

DANIEL NEGREIROS

**ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS DE PLANTAS
DE CAMPO RUPESTRE**

Belo Horizonte

2013

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

**ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS DE PLANTAS
DE CAMPO RUPESTRE**

Daniel Negreiros

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador:

Prof. Dr. G. Wilson Fernandes

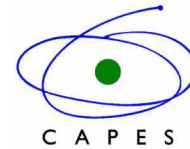
Belo Horizonte

2013

Apoio institucional



Apoio financeiro



Dedico este trabalho a todos os pesquisadores que de alguma forma contribuíram para a conservação dos ecossistemas ameaçados.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e amigo G. Wilson Fernandes por desde o primeiro dia ter me apoiado incondicionalmente, por ter sempre acreditado em mim, por ter me provido de tudo que precisei nas diversas fases do meu trabalho e por ser um cara muito legal, que sabe ser sério e brincalhão nas horas certas. Também por ter me apresentado o fascinante e maravilhoso mundo dos campos rupestres;

À Soizig pela extrema generosidade de me prover com diversas bases de dados brutos da sua Tese de doutorado e pelas várias ajudas nas coletas em campo. Digo com convicção que sem seu apoio este trabalho não teria sido possível;

Ao meu camarada Henrique pela sua inestimável ajuda e ativa participação nos trabalhos em campo e laboratório;

Ao meu eterno revisor e parceiro Lele, pelas várias revisões críticas e por ter me ensinado e estimulado a trabalhar com a ecofilogenia;

À minha amada esposa Jussara pela compreensão, apoio e estímulo ao longo de todo este estudo, além das várias ajudas nos trabalhos de campo. Também por aceitar que eu tenha me dedicado tão intensamente a esta tese;

À minha filha Iana por me animar a sempre progredir e avançar;

Aos meus pais Luiz e Icléia pelo apoio total e irrestrito, e especialmente pela confiança inabalável em mim;

À minha tia Sônia pelo grande apoio ao longo dessa tese;

À minha irmã Heloisa por ter me apoiado fortemente no início da minha formação acadêmica, e às suas filhas Maia e Sofia por torcerem por mim;

Ao meu irmão Marcelo por me ajudar em campo e laboratório há mais de uma década;

Ao meu grande amigo Ângelo pelos longos meses me ajudando no trabalhoso experimento de propagação e plantio de mudas em área degradada;

Ao meu amigo Newton por ter me ensinado a trabalhar no R;

Ao Mateus, Bárbara, Lélis, Michel, Rosa, Cassiano e Clarissa pelo apoio nos trabalhos de campo e laboratório;

Meus profundos agradecimentos ao professor S. Pierce por compartilhar suas perspectivas e gentilmente responder a inúmeras questões sobre a teoria CSR;

Aos professores e pesquisadores J.R. Pirani, P.L. Viana, B. Loeuille, R. Mello-Silva, L. Echternacht, N.O.M. Furtado e F.A.O. Silveira pelas identificações das espécies;

Aos meus co-autores Daniela Esteves, Yumi Oki, Marcelo Vichiato, Clarissa Chalub e Ricardo Berbara por toda ajuda no estudo do *Baccharis*;

Aos colegas do LEEB por terem pacientemente suportado minha espaçosa coleta de dados no laboratório;

Ao meu estimado Sensei Shikanai por me lapidar constantemente e me ajudar a manter a saúde em todos os aspectos;

Aos muitos dias em que tive a felicidade de estar respirando o ar do campo rupestre e enchendo meus olhos com sua exuberante e misteriosa beleza natural;

Ao apoio logístico provido pela Reserva Natural Vellozia;

Ao CNPq pela concessão da bolsa de doutorado, à FAPEMIG, CAPES, Rede ComCerrado, Idea Wild e US Fish pelo suporte financeiro nas diversas etapas do trabalho.

SUMÁRIO

Apresentação	1
CAPÍTULO I. Adaptive strategies in highly diverse and harsh neotropical grasslands: the connection between environment and community traits	3
Abstract	4
Introduction.....	5
Materials and Methods.....	7
Results	13
Discussion.....	19
References.....	21
Supporting Information	26
CAPÍTULO II. Espelhamento da estrutura filogenética e funcional em dois habitats de campo rupestre ricos em espécies.....	37
Resumo	38
Abstract	39
Introdução	40
Material e Métodos	43
Resultados	51
Discussão	59
Referências Bibliográficas	64
Material Suplementar.....	69

CAPÍTULO III. <i>Trade-off</i> entre crescimento e sobrevivência de arbustos nativos e endêmicos plantados em campo rupestre degradado	84
Resumo	85
Abstract	86
Introdução	87
Material e Métodos	90
Resultados	96
Discussão	104
Referências Bibliográficas.....	108
CAPÍTULO IV. Growth-survival tradeoff in the widespread tropical shrub <i>Baccharis dracunculifolia</i> (Asteraceae) in response to a nutrient gradient	114
Abstract	115
Introdução	115
Material e Métodos	118
Resultados	123
Discussão	125
Referências Bibliográficas	128

APRESENTAÇÃO

O ramo da ecologia funcional de plantas tem crescido muito nas últimas décadas, e vem ganhando mais força com o advento de novas e instigantes ferramentas estatísticas, além da disponibilidade de protocolos padronizados para amostragem de atributos de “fácil” medição que são altamente relacionados com importantes processos ecossistêmicos. Estudos em larga escala têm revelado a existência de eixos de especialização comuns na flora mundial que refletem estratégias adaptativas e *trade-offs* em atributos relacionados com a história de vida das espécies. Nesse sentido, a vegetação dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço oferece um amplo horizonte de possibilidades para estudos empíricos e observacionais, pois abriga uma flora e fauna altamente diversa e um rico mosaico de habitats com distintas variações microambientais. Por outro lado as crescentes ameaças que esse ecossistema vem sofrendo invoca um sério esforço aplicado com o fim de entendermos melhor os fatores que governam e mantêm o equilíbrio nesse ambiente e assim oferecer subsídio para embasar decisões de programas de conservação, manejo e restauração dos complexos rupestres de altitude.

Neste estudo abordamos alguns aspectos das estratégias ecológicas das plantas que ocorrem nos campos rupestres da Serra do Cipó, MG. No capítulo 1 aplicamos pela primeira vez nos trópicos o esquema de estratégias ecológicas CSR (competitivo, estresse-tolerante e ruderal) e observamos uma convergência funcional em resposta ao alto estresse ambiental. Encontramos uma conexão significativa entre os atributos da vegetação e a estrutura do habitat, evidenciando o papel dos filtros ambientais na determinação da diversidade e caráter funcional das plantas nesses habitats. No capítulo 2 unimos funcionalidade e filogenia para investigar a estrutura de comunidades nos campos arenosos e pedregosos de campo rupestre em vários níveis da escala taxonômica (de todas as plantas encontradas nas parcelas até nível de família ou tribo) e com isso contribuir para o entendimento das forças que moldam a estrutura dessas comunidades pouco estudadas. Encontramos um padrão tão interessante

quanto inesperado de espelhamento da estrutura funcional e filogenética do campo pedregoso em relação ao arenoso, que ressalta a importância da escala ecológica (i.e., distinções microambientais nos ecossistemas) na determinação do padrão observado. No capítulo 3 propagamos e plantamos mudas de 11 espécies nativas e endêmicas de campo rupestre em área degradada com substrato quartzítico. O monitoramento do crescimento e sobrevivência das plantas evidenciou o clássico *trade-off* entre crescimento e sobrevivência previamente relatado como um dos mecanismos chave na coexistência de espécies em formações arbóreas limitadas primariamente pela disponibilidade luminosa. Finalmente, no capítulo 4 estudamos uma espécie pioneira extremamente plástica e intrigante, *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) que ocorre tanto em áreas degradadas ou naturais com baixa fertilidade, quanto em áreas agriculturáveis altamente férteis. O desempenho dessa espécie em um gradiente de disponibilidade de nutrientes novamente indicou um *trade-off* entre crescimento e sobrevivência, porém dessa vez em um contexto intra-específico. Este resultado sugere que a plasticidade “estratégica” dessa espécie deve estar relacionada ao amplo espectro de situações ecológicas em que ela ocorre.

Capítulo I

Adaptive strategies in highly diverse and harsh neotropical grasslands: the connection between environment and community traits

Daniel Negreiros¹, Soizig Le Stradic^{1,2}, G. Wilson Fernandes^{1,*}

¹ Ecologia Evolutiva e Biodiversidade/DBG, CP 486, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970. Belo Horizonte, MG, Brazil.

² UMR CNRS/IRD 7263/237 IMBE - Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie – Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, IUT, Agroparc, BP 61207, 84 911 Avignon cedex 9, France

* Correspondence author. E-mail: gw.fernandes@gmail.com

Running headline: CSR strategies in neotropical grasslands

Manuscrito submetido para a Oecologia

Abstract:

The classification of plant species according to the CSR ecological strategy scheme (competitive, stress tolerant and ruderal) has been proposed as a common language that allows comparison among species, communities and floras. Although several studies conducted on the European continent have demonstrated a strong association between these strategies and key ecosystem processes, studies of this type are still lacking in other ecoregions worldwide. For the first time the CSR strategy scheme is applied in a tropical plant community. In a grassland ecosystem characterised by high biodiversity associated with high environmental stress, we sampled various functional traits of 48 herbaceous species composing two distinct communities (stony and sandy grasslands) and evaluated the relationship of the CSR strategies and functional traits with several environmental parameters. The majority of the species in these two habitats had a proportion of stress tolerance above 50%. The low representativity of the C and R strategies indicates a functional convergence in response to high environmental stress, supporting the predictions of the CSR theory. The environmental peculiarities that distinguish these two habitats favoured distinct strategies. Considering the 19 categories of CSR strategies, category “S” corresponded to more than half of the total abundance in the stony grassland, whereas in the sandy grassland, there was a more equal distribution of abundance among the dominant strategies (S, S/SC and S/CSR). We found a significant connection between the vegetation traits and habitat structure. The strong association of stress tolerance and competitiveness with the environmental gradient showed the role of environmental filters in determining the functional diversity in these grasslands. The opposition between stress tolerance and competitiveness reflected both leaf economics and size spectra, previously recognised as the two main axes of plant specialisation worldwide. The coexistence of a large number of predominantly stress tolerant species in the habitats surveyed suggests a weaker role of competition on the structure of grasslands under high levels of environmental stress.

Key-words: comparative ecology, CSR strategy scheme, leaf economics spectrum, life-history traits, plant functional types, resource use, rupestrian grasslands.

Introduction

The classification of plant species into functional types reflects the need for a common language to establish comparisons between different types of flora, regions and scales (Weiher *et al.* 1999; Duckworth, Kent & Ramsay 2000). A long series of studies led to the identification of a set of traits that are often closely correlated to key functional properties of plants (e.g., relative growth rate, leaf-decomposition rate, leaf life span and reproductive investment), facilitating the quantification of these traits in a large number of species (Cornelissen *et al.* 2003). According to the ecological strategy scheme known as CSR (C: competitive; S: stress-tolerant; R: ruderal; Grime 1974, 1977, 2001; Grime & Pierce 2012), sets of functional traits define plant survival strategies, representing trade-offs between the ability to compete with neighbours (strategy C), tolerate stresses (strategy S), or survive partial destruction of biomass (strategy R). According to this scheme, plants can exhibit different proportions of the characteristics associated with each of the three primary strategies: plants with greater stature due to investment in growth and the rapid uptake of resources (C); plants with reduced stature and high longevity due to investment in durable and well-defended structures (S); and small-sized plants with short longevity and a high reproductive investment (R). The method of CSR classification proposed by Hodgson *et al.* (1999) uses seven easily measured traits to calculate the relative importance of these three primary strategies in herbaceous (i.e., non-woody) species. This method has been used in several studies and applied to more than 1,000 species from diverse environments in Europe (Caccianiga *et al.* 2006; Pierce *et al.* 2007a,b; Massant, Godefroid & Koedam 2009; Cerabolini *et al.* 2010a,b; Navas *et al.* 2010), in general revealing a strong connection with key ecosystem processes. The application of this classification in other types of vegetation worldwide has the potential to improve the understanding of the underlying hypotheses of the CSR theory in addition to benefitting the communities studied by providing useful

information for the development of conservation, management and restoration programs targeting these plant communities.

