranello *et al.* 2012). A mudança líquida de biomassa acima do solo (MLBAS, em $\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) foi calculada através da seguinte fórmula:

$$\text{MLBAS} = (\text{IB}_v + \text{IB}_r) - \text{B}_m$$

Onde IB_v , IB_r e B_m são o incremento de biomassa da comunidade pelos indivíduos vivos, incremento em biomassa da comunidade devido ao recrutamento arbóreo e perdas de biomassa devido a mortalidade.

Resultados

O tamanho e a densidade da madeira estão determinando a mortalidade arbórea no nível individual na floresta Atlântica?

A abordagem de seleção de modelos selecionou o modelo com densidade da madeira e o diâmetro como melhor modelo, dentre os testados, para explicar a probabilidade de mortalidade no nível individual (Tabela 1). A probabilidade de um indivíduo arbóreo morrer diminui tanto com o aumento da densidade da madeira quanto com o aumento do diâmetro (Tabela 1). Mais importante, a abordagem de seleção de modelos revelou que a densidade da madeira é o principal fator determinante da probabilidade de mortalidade nesse nível quando comparado com o diâmetro (Tabela 1).

A densidade da madeira está determinando também a mortalidade no nível de espécie na floresta Atlântica?

Testamos o efeito da densidade da madeira sobre a mortalidade no nível de espécie em cada parcela permanente deste estudo. Portanto, ajustamos e selecionamos os modelos de forma repetida em cada uma das 13 parcelas permanentes de 1-ha. O efeito da densidade da madeira sobre a mortalidade foi observado em 8 das 13 parcelas permanentes consideradas neste estudo (Tabela 2). O modelo 3, onde a média e o desvio padrão mudam com o efeito da densidade da madeira, foi o melhor modelo dentre os testados. A mortalidade diminui com o aumento da densidade da madeira em todos os casos onde verificamos o efeito (Tabela 2, Figura 1 e Figura 2).

A divergência da densidade da madeira está determinando a mortalidade e o turnover da comunidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar?

O efeito da divergência da densidade da madeira sobre a mortalidade da comunidade arbórea foi dependente do tamanho (Tabela 3). Após o teste de desempenho de modelos, observamos o efeito apenas para os indivíduos com DAP maior que 50 cm (Tabela 3). A mortalidade variou de 0 a quase 4% para essa classe de tamanho e de acordo com a expectativa inicial diminuiu com o aumento do agrupamento funcional (Figura 3).

A taxa de mortalidade da comunidade arbórea variou de 1,1 até 2,5 % (Tabela 3). Entretanto, essa grande amplitude observada ao longo do gradiente de altitude não está sendo determinada pelo índice de divergência da densidade da madeira também na escala da comunidade. A abordagem de seleção de modelos selecionou o modelo com ausência de efeito como o melhor modelo para explicar a mortalidade dentre os modelos testados.

O *turnover* florestal variou de 0,8 a 2,2 % e também não apresentou relação com o índice de divergência da densidade da madeira. O recrutamento da comunidade arbórea variou de 0,5 até 2,5 % (Tabela 3).

Existe uma relação entre o turnover da comunidade arbórea e a mudança líquida de biomassa acima do solo ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar?

O efeito da taxa de *turnover* florestal sobre a mudança líquida de biomassa acima do solo foi detectada através da abordagem de seleção de modelos (Figura 4). A mudança líquida da biomassa diminuiu com o aumento da taxa de *turnover* florestal, chegando a valores negativos no local de maior taxa de *turnover* (Figura 4). Nas áreas de maior dinamismo as perdas de biomassa devido a mortalidade também foram altas (Figura 5). Esse resultado explica a relação entre o dinamismo florestal e a mudança líquida de biomassa acima do solo.

Discussão

A probabilidade de mortalidade arbórea no nível individual está sendo determinada pelo o tamanho e a densidade da madeira ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar, e este resultado é consistente com outras áreas de florestas tropicais (Chao *et al.* 2008; Rüger *et al.* 2011). Outro importante fator na determinação da mortalidade individual em florestas tropicais é a disponibilidade de luz (Rüger *et al.* 2011). Testamos o efeito da disponibilidade de luz na probabilidade de mortalidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar e não encontramos suporte para esta hipótese. Mais importante, a abordagem de seleção de modelos revelou a densidade da madeira como o principal determinante da probabilidade de um indivíduo arbóreo morrer ao longo do gradiente da Serra do Mar, dentre os fatores testados. Como já descrito, a probabilidade de mortalidade diminuiu com o aumento da densidade da madeira, consistente com a visão de que esse atributo reflete o *trade-off* entre aquisição de recursos e investimento em sobrevivência (Chave *et al.* 2009). A densidade da

madeira também está atuando como um importante preditor da mortalidade no nível de espécie, novamente consistente com outros estudos (Poorter *et al.* 2008; Wright *et al.* 2010). A relação entre a densidade da madeira e a mortalidade no nível de espécie foi site-específica. É provável que outros fatores estejam desempenhando papel determinante na mortalidade nesse nível nas parcelas permanentes onde a relação não foi encontrada.

