

Traços funcionais e *performance* de espécies arbóreas em uma Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense

Functional traits and *performance* of tree species in a Mixed Ombrophilous Forest in the “Planalto Sul Catarinense” region

Monique Bohora Schlickmann^I, Bernardo Augusto Sandi^{II}, Lúcio Fonseca Rech^{II}, Luran Monteiro Muzeka^{II}, Ricardo Sonda^{II}, Vanderleia Cristina Camargo^{II}, Ana Carolina da Silva^{III}, Pedro Higuchi^{III}

Resumo

O presente trabalho teve como objetivo a caracterização funcional de espécies arbóreas de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense, bem como determinar se os traços funcionais afetam as taxas demográficas das mesmas. Para as espécies mais abundantes do fragmento foram caracterizados os traços funcionais - área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DM) e altura máxima potencial (Hmax) - e suas taxas demográficas - mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal, rotatividade e mudança líquida. Os dados foram analisados por meio da Análise de Componentes Principais (PCA) e modelos do tipo Mínimo Quadrado Generalizado (GSL). Os resultados evidenciaram que as espécies apresentam elevada heterogeneidade funcional, principalmente no que se refere a Hmax, AFE (PCA - Eixo 1) e DM (PCA - Eixo 2). As taxas demográficas das espécies foram influenciadas de forma significativa apenas por Hmax e AFE. Conclui-se que: i) as variações dos traços funcionais das espécies sintetizam espectros de estratégias ecológicas relacionadas ao particionamento do perfil vertical da floresta e a capacidade de se desenvolverem em áreas com diferentes tempos pós-distúrbios; e que, ii) os traços funcionais que indicaram a capacidade das espécies colonizarem o sub-bosque foram preditores das taxas demográficas das espécies.

Palavras-chave: Traços funcionais; Dinâmica florestal; Taxas demográficas

Abstract

We aimed to describe the functional traits of the tree species of a Mixed Ombrophilous Forest fragment in the “Planalto Sul-Catarinense” region and to test if function traits predict tree species demographic rates. For the most abundant species, we determined the functional traits - leaf area (AF), specific leaf area (AFE), wood basic density (DM) and maximum potential height (Hmax) - and demographic rates - mortality, recruitment, gain and loss of basal area, turnover and net changes. We analyzed the data through Principal Component Analysis (PCA) and Generalized Least Square (GLS) models. The data showed that the species have a high functional heterogeneity, mainly in relation to Hmax, AFE (PCA - Axis 1), and DM (PCA - Axis 2). Demographic rates were only affected by Hmax and AFE. We concluded that (i) the variation of species functional traits synthesized a spectra of ecological strategies related to the distribution of species along forest vertical profile and in areas with different times post-disturbance; and that (ii) the demographic rates of the species were predicted by the functional traits that indicated species ability to colonize the forest understory.

Keywords: Functional traits; Forest dynamics; Demographics rates

^I Bióloga, MSc., Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina. Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. nique_bn@hotmail.com (ORCID: 0000-0002-0062-6754)

^{II} Acadêmico de Engenharia Florestal, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina. Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. ber_sandi@hotmail.com (ORCID: 0000-0003-2812-4470) / luciofonsecarech@gmail.com (ORCID: 0000-0001-9773-6943) / luranmuzeka@gmail.com (ORCID: 0000-0003-2382-7847) / ricksonda@gmail.com (ORCID: 0000-0002-8923-6321) / leiacamargo94@gmail.com (ORCID: 0000-0002-0240-1276)

^{III} Engenheiro Florestal, Dr., Professor do Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina. Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. carol_sil4@yahoo.com.br (ORCID: 0000-0002-1285-640X) / higuchip@gmail.com (ORCID: 0000-0002-3855-555X)



Introdução

Estudos ao longo do tempo que procuram compreender a demografia de espécies arbóreas são subsídio para a adoção de estratégias silviculturais e de manejo de florestas naturais, com enfoque na conservação, recuperação e uso sustentável (CORDONNIER *et al.*, 2018). Neste sentido, dentre as abordagens que permitem um maior entendimento sobre o tema, destacam-se aquelas que investigam como a *performance* das espécies arbóreas, representadas por suas taxas demográficas, são influenciadas por seus respectivos traços funcionais (POORTER *et al.*, 2008).