Rupestrian grasslands are a unique ecosystem that occurs mainly at the peaks and crests of mountains that make up the Espinhaço mountain range in the southeastern and northeastern regions of Brazil. This ecoregion has a great conservation value due to its enormous plant and animal biodiversity composed of a large number of endemic species (Lara & Fernandes 1996; Giuliatti, Pirani & Harley 1997; Echternacht *et al.* 2011; Carvalho *et al.* 2012). In general, the physiognomy of rupestrian grasslands is characterised by the presence of herbs interspersed with small evergreen sclerophyllous shrubs (Giuliatti, Pirani & Harley 1997). The vegetation associated with this ecosystem is under high environmental stress because of its highly infertile soils, which are of quartzite and sandstone origin and have high levels of aluminium (Benites *et al.* 2007; Negreiros, Moraes & Fernandes 2008; Le Stradic 2012) and a pronounced seasonal drought, intense light exposure, frequent fires and strong and constant winds. Despite its apparent physiognomic homogeneity, this ecosystem can be best defined as a mosaic of environments conditioned mainly by the particle-size composition of the substrate (Carvalho *et al.* 2012; Le Stradic 2012), which varies from soils with finer textures, such as in peat bogs and the crevices of rocky outcrops, to soils where sand and gravel predominate (sandy and stony grasslands, respectively). The plant communities of the sandy and stony grasslands of the Serra do Cipó were recently characterised regarding their phytosociology and environmental parameters (Le Stradic 2012). Although these two grassland types occur side by side, stony grasslands contain sparser vegetation cover than sandy grasslands, with a larger proportion of bare rocky substrate, but with greater nutrient levels relative to sandy grasslands. Therefore, these two distinct habitats of rupestrian grasslands represent an ideal natural system to test the hypothesis that predicts a direct relationship between the environmental characteristics of a habitat and the functional trait-state of the vegetation present. In this context, the present study applies, for the first time,

the CSR classification of plant strategies in a tropical plant community. To the best of our knowledge, there have been no reports of the application of the CSR classification (*sensu* Hodgson *et al.* 1999) in the Southern Hemisphere, although some studies use a general approach employing concepts that underlie the CSR theory (e.g., Mcg King & Wilson 2006; Saporetti-Junior *et al.* 2012).

In this study, we aimed to evaluate the relative importance of C, S and R strategies in two habitats typical of rupestrian grasslands by classifying a representative sample of herbaceous species and evaluating the proportion of these strategies (among the 19 possible categories) in these two communities. It was expected that in both habitats there would be a predominance of the stress tolerance strategy and, in general, of traits that maximise the conservation and protection of acquired resources (conservative type; Díaz *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004) because of indications that chronically unproductive environments favour species with traits typical of stress resistance syndrome (Chapin, Autumn & Pugnaire 1993; Grime *et al.* 1997; Aerts & Chapin 2000). In addition, we tested the hypothesis that stony and sandy grasslands present distinct functional characteristics with a relationship between the biological traits of the species within these habitats and the environmental peculiarities of each habitat. Although both communities share a large number of the same species (Le Stradic 2012), it is expected that the different environmental filters in these two habitats favour distinct functional strategies and features (Pierce *et al.* 2007a,b).

Materials and Methods

Study area and species sampled

This study was carried out in the Reserva Natural Vellozia (19°17'46"S, 43°35'28"W, altitude of approximately 1,200 m asl) and surrounding areas located in the Morro da Pedreira Environmental Protection Area, Serra do Cipó, southern portion of the Espinhaço mountain range, Minas Gerais, Brazil. The climate of the region is mesothermal (Cwb in the Köppen

classification) and markedly seasonal, with two well-defined seasons: one rainy and hot (between November and April) and the other dry and cold (between May and October). The region has an annual precipitation of 1,370 mm and a mean annual temperature of 21.2°C (Madeira & Fernandes 1999).

The phytosociological data obtained by Le Stradic (2012) were used in this study. The floristic samples were collected in five areas of each habitat (i.e., stony and sandy), measuring 15 plots (1×1 m) in each area, totalling 75 plots per habitat. There was a minimum distance of 800 m between the areas in the same habitat. The abundance of each species within the plots was measured as a number of sub-plots (20×20 cm) where a species occurred, ranging from 0 to 25 sub-plots per m². A total of 48 herbaceous (non-woody) species were selected for the measurements of functional traits. The selection was made to include the species with the greatest abundance in each habitat, although rarer species were also sampled to obtain a greater representativity of the functional description of the two communities studied. The species sampled (42 in each habitat) corresponded to 76.31% and 75.97% of the total species abundance in the stony and sandy grasslands, respectively. The remaining abundance not sampled corresponded to 114 and 111 species in the stony and sandy grasslands, respectively (Le Stradic 2012). Among the 36 species that occurred in both habitats, 21 species of greater abundance were collected separately in each habitat. The 15 remaining species were collected in the habitats where they occurred with greater abundance (see Table S1 in Supporting Information).

Functional traits and CSR classification

Functional traits of recognised importance in ecosystem processes (Grime *et al.* 1997; Weiher *et al.* 1999; Díaz *et al.* 2004) and widely used in studies of functional ecology (e.g., Cerabolini *et al.* 2010a; Batalha *et al.* 2011) were sampled. All measurements followed the standardised protocols extensively described by Cornelissen *et al.* (2003). From December to

February (2010-2012), at the peak of the rainy season (i.e., the period considered most favourable for plant growth in rupestrian grasslands; Silveira *et al.* 2012), ten healthy adult individuals of each species were sampled from the surrounding locations of the areas where the phytosociological measurements were taken.

The relative importance of the C, S and R strategies was calculated using seven relatively easy to measure traits. Four traits were sampled *in situ*: the canopy height (from the soil surface to the crown top), lateral spread (six categories related to the architecture and clonality of the plant; see Hodgson *et al.* 1999), flowering period (normal duration of flowering period) and month of the flowering start (obtained over two years of observation; Le Stradic 2012). To determine the three leaf traits necessary for the calculations of the CSR strategies (specific leaf area, leaf dry matter content and leaf dry weight), whole ramets were collected in the field (e.g., bulbs or tussocks), preferably with a portion of the root system to avoid the desiccation of the leaf material. The period of strongest sunlight (10:00-15:00) was avoided during sampling. The ramets collected were immediately saturated with water using a spray bottle, packed in moist paper bags, sealed in plastic bags and stored in a thermal box until they were transported to the laboratory. The plant material collected was kept in a fridge at 4°C for a minimum of 12 h to achieve complete turgidity. Measurements were taken from two leaves (including the petiole) per individual up to 48 h after field collection. Only fully expanded and hardened young leaves without signs of pathogens, herbivory, or malformation were sampled, following Cornelissen *et al.* (2003). The leaf area was obtained with the use of a desktop scanner and the Leaf Area Measurement software (A.P. Askew 2003, The University of Sheffield, UK). Curved leaves were cut into fragments and positioned so that they were in complete contact with the surface of the scanner. The leaf fresh weight was obtained from the turgid leaves previously dried with soft paper towel and the leaf dry weight was determined with an analytic scale (with a precision of 0.01 mg) after 96 h of drying in an oven at 60°C. In addition to the traits used in the calculation of the CSR strategies, the leaf

toughness and width were determined. The leaf toughness was measured using a digital penetrometer (Chatillon modelo DFE-010, Largo, Florida, USA) coupled to a cone-shaped tip (modelo SPK-FMG-009A), according to Silva & Batalha (2011). The values of leaf toughness were standardised using leaf thickness (obtained with the use of a digital micrometer, Mitutoyo series 293, with a precision of 0.0001 mm), according to Marquiz, Diniz, & Morais (2001). The leaf width was obtained using a digital calliper (Mitutoyo 500-144B, with a precision of 0.01 mm), measuring the leaf blade width in the position equidistant between the base and the apex of the leaf. The level of endemism was determined based on geographic distribution data for the species (Le Stradic 2012).

The classification of the species into categories of CSR strategies (among the 19 possible types) was carried out using a spreadsheet provided by Hodgson *et al.* (1999). The percentage of importance of each CSR strategy was calculated using the method of Hodgson *et al.* (1999), with the coordinates of the axes C, S and R adapted for ternary plots (after Caccianiga *et al.* 2006) using the Excel spreadsheet provided by Pierce *et al.* (2007b). The trait flowering start was used only in the calculations of non-graminoid species corresponding to ten species: nine dicots and one Orchidaceae (see Table S1). Because this study was performed in the Southern Hemisphere, a correction of six months was made to the values of the month of flowering start to calculate the strategies (see Weiher *et al.* 1999). For a detailed discussion of the validity of applying the CSR classification in the present study, please see Appendix S1. In order to assess the relative importance of the C, S and R strategies in the stony and sandy grasslands, the sampled species were represented in a triangular space containing all the possible strategies (with each coordinate varying from 0 to 100%, following Caccianiga *et al.* 2006). In addition, dominance-diversity curves (*sensu*, Whittaker 1965; Grime 1998) were made using both the species sampled in the two communities and the categories of the CSR strategies (Cerabolini *et al.* 2010b). The representation of the categories

of the CSR strategies using colours was performed by converting the C, S and R coordinates into red, green and blue, respectively, following Pierce *et al.* (2007b).

Relationship between the biological and environmental traits

To test the hypothesis that the functional traits of species are associated to the characteristics of the habitat, an RLQ (R-mode linked to Q-mode) analysis using simultaneously three matrices (floristic, biological and environmental) was performed. The RLQ analysis was developed to study environmental filters in ecological communities by assessing the combination of biological traits of maximum covariance with a given combination of environmental parameters (Dolédec *et al.* 1996). In the floristic matrix (L), the rows correspond to the areas (5 replicates \times 2 habitats) and the columns correspond to the 48 species, with each cell containing the absolute abundance value of the species in the area. In the biological matrix (Q), the rows corresponded to the species and the columns corresponded to the functional traits. Mean values were used for the species that were sampled in both the habitats (see Table S1). In the environmental matrix (R), the rows corresponded to the areas and the columns corresponded to the environmental parameters. The data utilised in the environmental matrix were obtained from the study of Le Stradic (2012). The soil pH, percentage of organic carbon, aluminium saturation, sum of bases ($K + Ca^{2+} + Mg^{2+}$), phosphorus and nitrogen contents were determined according to Silva *et al.* (1999) from three replicates per area in the dry and rainy seasons. The percentages of fine soil (fraction of soil with particles smaller than 2 mm) and fine sand were determined according to EMBRAPA (1999) from three replicates per area. The percentage of plant cover, litter cover and woody species cover were estimated in each plot of 1 \times 1 m used in the phytosociological survey (n = 15 replicates per area). For all the environmental parameters, the mean values of each area were considered for the analyses. The sampling methodology and a detailed environmental characterisation of the studied communities are available in Le Stradic (2012). To meet

normality assumptions, the following traits were log-transformed: canopy height, flowering period, specific leaf area, leaf dry weight, leaf toughness, leaf width, sum of bases, organic carbon, nitrogen and phosphorus contents. The ordinal variables (lateral spread, flowering start and endemism) were ranked and henceforth treated as quantitative variables. To conduct the RLQ analysis, a correspondence analysis was used for the floristic matrix, while a principal component analysis (PCA) was used for the biological and environmental matrices. In the biological PCA, the species species were weighted by their overall relative abundance over both habitats, while in the environmental PCA, the areas were weighted by the relative number of plants observed (Dolédec *et al.* 1996; Dray & Dufour 2007; Pavoine *et al.* 2011). Both analyses were carried out in the R (R Development Core Team, 2012) software with the “ade4” package (Chessel, Dufour & Thioulouse 2004; Dray & Dufour 2007) and some functions provided by Pavoine *et al.* (2011).

Results

In both communities, there was a clear predominance of the stress-tolerant strategy, with the majority of species showing a proportion of S above 50% (Fig. 1a,b). The species with the greatest abundance in the stony grassland was *Mesosetum exaratum*, which exhibited an extremely stress-tolerant strategy (C:S:R = 18.8:81.2:0.0%), followed by *Tatianyx arnacites* (25.9:74.1:0.0), which also exhibited a high ratio of stress tolerance (Fig. 1a,c). The species with the greatest abundance in the sandy grassland was *Paspalum erianthum* (23.7:76.3:0.0), with a high ratio of stress tolerance (Fig. 1b,d), followed by *T. arnacites* and *Homolepis longispicula* (48.1:51.9:0.0), a species with a similar ratio of C and S. An inspection of the dominance/diversity curve of the CSR strategies confirms this trend of higher representativity of essentially stress-tolerant categories (e.g., S, S/SC and S/CSR) in both habitats (Fig. 1e,f). However, in the stony grassland, there was a greater predominance of stress tolerance, with the sum of species abundance fitting into the “S” category corresponding to 51.0% of the total (Fig. 1e), while in the sandy grassland, there was a trend toward more equal partitioning of abundance between dominant strategies (Fig. 1f).

Considering the 19 possible categories of strategies in the CSR space (Fig. 2), the predominance of strategies close to the stress-tolerant corner of the triangle stands out (Fig. 3a-d). Although there was a strong resemblance between the two habitats regarding the representativity of the CSR categories, the comparison based on abundance highlighted the more “extreme” nature of the herbaceous community in the stony grassland (Fig. 3a,b).