A mortalidade e recrutamento calculados no nível da comunidade arbórea ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar variaram em uma ordem de 2,3 e 5 vezes respectivamente. As taxas estão dentro do intervalo observado para mortalidade e recrutamento em florestas tropicais (Stephenson and Mantgem 2005). O *turnover* calculado também está dentro do observado para outras florestas tropicais (Tabela 3), que de acordo com um levantamento global realizado por (Stephenson and Mantgem 2005) variou de 0,6 até quase 4,0 %.

Entretanto, é provável que o efeito da divergência da densidade da madeira sobre a mortalidade e *turnover* florestal esteja sendo mediado pelos processos naturais de distúrbio local e regeneração subsequente. Utilizamos o distúrbio local e regeneração subsequente como medida de grau de perturbação ou distúrbio e chamamos de “estágio de clareira” (Feeley *et al.* 2007). Essa hipótese é evidenciada pela relação entre a mortalidade, *turnover* e estágio de clareira encontrado neste estudo (Figura 6 e Figura 7). A mortalidade dos indivíduos arbóreos da classe de DAP de 30 a 50 cm (Figura 6) e o *turnover* no nível da comunidade (Figura 7) diminuem com o estágio de clareira.

A partir dos resultados encontrados neste estudo é possível concluir que as áreas de menor dinamismo (baixo *turnover*) estão acumulando mais biomassa acima do solo ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar, devido à baixa mortalidade no nível de comunidade nessas áreas. As áreas menos dinâmicas são também as áreas de maior estágio de clareira e de maior agrupamento funcional (valores negativos de SES.PW) ao longo do gradiente. A divergência da densidade da madeira ou SES.PW está sendo dirigida por uma combinação de inclinação do terreno e estágio de clareira (Capítulo 2) e duas hipóteses foram levantadas para explicar essa relação e que também possui implicações para a dinâmica florestal ao longo do gradiente. Primeiro, os distúrbios induzidos pela ação humana não atingem as áreas mais inclinadas do gradiente e estão limitados as áreas mais planas onde estão localizadas as parcelas permanentes em áreas classificadas como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. Segundo, a inclinação do terreno impõe uma restrição para espécies de baixa densidade da madeira e está atuando como uma determinadora de nicho (Capítulo 2). Ambas

as hipóteses são plausíveis para explicar o padrão observado neste estudo. A estrutura florestal ao longo do gradiente também reflete e ajuda a suportar as duas hipóteses: as áreas de maior inclinação do terreno apresentam os maiores estoques de biomassa e a maior densidade de indivíduos arbóreos de grande porte (Alves *et al.* 2010).

Referências

- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *For. Ecol. Manag.* **260**, 679–691.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., others (2004) Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Change Biol.* **10**, 545–562.
- Burnham, K. P., Anderson, D. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference*. 2nd edn. Springer.
- Chao, K. J., Phillips, O. L., Baker, T. R., Peacock, J., Lopez-Gonzalez, G., Vásquez Martínez, R., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A. (2009) After trees die: quantities and determinants of necromass across Amazonia. *Biogeosciences*. **6**, 1615–1626.
- Chao, K.-J., Phillips, O. L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martínez, R. V. (2008) Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *J. Ecol.* **96**, 281–292.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. **145**, 87–99.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* **12**, 351–366.