Traços funcionais podem ser definidos como sendo quaisquer características que influenciem na aptidão de organismos em se desenvolver sob determinada condição ambiental (MOUILOT *et al.*, 2013). Desta forma, espera-se que, mesmo em escala local, as espécies arbóreas apresentem uma elevada amplitude de suas características funcionais, refletindo um amplo espectro de estratégias ecológicas (MISSIO *et al.*, 2017), que permitem que as mesmas ocupem os diferentes nichos ecológicos existentes. De fato, em uma área de Floresta Estacional Decidual no Sul do Brasil, Souza *et al.* (2017) observaram que, enquanto espécies do sub-bosque apresentavam folhas mais membranáceas e menor altura máxima potencial, aquelas que ocorriam no dossel apresentavam folhas mais coriáceas e maior altura máxima potencial. Ainda, os mesmos autores evidenciaram variações funcionais relacionadas ao relevo, com espécies de maior porte e menor densidade da madeira ocupando preferencialmente o setor de baixada ao invés da encosta.

No que se refere às taxas demográficas de espécies arbóreas, estudos têm mostrado que, de forma geral, a dinâmica florestal não ocorre de forma homogênea no espaço, variando de acordo com o estágio sucessional (MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010), que por sua vez é influenciado por uma série de fatores, como, por exemplo, as características do banco de sementes e plântulas, do regime de distúrbios, condições ambientais e qualidade da paisagem (ARROYO-RODRÍGUEZ *et al.*, 2017). De forma geral, enquanto um padrão demográfico caracterizado pelo ganho de indivíduos e em área basal caracteriza uma fase sucessional mais inicial, um padrão caracterizado autodesbaste (perda de indivíduos acompanhado pelo ganho em área basal) é comum em florestas em fase sucessional mais tardia (MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010). Neste sentido, como já evidenciado por alguns autores (e. g., POORTER *et al.*, 2008), espera-se que a dinâmica do componente arbóreo seja influenciada pelos traços funcionais das espécies arbóreas. De fato, Missio *et al.* (2016) observaram que em uma floresta em avançado estágio de sucessão as espécies que apresentavam maior recrutamento foram aquelas com características funcionais que representavam vantagem competitiva em uma condição de sub-bosque. Este é um aspecto que também pode ser interpretado como parte do processo de dinâmica de clareiras, sendo espécies tolerantes ao sombreamento favorecidas em áreas de dossel fechado e espécies intolerantes ao sombreamento favorecidas em clareiras (SWAINE; WHITMORE, 1988; YAMAMOTO, 2000).

Diante do exposto, o presente estudo tem como objetivo: i) caracterizar funcionalmente as espécies mais representativas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em avançado estágio de sucessão; e, ii) verificar se a *performance* das espécies arbóreas, expressas por suas taxas demográficas, são mediadas pelos seus respectivos traços funcionais. Como hipótese considera-se que: i) as espécies arbóreas apresentam elevada heterogeneidade funcional; e, ii) como se trata de um fragmento de floresta em avançado estágio de sucessão, espera-se que espécies com traços funcionais que favoreçam o estabelecimento em condições de sub-bosque (e.g., maior densidade da madeira, maior área foliar, maior área foliar específica, e menor altura máxima potencial) apresentem melhor *performance* na área.

Material e métodos

O estudo foi realizado no Parque Natural Municipal João José Theodoro da Costa Neto – PARNAMUL, situado nas coordenadas geográficas centrais de 27°47'22" de latitude sul e

50°20'43" de longitude oeste, e com altitude média de 950 m. O parque faz divisa com rodovias, plantios de *Pinus taeda* L. e área urbana e rural. Possui vegetação florestal protegida e em estágio intermediário a avançado de sucessão, conforme observado por Dalla Rosa *et al.* (2015).