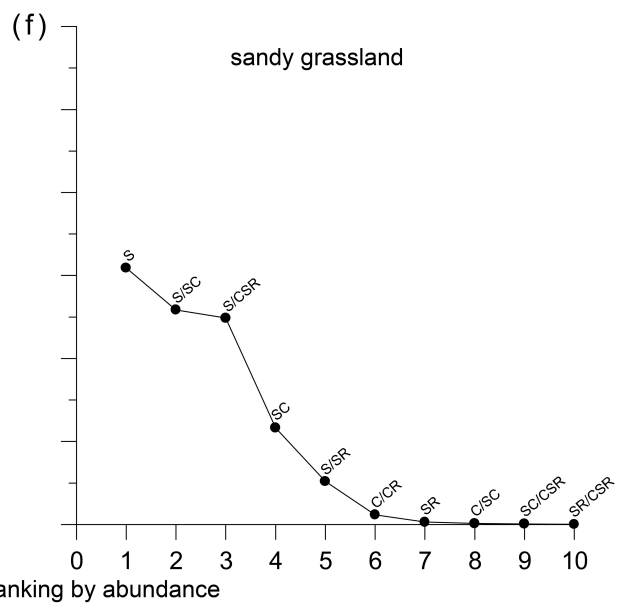
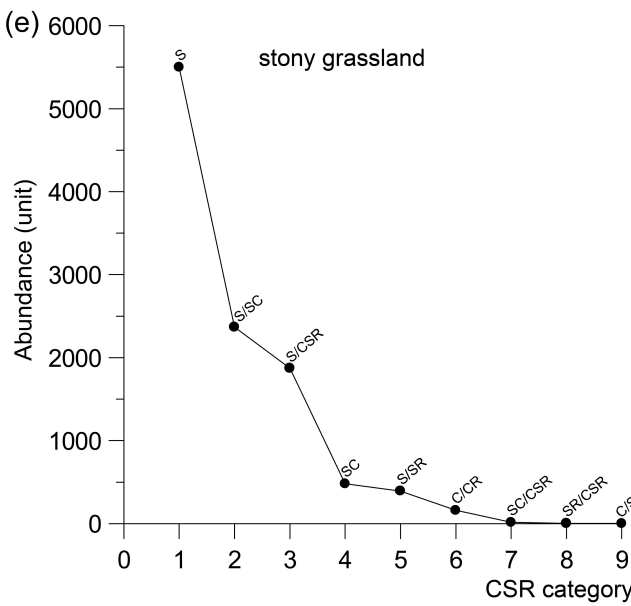
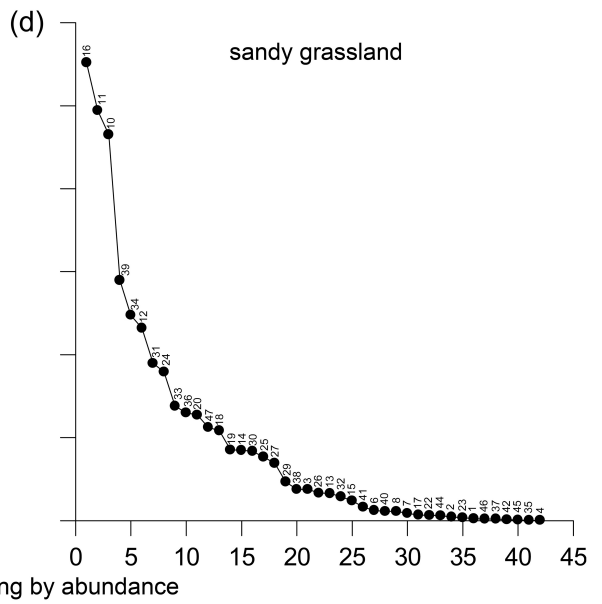
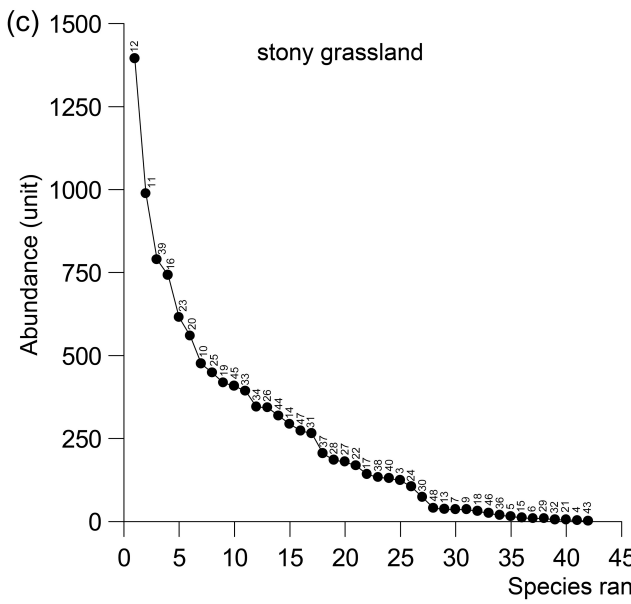
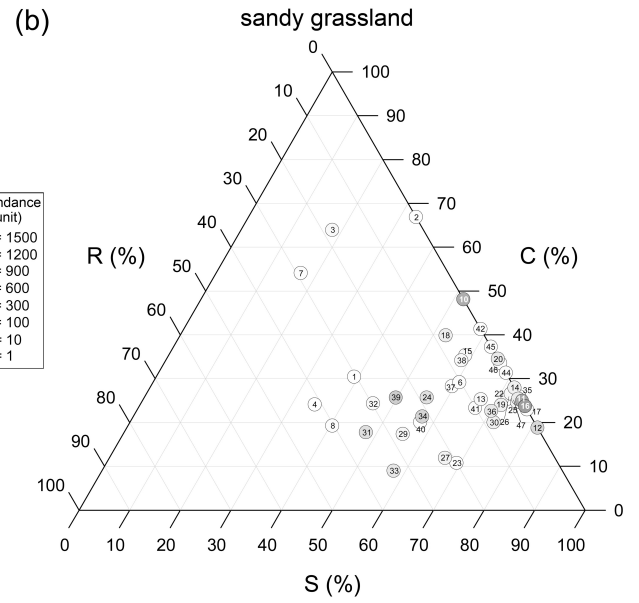
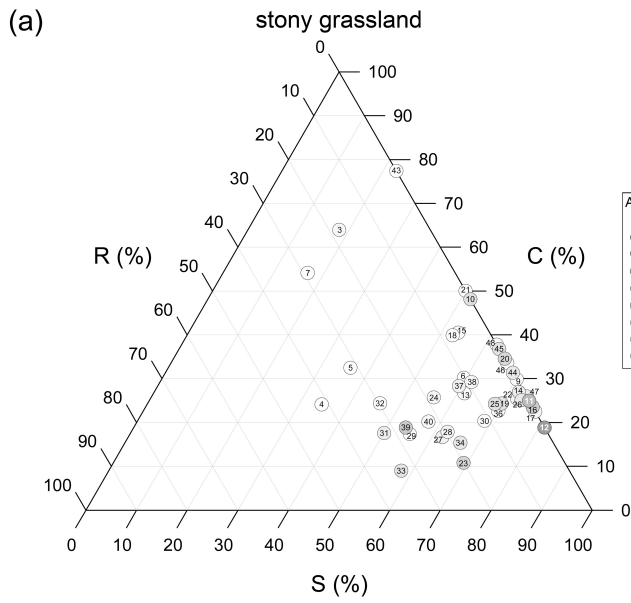


Fig. 1. Species sampled in two herbaceous communities of rupestrian grassland in Serra do Cipó, MG, Brazil. (a) and (b): CSR classification showing the relative importance of the C (competitiveness), S (stress-tolerant) and R (ruderalism) axes in stony and sandy grasslands, respectively. The species were represented in grayscale according to their respective abundances; (c) and (d): dominance-diversity curve (*sensu*, Whittaker 1965) of the stony and sandy grasslands, respectively, ranking both communities by component species abundance; (e) and (f): dominance-diversity curve of the categories of the CSR strategies in the stony and sandy grasslands, respectively, showing the sum of the species abundance in each category. The numbering indicated in Figs a-d corresponds to the species shown in Table S1. The nomenclature of the CSR categories followed Hodgson *et al.* (1999).

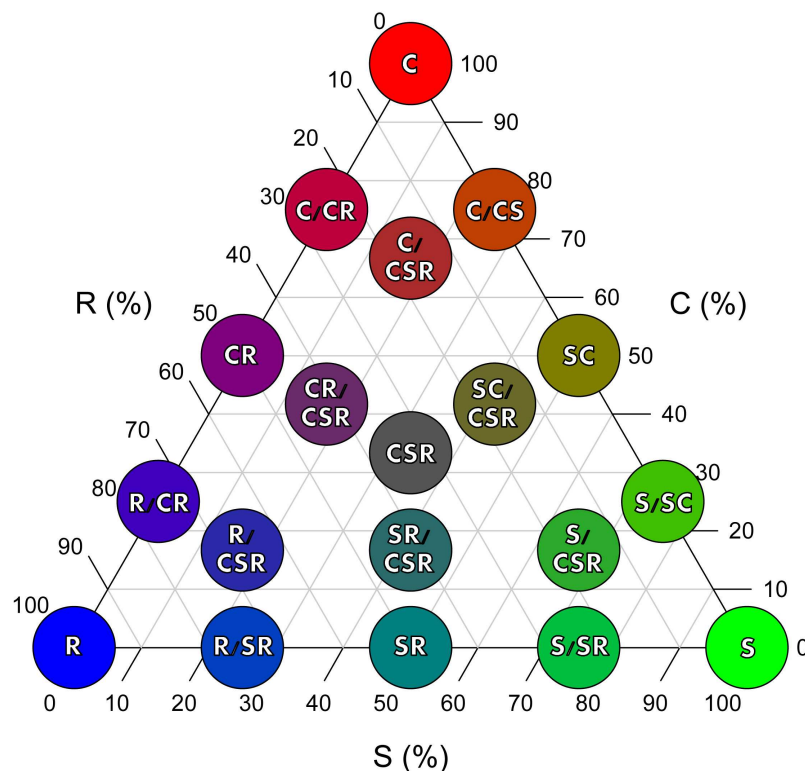


Fig. 2. Denominations, coordinates and colour representation of the 19 categories of the CSR strategies. The colours of each category derive from the conversion of the ratio of C, S and R to red, green and blue, respectively, following Pierce *et al.* (2007b).

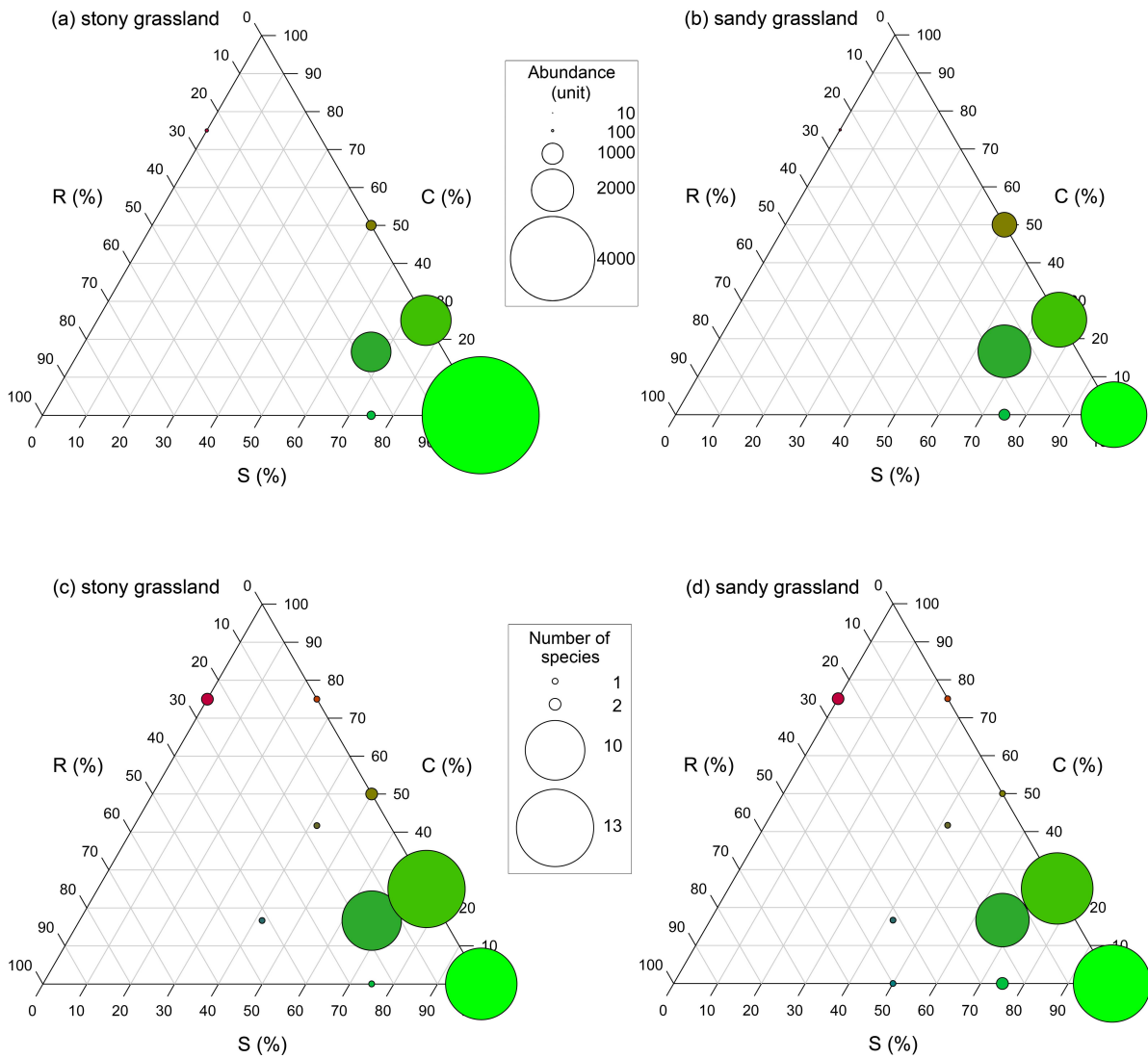


Fig. 3. Categories of the CSR strategies and their representativity in two herbaceous communities of rupestrian grassland in Serra do Cipó, MG, Brazil. (a) and (b): representativity of the CSR categories in stony and sandy grasslands, respectively, according to the sum of plant abundance. (c) and (d): representativity of the CSR categories in stony and sandy grasslands, respectively, according to the number of species. The size of the circle in each category corresponds to the legend between the triangles.

