

Estruturação espacial de traços funcionais de espécies arbóreas em função da distância da borda em Floresta Alto-Montana no sul do Brasil

Spatial structure of tree species functional traits in response to edge distance in Upper-Montane Forest in southern Brazil

Jaqueline Beatriz Brixner Dreyer^I, Monique Bohora Schlickmann^{II},
Tarik Cuchi^I, Francielle Santos Vieira^I, Giselli Castilho Moraes^I,
Pedro Higuchi^{III}, Ana Carolina da Silva^{III}

Resumo

O presente estudo visou avaliar a organização funcional de espécies arbóreas em um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no município de Urubici, SC. A hipótese de que as espécies avaliadas apresentam elevada heterogeneidade funcional e que é espacialmente estruturada em função da distância da borda do remanescente foi testada. Para a determinação das espécies mais abundantes do fragmento, foi alocada uma transeção (20 x 100 m) perpendicular à borda do fragmento, em que foram amostradas as árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 5 cm. Para as espécies mais abundantes, foram caracterizados os seus traços funcionais: densidade da madeira (DM), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e altura máxima potencial (Hmax). Foram determinados os valores médios dos traços ponderados para a comunidade (CWM) e a diversidade funcional (RaoQ). Os dados foram analisados por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA) e por meio de correlograma de Mantel. Enquanto o eixo 1 da PCA sintetizou um gradiente funcional relacionado com a Hmax e AFE, o eixo 2 indicou uma variação relacionada com a DM e a AF. Além disso, observou-se estruturação espacial dos traços foliares (AF e AFE) e da diversidade funcional. Na borda, que é o ambiente onde a vegetação está mais exposta à geada, foi observada menor diversidade funcional, com a predominância de espécies com folhas pequenas. Assim, foi possível concluir que as espécies estudadas não são funcionalmente homogêneas e que a organização funcional é espacialmente estruturada em função da distância da borda.

Palavras-chave: Efeito de borda; Gradiente funcional; Diversidade funcional

Abstract

We aimed to evaluate the functional organization of tree species in an Upper-Montane Araucaria Forest remnant, in the municipality of Urubici, Santa Catarina state. We tested the following hypothesis: the species present a high functional heterogeneity that is spatially structured as a function of the remnant edge distance. To determine the most abundant tree species, we plotted a 20 x 100 m transect, perpendicular to the fragment edge, where all trees with diameter at breast height (dbh) ≥ 5 cm were sampled. For the most abundant species, the functional traits were characterized: wood density (DM), leaf area (AF), specific leaf area (AFE) and maximum potential height (Hmax). The community weight mean values of functional traits (CWM) and functional diversity (RaoQ) were determined. The data were analyzed by Principal Component Analysis (PCA) and by Mantel Correlogram. While PCA axis 1 summarized a functional gradient related to Hmax and AFE, axis 2 indicated a variation related to DM and AF. Moreover, the edge distance significantly influenced the leaf traits and the functional diversity. At the edge, which is the environment where the vegetation is most exposed to frost, lower functional diversity was observed, with the predominance of species with small leaves. We concluded that the studied species are not functionally homogeneous and that the functional organization is spatially structured according to the edge distance.

Keywords: Edge effect; Functional gradient; Functional diversity.

^I Engenheiro(a) Florestal, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. jaqueline.bbdreyer@gmail.com (ORCID: 0000-0001-5390-9582) / tarikcuchi@gmail.com (ORCID: 0000-0002-8930-2341) / francielle.florestal@outlook.com (ORCID: 0000-0001-7174-0186) / gisellimoraes17@gmail.com (ORCID: 0000-0001-9780-1549)

^{II} Bióloga, 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)

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



Introdução

A compreensão dos fatores ecológicos que influenciam a organização de comunidades arbóreas em escala local é fundamental para o entendimento de como as espécies se distribuem no espaço. Tal conhecimento é necessário para o manejo adequado dos remanescentes florestais, visando o uso sustentável e a restauração, o que justifica pesquisas com tais abordagens. Dentre os diversos estudos que permitem inferências sobre as forças ecológicas determinantes na distribuição de espécie em escala local, destacam-se aqueles que investigam os traços funcionais das espécies arbóreas (LEBRIJA-TREJOS *et al.*, 2010; YANG *et al.*, 2015). Abordagens como essas permitem uma compreensão mais aprofundada sobre a ação de filtros ambientais e o processo de similaridade limitante (PAUSAS; VERDÚ, 2010), por meio da análise das características que estão intimamente ligadas ao desempenho das plantas no meio, que são denominados como traços funcionais (ORDONEZ *et al.*, 2010).

Conforme Vandewalle *et al.* (2010), traços funcionais podem ser entendidos como as características de organismos que são relacionadas com a sua aptidão (“*fitness*”) a uma determinada condição ambiental. De forma geral, os traços funcionais podem ser classificados como natureza aquisitiva, que representam vantagens competitivas na aquisição de recursos, garantindo, por exemplo, uma maior velocidade no ganho de biomassa, ou de natureza conservativa, que funcionam na proteção da biomassa já existente (STERCK *et al.*, 2011). Enquanto os traços aquisitivos prevalecem em ambientes com maior disponibilidade de recursos (e.g., maior luminosidade), os conservativos são frequentes em locais com condições mais estressantes (e.g., menos luz e condições microclimáticas limitantes) (STERCK *et al.*, 2011). Ainda, a partir da diversidade funcional, que representa a heterogeneidade dos traços funcionais, é possível realizar inferências sobre os fatores determinantes na montagem das comunidades. Enquanto uma baixa diversidade funcional sugere a relevância de filtros ambientais, uma maior diversidade indica o papel predominante da similaridade limitante, de forma que a competição interespecífica resulta na variação funcional das espécies, com as mesmas explorando diferentes nichos ambientais (CORNWELL; ACKERLY, 2009; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012).