O município de Lages está inserido na Bacia Hidrográfica do Rio Canoas e do Rio Pelotas, com topografia de suave ondulada a ondulada. A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Mista Montana (IBGE, 2012). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Cfb, temperado subtropical com temperaturas mais amenas no verão. A precipitação anual média é de 1479,48 mm e a temperatura média anual de 16,0°C (SPIAZZI *et al.*, 2017).

A partir dos resultados de estudos fitossociológicos já realizados no fragmento para o componente arbóreo (diâmetro a altura do peito – DAP – maior ou igual a 5 cm) (GUIDINI *et al.*, 2014; SPIAZZI *et al.*, 2017), em que foram amostrados 985 indivíduos em 2011, foram selecionadas as 29 espécies arbóreas de maior abundância nas parcelas amostrais. Assim, como Pakeman *et al.* (2009), para a caracterização dos traços funcionais considerou-se o conjunto de espécies que representasse um percentual de abundância de 80% da comunidade amostrada. Foram caracterizados, para cada espécie selecionada, os traços funcionais de área foliar (cm²), área foliar específica (cm².g⁻¹), densidade básica da madeira (g.cm⁻³) e altura máxima potencial (m). Esses traços foram obtidos, preferencialmente, de árvores fora das unidades amostrais. Ressalta-se que das 29 espécies selecionadas, oito não foram encontradas fora das parcelas em número mínimo de indivíduos necessários para se obter os traços funcionais e uma espécie não apresentou folhas no período de coleta. Os traços funcionais foram determinados conforme o protocolo proposto por Pérez Harguindeguy *et al.* (2013).

A *performance* das espécies foi determinada pela sua dinâmica por meio das taxas de recrutamento, mortalidade e ganho e perda em área basal, obtidas por Spiazzi *et al.* (2017), nos anos 2011 e 2015. Além dessas, também foram calculadas as taxas de rotatividade e mudança líquida em número de indivíduos e em área basal. Todas as taxas foram determinadas conforme modelos algébricos descritos em Gross *et al.* (2018), por meio da função em linguagem de programação estatística R (R CORE TEAM, 2017), forest.din (HIGUCHI, 2018)

Os dados funcionais e de *performance* (taxas demográficas) das espécies foram ordenados por meio de Análise de Componentes Principais (PCA). Para isto as variáveis foram padronizadas, por meio da centralização de dados em torno de suas médias. A influência dos traços funcionais sobre a *performance* das espécies foi avaliada por meio de regressão utilizando-se modelos do tipo Mínimo Quadrados Generalizados (GLS), que permitem a incorporação da estruturação da variância por meio de funções matemáticas específicas. Para isto, os eixos das ordenações produzidas foram extraídos para serem utilizados como variáveis dependentes (PCA *performance*) e independentes (PCA funcional). Todas as análises foram realizadas utilizando a linguagem de programação estatística R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017), com os pacotes FD (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010; LALIBERTÉ *et al.*, 2014), ade4 (DRAY *et al.* 2018), nlme (PINHEIRO *et al.*, 2017) e factoextra (KASSAMBRA; MUNDT, 2017).

Resultados e discussão

As espécies que apresentaram os maiores valores para os traços funcionais foram *Cupania vernalis* Cambess., com maior tamanho de folha (AF = 338,4 cm²), *Banara tomentosa* Clos, com folhas mais membranáceas (AFE = 280,8 cm².g⁻¹), *Myrcia hatschbachii* D. Legrand, de madeira mais densa (DM = 0,729 g.cm⁻³), e *Araucaria angustifolia* (Bertol) Kuntze, com as árvores mais altas (Hmax = 30 m) (Tabela. 1). Os menores valores foram observados para *A. angustifolia*, com menor tamanho de folhas (AF = 1,8 cm²) e folhas mais coriáceas (AFE = 52,6 cm².g⁻¹), *Vernonanthura discolor* (Spreng.) H. Rob., de madeira mais macia (DM = 0,337 g.cm⁻³), e *Banara tomentosa* Clos e *Casearia decandra* Jacq., com árvores de menor porte (Hmax = 10 m). Estas diferenças denotam a existência de uma elevada heterogeneidade funcional das espécies mais representativas da área, o que sugere que as mesmas apresentam estratégias ecológicas distintas. Este padrão já