The overall association between the species traits and the habitat structure was significant ($p = 0.010$) according to the test based on the total co-inertia of the RLQ analysis (Monte-Carlo with 100,000 permutations). Axis 1 of the RLQ analysis accounted for 90.1% of the total variation. The positive side of this axis corresponded to the areas with a greater proportion of fine soil (particle size < 2 mm) with greater aluminium saturation, greater plant cover, less acidic pH, greater proportion of fine sand, lower levels of nutrients and organic carbon and less coverage by woody species (Fig. 4a). The species with greater importance in these areas shared similar traits, showing wider geographic distributions, less stress tolerance, greater competitiveness, greater stature and leaves that were larger and wider with less toughness and sclerophylly (i.e., with greater specific leaf area and lower leaf dry matter content; Fig. 4b). In contrast, the negative side of this axis represented areas with predominantly stony soils (particle size > 2 mm) with greater levels of nutrients and organic carbon and greater acidity, although with less aluminium saturation, less plant cover and greater woody species cover (Fig. 4a). The species with greater importance in this area generally exhibited a more restricted geographic distribution, greater stress tolerance, lower competitiveness, smaller stature and leaves that were smaller and narrower with greater toughness and sclerophylly (i.e., lower specific leaf area and higher leaf dry matter content; Fig. 4b). The environmental parameter of litter cover and the biological traits flowering start, flowering period, ruderalism and lateral spread showed low correlation with the main axis of the RLQ (Fig. 4).

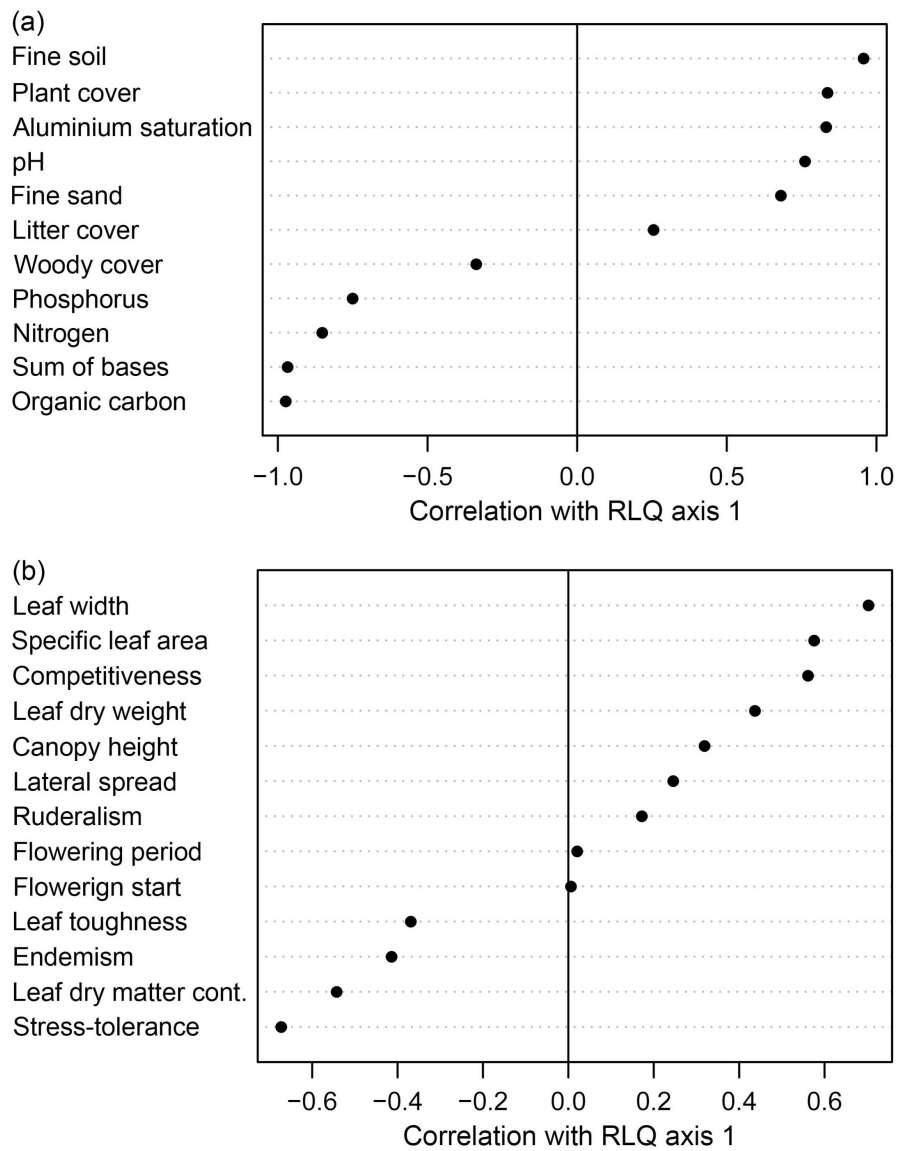


Fig. 4. Relationships between environmental and biological traits of the vegetation in stony and sandy grasslands in Serra do Cipó, MG, Brazil. (a): Pearson's correlation (weighted by the relative abundance of plants in each area) between environmental parameters and the coordinates of the areas along axis 1 of the RLQ analysis. (b): Pearson's correlation (weighted by the relative abundance of each species) between biological traits and the coordinates of the species along axis 1 of the RLQ analysis. For the ordinal traits (lateral spread, flowering start and endemism) Spearman's rank correlation is reported.

Discussion

The present study evaluated *in situ* functional characteristics of two herbaceous communities in a neotropical mountain under heavy environmental stress, showing the role of environmental filters in the determination of plant functional diversity in these habitats. The greatest importance of stress tolerance in both habitats confirmed the expectation that chronically unproductive environments favour species with traits typical of stress resistance syndrome (Chapin, Autumn & Pugnaire 1993; Grime *et al.* 1997; Aerts & Chapin 2000) and, in general, traits that maximise the conservation of acquired resources (Díaz *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004). Predominantly ruderal species were not found in either of the habitats and the few species with a greater level of competitiveness had a low relative abundance, showing a functional convergence in response to high environmental stress, corroborating the predictions of the CSR theory (Grime 1974, 1977, 2001; Grime & Pierce 2012). On the other hand, the environmental peculiarities that differentiate these habitats favoured distinct strategies. In this sense, the comparison between the two habitats showed a relatively greater abundance of the “S” category in the stony grassland and of the “SC” category in the sandy grassland. Therefore, there are indications that the CSR classification is sufficiently sensitive to detect differences in plant strategies even when comparing communities apparently subjected to similar environmental conditions and sharing a majority of species.

The RLQ analysis indicated a strong association of stress tolerance and competitiveness with the environmental gradient in the surveyed areas. This fact highlights the validity of the CSR classification proposed by Hodgson *et al.* (1999) and adapted by Caccianiga *et al.* (2006) in studies of ecological filters. The opposition between stress tolerance and competitiveness reflected both leaf economics and size spectra, previously recognised as the two main axes of plant specialisation worldwide, considering the established phase of plant life cycles (Wright *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2004; Cerabolini *et al.* 2010a; Pierce *et al.* 2012). In contrast, ruderalism and the two factors related to the

regenerative phase of the lifecycle of plants (the flowering start and flowering period) had a generally low association with the environmental gradient. Because these two factors are commonly related to the disturbance regime (Lavorel & Garnier 2002), this pattern could indicate a minor role of disturbances in structuring these habitats. The areas with a greater nutrient availability exhibited a greater proportion of species of smaller stature, greater sclerophylly and greater stress tolerance. This apparently contradictory situation indicates that in ecological studies of natural vegetation, the parameters used to characterise the habitat structure should be selected based on the widest scope possible, never considering solely the nutritional status. In the specific case of the vegetation studied, there are indications that environmental stress is more associated with factors such as the ratio of bare soil and the availability of physical space for roots, given that in stony soils the amount of fine soil is on average only 40% (Le Stradic 2012). In addition, the coarser texture of the soil in the stony grassland is associated with a lower water-retention capacity compared to the sandy grassland (Nessim 2008, Saporetti-Junior *et al.* 2012). The functional spectrum demonstrated by the opposition between stress tolerance and competitiveness was also related to the endemism of the species, underlining the conservation value of studies of this nature, given that reduced population size is frequently cited as one of the main causes of extinction of plant species in this ecosystem (cf., Mendonça & Lins 2000; Ribeiro & Fernandes 2000).

Implicit in the analyses developed to demonstrate environmental filters in ecological communities is the attribution of relative weights to species according to their abundance (Dolédec *et al.* 1996; Dray & Legendre 2008). This weighting scheme reflects the idea that dominant species should have a greater influence on ecosystem processes (Grime 1998; Díaz *et al.* 2007; Mokany, Ash & Roxburgh 2008; Laughlin 2011; Lavorel *et al.* 2011). Keeping sight of the fact that there is currently a long list of easily-measured traits that are highly correlated to key physiological traits, ecological processes and ecosystem services (Weiher *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003; Díaz *et al.* 2004, 2007), we argue that other herbaceous

vegetation types of high priority for conservation should be sampled to identify their dominant species with respect to these functional traits, such as those used in the present study. In this way, valuable information will be made available with relatively little effort, which may be incorporated into conservation and management programs given the relevance of this information to understanding the resilience and resistance of these ecosystems to the impacts of climate and land-use change (Díaz & Cabido 1997; Suding *et al.* 2008; Frenette-Dussault *et al.* 2013).

Although the present study confirms the validity and applicability of the method of classifying herbaceous species proposed by Hodgson *et al.* (1999) for a neotropical mountain vegetation (more details in Appendix S1), we agree with Cerabolini *et al.* (2010a) that there is still room to improve the calibration of the equations used in this classification. For example, 58% of the species evaluated by Cerabolini *et al.* (2010a) had 0.0% stress tolerance and 37% of species in the present study had 0.0% ruderalism, which makes it clear that a recalibration based on wider geographic and ecological samples has the potential to increase the precision and applicability of this tool for functional studies worldwide.

This study demonstrated a strong connection between plant traits and habitat structure. The coexistence of a large number of predominantly stress-tolerant species in the habitats surveyed suggests a weaker role of competition (cf. Callaway *et al.* 2002; Butterfield & Callaway 2013) on the structure of grasslands under high levels of environmental stress.

References

- Aerts, R. & Chapin, F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**, 1–67.
- Batalha, M.A., Silva, I.A., Cianciaruso, M.V., França, H. & Carvalho, G.H. (2011) Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). *Flora*, **206**, 949–956.
- Benites, V.M., Schaefer, C.E.R., Simas, F.N.B. & Santos, H.G. (2007) Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica*, **30**, 569–577.