Apesar da relevância de estudos com abordagem funcional, pouco se conhece sobre esses aspectos em comunidades de espécies arbóreas de áreas subtropicais, principalmente aquelas situadas em elevados patamares altitudinais, sujeitas a uma forte restrição climática, como é o caso das Florestas Ombrófilas Mistas Alto-Montanas no Sul do Brasil. Além de ocuparem, relativamente, uma pequena área geográfica, restrita aos planaltos e serras do sul e sudeste do Brasil, devido às baixas temperaturas essas florestas diferem floristicamente e funcionalmente das fitofisionomias em menores altitudes, apresentando um conjunto único de espécies, predominantemente de folhas menores, menor porte em altura e maior densidade da madeira (SOBOLESKI *et al.*, 2017). Em grande parte, as áreas remanescentes ocorrem na forma de fragmentos florestais sujeitos ao efeito de borda, que pode ter influência sobre os padrões de diversidade da comunidade de espécies arbóreas. Além disso, em áreas que foram protegidas, como aquelas situadas em unidades de conservação, observa-se um padrão de avanço da floresta sobre a matriz campestre (SILVA *et al.*, 2009). Dessa forma, esses ambientes são dinâmicos e, a partir de estudos em regiões tropicais (PRIETO *et al.*, 2014), é possível depreender que a influência da borda sobre as espécies arbóreas seja relevante em função de gradientes microclimáticos relacionados à luz, à temperatura e ao vento. Em particular, na região, destaca-se a ocorrência comum de geadas, que supostamente é mais frequente nas áreas mais abertas, junto à borda do fragmento e à matriz campestre.

Considerando o exposto acima, o presente estudo buscou investigar a ecologia funcional em uma área de Floresta Ombrófila Mista (FOM) Alto-Montana no Sul do Brasil. A partir dos traços funcionais das espécies mais representativas de uma comunidade, procurou-se investigar as seguintes hipóteses: i) mesmo em uma floresta com forte restrição climática pelas baixas temperaturas, as espécies apresentam elevada heterogeneidade funcional, refletindo as variações ambientais existentes em escala local; e ii) a organização funcional da comunidade é espacialmente estruturada em função da distância da borda do fragmento.

Material e métodos

O presente estudo foi desenvolvido em um fragmento do Parque Nacional de São Joaquim, em trecho localizado no município de Urubici, Santa Catarina, sob as coordenadas 28°00'54''S e 49°35'30''O e altitude aproximada de 1.300 m. A área apresenta clima Cfb, de acordo com Köppen, com chuvas bem distribuídas durante o ano, que variam entre 1.200 a 1.900 mm.ano⁻¹, e temperatura média anual de 11 a 15°C, com geadas frequentes. A vegetação da região é classificada como Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana (IBGE, 2012), inserida em uma matriz campestre, com presença de solos pouco profundos, especialmente Neossolos Litólicos e Cambissolos. Conforme relato dos gestores do Parque, apesar de estar atualmente protegida dentro de uma unidade de conservação, a área encontra-se em fase inicial de sucessão, com um histórico de perturbação caracterizado pelo corte exploratório de espécies madeiráveis e desmatamento na década de 60, seguido pelo uso como pastagem para criação de gado nos anos seguintes.

Para a determinação das espécies mais abundantes do fragmento estudado, foi realizada uma amostragem, por meio de uma transecção de 20 x 100 m, alocada perpendicular à borda do fragmento. Essa transecção foi subdividida em parcelas de 10x10 m, totalizando 20 unidades amostrais (0,2 ha). Como o objetivo da amostragem foi somente a detecção das espécies mais abundantes, sem o intuito de verificação das espécies raras, considerou-se que a amostragem foi suficiente. Dentro das parcelas, foram mensurados todos os indivíduos arbóreos com DAP (diâmetro a altura do peito, medido a 1,30 m do solo) com 5 cm ou mais.

Os traços funcionais foram obtidos para as espécies mais abundantes da amostragem. Para a determinação dessas espécies, assim como Pakeman *et al.* (2009), considerou-se aquelas que representaram um percentual de abundância de 80% da comunidade amostrada. Assim, para essas foram caracterizados os traços funcionais: densidade básica da madeira (DM), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e altura máxima potencial (Hmax), seguindo os protocolos sugeridos por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). Para a caracterização funcional, os indivíduos foram selecionados, preferencialmente, fora das parcelas amostrais.