- Clark, D. B., Clark, D. A. (1991) The Impact of Physical Damage on Canopy Tree Regeneration in Tropical Rain Forest. *J. Ecol.* **79**, 447–457.
- Eisenlohr, P. V., Alves, L. F., Bernacci, L. C., Padgurschi, M. C. G., Torres, R. B., Prata, E. M. B., dos Santos, F. A. M., Assis, M. A., Ramos, E., Rochelle, A. L. C., Martins, F. R., Campos, M. C. R., Pedroni, F., Sanchez, M., Pereira, L. S., Vieira, S. A., Gomes, J. A. M. A., Tamashiro, J. Y., Scaranello, M. A. S., Caron, C. J., *et al.* (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* **22**, 2767–2783.
- Feeley, K. J., Davies, S. J., Ashton, P. S., Bunyavejchewin, S., Supardi, M. N. N., Kassim, A. R., Tan, S., Chave, J. (2007) The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 2857–2864.
- Franklin, J. F., Shugart, H. H., Harmon, M. E. (1987) Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*. **37**, 550–556.
- Johnson, J. B., Omland, K. S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 101–108.
- Joly, C. A., Assis, M. A., Bernacci, L. C., Tamashiro, J. Y., Campos, M. C. R., Gomes, J. A. M. A., Lacerda, M. S., Santos, F. A. M., Pedroni, F., Pereira, L. S. (2012) Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*. **12**, 125–145.
- Nascimento, H. E. M., Laurance, W. F., Condit, R., Laurance, S. G., D'Angelo, S., Andrade, A. C. (2009) Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *J. Veg. Sci.* **16**, 625–634.
- Oliveira-Filho, A. T., Fontes, M. A. L. (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate¹. *Biotropica*. **32**, 793–810.
- Phillips, O. L., Aragao, L. E. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C. A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T. R., Banki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., *et al.* (2009) Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science*. **323**, 1344–1347.

- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Vargas, P. N., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Martínez, R. V., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J. A., *et al.* (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **359**, 381–407.
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., Vasquez, R. (1994) Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **91**, 2805–2809.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. J. (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*. **89**, 1908–1920.
- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S. P., Condit, R. (2011) Determinants of mortality across a tropical lowland rainforest community. *Oikos*. **120**, 1047–1056.
- Scaranello, M. A. da S., Alves, L. F., Vieira, S. A., Camargo, P. B. de, Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2012) Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest trees in southeastern Brazil. *Sci. Agric.* **69**, 26–37.
- Sheil, D., Burslem, D. F. R. P., Alder, D. (1995) The Interpretation and Misinterpretation of Mortality Rate Measures. *J. Ecol.* **83**, 331.
- Stephenson, N. L., Mantgem, P. J. (2005) Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity: Patterns in forest turnover rates. *Ecol. Lett.* **8**, 524–531.
- Vanclay, J. K. (1991) Mortality functions for north Queensland rain forests. *J. Trop. For. Sci.* **4**, 15–36.
- Vieira, S. A., Alves, L. F., Duarte-Neto, P. J., Martins, S. C., Veiga, L. G., Scaranello, M. A., Picollo, M. C., Camargo, P. B., do Carmo, J. B., Neto, E. S., Santos, F. A. M., Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2011) Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecol. Evol.* **1**, 421–434.

Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., Condit, R., Dalling, J. W., Davies, S. J., Díaz, S., Engelbrecht, B. M. J., Harms, K. E., Hubbell, S. P., Marks, C. O., Ruiz-Jaen, M. C., Salvador, C. M., Zanne, A. E. (2010) Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*. **91**, 3664–3674.

Tabelas

Tabela 1. Modelo linear generalizado com distribuição binomial da variável resposta (link logit) para avaliar o efeito do tamanho e densidade da madeira sobre a probabilidade de mortalidade no nível individual.

Modelo	ΔAIC	β_0	β_1	β_2
Probabilidade de mortalidade ~ Densidade da madeira + Diâmetro	0.0	-1.37	-1.69	-0.01
Probabilidade de mortalidade ~ Densidade da madeira	11.8	-1.45	-1.77	-
Probabilidade de mortalidade ~ Diâmetro	90.2	-2.36	-0.01	-
Probabilidade de mortalidade ~ 1	112.4	-2.53	-	-

Tabela 2. Relação entre a densidade da madeira e a taxa anual de mortalidade no nível de espécie em cada parcela permanente de estudo. Análise utilizando uma abordagem de seleção de modelos. Modelo 1 indica ausência de efeito. Modelo 2 indica efeito da densidade da madeira sobre a média. Modelo 3 indica efeito da densidade da madeira sobre a média e desvio padrão (heterocedástico).