- Butterfield, B.J. & Callaway, R.M. (2013) A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, doi: 10.1111/1365-2435.12019.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, **112**, 10–20.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.
- Carvalho, F., Souza, F.A., Carrenho, R., Moreira, F.M.S., Jesus, E.C. & Fernandes, G.W. (2012) The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, **52**, 9–19.
- Cerabolini, B.E.L., Brusa, G., Ceriani, R.M., de Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010a) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, **210**, 253–261.
- Cerabolini, B., Pierce, S., Luzzaro, A. & Ossola, A. (2010b) Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species. *Plant Ecology*, **207**, 333–345.
- Chapin, F.S., Autumn, K. & Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, **142**, 578–592.
- Chessel, D., Dufour, A.B. & Thioulouse, J. (2004) The ade4 package-I: one-table methods. *R News*, **4**, 5–10.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Díaz, S. & Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 463–474.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20684–20689.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143–166.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, **89**, 3400–3412.

- Duckworth, J.C., Kent, M. & Ramsay, P.M. (2000) Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography*, **24**, 515–542
- Echternacht, L., Trovó, M., Oliveira, C.T. & Pirani, J.R. (2011) Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora*, **206**, 782–791.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA (1997) *Manual de Métodos e Análises de Solo*. 2^a ed. EMBRAPA/CNPSO, Rio de Janeiro, Brazil.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2013) Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes. *Journal of Ecology*, **101**, 484–492.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Harley, R.M. (1997) Espinhaço range region, eastern Brazil. *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation*. (eds S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton), pp. 397–404. WWF/IUCN, Cambridge, UK.
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169–1194.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 901–910.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester, UK.
- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012) *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, **79**, 259–281.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, **85**, 282–294.
- Lara, A.C.F. & Fernandes, G.W. (1996) The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiversity Letters*, **3**, 111–114.
- Laughlin, D.C. (2011) Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology*, **99**, 1091–1099.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Douzet, R. & Pellet, G. (2011) Using plant functional traits to understand the landscape-scale distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**, 135–147.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.

- Le Stradic, S. (2012) Composition, phenology and restoration of campo rupestre mountain grasslands - Brazil. PhD Thesis, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Avignon, FR & Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Madeira, J. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463–479.
- Marquis, R.J., Diniz, I.R. & Morais, H.C. (2001) Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 127–148.
- Massant, W., Godefroid, S. & Koedam, N. (2009) Clustering of plant life strategies on meso-scale. *Plant Ecology*, **205**, 47–56.
- Mcg King, W. & Wilson, J.B. (2006) Differentiation between native and exotic plant species from a dry grassland: fundamental responses to resource availability, and growth rates. *Austral Ecology*, **31**, 996–1004.
- Mendonça, M.P. & Lins, L.V. (2000) *Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora de Minas Gerais*. Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte. Belo Horizonte, Brazil.
- Mokany, K., Ash, J. & Roxburgh, S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, **96**, 884–893.
- Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, **12**, 183–196.
- Negreiros, D., Moraes, M.L.B. & Fernandes, G.W. (2008) Caracterização da fertilidade dos solos de quatro espécies de leguminosas de campos rupestres, Serra do Cipó, MG, Brasil. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, **8**, 30–39.
- Nessim, R. (2008) Influência das condições edáficas sobre a arquitetura aérea de *Lychnophora salicifolia* Mart. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Bélair, G. & Bonsall, M.B. (2011) Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165–175.
- Pierce, S., Ceriani, R.M., De Andreis, R. & Cerabolini, B. (2007a) The leaf economics spectrum of Poaceae reflects variation in survival strategies. *Plant Biosystems*, **141**, 337–343.
- Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2007b) Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology*, **95**, 698–706.

- Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B. (2012) Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, **109**, 1047–1053.
- R Development Core Team (2012) *R: a language and environment for statistical computing*. Version 2.15.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- Ribeiro, K.T. & Fernandes, G.W. (2000) Patterns of abundance of a narrow endemic species in a tropical and infertile montane habitat. *Plant Ecology*, **147**, 205–218.
- Saporetto-Junior, A.W., Schaefer, C.E.G.R., Souza, A.L., Soares, M.P., Araújo, D.S.D. & Meira-Neto, J.A.A. (2012) Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobotanica*, **47**, 29–39.
- Silva, F.C., Eira, P.A., Van Raij, B., Silva, C.A., Abreu, C.A., Gianello, C., Pérez, D.V., Quaggio, J.A., Tedesco, M.J., Abreu, M.F. & Barreto, W.O. (1999) Análises químicas para a avaliação da fertilidade do solo. *Manual de Análises Químicas de Solos, Plantas e Fertilizantes*. (ed F.C. Silva), pp. 75–169. EMBRAPA, Brasília, Brazil.
- Silva, D.M. & Batalha, M.A. (2011) Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology*, **212**, 181–193.
- Silveira, F.A.O., Ribeiro, R.C., Oliveira, D.M.T., Fernandes, G.W. & Lemos-Filho, J.P. (2012) Evolution of physiological dormancy multiple times in Melastomataceae from Neotropical montane vegetation. *Seed Science Research*, **22**, 37–44.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. & Navas, M.L. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.
- Weier, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609–620.
- Whittaker, R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**, 250–260.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Supporting Information

Table S1. Biological traits of 48 herbaceous species sampled in the stony and sandy grasslands of the Serra do Cipó, MG, Brazil.

Appendix S1. Validation of the CSR classification for tropical grassland vegetation

Table S1. Biological traits of the herbaceous species sampled in the stony and sandy grasslands in Serra do Cipó, MG, Brazil. The values refer to the mean of ten replicates per species (species marked with “*” were collected separately in each habitat, with the mean of the two habitats shown). #: species code in Figs 1 and S2; **Stony abund.** and **Sandy abund.:** mean abundance as the sum of the 20×20 cm sub-squares where a species occurred in the stony and sandy grasslands, respectively; **CSR category:** categories of strategies according to Hodgson *et al.* (1999); **C:** competitiveness (%); **S:** stress tolerance (%); **R:** ruderalism (%); **FS:** flowering start (six ordinal categories, 1: July to September; 2: October; 3: November; 4: December; 5: January; 6: February to May); **FP:** duration of flowering period (months); **LS:** lateral spread (six ordinal categories, see Hodgson *et al.* 1999); **CH:** maximum canopy height considering only the vegetative portion (mm); **LDW:** leaf dry weight (mg); **SLA:** specific leaf area (mm².mg⁻¹); **LDMC:** leaf dry matter content (%); **Leaf tough.:** leaf toughness per thickness (gF.mm⁻¹); **Leaf width (mm);** **End.:** endemism (five ordinal categories, 1: wide distribution; 2: Brazil; 3: Minas Gerais; 4: Espinhaço mountain range; 5: Serra do Cipó). Nomenclature follows the Lista de Espécies da Flora do Brasil 2010: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/>

Family	Species	#	Stony abund.	Sandy abund.	CSR category	C	S	R	FS	FP	LS	CH	LDW	SLA	LDMC	Leaf tough.	Leaf width	End.
Asteraceae	<i>Calea coronopifolia</i> Sch.Bip. ex Krasch.	1	0	6	SC/CSR	30.4	39.2	30.4	2	2	2	239	11.5	8.9	30.5	259.7	2.8	3
Asteraceae	<i>Richterao polymorpha</i> (Less.) Cabrera	2	0	11	C/SC	66.9	33.1	0.0	1	2	3	153	412.7	6.9	33.4	431.7	34.7	4
Asteraceae	<i>Richterao arenaria</i> (Baker) Roque	3	124	94	C/CR	63.9	18.1	18.0	6	3	3	117	628.5	6.2	31.3	415.8	36.3	2
Convolvulaceae	<i>Evolvulus lithospermoides</i> Mart.	4	3	1	SR/CSR	24.1	34.5	41.4	11	6	2	175	6.6	14.9	30.2	130.8	5.7	3
Orobanchaceae	<i>Agalinis brachyphylla</i> (Cham. & Schltdl.) D'Arcy	5	15	0	SC/CSR	32.4	36.0	31.5	4	1	2	220	5.3	6.0	27.0	244.4	3.8	4
Lamiaceae	<i>Eriope arenaria</i> Harley	6	9	31	S/SC	29.2	60.6	10.3	12	2	4	77	3.1	11.8	33.4	356.2	4.0	3
Amaranthaceae	<i>Gomphrena incana</i> Mart.	7	36	22	C/CR	54.1	16.8	29.1	12	5	4	139	205.3	7.5	29.2	150.0	21.9	1
Polygalaceae	<i>Polygala glochidata</i> Kunth.	8	0	28	SR	19.3	40.4	40.3	5	1	1	128	0.6	12.7	28.0	74.3	0.8	4
Melastomataceae	<i>Siphanthera arenaria</i> (DC.) Cogn.	9	36	0	S/SC	29.8	70.2	0.0	11	2	5	176	1.4	7.5	50.2	148.5	3.0	2
Poaceae	<i>Homolepis longispicula</i> (Döll) Chase*	10	475	1163	SC	48.1	51.9	0.0	12	1	6	402	226.5	4.9	38.5	745.4	3.9	4
Poaceae	<i>Tatianyx arnacites</i> (Trin.) Zuloaga & Soderstr. *	11	988	1236	S	25.9	74.1	0.0	12	1	3	189	72.5	2.8	42.6	805.3	1.2	4

Poaceae	<i>Mesosetum exaratum</i> (Trin.) Chase*	12	1395	580	S	18.8	81.2	0.0	12	1	3	99	14.1	3.7	45.5	482.2	0.7	1
Poaceae	<i>Mesosetum loliiforme</i> (Hochst.) Chase*	13	37	82	S/SC	26.0	64.1	9.9	2	1	2	191	50.7	15.2	34.5	285.2	7.9	1
Poaceae	<i>Axonopus</i> sp.*	14	293	212	S	25.9	74.1	0.0	1	1	3	195	21.7	5.3	36.3	788.2	0.8	1
Poaceae	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase*	15	11	60	S/SC	37.6	56.0	6.4	1	2	5	330	37.0	11.1	36.8	308.9	7.5	1
Poaceae	<i>Paspalum erianthum</i> Nees ex Trin. *	16	742	1380	S/SC	23.5	76.5	0.0	1	1	2	196	109.7	7.5	35.9	344.3	6.0	1
Poaceae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees ex Trin.	17	142	17	S	23.0	77.0	0.0	11	1	2	239	84.2	7.5	38.8	430.1	5.7	1
Poaceae	<i>Panicum cyanescens</i> Nees	18	31	271	S/SC	39.8	52.5	7.6	2	1	5	356	14.4	12.7	42.2	279.3	5.0	1
Poaceae	<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees*	19	418	213	S	24.6	70.4	4.9	2	2	3	258	14.8	6.3	44.0	664.6	0.8	1
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze*	20	559	318	S/SC	34.0	66.0	0.0	1	2	3	495	57.1	3.5	51.7	511.1	0.6	2
Poaceae	<i>Aulonemia effusa</i> (Hack.) McClure	21	5	0	SC	50.0	50.0	0.0	2	1	5	1011	1079.3	4.7	52.2	1137.8	40.6	5
Xyridaceae	<i>Xyris melanopoda</i> L.B.Sm. & Downs	22	168	16	S	25.4	72.5	2.1	1	3	3	137	59.1	6.0	43.7	577.3	4.3	3
Xyridaceae	<i>Xyris minarum</i> Seub.	23	615	9	S	10.8	69.2	20.0	1	4	2	99	4.6	7.3	44.4	459.5	0.5	4
Xyridaceae	<i>Xyris nubigena</i> Kunth	24	105	448	S/CSR	25.7	55.9	18.4	2	4	3	135	37.2	12.1	26.7	337.0	5.4	2
Xyridaceae	<i>Xyris obtusiuscula</i> L.A.Nilsson*	25	448	192	S	24.9	71.2	3.9	2	3	3	117	32.8	5.3	45.5	851.8	2.0	5
Xyridaceae	<i>Xyris pilosa</i> Kunth*	26	343	83	S	25.5	73.0	1.4	4	3	3	129	64.3	5.8	38.9	462.7	3.1	4
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus geniculatus</i> Kunth*	27	180	173	S/SR	14.3	64.2	21.5	12	4	3	48	11.4	10.2	23.6	243.3	3.3	4
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus nigrescens</i> Silveira	28	185	0	S/CSR	17.8	62.5	19.6	4	4	3	76	29.8	11.5	22.6	280.6	9.8	4
Eriocaulaceae	<i>Leiothrix crassifolia</i> (Bong.) Ruhland	29	9	117	S/CSR	17.4	55.3	27.3	3	4	4	42	11.2	17.5	25.8	288.1	4.4	5
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus cipoensis</i> Ruhland*	30	73	209	S	20.2	70.2	9.6	6	5	2	106	76.3	5.9	38.0	751.0	3.5	4
Cyperaceae	<i>Rhynchospora riedeliana</i> C.B. Clarke*	31	265	474	S/CSR	17.6	49.0	33.4	10	12	3	159	48.5	9.4	41.6	417.9	3.9	4
Cyperaceae	<i>Rhynchospora ciliolata</i> Boeck.	32	5	72	S/CSR	24.3	45.9	29.7	9	12	3	308	18.5	5.4	41.7	649.1	0.8	2