Para a determinação da DM foram coletadas amostras de madeira de dez indivíduos de cada espécie abundante, por meio de um trado de incremento com diâmetro de 5,15 mm. As amostras foram condicionadas em recipientes com água, até apresentarem massa úmida constante, e seu peso (úmido) calculado pelo princípio de Arquimedes. Posteriormente, as amostras foram colocadas em estufa, com temperatura de 75°C, até que a massa seca permanecesse constante, e então foram pesadas em balança analítica com precisão de 0,001 g. Da razão entre massa seca (g) e o volume (cm³), foi obtida a densidade básica da madeira. Para cada espécie, foi calculada a média dessa densidade.

A AF e a AFE foram obtidas a partir da coleta de 20 folhas, de 10 indivíduos por espécie, incluindo os pecíolos e, para folhas compostas, raques, seguindo o protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). Em seguida, as folhas foram fotografadas e as imagens processadas no *software* ImageJ (RASBAND, 2018), obtendo-se as áreas foliares, e, em seguida, a média das áreas foliares por espécie. Após esse processo, as folhas foram armazenadas em estufa até alcançarem a massa seca constante e pesadas em balança analítica com precisão de 0,001 g. A área foliar específica foi obtida pela razão entre a área foliar (cm²) e a massa seca das folhas (g). A média das áreas foliares específicas para cada espécie também foi calculada.

A Hmax de cada espécie, representando o tamanho máximo das árvores na idade adulta, foi caracterizada por meio de estimativas a campo. Para isso, foram realizadas observações dos indivíduos das espécies no fragmento estudado, o que permitiu determinar a altura máxima de cada um deles na área.

Para a verificação do agrupamento funcional das espécies, foi utilizada a Análise de Componentes Principais (PCA), com o intuito de inferir sobre suas estratégias ecológicas. Para a análise de estruturação espacial dos traços funcionais ao longo da transecção, foram determinados os valores médios ponderados para a comunidade (CWM). A partir do CWM, foram construídos, para cada um dos traços e também para a diversidade funcional, correlogramas de Mantel. A diversidade funcional foi determinada pelo índice de RaoQ. Para os aspectos funcionais que apresentaram autocorrelação na estruturação espacial significativa, realizou-se a espacialização dos valores observados nas parcelas estudadas. As análises foram realizadas no R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2018), com os pacotes *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2018), *ade4* (DRAY *et al.*, 2018) e *usdm* (NAIMI *et al.*, 2014).

Resultados

Foram amostrados 373 indivíduos distribuídos em 20 famílias e 34 espécies (Tabela 1). A maior parte das espécies ocorreu em baixa densidade, sendo que as 10 espécies mais abundantes representaram 81,8% (305 ind.) do total de indivíduos da comunidade arbórea. Para essas espécies de maior representatividade, com exceção de *Myrrhimum atropurpureum* Schott que não foi encontrado fora das parcelas de amostragem em abundância suficiente (≥ 10 ind.), foram determinados os traços funcionais. Os valores de AF variaram de 0,28 cm² (*Baccharis uncinella* DC.) até 26,69 cm² (*Citronella gongonha* (Mart.) R. A. Howard), a AFE variou de 50,82 cm².g⁻¹ (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) até 103,94 cm².g⁻¹ (*Styrax leprosus* Hook. & Arn.), a DM de 0,380 g.cm⁻³ (*Styrax leprosus*) até 0,781 g.cm⁻³ (*Lithraea brasiliensis* Marchand), e de Hmax a variação foi de 3 m (*Baccharis uncinella*) até 20 m (*Araucaria angustifolia*).

Tabela 1 – Espécies amostradas, seguidas pelo número de indivíduos no inventário (N) e valores dos traços funcionais médios das espécies mais abundantes, em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no Parque Nacional de São Joaquim em Urubici, SC

TABLE 1 – Sampled tree species, followed by number of individuals (N) and the average values of functional traits of the most abundant species, in an Upper-Montane Araucaria Forest, at São Joaquim National Park, in the municipality of Urubici, SC state

Famílias	Espécies	N	Traços funcionais			
			AF	AFE	DM	Hmax
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	102	1,98	50,82	0,539	20
	<i>Schinussp.</i>	3				
Anacardiaceae	<i>Schinus lentiscifolia</i> Marchand	2				
	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	39	6,72	67,35	0,781	15
Araliaceae	<i>Oreopanax fulvum</i> Marchal	5				
	<i>Baccharis dentata</i> (Vell.) G. M. Barroso	1				
	<i>Baccharis uncinella</i> DC.	15	0,28	67,15	0,610	3
Asteraceae	<i>Dasyphyllum spinescens</i> (Less.) Cabrera	1				
	<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	1				
	<i>Vernonanthura montevidensis</i> (Spreng.) H. Rob.	1				
Berberidaceae	<i>Berberis laurina</i> Billb.	22	10,22	78,94	0,600	4
Cardiopteridaceae	<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R. A. Howard	17	26,69	59,43	0,627	10
Celastraceae	<i>Maytenus boaria</i> Molina	2				
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	8				
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	4				
Fabaceae	<i>Mimosa scabrella</i> Benth.	4				
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	5				

Continua ...
Continuation ...

Tabela 1 – Conclusão ...

Table 1 – Conclusion ...