Código da parcela	Modelo escolhido	Parâmetros do modelo escolhido					
		β_0	β_1	β_2	β_3	μ	σ
A	Modelo 3	0.06	-0.04	-4.02	-1.45	-	-
B	Modelo 1	-	-	-	-	0.02	0.02
C	Modelo 1	-	-	-	-	0.01	0.02
D	Modelo 1	-	-	-	-	0.01	0.02
E	Modelo 3	0.01	0.00	-4.74	-1.27	-	-
F	Modelo 3	0.09	-0.10	-4.42	-2.08	-	-
G	Modelo 2	0.04	-0.04	-	-	-	0.02
H	Modelo 1	-	-	-	-	0.02	0.02
I	Modelo 3	0.02	-0.02	-4.83	-1.14	-	-
J	Modelo 3	0.03	-0.02	-5.04	-2.57	-	-
K	Modelo 1	-	-	-	-	0.01	0.01
M	Modelo 3	0.03	-0.02	-4.87	-2.80	-	-
N	Modelo 3	0.08	-0.08	-4.72	-2.81	-	-

Tabela 3. Número de indivíduos no início do período de estudo por classe de diâmetro (N01: < 10 cm; N02: 10-30 cm; N03: 30-50 cm; N04: ≥ 50 cm), número de indivíduos mortos por classe de diâmetro (D1, D2, D3 e D4), intervalo entre os inventários, taxa anual de mortalidade da comunidade (m, em %), taxa anual de mortalidade por classe de diâmetro (m1, m2, m3 e m4), índice de estágio de clareira, índice de divergência da densidade da madeira (SES.PW), recrutamento (I) da comunidade arbórea, taxa de *turnover* da comunidade arbórea (%) e balanço líquido de biomassa acima do solo MLBAS.

Código da Parcela																Estágio	MLBAS			
	N01	N02	N03	N04	D1	D2	D3	D4	Intervalo	m	m1	m2	m3	m4	de clareira	SES.PW	I	Turnover	(Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹)	
A	995	748	61	4	165	51	10	0	6.1	2.2	3.0	1.2	2.9	0.0	0.048	0.021	1.5	1.8	0.9	
B	652	485	68	25	76	60	7	2	6.0	2.1	2.1	2.2	1.8	1.4	0.111	0.152	2.4	2.2	0.4	
C	733	473	59	20	84	44	9	3	6.1	1.9	2.0	1.6	2.7	2.7	0.089	0.544	2.5	2.2	-0.2	
D	771	529	76	18	81	50	6	1	6.1	1.7	1.8	1.6	1.3	0.9	0.105	0.815	1.8	1.7	1.2	
E	733	508	76	29	58	47	9	1	6.2	1.4	1.3	1.6	2.0	0.6	0.117	0.928	1.7	1.6	1.1	
F	873	532	71	14	125	49	4	3	6.2	2.1	2.5	1.5	0.9	3.9	0.080	3.344	1.0	1.5	2.7	
G	882	572	84	35	89	47	7	3	6.2	1.6	1.7	1.4	1.4	1.4	0.151	0.413	1.1	1.3	0.9	
H	921	546	95	37	113	65	7	6	6.1	2.1	2.1	2.1	1.2	2.9	0.151	-0.530	1.3	1.7	0.2	
I	1038	864	133	26	72	44	6	0	5.6	1.1	1.3	0.9	0.8	0.0	0.175	0.647	0.5	0.8	3.0	
J	998	690	141	27	77	38	6	1	6.0	1.1	1.3	0.9	0.7	0.6	0.181	-0.724	0.9	1.0	2.2	
K	991	710	80	37	80	50	3	0	5.3	1.4	1.6	1.4	0.7	0.0	0.149	-2.764	0.6	1.0	3.5	
M	1068	704	102	42	115	58	4	1	4.5	2.2	2.5	1.9	0.9	0.5	0.188	-2.287	1.1	1.6	1.6	
N	697	631	93	26	86	75	8	2	4.9	2.5	2.7	2.6	1.8	1.6	0.145	0.174	0.9	1.7	1.4	