Cyperaceae	<i>Rhynchospora terminalis</i> (Nees) Steud. *	33	393	345	S/SR	9.0	57.7	33.3	11	12	2	61	22.0	4.0	37.9	637.1	3.0	1
Cyperaceae	<i>Rhynchospora tenuis</i> subsp. <i>austrobrasiliensis</i> T. Koyama*	34	345	619	S/CSR	18.1	62.0	19.9	6.5	4	3	121	7.0	9.9	42.0	460.8	0.6	1
Cyperaceae	<i>Bulbostylis eleocharoides</i> Kral & M.T. Strong	35	0	1	S	25.9	74.1	0.0	2	2	3	247	70.1	6.4	47.4	548.6	1.0	1
Cyperaceae	<i>Bulbostylis emmerichiae</i> T. Koyama	36	19	325	S/SC	22.6	70.1	7.2	11	2	2	163	11.5	6.4	29.1	442.6	0.9	5
Cyperaceae	<i>Bulbostylis lombardii</i> Kral & M.T.Strong	37	205	5	S/CSR	28.3	59.6	12.2	8	3	5	69	5.2	6.6	36.3	504.1	1.1	1
Cyperaceae	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm. *	38	133	94	S/SC	31.9	60.0	8.1	9	2	5	104	7.0	7.0	50.4	758.4	0.5	4
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus tenuifolius</i> (Boeck.) C.B.Clarke*	39	789	724	S/CSR	22.2	51.8	26.0	1	12	3	295	98.8	4.8	57.0	523.5	2.7	4
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus alboniger</i> (A.St.-Hil.) C.B.Clarke*	40	130	28	S/CSR	20.1	57.5	22.4	1	12	3	282	268.7	3.3	55.6	594.5	1.6	4
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus velutinus</i> Nees	41	0	41	S	23.3	66.6	10.1	7	6	3	209	195.8	6.8	46.1	490.1	4.0	4
Rapateaceae	<i>Cephalostemon riedelianus</i> Körn.	42	0	3	S/SC	41.3	58.7	0.0	2	2	3	558	630.6	7.0	21.8	595.4	6.2	1
Orchidaceae	<i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.	43	1	0	C/SC	77.4	22.6	0.0	9	1	2	286	223.0	13.3	28.0	148.2	18.8	4
Velloziaceae	<i>Vellozia caruncularis</i> Mart. ex Seub. *	44	318	15	S/SC	31.3	68.7	0.0	5	1	4	198	85.9	7.3	41.5	411.0	5.7	3
Velloziaceae	<i>Vellozia resinosa</i> Mart.	45	408	2	S/SC	37.2	62.8	0.0	5	1	5	231	466.7	4.7	39.7	585.7	16.1	1
Velloziaceae	<i>Vellozia variabilis</i> Mart. ex Schult. f.	46	25	5	S/SC	34.0	66.0	0.0	2	1	3	516	1135.6	4.5	46.4	1095.6	20.0	4
Velloziaceae	<i>Vellozia epidendroides</i> Mart. ex Schult. & Schult.f. *	47	273	281	S	25.9	74.1	0.0	3	2	3	180	82.2	4.3	52.4	546.9	3.6	5
Velloziaceae	<i>Barbacenia blackii</i> L.B.Sm.	48	40	0	S/SC	37.2	62.8	0.0	3	1	5	155	332.4	9.0	31.5	293.9	19.2	3

Appendix S1. Validation of the CSR classification for tropical grassland vegetation.

The CSR method of classification applied to herbaceous vegetation developed by Hodgson *et al.* (1999) was calibrated using 43 British species representative of diverse habitats with contrasting ecological conditions. Although the sample of herbaceous species used by Hodgson *et al.* (1999) had a relatively restricted geographic scope, recent studies throughout Europe in diverse climatic and biogeographic zones confirmed the applicability and validity of this classification in broader contexts (Caccianiga *et al.* 2006; Pierce *et al.* 2007a,b; Massant, Godefroid & Koedam 2009; Cerabolini *et al.* 2010a,b; Navas *et al.* 2010). Because the CSR classification (*sensu* Hodgson *et al.* 1999) is being applied for the first time in the tropics in the present study, we describe below the correlations between the CSR coordinates and the biological traits used in the calculations of the strategies, in addition to some other biological traits of interest (Table S2).

In general, the correlations between the coordinates of the C, S and R strategies and the traits followed the predictions of the CSR theory (Table S2). The C axis had a positive correlation with the traits related to the size spectrum (canopy height, lateral spread, leaf dry weight and leaf width) and a negative correlation with the flowering period. The S axis was mainly associated with the leaf economics spectrum, having a positive correlation with sclerophylly (lower specific leaf area and greater leaf dry matter content and toughness) and a negative correlation with leaf width. The R axis showed a correlation pattern exactly inverse to that observed for the C and S axes: the R axis correlated negatively with the size spectrum and sclerophylly and positively with the flowering period. The trait flowering start was not correlated with any strategy. The abundance of species in the areas surveyed correlated positively with the S axis and negatively with the C axis (Table S2).

Table S2. Pearson's correlation (n = 48 species) between the coordinates of the CSR strategy and biological traits in grassland vegetation from stony and sandy grasslands in Serra do Cipó, MG, Brazil. The traits used in the calculations of the CSR strategies are marked in bold. The following traits were log-transformed to meet normality assumptions: specific leaf area, leaf dry weight, canopy height, flowering period, leaf toughness, leaf width and abundance. For the ordinal traits (lateral spread and flowering start), the Spearman's rank correlation was used. The significance is denoted by *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; NS: non-significant

	C (competitiveness)	S (stress tolerance)	R (ruderalism)
Specific leaf area	NS	-0.315*	0.337*
Leaf dry matter content	NS	0.395**	-0.306*
Leaf dry weight	0.532***	NS	-0.433**
Canopy height	0.417**	NS	-0.352*
Lateral spread	0.445**	NS	-0.301*
Flowering period	-0.373**	NS	0.616***
Flowering start	NS	NS	NS
Leaf toughness	NS	0.470**	-0.459**
Leaf width	0.633***	-0.461**	NS
Abundance	-0.446**	0.469**	NS

Some studies recently conducted in Europe investigated the validity of the CSR classification in their samples based on correlations between the CSR coordinates and the main axes of variation obtained by multivariate analyses using matrices of species by traits (Caccianiga *et al.* 2006; Pierce *et al.* 2007b; Cerabolini *et al.* 2010a). To confirm the suitability of applying the CSR classification (in its present form) in a tropical grassland, we used a PCA to identify the principal axes of variance of the biological traits (following Quinn

& Keough 2002). The PCA was performed considering a matrix with 48 species and nine traits, with seven variables used to calculate the CSR strategies and two additional variables related to the leaf economics and size spectrum (leaf toughness and width, respectively). The transformations of the variables were the same as those cited in Table S2. A varimax (orthogonal) rotation of the eigenvectors was employed to facilitate the interpretation and simplify the structure of the principal components retained by the PCA. We report below the correlations between each PCA axes with *i*) the CSR coordinates (i.e., percentage of importance of the C, S and R strategies in each species) and *ii*) the biological traits considered in the analysis (Fig. S2).

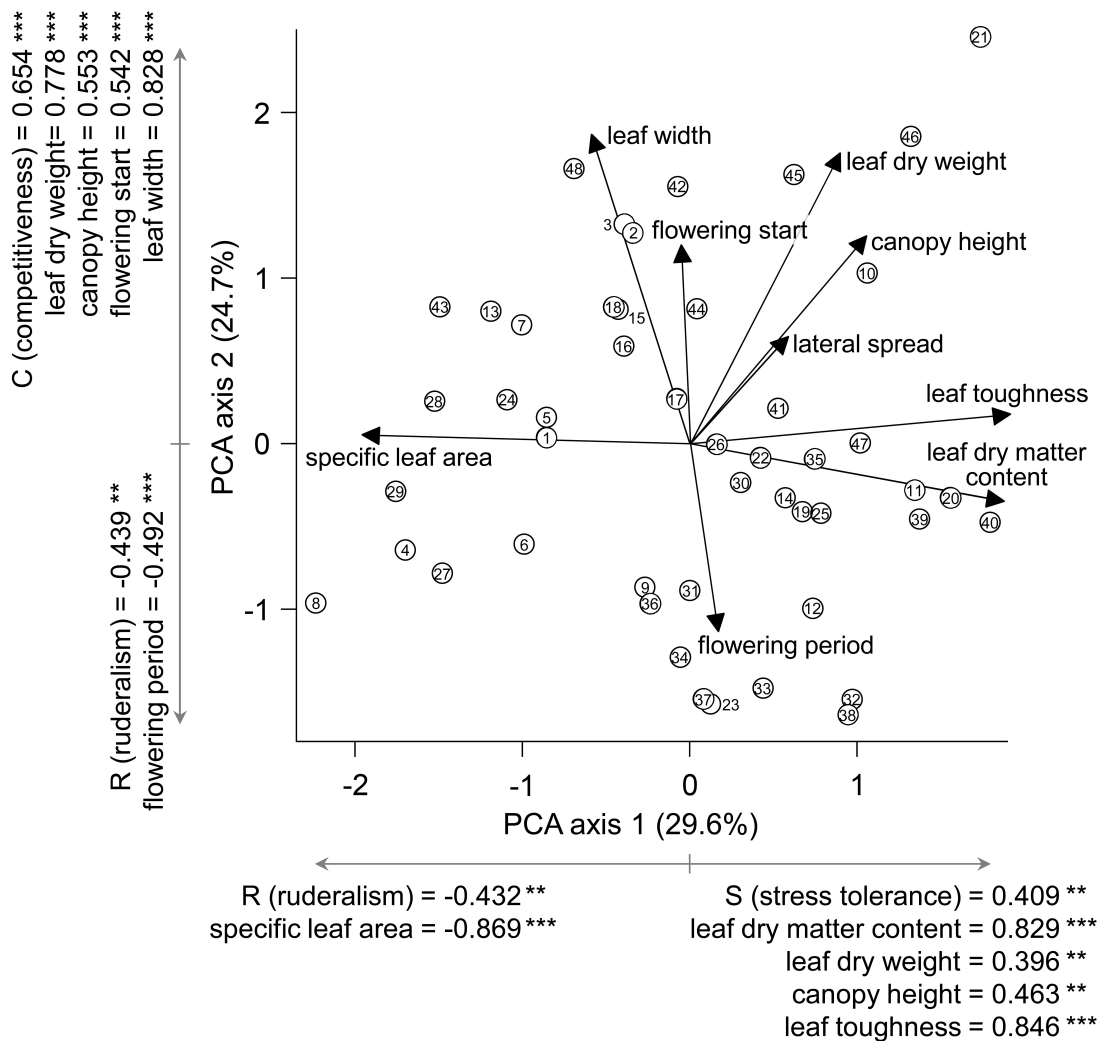


Fig. S2. Principal component analysis of the herbaceous samples from stony and sandy grasslands of Serra do Cipó, MG, Brazil. Arrows indicate the traits, and circles indicate species ($n = 48$). Pearson's correlations between the PCA axes and both the CSR coordinates and the biological traits used in the analysis are shown. For the ordinal traits (lateral spread and flowering start), the Spearman's correlation was used. The significance of the correlations is denoted by *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. The numbering in the circles corresponds to the species shown in Table S1.

The two main components of the PCA corresponded to 54.6% of the total variation of the data. In summary, the opposition of stress tolerance and ruderalism evident in the PCA axis 1 was related both to the leaf economics spectrum (stress tolerant species have more sclerophyllous leaves than ruderal species, i.e., with lower specific leaf area, greater leaf dry matter content and greater toughness) and to the size spectrum (more stress tolerant species exhibit greater canopy height and leaf dry weight than ruderal species; Fig. S2). On the other hand, the PCA axis 2 represented the opposition between competitiveness and ruderalism, associated with the traits related to the size spectrum and reproduction (competitive species possess greater canopy height, along with larger and wider leaves, in addition to exhibiting shorter flowering period and later flowering start relative to the ruderal species; Fig. S2).

The results shown in Table S2 and Fig. S2 indicate that, at least in this tropical grassland, this classification generally operates according to the original predictions of the CSR theory. The association between the CSR strategies and the functional traits evident in the present study corroborates the patterns observed in other grassland vegetation in temperate regions (e.g. Caccianiga *et al.* 2006; Pierce *et al.* 2007a,b; Cerabolini *et al.* 2010a), reinforcing the universality of the theory of CSR adaptive strategies (Grime & Pierce 2012; Pierce *et al.* 2012). Various large scale studies show evidence of the existence of common

axes of adaptive specialisation in plants at a global scale, largely independently of climatic and environmental conditions as well as the phylogenetic and biogeographic scope (Díaz *et al.* 2004, Wright *et al.* 2004).