Famílias	Espécies	N	Traços funcionais			
			AF	AFE	DM	Hmax
	<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	21	17,80	69,18	0,664	5
	<i>Myrceugenia euosma</i> (O. Berg) D. Legrand	1				
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess.) D. Legrand & Kausel	8				
	<i>Myrceugenia mesomischa</i> (Burret) D. Legrand & Kausel	1				
Myrtaceae	<i>Myrceugenia oxysepala</i> (Burret) D. Legrand & Kausel	5				
	<i>Myrceugenia regnelliana</i> (O. Berg) D. Legrand & Kausel	1				
	<i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N. Silveira	1				
	<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	1				
	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	10				
Podocarpaceae	<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzschex Endl.	49	1,19	71,10	0,456	15
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	1				
Quillajaceae	<i>Quillaja lancifolia</i> D. Don	1				
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	7				
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	3				
Solanaceae	<i>Solanum pabstii</i> L. B. Sm. & Downs	1				
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	10	12,32	103,94	0,380	9
Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i> Miers	20	17,08	64,24	0,408	8
Total		373				

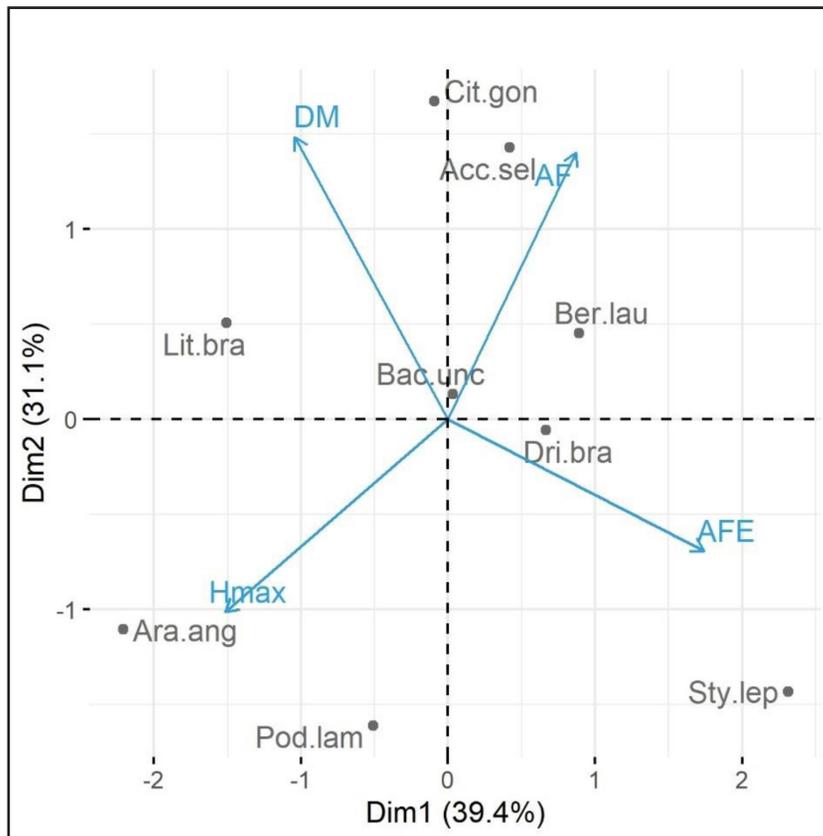
Fonte: Autores (2020)

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

A ordenação das espécies em função de seus traços funcionais, por meio da PCA, que explicou 70,46% da variação total dos dados (eixo 1 = 39,4%; eixo 2 = 31,10%), indicou que as mesmas apresentaram distinção entre si (Figura 1). Os traços funcionais que apresentaram maior correlação com o eixo 1 foram a AFE (0,65) e a Hmax (-0,57). Assim, ficou evidenciado que, neste eixo, as espécies se distribuem ao longo de um gradiente funcional associado ao porte da árvore (Hmax) e à consistência das folhas (AFE). Enquanto na esquerda da ordenação estiveram as espécies de maior porte e com folhas mais rígidas (e.g. *Araucaria angustifolia*), na direita encontram-se as espécies, predominantemente, de menor porte e com folhas membranáceas (e.g. *Styrax leprosus*). Para o eixo 2, as variáveis que apresentaram as maiores correlações foram a DM (0,62) e a AF (0,59). Observou-se um gradiente funcional em que se destacam árvores de madeira mais densas e folhas maiores (e.g., *Citronella gongonha*) na parte superior da ordenação; e árvores de madeira mais macia e folhas menores (e.g., *Styrax leprosus*) na parte inferior da ordenação.

Figura 1 – Ordenação produzida pela Análise de Componentes Principais (PCA), a partir dos traços funcionais das espécies arbóreas amostradas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no Parque Nacional de São Joaquim em Urubici, SC

Figure 1 – Principal Component Analysis (PCA) ordination of functional traits of sampled species in an Upper-Montane Araucaria Forest, at São Joaquim National Park, in the municipality of Urubici, SC state