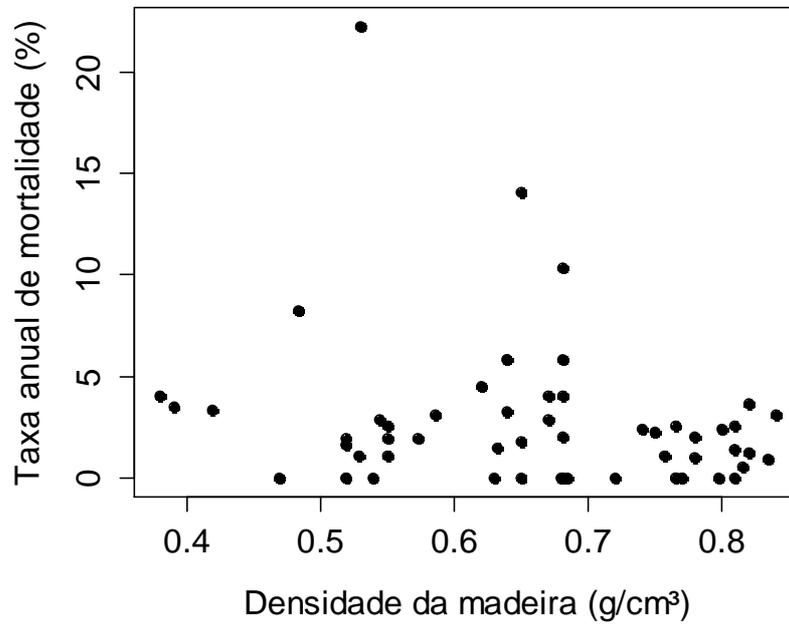
Figuras

Figura 1. Relação entre a taxa anual de mortalidade e densidade da madeira no nível de espécie da parcela permanente “N”.

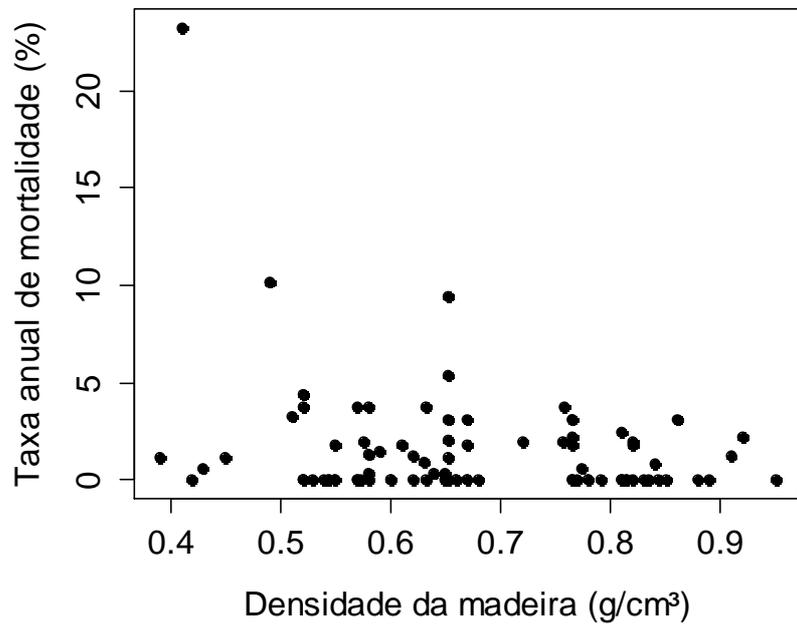


Figura 2. Relação entre a taxa anual de mortalidade e densidade da madeira no nível de espécie da parcela permanente “J”.

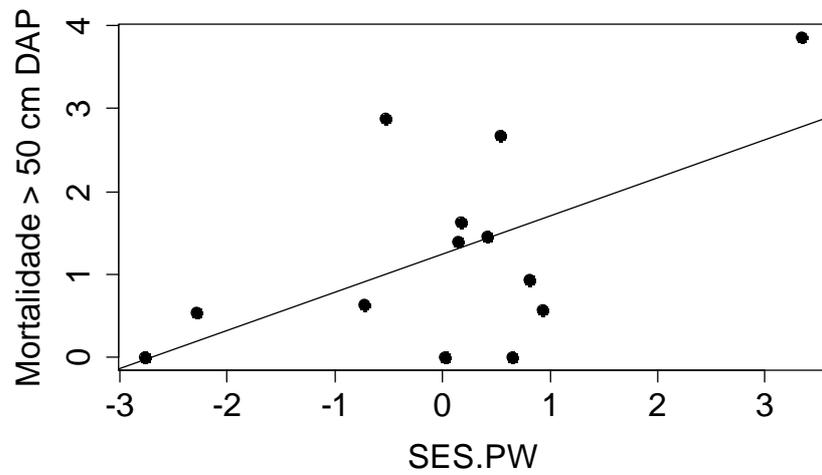


Figura 3. Relação entre a taxa de mortalidade (m, em %) dos indivíduos arbóreos com o DAP maior que 50 cm e o índice de dispersão da densidade da madeira (SES.PW) ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar.