era esperado, considerando que em um ecossistema florestal, as espécies são expostas às mais diversas condições ambientais, como por exemplo sub-bosque x dossel e borda x interior. De fato, este padrão tem sido observado nas florestas da região de estudo (MISSIO *et al.*, 2017; SOBOLESKI *et al.*, 2017).

Tabela 1 – Traços funcionais das espécies de maior abundância em uma Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense.

Table 1 – Functional traits of the most abundant species in a Mixed Ombrophilous Forest in the “Planalto Sul-Catarinense” region.

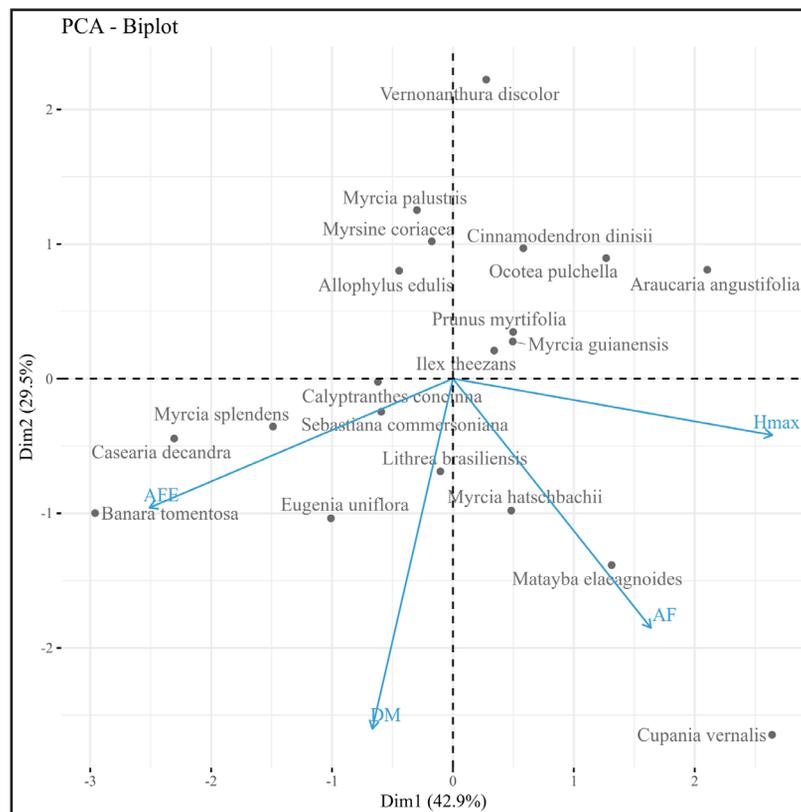
Espécies	AF	AFE	DM	Hmax
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A.Juss.) Radlk.	24,9	100,7	0,539	13
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol) Kuntze	1,8	52,6	0,535	30
<i>Banara tomentosa</i> Clos	13,8	280,8	0,672	10
<i>Calyptanthus concinna</i> DC.	11,0	76,3	0,667	12
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	6,7	217,4	0,648	10
<i>Cinnamodendron dinisii</i> Schwacke	16,0	87,6	0,513	20
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	338,4	86,0	0,662	25
<i>Eugenia uniflora</i> L.	6,7	178,4	0,718	18
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	13,3	65,4	0,626	18
<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	10,7	91,1	0,722	18
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	175,5	112,5	0,639	23
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	5,8	73,7	0,613	20
<i>Myrcia hatschbachii</i> D.Legrand	28,9	91,6	0,729	22
<i>Myrcia palustris</i> DC.	4,9	109,5	0,491	15
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	4,6	244,6	0,600	18
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	9,9	94,4	0,523	15
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	6,7	76,8	0,521	25
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	9,9	106,7	0,577	22
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & Downs	10,6	139,9	0,644	17
<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	52,0	103,7	0,337	15

Em que: AF = área foliar (cm²); AFE = área foliar específica (cm².g⁻¹); DM = densidade básica da madeira (g.cm⁻³); Hmax = altura máxima potencial (m).