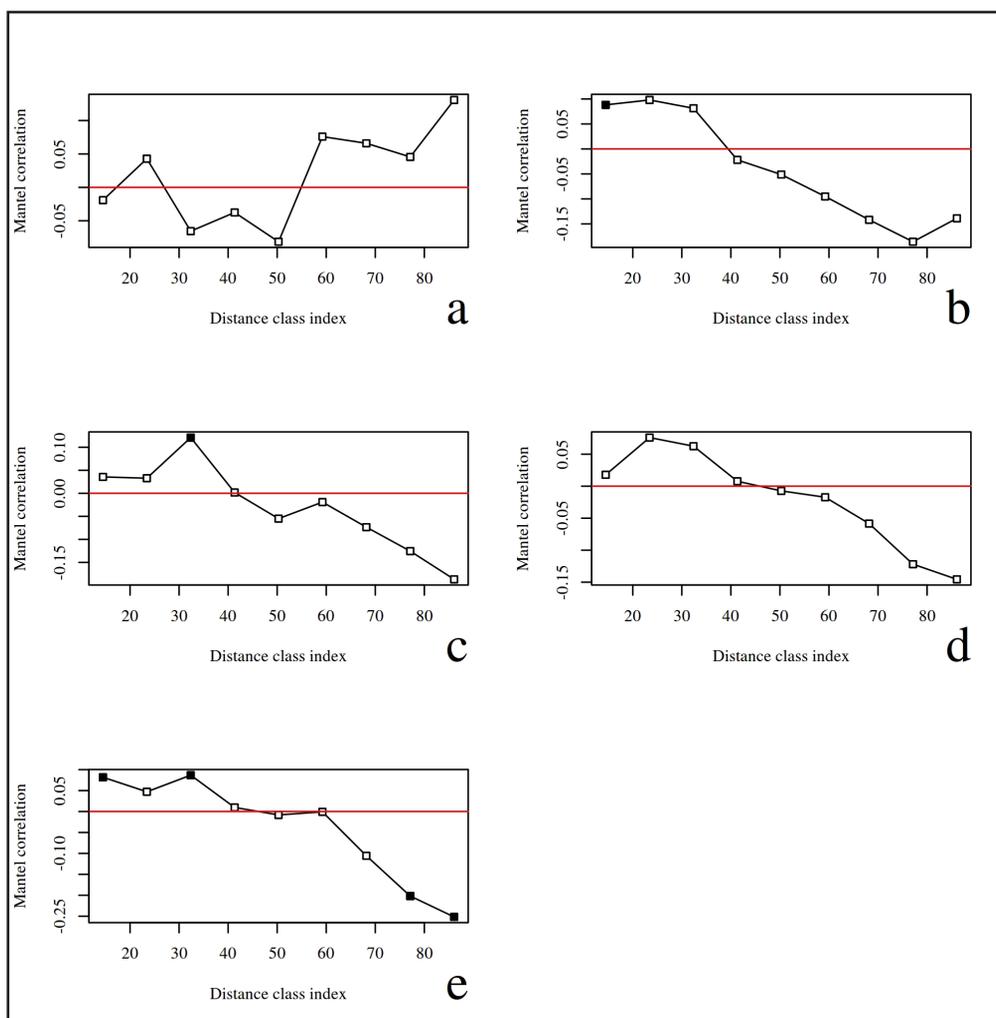
Fonte: Autores (2020)

Em que: DM = densidade básica da madeira; AF = área foliar; Hmax = altura máxima potencial; AFE = área foliar específica.

A análise de estruturação espacial, por meio do correlograma de Mantel (Figura 2), indicou que apenas os traços funcionais foliares (AF e AFE) e a diversidade funcional (RaoQ) encontram-se espacialmente estruturados no fragmento avaliado. Os demais traços (DM e Hmax) ocorreram de forma espacialmente aleatória. AF e AFE apresentaram autocorrelação espacial positiva e significativa em pequena escala espacial, demonstrando que parcelas próximas entre si apresentam valores semelhantes desses traços. No que diz respeito à diversidade funcional, foi observada autocorrelação espacial positiva em pequena escala espacial e autocorrelação negativa em escalas espaciais maiores, de forma que parcelas próximas apresentaram valores similares e as mais distantes são distintas quanto aos valores de diversidade funcional.

Figura 2 – Correlograma de Mantel para os traços funcionais (a: densidade da madeira; b: área foliar; c: área foliar específica; d: altura máxima potencial) e a diversidade funcional (e) das espécies arbóreas amostradas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no Parque Nacional de São Joaquim em Urubici, SC

Figure 2 – Mantel correlogram for functional traits (a: wood density; b: leaf area; c: specific leaf area; d: maximum potential height) and functional diversity (e) of sampled tree species in an Upper-Montane Araucaria Forest, at São Joaquim National Park, in the municipality of Urubici, SC state



Fonte: Autores (2020)