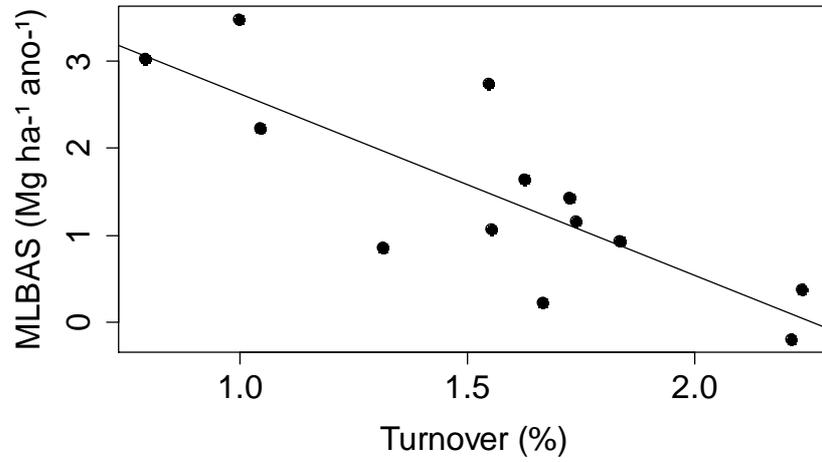


Figura 4. Relação entre a mudança líquida de biomassa acima do solo (MLBAS) e a taxa de *turnover* da comunidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar.

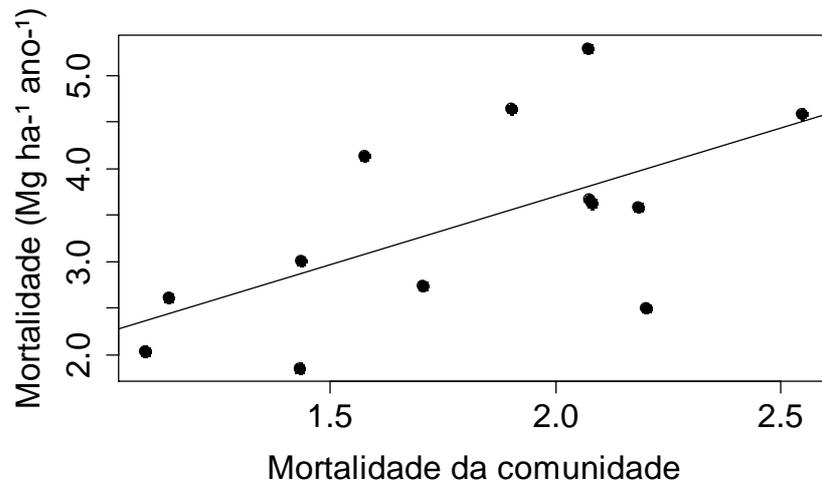


Figura 5. Relação entre as perdas de biomassa cima do solo devido a mortalidade e a taxa de mortalidade (m , em %) da comunidade arbórea ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar.

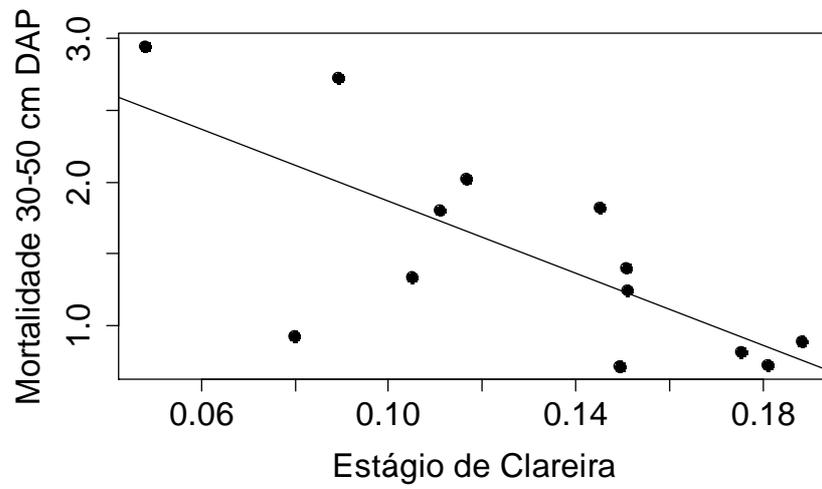


Figura 6. Relação entre a taxa anual de mortalidade (m, em %) dos indivíduos arbóreos com DAP entre 30 e 50 cm e o estágio de clareira no nível da comunidade ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar.