Na ordenação das espécies foi possível verificar que as mesmas apresentaram distinção principalmente no que se refere à altura máxima potencial (Hmax) e Área Foliar Específica (AFE), no Eixo 1 (variação explicada de 42,94%), e à Densidade da Madeira no Eixo 2 (variação explicada de 29,54%) (Figura 1). Na direita da ordenação encontram-se as espécies com os maiores portes e folhas mais coriáceas, caracterizando espécies de dossel (e.g., *Araucaria angustifolia* e *Cupania vernalis*). Já na esquerda da ordenação encontram-se as espécies de baixo porte e folhas membranáceas, característica de espécies mais de sub-bosque (e.g., *Banara tomentosa* e *Casearia decandra*). Na parte inferior da ordenação encontram-se as espécies de maior densidade da madeira, pertencentes a um estágio sucessional mais tardio (e.g., *Cupania vernalis*), e na parte superior às de madeira de menor densidade, como aquelas colonizadoras de áreas perturbadas (e.g., *Vernonanthura discolor*).

Figura 1 – Ordenação produzida por Análise de Componentes Principais (PCA) a partir dos atributos funcionais das espécies arbóreas de uma Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; DM= densidade básica da madeira; Hmax= altura máxima potencial.

Figure 1 – Ordination produced by a Principal Component Analysis through functional traits of tree species from a Mixed Ombrophilous Forest in the “Planalto Sul-Catarinense” region. AF= leaf area; AFE= specific leaf area; DM= wood density; Hmax= maximum potential height.



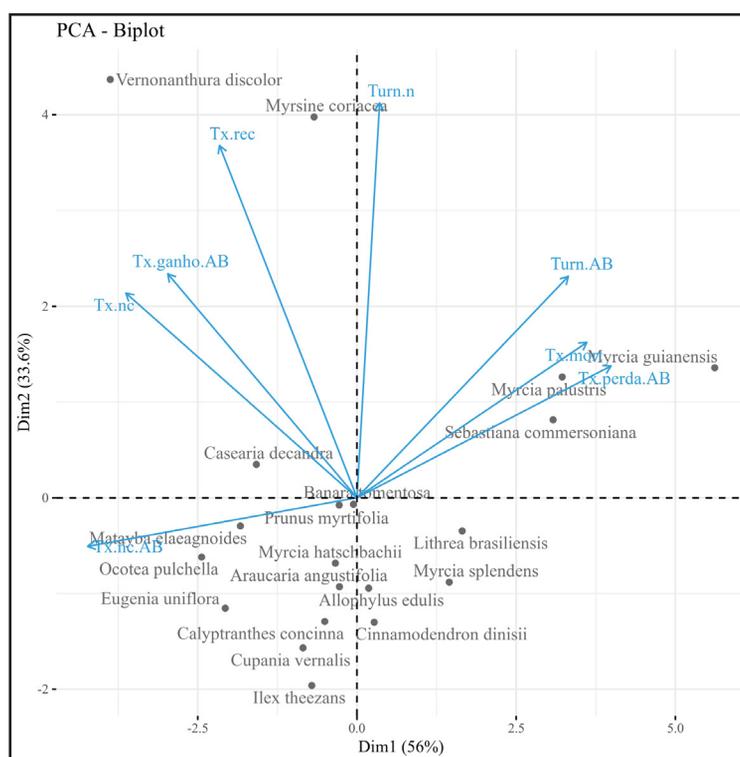
Fonte: Autores (2019)