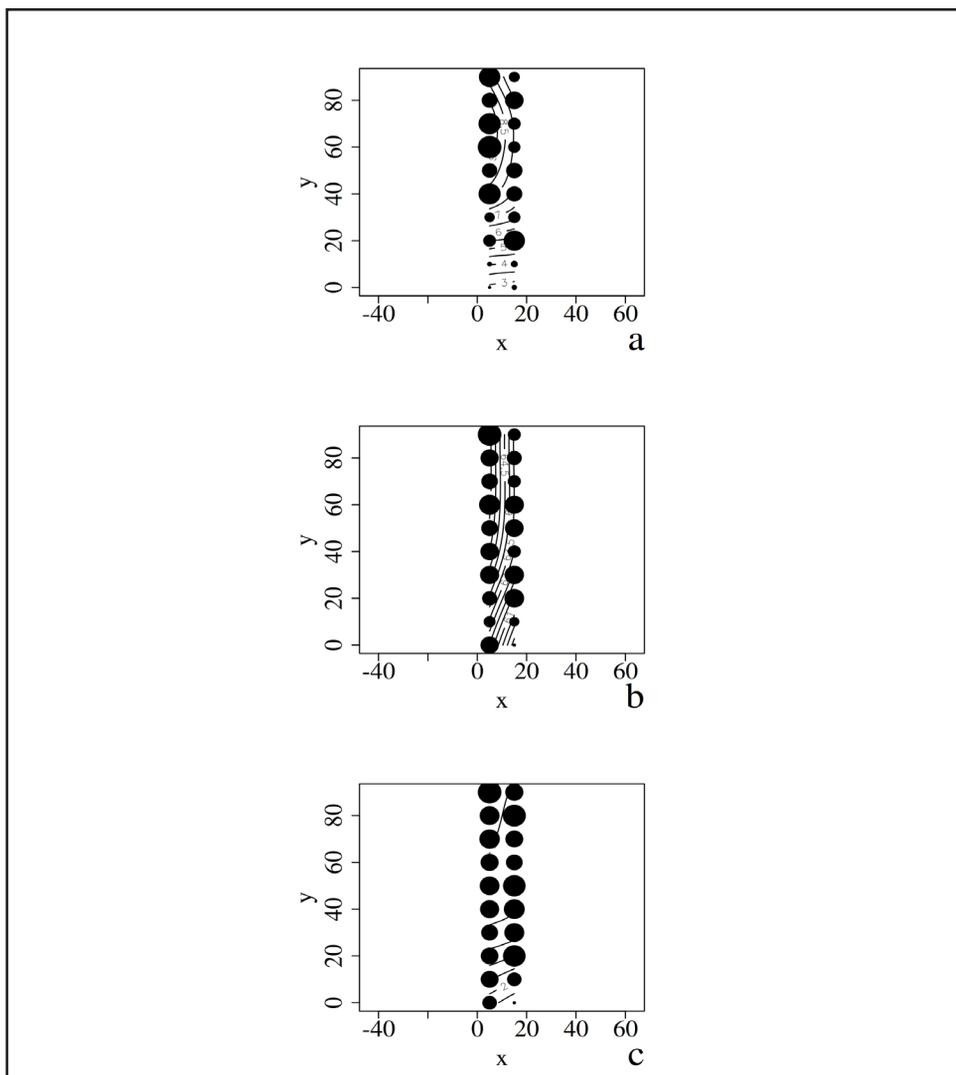
Em que: O eixo x representa as classes de distância entre as parcelas e o eixo y representa os valores de índice de Mantel para cada classe de distância. Valores positivos indicam tendência de autocorrelação espacial positiva e valores negativos indicam tendência de autocorrelação espacial negativa. Símbolos fechados para uma determinada classe de distância indicam significância estatística ($p \leq 0,1$), de acordo com o teste de permutação ($n = 999$), e símbolos vazados indicam a ausência de correlação espacial significativa ($p > 0,1$).

Ao se analisar a espacialização dos traços funcionais foliares (Figuras 3a e 3b) e da diversidade funcional (Figura 3c) ao longo da transecção amostral, destaca-se que a AF e a diversidade funcional estão espacialmente estruturadas em função da distância da borda. Observa-se uma tendência das parcelas situadas próximas da borda (menores valores de y na

Fig. 3), elas apresentam menores valores médios de AF e de diversidade funcional, em relação às parcelas mais do interior do remanescente florestal. Já a estruturação da AFE sugere um padrão mais complexo, possivelmente relacionado a outros gradientes ecológicos existentes na área.

Figura 3 – Espacialização de traços funcionais foliares (a: área foliar; b: área foliar específica) e da diversidade funcional (c: RaoQ), que apresentam estruturação espacial significativa ($p \leq 0,1$), para as espécies arbóreas amostradas em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no Parque Nacional de São Joaquim em Urubici, SC

Figure 3 – Spatialization of leaf traits (a: leaf area; b: specific leaf area) and functional diversity (c: RaoQ), with significant spatial structure ($p \leq 0.1$), for sampled tree species in an Upper-Montane Araucaria Forest, at São Joaquim National Park, in the municipality of Urubici, SC state



Fonte: Autores (2020)

Em que: Os eixos representam coordenadas espaciais cartesianas (x, y) das parcelas, sendo que o eixo y representa a distância da borda, com parcelas mais próximas da borda com os menores valores de distância. O tamanho de cada círculo representa o valor médio dos traços funcionais para cada variável em cada parcela, sendo que círculos maiores indicam valores maiores. Curvas de nível representam as estimativas dos valores dos traços funcionais e de diversidade funcional, determinadas por meio de modelos aditivos generalizados (GAM).

Discussão

De forma geral, os resultados indicaram que mesmo em fragmentos florestais situados em elevadas altitudes no Sul do Brasil, sujeitos, portanto, à influência de um maior filtro climático provocado por baixas temperaturas, as espécies arbóreas apresentam elevada heterogeneidade no que se refere aos traços funcionais foliares, altura máxima potencial e densidade da madeira. Esses aspectos refletem, portanto, as diferentes estratégias das espécies diante das condições ambientais existentes, principalmente em relação às condições de luz e temperatura (KORNDÖRFER; DILLENBURG; DUARTE, 2015). Além disso, observou-se que, na transeção amostrada, os traços foliares e a diversidade funcional encontram-se espacialmente estruturados em função da distância da borda. Esse padrão sugere que, em escala local, as espécies arbóreas diferem de acordo com as suas estratégias ecológicas, e que o gradiente de borda representa uma importante fonte de heterogeneidade ambiental.