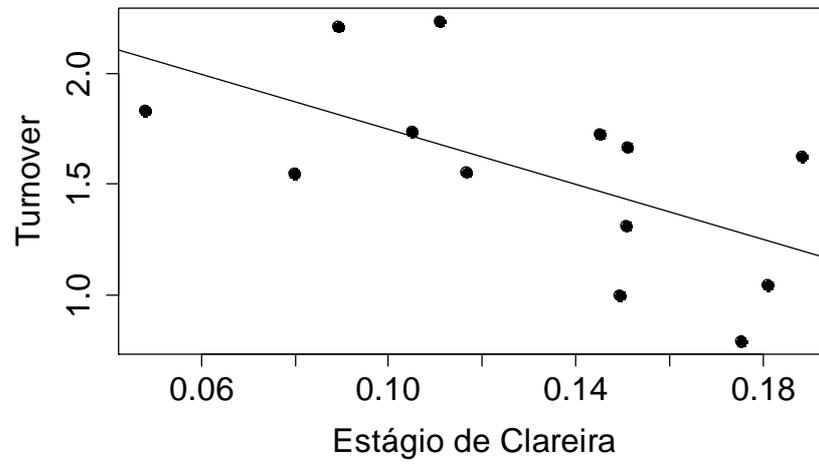


Figura 7. Relação entre a taxa de *turnover* (%) da comunidade arbórea e o estágio de clareira no nível da comunidade ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar.

Considerações finais

As expectativas iniciais sobre o comportamento da diversidade funcional, dinâmica e produtividade florestal ao longo do gradiente de elevação na floresta Atlântica não se confirmaram. O comportamento dessas variáveis não segue o mesmo padrão de outras florestas tropicais ao longo de gradientes de elevação onde se espera que a densidade da madeira ampliada na escala da comunidade aumente com a altitude e o crescimento, produtividade e *turnover* diminuam. A partir dos resultados encontrados ao longo dos quatro capítulos é possível concluir que as áreas de menor dinamismo florestal (baixo *turnover*) estão acumulando mais biomassa acima do solo ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar devido à baixa mortalidade e *turnover* nessas áreas. Por outro lado, apesar de estarem acumulando mais biomassa acima do solo essas áreas estão crescendo menos evidenciando assim o papel da mortalidade e *turnover* sobre esse importante processo de funcionamento de ecossistema. A figura 1 representa o diagrama esquemático da relação causa-efeito das variáveis abióticas e bióticas, diversidade funcional, dinâmica e produtividade ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar.

As áreas menos dinâmicas são também as áreas que apresentam menor grau de distúrbio e maior agrupamento funcional (valores negativos de SES.PW) ao longo do gradiente. A divergência da densidade da madeira está sendo dirigida por uma combinação de inclinação do terreno e grau de distúrbio e duas hipóteses foram levantadas para explicar essa relação e que também possuem implicações para a dinâmica florestal ao longo do gradiente. Primeiro, os distúrbios induzidos pela ação humana não atingem as áreas mais inclinadas do gradiente e estão limitados as áreas mais planas onde estão localizadas as parcelas permanentes em áreas classificadas como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. Segundo, a inclinação do terreno impõe uma restrição para espécies de baixa densidade da madeira e está atuando como uma determinadora de nicho. Ambas as hipóteses são plausíveis para explicar o padrão observado neste estudo. A estrutura florestal ao longo do gradiente também reflete e ajuda a suportar as duas hipóteses: as áreas de maior inclinação do terreno apresentam os maiores estoques de biomassa e carbono acima do solo e também a maior densidade de indivíduos arbóreos de grande porte (Alves et al. 2010; Vieira et al. 2011).