Estes resultados evidenciam o espectro de variações de estratégias ecológicas relacionadas à capacidade de as espécies ocuparem diferentes posições no perfil vertical da floresta e em áreas com diferentes tempos de recuperação pós-distúrbios. A altura máxima potencial é um atributo associado à competição por luz no perfil vertical da floresta (MISSIO *et al.*, 2017). Neste sentido, tendo em vista as condições microclimáticas mais extremas no dossel (maior amplitude térmica, demanda evapotranspirativa e turbulência pelo vento), a presença de espécies com folhas mais coriáceas no dossel, expressa pela menor AFE, em relação ao sub-bosque, é esperado (SOUZA *et al.*, 2017). Da mesma forma, espécies colonizadoras de áreas perturbadas, usualmente de rápido crescimento, apresentam menor densidade da madeira, do que aquelas tardias, de crescimento mais lento (POORTER *et al.*, 2008; MISSIO *et al.*, 2017). Estas variações dos atributos funcionais refletem todo um gradiente de estratégias ecológicas, cujos extremos representam a dicotomia entre espécies pioneiras e não pioneiras *sensu* Swaine e Whitmore (1988). Sendo assim, no presente estudo, enquanto as pioneiras se caracterizaram, predominantemente, pela baixa densidade da madeira (e.g., *Vernonanthurra discolor*), as não pioneiras, de maior densidade da madeira, apresentaram distinções em função de suas distribuições ao longo do perfil vertical da floresta, com aquelas de sub-bosque apresentando menor altura máxima potencial e maior área foliar específica (e.g., *Banara tomentosa* e *Casearia decandra*) e aquelas de dossel, de maior porte e menor área foliar específica (e.g. *Araucaria angustifolia*).

Na ordenação das espécies com base em suas taxas demográficas (Figura 2), os dois primeiros eixos da PCA explicaram 89,6% da variação total dos dados (eixo 1 = 56,0%; eixo 2 = 33,6%). Os resultados indicaram que as espécies diferiram, principalmente no que se refere à mudança líquida e perda em área basal (Eixo 1) e rotatividade e recrutamento (Eixo 2). Na esquerda da ordenação encontram-se as espécies (e.g., *Vernonanthura discolor* (Spreng.) H. Rob. e *Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez) que estão ganhando área basal (taxas de mudança líquida positiva e taxas de perda em área basal baixa), e na direita as espécies (e.g., *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC.) que estão com mudança líquida negativa e elevadas taxas de perda em área basal. Já na parte superior encontra-se as espécies com um padrão de dinâmica mais acelerado (i.e., elevada taxa de rotatividade em número de indivíduos e recrutamento, tais como aquelas colonizadoras de áreas perturbadas (e.g., *Vernonanthura discolor* e *Myrsine coriacea*) e, na parte inferior, as espécies com a dinâmica mais lenta, como as tardias *Ilex theezans* e *Cupania vernalis*. Resultado semelhante foi observado por Gross *et al.* (2018), que também adotaram a mesma abordagem de sintetizar os padrões de dinâmica a partir de ordenações multivariadas, indicando variações ortogonais entre mudanças na área basal e recrutamento.

Figura 2 – Ordenação produzida por Análise de Componentes Principais (PCA) a partir das taxas de dinâmica das espécies arbóreas de uma Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense. Tx.rec = taxa de recrutamento; Tx.mort = taxa de mortalidade; Turn.n = taxa rotatividade em número de indivíduos; Tx.nc = taxa de mudança líquida em número de indivíduos; Tx.ganho.AB = taxa de ganho em área basal; Tx.perda.AB = taxa de perda em área basal; Turn.AB = taxa de rotatividade em área basal; Tx.nc.AB = taxa de mudança líquida em área basal.