Como observado ao longo do eixo 1 da PCA, as espécies variaram em função, predominantemente, do porte das árvores e da dureza das folhas, de forma que em um extremo desse gradiente funcional estão as espécies de maior porte e folhas mais duras e no outro extremo as espécies de menor porte e folhas mais membranáceas. Como já destacado por Sterck *et al.* (2011), a altura máxima de uma árvore está relacionada à competição por luz ao longo do perfil vertical da floresta. Enquanto o dossel da floresta caracteriza-se por apresentar uma maior disponibilidade de luz e um microclima mais extremo para as plantas (e.g., maior temperatura), as condições abaixo do dossel se caracterizam por apresentar condições microclimáticas opostas (RAMBO; NORTH, 2008). Assim, na área estudada, as espécies de maior porte, que ocupam o dossel, apresentaram maior escleromorfismo das folhas do que aquelas espécies que ocupam os estratos inferiores, o que pode ser compreendido como adaptações das espécies às diferentes condições ambientais ao longo do perfil vertical da floresta. Destaca-se que esse mesmo padrão já foi observado em outras florestas da região (SOUZA *et al.*, 2017), o que reforça a relevância das diferenças ambientais existente entre os distintos estratos verticais de áreas com FOM como condicionante ecológico para a seleção de estratégias ecológicas.

Já em relação ao eixo 2 da PCA, observou-se uma variação relacionada à dureza da madeira e ao tamanho das folhas, cujos extremos foram representados por espécies de maior densidade da madeira e com folhas maiores versus espécies de madeira de menor dureza e menor área foliar. Esse padrão observado, de relação positiva entre o tamanho da folha e a dureza da madeira, difere dos achados de Baraloto *et al.* (2010) para florestas neotropicais, que indicaram ortogonalidade entre atributos funcionais dessas naturezas, o que pode ser explicado pelas diferentes condições climáticas que estão sujeitas as diversas fitofisionomias florestais de um continente, resultando em padrões distintos.

A dureza da madeira apresenta relação com a velocidade de crescimento das espécies e resistência mecânica a danos físicos (CHAVE *et al.*, 2009; MISSIO *et al.*, 2016). Espécies com madeira mais macia apresentam, usualmente, crescimento mais rápido, se desenvolvem em locais com a maior disponibilidade de recursos (e.g. luz), sendo, frequentemente, classificadas como de estágio inicial de sucessão. Já as espécies com madeira de maior dureza apresentam crescimento relativamente mais lento, se desenvolvem em ambientes com menor disponibilidade de recurso (e.g., sub-bosque, para o caso de luz), sendo, comumente, classificadas como tardias (CHEN *et al.*, 2017). O tamanho da folha tem relação com a superfície foliar disponível para absorção da luz (OSNAS *et al.*, 2013). Assim, considerando as diferentes condições lumínicas, espera-se que espécies que toleram condições de sombreamento (e.g., no caso do estudo, *Citronella gongonha*) no sub-bosque apresentem maior superfície foliar do que aquelas que crescem em ambientes com maior disponibilidade de luz, como no dossel (e.g., *Podocarpus lambertii* e *Araucaria angustifolia*), clareiras ou bordas florestais. Sendo assim, é possível inferir que o gradiente funcional sintetizado pelo eixo 2 da PCA reflete diferentes estratégias das espécies em função, fundamentalmente, do ambiente lumínico da floresta.

Além do padrão acima, os resultados demonstraram que os traços funcionais foliares e a diversidade funcional não foram espacialmente homogêneos, variando em função da distância da borda. As áreas abertas ou de borda, que estão mais expostas à ocorrência de geadas, apresentaram, além de menor diversidade funcional, espécies com folhas menores, com menor superfície de exposição ao congelamento. Além disso, da mesma forma que observado por Magnano *et al.* (2014) em fragmentos florestais da região Sudeste do Brasil, a densidade da madeira não apresentou estruturação espacial e relação com a distância da borda. Esse resultado indica que, para a área de estudo e a escala espacial considerada, os filtros ambientais existentes associados com a distância da borda do fragmento são aqueles relacionados à seleção de espécies com mecanismo de proteção da biomassa foliar na borda.

Nesse sentido, destaca-se que a estruturação funcional do componente arbóreo não ocorre de forma espacialmente aleatória na área, sugerindo que a montagem da comunidade avaliada é condicionada pela ação de fatores ecológicos determinísticos, que agem de forma espacialmente estruturados. Vários estudos já ressaltaram condições microclimáticas mais estressante em bordas de fragmentos florestais (LAURANCE; CURRAN, 2008), no entanto, na região estudada, ainda existe a ocorrência frequente de geadas. Como já observado por Inouye (2013), geada representa um importante fator limitante para o desenvolvimento de plantas, podendo, assim, ser considerada um importante filtro ambiental. Dessa forma, infere-se que a presença de folhas menores é uma característica que indica maior tolerância à ocorrência de geadas na borda, o que pode explicar a menor diversidade funcional e a predominância dessa característica funcional nesse setor. Já a maior diversidade funcional no interior, com a presença de espécies com folhas maiores, representa condições ecológicas distintas, caracterizadas por uma maior expressividade de interações bióticas (i.e., similaridade limitante) e menor relevância de filtros ambientais (i.e., menor ocorrência de geadas).