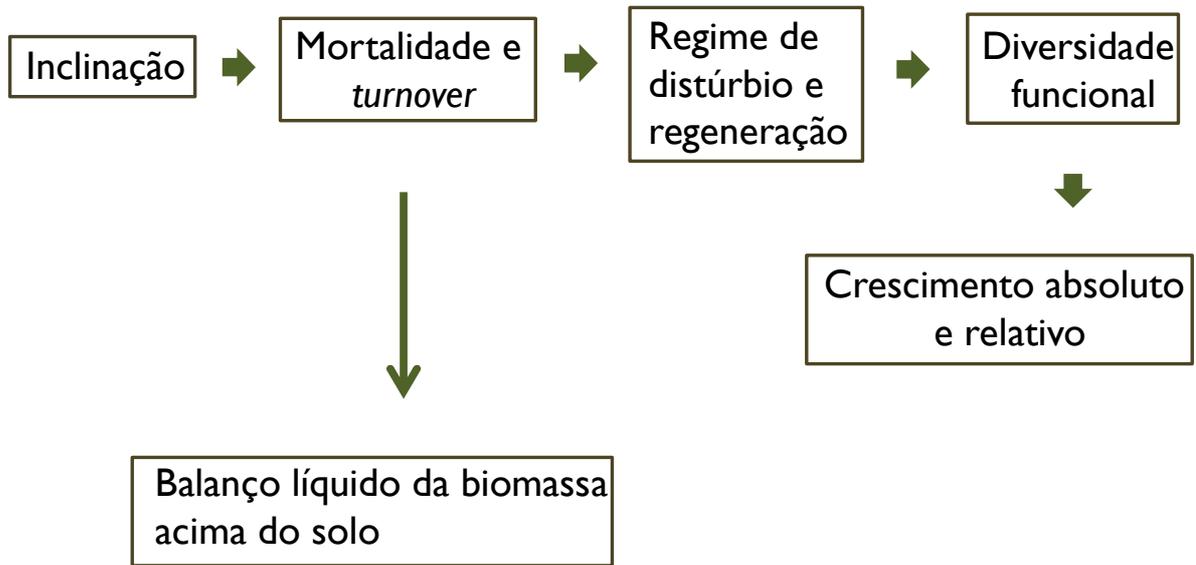


Figura 1. Diagrama esquemático da relação causa-efeito das variáveis abióticas e bióticas, diversidade funcional, dinâmica e produtividade ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar.

Referências

ALVES, L.F., S.A. VIEIRA, M.A. SCARANELLO, P.B. CAMARGO, F.A.M. SANTOS, C.A. JOLY, AND L.A. MARTINELLI. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260: 679–691.

VIEIRA, S.A., L.F. ALVES, P.J. DUARTE-NETO, S.C. MARTINS, L.G. VEIGA, M.A. SCARANELLO, M.C. PICOLLO, ET AL. 2011. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. *Ecology and Evolution* 1: 421–434.

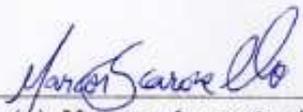
Anexos

Profa. Dra. Rachel Meneguello
Presidente
Comissão Central de Pós-Graduação
Declaração

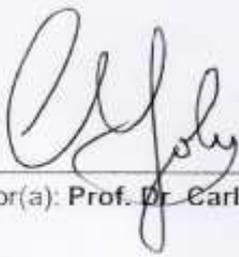
As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **"Dinâmica e produtividade da comunidade arbórea na Floresta Atlântica ao longo do gradiente altitudinal da Serra do Mar"** não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 29 de Junho de 2015

Assinatura _____


Nome do(a) autor(a): **Marcos Augusto da Silva Scaranello**
RG n.º 28850086-6

Assinatura _____


Nome do(a) orientador(a): **Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly**
RG n.º 534370-6

DECLARAÇÃO

Declaro para os devidos fins que o conteúdo de minha dissertação de Mestrado/tese de Doutorado intitulada "Dinâmica e produtividade da comunidade arbórea na Floresta Atlântica ao longo do gradiente altitudinal da Serra do Mar":

não se enquadra no § 4º do Artigo 1º da Informação CCPG 002/13, referente a bioética e biossegurança.

Tem autorização da(s) seguinte(s) Comissão(ões):

CIBio – Comissão Interna de Biossegurança , projeto No. _____ , Instituição: _____

CEUA – Comissão de Ética no Uso de Animais , projeto No. _____ , Instituição: _____

CEP - Comissão de Ética em Pesquisa, protocolo No. _____ , Instituição: _____

** Caso a Comissão seja externa ao IB/UNICAMP, anexar o comprovante de autorização dada ao trabalho. Se a autorização não tiver sido dada diretamente ao trabalho de tese ou dissertação, deverá ser anexado também um comprovante do vínculo do trabalho do aluno com o que constar no documento de autorização apresentado.*

Assinatura: 
Nome do(a) aluno(a): Marcos Augusto da Silva Scaranello

Assinatura: 
Nome do(a) orientador(a): Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Para uso da Comissão ou Comitê pertinente:

() Deferido () Indeferido

Carimbo e assinatura

Para uso da Comissão ou Comitê pertinente:

() Deferido () Indeferido

Carimbo e assinatura