One of the most problematic aspects of applying the CSR classification in tropical regions is linked to the two traits related to flowering. Cerabolini *et al.* (2010a) argued that the use of the traits flowering start and flowering period following the method of Hodgson *et al.* (1999) would prevent the strict application of this classification outside of the mid-latitude, northern hemisphere bioclimatic region. Hodgson *et al.* (1999) employed the trait flowering start (on an ordinal scale with six categories) to represent the times of the year related to the beginning, middle and end of the growth season. This trait is expected to have little or no significance in tropical regions without marked seasonality. However, to use the flowering start on a comparable scale between the northern and southern hemispheres, one of the most obvious corrections to be made in the southern hemisphere is the inversion of the annual seasons (i.e., adding or subtracting six months from the month flowering start; see Weiher *et al.* 1999). In the case of the vegetation considered in the present study (in Serra do Cipó, MG, southeastern Brazil), the rainy season (more favourable to growth in rupestrian grasslands; Silveira *et al.* 2012) occurs in the hottest months of the year and is therefore in line with the categories of flowering start used by Hodgson *et al.* (1999). In contrast, in regions without marked seasonality or without the delimitation of a period favourable for growth, this classification (in its present form) should be considered cautiously, at least for non-graminoid species, which require this trait in the calculation of strategies. With respect to the flowering period, it is clear that in the tropical region, the period unfavourable for growth is much less restrictive for flowering than in temperate regions. It should be noted that the maximum duration of flowering period observed by Cerabolini *et al.* (2010a) was nine months and only 2.6% of the species (13 of 506) exhibited a flowering period greater than six months. In the

present study, five species of Cyperaceae (representing 10.4% of the sampled species) flowered throughout the entire year. Nevertheless, the results shown herein suggest that the CSR classification is rather robust with respect to the differences inherent to the climatic contrast between temperate and tropical regions.

References

- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, **112**, 10–20.
- Cerabolini, B.E.L., Brusa, G., Ceriani, R.M., de Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010a) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, **210**, 253–261.
- Cerabolini, B., Pierce, S., Luzzaro, A. & Ossola, A. (2010b) Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species. *Plant Ecology*, **207**, 333–345.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012) *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, **85**, 282–294.
- Massant, W., Godefroid, S. & Koedam, N. (2009) Clustering of plant life strategies on meso-scale. *Plant Ecology*, **205**, 47–56.
- Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, **12**, 183–196.
- Pierce, S., Ceriani, R.M., De Andreis, R. & Cerabolini, B. (2007a) The leaf economics spectrum of Poaceae reflects variation in survival strategies. *Plant Biosystems*, **141**, 337–343.
- Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2007b) Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology*, **95**, 698–706.
- Pierce, S., Brusa, G., Sartori, M. & Cerabolini, B. (2012) Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, **109**, 1047–1053.

- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Silveira, F.A.O., Ribeiro, R.C., Oliveira, D.M.T., Fernandes, G.W. & Lemos-Filho, J.P. (2012) Evolution of physiological dormancy multiple times in Melastomataceae from Neotropical montane vegetation. *Seed Science Research*, **22**, 37–44.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609–620.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Capítulo II

Espelhamento inesperado da estrutura filogenética e funcional em dois habitats de campo rupestre ricos em espécies

Unexpected mirroring of phylogenetic and functional structure in two speciose rupestrian grasslands habitats

Daniel Negreiros^{1,*}, Soizig Le Stradic^{1,2}, G. Wilson Fernandes¹, Henrique C. Rennó¹

¹ Ecologia Evolutiva e Biodiversidade/DBG, CP 486, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970. Belo Horizonte, MG, Brasil.

² UMR CNRS/IRD 7263/237 IMBE - Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie – Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, IUT, Agroparc, BP 61207, 84 911 Avignon cedex 9, France

* autor para correspondência: negreiros.eco@gmail.com

Resumo: Padrões de proximidade filogenética e funcional vêm sendo crescentemente utilizados para identificar processos que influenciam a assembleia e coexistência das espécies nas comunidades. Embora haja consenso de que a escala espacial, temporal e taxonômica tenha uma importância central na detecção de estruturas nas comunidades (i.e., agregada, uniforme ou randômica), o efeito da escala taxonômica continua pouco explorado. Neste estudo utilizamos duas métricas comumente empregadas na avaliação da estrutura de comunidades (NRI e NTI) e testamos o efeito da redução da escala taxonômica nos padrões de proximidade filogenética e funcional em dois habitats representativos de um ecossistema herbáceo-arbustivo tropical rico em espécies e sujeito a fortes estresses ambientais: o campo pedregoso e arenoso. Testamos a hipótese vigente de que em escala taxonômica mais restrita seja mais comum comunidades com espécies filogeneticamente mais distantes que o esperado pelo acaso. Nossos resultados evidenciam uma importância primária do tipo de habitat nos padrões observados. A redução da escala taxonômica levou ao aumento da uniformidade filogenética das comunidades do campo arenoso, enquanto o oposto foi observado no campo pedregoso. A avaliação da estrutura funcional nesses habitats revelou distintos padrões dependendo do atributo considerado. A estrutura baseada na distância global, área foliar específica, dureza foliar, estresse-tolerância e ruderalidade tendeu a se manter constante ao longo da escala taxonômica, porém com sinais opostos nos dois habitats: indivíduos funcionalmente mais próximos no campo pedregoso e mais distantes no campo arenoso. De uma forma geral os dois habitats mostraram estruturas diametralmente opostas. Este inesperado espelhamento na estrutura filogenética e funcional dessas comunidades se mostrou consistente ao longo da escala taxonômica em ambas as métricas avaliadas. A consequência prática desse achado é que sem a delimitação dos habitats, teríamos encontrado estrutura randômica em virtualmente todas as escalas e dimensões. Os resultados mostrados no presente estudo confrontam as perspectivas até agora estabelecidas, e invocam novas investigações em regiões biogeográficas, situações ecológicas e sistemas pouco explorados para que possa emergir uma teoria global de estruturação e assembleia de comunidades.

Palavras-chave: atributos funcionais, ecofilogenia, ecologia de comunidades, escala taxonômica, esquema de estratégias CSR, filtros ambientais, sinal filogenético.

Abstract: Patterns of phylogenetic and functional have been increasingly used to identify processes that influence the assembly and species coexistence in communities. Although there is consensus that the spatial, temporal and taxonomic scales have a central importance in the detection of community structures (i.e., cluster, even or random), the effect of taxonomic scale remains poorly explored. In this study we used two metrics commonly used in the evaluation of community structure (NRI and NTI) and tested the effect of reducing the taxonomic scale in the patterns of phylogenetic and functional proximity in two habitats representative of a species-rich tropical herbaceous-shrubby ecosystem subjected to strong environmental stresses: the stony and sandy grasslands. We tested the prevailing hypothesis that on fine taxonomic scales is more common to find communities with species phylogenetically more distant than expected by chance. Our results show a primary importance of habitat type on observed patterns. The reduction of taxonomic scale led to increased phylogenetic evenness in the sandy grassland communities, while the opposite was observed in the stony grassland. The evaluation of functional structure in these habitats showed distinct patterns depending on the trait considered. In general the structure based on the global distance, specific leaf area, leaf toughness, stress-tolerance and ruderalism tended to remain constant over the taxonomic scale, but with opposite signs in the two habitats: individuals functionally closer in stony grassland and more distant in sandy grassland. In general the two habitats showed diametrically opposed structures. This unexpected mirroring of the phylogenetic and functional structure in these communities was consistent throughout the taxonomic scale in both metrics evaluated. The practical consequence of this finding is that without the delineation of the habitats, we would have found random structure at virtually every scales and dimensions. The results shown in this study challenges the established perspectives, and invoke for further investigations in unexplored biogeographical regions, ecological situations and systems in order to aid in the emergence of a global theory of community structuring and assembly.

Key-words: community ecology, CSR strategy scheme, ecophylogenetics, environmental filtering, functional traits, phylogenetic signal, taxonomic scale.

Introdução

Um dos objetivos centrais da ecologia de comunidades é identificar os processos que influenciam a assembleia e coexistência das espécies nas comunidades. Um crescente número de trabalhos tem utilizado os padrões de relação filogenética das comunidades de plantas para inferir sobre as forças que determinam a estrutura e diversidade nas comunidades vegetais (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009; Mouquet et al. 2012; Swenson 2013). A metodologia central nesse tipo de abordagem se baseia na comparação da dispersão das distâncias filogenéticas entre as espécies que coexistem em cada comunidade local com a expectativa nula gerada pela amostragem randômica de um banco regional de espécies potencialmente capazes de colonizar as comunidades locais (Webb et al. 2002, Kembel & Hubbell 2006). Uma comunidade local é considerada filogeneticamente estruturada quando a dispersão filogenética difere significativamente da expectativa nula, podendo a estrutura ser agregada ou uniforme (dispersa) quando as espécies coexistentes são, respectivamente, mais ou menos aparentadas que o esperado pelo acaso (Webb 2000). A interpretação das estruturas filogenéticas agregada e uniforme depende do grau de conservantismo (i.e., sinal filogenético) dos atributos funcionais relevantes no processo de assembleia da comunidade em questão. Nos casos em que os atributos funcionais são conservados (i.e., espécies filogeneticamente mais aparentadas são ecologicamente similares), espera-se que filtros ambientais resultem no padrão agregado, enquanto a exclusão competitiva é frequentemente citada como causa de maior uniformidade (dispersão) filogenética nas comunidades. Por outro lado, quando os atributos são convergentes (i.e., linhagens pouco aparentadas são ecologicamente semelhantes), filtros ambientais levam a maior dispersão filogenética, enquanto as interações bióticas em geral causam um padrão aleatório ou agregado (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2004).

Visto que em geral a estrutura filogenética de comunidades é calculada com base em uma matriz de distância entre pares de espécies, os mesmos métodos são identicamente aplicáveis com o uso de quaisquer matrizes de distância funcional, seja baseada em apenas um atributo ou em conjuntos de atributos de variados tipos estatísticos (e.g., variáveis quantitativas, ordinais, categóricas, dicotômicas, circulares, entre outras; Pavoine et al. 2009). A disponibilidade de protocolos padronizados de amostragem de atributos funcionais indicativos dos principais eixos de estratégias ecológicas vegetais e altamente relacionados com processos ecossistêmicos chave (Weiher et al. 1999, Cornelissen et al. 2003) tem alavancado a abordagem funcional nos estudos de estrutura de comunidades, resultando em um entendimento mais amplo dos padrões de diversidade nas comunidades vegetais, especialmente nas ricas em espécies (Kraft & Ackerly 2010; Cianciaruso et al. 2012; Swenson 2013).

Embora vários autores tenham chamado a atenção para a enorme importância da escala taxonômica tanto na expectativa quanto nos resultados obtidos em estudos de estrutura filogenética de comunidades (e.g., Cavender-Bares et al. 2006, 2009; Slingsby & Verboom 2006; Swenson et al. 2006, 2007; Graham & Fine 2008; Vamosi et al. 2009), raros estudos tem abordado especificamente essa questão. Cavender-Bares et al. (2006) e Swenson et al. (2006) mostraram consistentemente que com a redução da escala taxonômica (e.g., considerando apenas um gênero, tribo ou família) é mais comum a detecção de estrutura uniforme nas comunidades, pois espera-se que as interações bióticas sejam mais fortes em grupos taxonomicamente mais restritos. Por outro lado, em escala taxonômica mais inclusiva (e.g., todas espécies de plantas da comunidade) encontra-se em geral estrutura agregada ou randômica.

Uma das dificuldades desse tipo de estudo é que grupos taxonômicos mais restritos, como gênero, tribo ou família, são em geral mal representados (i.e., baixa riqueza de espécies)

nas comunidades localmente delimitadas. Vegetações altamente diversas como o Cerrado brasileiro oferecem uma interessante oportunidade para estudos dessa natureza. O campo rupestre é um ecossistema herbáceo-arbustivo desta savana, que se mostra adequado para se investigar o efeito da escala taxonômica na detecção de estrutura funcional e filogenética de comunidades, visto que grupos taxonômicos restritos são relativamente ricos em espécies, mesmo em comunidades locais amostradas em reduzida escala espacial (e.g., ~8 espécies de Poaceae e ~6 espécies de Cyperaceae / m²; Le Stradic 2012). Nesse contexto, o presente estudo tem como objetivo avaliar o efeito da redução da escala taxonômica na estrutura filogenética e funcional de comunidades de plantas em dois habitats distintos, representativos de campo rupestre: o campo pedregoso e campo arenoso. Especificamente testamos a hipótese de que em ambos os habitats a redução da escala taxonômica deve resultar em aumento da dispersão filogenética e funcional, ou seja, as comunidades ficarão progressivamente menos agregadas e mais uniformes.