Conclusões

Considerando a forma que as espécies avaliadas ocuparam o hiper volume funcional definido pela ordenação multivariada, foi possível concluir que elas apresentaram variações de seus respectivos traços funcionais, demonstrando diferentes estratégias de desenvolvimento. Portanto, entende-se que as diferenças funcionais entre as espécies avaliadas sejam importantes para a organização florístico-estrutural do componente arbóreo, uma vez que estratégias de vida distintas são relevantes para a partição de nichos ecológicos em ecossistemas florestais, reforçando a necessidade de novos estudos que contemplem outras espécies e condições ambientais. A organização funcional foi espacialmente estruturada em função do gradiente borda-interior, e permitiu depreender que a colonização de áreas abertas ocorre a partir de espécies de folhas menores, mais resistentes aos danos causados pelas geadas.

Agradecimentos

À FAPESC, pela concessão de bolsa à primeira autora e pelo apoio por meio do PAP/ UDESC. Ao CNPq pelo financiamento do projeto e concessão de bolsa de produtividade aos dois últimos autores. Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade pela permissão para execução do trabalho no PARNA de São Joaquim, e à equipe do Parque pelo apoio, em especial ao MSc. Michel Omeda.

Referências

- BARALOTO, C. *et al.* Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology letters**, Hoboken, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CHEN, L. *et al.* Tree growth traits and social status affect the wood density of pioneer species in secondary subtropical forest. **Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 7, n. 14, p. 5366-5377, 2017.
- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, Hoboken, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.
- DRAY, S. *et al.* **ade4**: analysis of ecological data: exploratory and euclidean methods in environmental sciences. [S. l.: s. n.], 2018. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html>. Acesso em: 11 abr. 2018.
- IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, 2012. 271 p.
- INOUYE, D.W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. **Ecology**, Hoboken, v. 89, n. 2, p. 353-362, 2008.
- KORNDÖRFER, C. L.; DILLENBURG, L. R.; DUARTE, L. D. S. Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. **New Zealand journal of botany**, Milton, v. 53, n. 1, p. 5-14, 2015.
- LAURANCE, W. F.; CURRAN, T. J. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. **Austral Ecology**, Hoboken, v. 33, n. 4, p.399-408, 2008.
- LEBRIJA-TREJOS, E. *et al.* Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, Hoboken, v. 91, n. 2, p. 386-398, 2010.
- MAGNANO, L. F. S. *et al.* Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 102, n. 2, p. 475-485, 2014.
- MISSIO, F. F. *et al.* Trade-offs and spatial variation of functional traits of tree species in a subtropical forest in southern Brazil. **iForest**, Viberto, v. 9, n. 6, p. 855-859, 2016.
- NAIMI, B. *et al.* Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? **Ecography**, Hoboken, v. 37, n. 2, p. 191-203, 2014.
- OKSANEN, J. *et al.* **Vegan**: community ecology package. [S. l.: s. n.], 2018. Disponível em: <http://cran.r-project.org/>. Acesso em: 11 abr. 2018.
- ORDONEZ, J. C. *et al.* Leaf habit and woodiness regulate different leaf economy traits at a given nutrient supply. **Ecology**, Hoboken, v. 91, n. 11, p. 3218-28, 2010.
- OSNAS, J. L. D. *et al.* Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. **Science**, Washington, v. 340, n. 6133, p. 741-744, 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.
- PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, Oxford, v. 60, n. 8, p. 614-625, 2010.
- 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.

PRIETO, P. V. *et al.* Edge effects of linear canopy openings on understory communities in a lowland Atlantic tropical forest. **Applied Vegetation Science**, Hoboken, v. 17, n. 1, p. 121-128, 2014.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Viena, 2018. Disponível em: <http://www.r-project.org/>. Acesso em: 11 abr. 2018.

RAMBO, T. R.; NORTH, M. P. Spatial and temporal variability of canopy microclimate in a Sierra Nevada riparian forest. **Northwest Science**, Washington, v. 82, n. 4, p. 259-268, 2008.

RASBAND, W. S. **ImageJ**. Bethesda: National Institute of Health, 2018. Disponível em: <http://imagej.nih.gov/ij/>. Acesso em: 11 abr. 2018.

SILVA, L. C. R. *et al.* Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 15, n. 10, p. 2387-2396, 2009.

SOBOLESKI, V. F. *et al.* Floristic-functional variation of tree component along an altitudinal gradient in araucaria forest areas, in Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 89, n. 3 supl., p. 2219-2228, 2017.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 28, n. 4, p. 617-631, 2012.

SOUZA, K. *et al.* Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 68, n. 4, p. 1165-1175, 2017.

STERCK, F. *et al.* Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, v. 108, n. 51, p. 20627-20632, 2011.

YANG, J. *et al.* Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. **Scientific Reports**, London, v. 5, n. 12731, p. 1-10, 2015.

VANDEWALLE, M. *et al.* Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. **Biodiversity and Conservation**, New York, v. 19, n. 10, p. 2921-2947, 2010.