Figure 2 – Ordination produced by a Principal Component Analysis through demographic rates of tree species from a Mixed Ombrophilous Forest in the “Planalto Sul-Catarinense” region. Tx.rec = recruitment rate; Tx.mort = mortality rate; Turn.n = number of individuals turnover rate; Tx.nc = number of individuals turnover rate; Tx.ganho.AB = basal area gain rate; Tx.perda.AB = basal area loss rate; Turn.AB = basal area turnover rate; Tx.nc.AB = basal area net change rate.



Fonte: Autores (2019)

Na análise por meio dos modelos de Mínimos Quadrados Generalizados (GLS) entre os eixos da PCA funcional e da PCA de taxas demográficas, foi possível identificar que só houve influência significativa e negativa do eixo que representa a altura máxima e área foliar específica (dureza das folhas) (eixo 1 da PCA 1) sobre as taxas de dinâmica de recrutamento e rotatividade em número de indivíduos (eixo 2 da PCA 2) (Tabela 2). Neste sentido, os resultados indicaram que a *performance* das espécies foi influenciada, fundamentalmente, pela capacidade das mesmas de se estabelecerem em condições de sub-bosque. Assim, ficou evidenciado que espécies de maior porte e folhas mais coriáceas, como aquelas do dossel, apresentam menor recrutamento e rotatividade do que as espécies de menor porte e folhas mais membranáceas, típicas do sub-bosque, o que pode estar refletindo o estágio sucessional do fragmento. Para espécies arbóreas em ecossistemas florestais, a influência de traços funcionais sobre suas taxas demográficas tem se mostrado um padrão comum (POORTER *et al.*, 2008; PHILIPSON *et al.*, 2014; MISSIO *et al.*, 2016; RÜGER *et al.*, 2018). Isto demonstra a relevância dos atributos funcionais sobre a aptidão das espécies nas mais diversas condições ambientais.

Tabela 2 – Análise da influência dos traços funcionais sobre a *performance* das espécies arbóreas mais representativas em uma Floresta Ombrófila Mista no Planalto Sul-Catarinense, expressas por meio de suas respectivas taxas demográficas, avaliada por meio de modelos do tipo Mínimos Quadrados Generalizados (GLS).

Table 2 – Analysis of the influence of the functional traits on the performance of the most representative tree species in a Mixed Ombrophilous Forest in “Planalto Sul-Catarinense” region, expressed through their respective demographic rates, evaluated through Generalized Least Squares (GLS) models.

	Modelo 1: Mudança líquida e perda em área basal (eixo 1-PCA 2)	<i>p</i>	Modelo 2: Rotatividade e recrutamento em número de indivíduos (eixo 2-PCA 2)*	<i>p</i>
Intercepto	0,000	1,0000	-0,4375	0,0175
Porte da árvore e dureza das folhas (eixo 1-PCA 1)	-0,17	0,6674	-0,2157	0,0031
Densidade da madeira e área foliar (eixo 2-PCA 1)	-0,014	0,9763	0,2038	0,1084

Em que: *Estrutura da variância incorporada no modelo da função varConstPower (*Constant Plus Power Variance Function*), implementada pelo pacote nlme, da linguagem de programação estatística R.

Conclusões

Os resultados permitiram concluir que, mesmo em escala local, espécies arbóreas apresentam elevada heterogeneidade funcional, que se traduz na *performance* diferencial que as mesmas apresentam em condições naturais. Em particular, ficou evidenciado que espécies com atributos funcionais que refletem a capacidade das mesmas de se estabelecerem em condições de sub-bosque (i.e., menor altura máxima potencial e maior área foliar específica) apresentam relativamente maior recrutamento e rotatividade do que espécies com atributos que favorecem o estabelecimento no dossel (i.e., maior altura máxima potencial e menor área foliar específica),

dependentes de distúrbios (e.g., clareiras). Possivelmente, este padrão é reflexo do estágio sucessional que se encontra a área de estudo, caracterizado por ser avançado e sem a presença de distúrbios de elevada magnitude.

Agradecimentos

À FUMDES pela concessão de bolsa à primeira autora. Ao CNPq pela concessão de bolsa de produtividade aos dois últimos autores. Ao CNPq e ao PAP/UDESC/FAPESC pelo financiamento do projeto.

Referências

ARROYO-RODRIGUEZ, V. A. *et al.* Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Review**, Cambridge, v. 92, p. 326-340, 2017.

CORDONNIER, T. *et al.* Managing tree species diversity and ecosystem functions through coexistence mechanisms. **Annals of Forest Science**, Berlin, v. 75, n. 3, p. 65, 2018.

DALLA ROSA, A. *et al.* Diversidade e guildas de regeneração de espécies arbóreas na borda de uma floresta nativa em contato com plantio de pínus. **Floresta**, Curitiba, v. 45, n. 2, p. 273-280, 2015.

DRAY, S. *et al.* **ade4**: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html>. Acesso em: 11 de abril de 2018.

GROSS, A. *et al.* Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 411, n.1, p. 20-26, 2018.

GUIDINI, A. L. *et al.* Invasão por espécies arbóreas exóticas em remanescentes florestais no Planalto Sul Catarinense. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 38, n. 3, p. 469-478, 2014.

HIGUCHI, P. **forest.din**: Função em linguagem de programação estatística R para determinação da dinâmica de comunidades de espécies arbóreas. DOI: 10.5281/zenodo.1297702. Disponível em: <https://github.com/higuchip/forest.din>. Acesso em: 11 de abril de 2018.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, Hoboken, v. 91, n. 1, p. 299-305. 2010.

LALIBERTÉ, E. *et al.* **FD**: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. 2014. R package version 1.0-12. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/>. Acesso em: 11 de abril de 2018.

KASSAMBARA, A.; MUNDT, F. **factoextra**: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. 2017. R package version 1.0.5. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>. Acesso em: 11 de abril de 2018.

MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, v. 24, n. 1, p. 250-261, 2010.

MISSIO, F. F. *et al.* Trade-offs and spatial variation of functional traits of tree species in a subtropical forest in southern Brazil. **Forest - Biogeosciences and Forestry**, Viterbo, v. 9, n. 6,

p. e1-e5, 2016.

MISSIO, F. F *et al.* Atributos funcionais de espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages, SC. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 1, p. 215-224, 2017.

MOUILLOT, D. *et al.* A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, Cambridge, v. 28, n. 3, p. 167-177, 2013.

PAKEMAN, R. J. *et al.* Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. **Journal of Vegetation Science**, Hoboken, v. 20, n. 1, p. 148-159, 2009.

PÉREZ-HARGUINDEGUY N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PHILIPSON, C. D. *et al.* A trait-based trade-off between growth and mortality: evidence from 15 tropical tree species using size-specific relative growth rates. **Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 4, n. 18, p. 3675-3688, 2014.

PINHEIRO J. *et al.* **nlme**: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. 2017. R package version 3.1-131. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>. Acesso em: 11 de abril de 2018.

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

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. Disponível em: <http://www.r-project.org/> Acesso em: 11 de abril de 2018.

RÜGER, N. *et al.* Beyond the fast-slow continuum: demographic dimensions structuring a tropical tree community. **Ecology Letters**, Nova York, v. 21, n. 7, p. 1075-1084, 2018.

SOBOLESKI, V. F. *et al.* Variação de atributos funcionais do componente arbóreo em função de gradientes edáficos em uma floresta nebulosa no sul do Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 68, n. 2, p. 291-300, 2017.

SOUZA, K. *et al.* Niche partitioning by functional groups of tree species in a subtropical forest. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 68, n. 4, p. 1165-1175, 2017.

SPIAZZI, F. R. *et al.* Quantificação da contaminação biológica por espécies arbóreas exóticas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages - SC. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, n. 2, p. 403-414, 2017.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, [s.l.], v. 75, p. 81-86, 1988.

YAMAMOTO, S. Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration. **Journal of Forest Research**, [s.l.], v. 5, 223-229, 2000.