Material e Métodos

Área de estudo e comunidades amostradas

Este estudo foi realizado na Reserva Natural Vellozia (19°17'46"S, 43°35'28"W, altitude em torno de 1200 m) e em áreas do entorno, localizada na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, Serra do Cipó, porção sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. A vegetação predominante no local é o campo rupestre, um ecossistema que ocorre em áreas montanhosas (> 900 m de altitude) com substrato quartzítico e arenítico. Sua vegetação predominantemente composta por ervas e arbustos esclerófilos e sempre-verdes apresenta elevada riqueza de espécies e altas taxas de endemismos (Giulietti et al. 1997; Echternacht *et al.* 2011), estando submetida a rigorosos estresses ambientais devido principalmente à extrema infertilidade dos solos (Benites *et al.* 2007; Negreiros et al. 2009), à pronunciada seca sazonal, intensa luminosidade, queimadas frequentes e ventos fortes e constantes. Não obstante a aparente homogeneidade fisionômica, diferenças na textura do solo em reduzida escala espacial resultam em complexos mosaicos de habitats (Carvalho et al. 2012; Le Stradic et al. 2012), que variam desde solos com uma textura mais fina em turfeiras e frestas de afloramentos rochosos até solos onde predomina areia (campos arenosos) e cascalho (campos pedregosos). O clima regional é considerado mesotérmico (Cwb na classificação Köppen) e marcadamente sazonal, com duas estações bem definidas, sendo uma chuvosa e quente (entre novembro a abril) e outra seca e fria (entre maio e outubro), com precipitação anual de 1370 mm e temperatura média anual de 21,2°C (Madeira & Fernandes 1999).

Utilizamos neste estudo dados de composição e abundância de espécies em comunidades locais derivado do levantamento florístico feito por Le Stradic (2012). As amostras foram realizadas em cinco áreas de cada hábitat (i.e., campo pedregoso e arenoso) distribuídas em uma área de aproximadamente 3 km², sendo amostradas 15 parcelas (de 1×1

m) em cada área, totalizando 75 parcelas por habitat. A abundância de cada espécie dentro das parcelas foi mensurada como o número de sub-quadrados (20×20 cm) onde a espécie incidiu, variando de zero a 25 sub-quadrados por m². Em todas as análises consideramos a parcela de 1m² como a unidade amostral.

Definição da escala taxonômica

Para investigar o efeito da escala taxonômica na estrutura filogenética e funcional das comunidades de campo pedregoso e arenoso, delimitamos o banco regional de espécies de acordo com grupos taxonômicos cada vez menos inclusivos. Tendo em vista que as comunidades estudadas são em geral dominadas por representantes das famílias Poaceae e Cyperaceae, convergimos a escala na direção dessas duas famílias. Dentre as tribos de Poaceae, Paniceae tem destacada importância nos campos rupestres (Longhi-Wagner 2012) e foi o único grupo abaixo do nível de família que conseguimos incluir nas análises. Esta tribo é composta por espécies com cromossomos múltiplos de nove (Paniceae X9), mas por conveniência é tratada daqui em diante apenas como Paniceae. Todos os outros clados estiveram insuficientemente representados nas amostras locais, inviabilizando sua inclusão em análises separadas. Portanto os grupos taxonômicos avaliados foram: angiospermas, monocotiledôneas, Poales, Poaceae, Paniceae e Cyperaceae. Tendo em vista que as análises de estrutura de comunidades são fortemente influenciadas tanto pelo tamanho do banco regional quanto pela proporção da riqueza local em relação ao banco regional, mostramos na Tabela 1 estes valores para cada nível da escala taxonômica avaliada e em relação às espécies que tiveram os atributos funcionais mensurados (detalhes abaixo).

Tabela 1: Caracterização da amostragem nos campos pedregosos e arenosos na Serra do Cipó, MG, Brasil, em cada nível da escala taxonômica considerada e em relação aos atributos funcionais mensurados. É mostrada a riqueza do banco regional de espécies (Banco regional), e nas comunidades locais ($n = 75$ amostras de vegetação com 1 m^2 por habitat) são relatadas a média (\pm erro padrão) da riqueza nas amostras locais (Riqueza local), do percentual da riqueza local em relação ao respectivo banco regional de espécies (Proporção do banco regional) e da somatória da abundância relativa das espécies amostradas (Σ abundância relativa). FILO: filogenia; END: endemismo; AFE: área foliar específica; CMSF: conteúdo de matéria seca foliar; DFO: dureza foliar; DFL: duração da floração; LFO: largura foliar; MSF: massa seca foliar; ALT: altura; C: competitividade; S: estresse-tolerância; R: ruderalidade.

	Banco regional	Riqueza local (número de espécies)		Proporção do banco regional (%)		Σ abundância relativa (%)	
		Pedregoso	Arenoso	Pedregoso	Arenoso	Pedregoso	Arenoso
Angiospermas							
FILO	193	28,8 \pm 0,6	26,3 \pm 0,6	14,9 \pm 0,3	13,6 \pm 0,3	99,5 \pm 0,2	98,9 \pm 0,3
END	177	28,5 \pm 0,6	26,0 \pm 0,6	16,1 \pm 0,3	14,7 \pm 0,3	99,0 \pm 0,3	98,2 \pm 0,4
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT	73	21,4 \pm 0,5	17,3 \pm 0,4	29,3 \pm 0,6	23,7 \pm 0,5	83,3 \pm 1,1	79,7 \pm 1,0
C, S, R	48	17,8 \pm 0,4	15,8 \pm 0,3	37,1 \pm 0,8	32,9 \pm 0,7	76,3 \pm 1,2	77,0 \pm 1,0
Monocotiledôneas							
FILO	108	22,4 \pm 0,5	21,1 \pm 0,5	20,8 \pm 0,4	19,6 \pm 0,5	99,6 \pm 0,2	98,9 \pm 0,3
END	95	22,2 \pm 0,5	20,8 \pm 0,5	23,4 \pm 0,5	21,9 \pm 0,5	99,1 \pm 0,3	98,2 \pm 0,4
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT, C, S, R	39	16,8 \pm 0,3	14,8 \pm 0,3	43,0 \pm 0,9	38,0 \pm 0,8	83,8 \pm 1,2	82,3 \pm 1,0
Poales							
FILO	92	19,3 \pm 0,5	19,7 \pm 0,5	20,9 \pm 0,5	21,5 \pm 0,5	99,7 \pm 0,2	99,2 \pm 0,3
END	81	19,1 \pm 0,5	19,5 \pm 0,5	23,6 \pm 0,6	24,0 \pm 0,6	99,0 \pm 0,4	98,5 \pm 0,4
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT, C, S, R	33	15,0 \pm 0,4	14,0 \pm 0,3	45,4 \pm 1,1	42,4 \pm 0,9	85,8 \pm 1,3	83,1 \pm 1,1
Poaceae							
FILO	29	7,7 \pm 0,2	7,8 \pm 0,2	26,5 \pm 0,7	26,9 \pm 0,7	99,9 \pm 0,1	99,5 \pm 0,3
END	24	7,6 \pm 0,2	7,6 \pm 0,2	31,8 \pm 0,8	31,7 \pm 0,8	99,4 \pm 0,2	98,9 \pm 0,4
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT, C, S, R	12	6,7 \pm 0,1	6,6 \pm 0,2	55,4 \pm 1,2	55,0 \pm 1,4	92,6 \pm 1,3	94,1 \pm 0,8
Paniceae							
FILO	17	5,3 \pm 0,1	5,5 \pm 0,1	31,1 \pm 0,9	32,2 \pm 0,8	100,0 \pm 0,0	100,0 \pm 0,0
END	14	5,2 \pm 0,1	5,5 \pm 0,1	37,4 \pm 1,1	39,0 \pm 1,4	99,2 \pm 0,4	99,9 \pm 0,1
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT, C, S, R	8	4,9 \pm 0,1	4,6 \pm 0,1	60,7 \pm 1,7	57,0 \pm 1,4	96,4 \pm 0,7	93,9 \pm 0,9
Cyperaceae							
FILO	27	5,7 \pm 0,2	6,5 \pm 0,2	21,2 \pm 0,7	24,0 \pm 0,7	99,2 \pm 0,6	98,4 \pm 0,7
END	25	5,7 \pm 0,2	6,5 \pm 0,2	22,7 \pm 0,7	26,0 \pm 0,7	97,2 \pm 1,4	98,4 \pm 0,7
AFE, CMSF, DFO, DFL, LFO, MSF, ALT, C, S, R	11	4,0 \pm 0,2	4,6 \pm 0,1	36,6 \pm 1,5	41,9 \pm 1,3	78,4 \pm 2,1	76,7 \pm 1,9

Dados filogenéticos

Construímos a árvore filogenética com todas as espécies presentes nas parcelas amostradas, usando a filogenia maximamente resolvida do Software Phylomatic (Webb & Donoghue 2005), e em seguida corrigimos e melhoramos a resolução da árvore com base em diversos de estudos recentes de filogenia molecular. Para estimar o comprimento dos ramos da árvore (i.e., tempo de divergência dos nós) datamos 65 nós de acordo com vários estudos e posicionamos os nós não datados uniformemente na árvore com o algoritmo *bladj* do software Phylocom (Webb et al. 2008). Todo o processo de obtenção da árvore filogenética resultante está detalhado no Anexo 1. Excluimos deste estudo uma espécie de samambaia *Pellaea cymbiformis* J. Prado (Pteridaceae), pois a presença de espécies raras com relativamente longo tempo de divergência tende a inflar o erro tipo I nessas análises (Kembel & Hubbell 2006; Vamosi et al. 2009). Adicionalmente excluimos 16 espécies que não puderam ser identificadas abaixo do nível de família (veja, Webb 2000). Estas 17 espécies representaram 0,55 e 1,07% da abundância total nos campos pedregosos e arenosos, respectivamente. A árvore filogenética resultante ficou com 193 espécies. As análises subsequentes que usaram a informação filogenética nos vários níveis da escala taxonômicas avaliada utilizaram versões “podadas” desta árvore total, de modo a incluir apenas as espécies representantes do grupo taxonômico considerado.

Visto que o grau de conservação e convergência dos atributos relevantes no processo de estruturação das comunidades influencia a interpretação das estruturas filogenéticas, acessamos o sinal filogenético nos atributos em cada nível da escala taxonômica. Para os atributos quantitativos usamos o teste K de Blomberg com 10.000 randomizações (Blomberg et al. 2003; Münkemüller et al 2012). Para acessar o sinal filogenético no atributo categórico endemismo e na distância global (veja abaixo), utilizamos o teste de Mantel (correlação de Pearson entre matrizes de distância ou proximidade) para correlacionar a matriz de distância

filogenética com as distâncias global e baseada nas categorias de endemismo, com 10.000 randomizações, de acordo com Legendre & Legendre (1998). O teste K de Blomberg foi feito com o pacote ‘picante’ (Kembel et al. 2010) e o teste de Mantel com o pacote ‘vegan’ (Oksanen et al. 2011), ambos no ambiente R (R Development Core Team, 2012).

Medidas de atributos funcionais

Selecionamos 73 espécies (48 herbáceas e 25 lenhosas) para medidas de atributos funcionais (Tabela A2, disponível em *Material Suplementar*). Incluímos nessa seleção as espécies com maior abundância (tanto entre as herbáceas quanto nas lenhosas) em cada habitat, embora também tenhamos amostrado algumas espécies raras para obtenção de uma maior representatividade na descrição funcional das duas comunidades estudadas. Dentre as 48 espécies com ocorrência em ambos os habitats, 28 espécies de maior abundância foram coletadas em cada habitat separadamente. As espécies restantes foram coletadas nos habitats onde ocorrem com maior abundância (detalhes na Tabela A2).

Amostramos vários atributos funcionais de reconhecida importância nos processos ecossistêmicos (Weiher *et al.* 1999; Díaz *et al.* 2004). Todas as medidas seguiram os protocolos padronizados extensivamente descritos por Cornelissen *et al.* (2003). Para cada espécie, amostramos dez indivíduos adultos e saudáveis, no entorno das áreas onde foram avaliadas as comunidades locais, durante os meses de dezembro a fevereiro (2010 a 2012), auge da estação chuvosa. Dois atributos foram medidos *in situ*: altura das plantas (do solo ao topo da copa) e duração do período de floração (obtidos ao longo de dois anos de observação; Le Stradic 2012). Para as medidas foliares, coletamos ramets inteiros no campo, de preferência com parte do sistema radicular (e.g., bulbos ou touceiras) para evitar a dessecação do material foliar, sendo evitado o horário de maior incidência solar (10-15 horas). Os ramets coletados foram imediatamente saturados com água usando um borrifador de água, embalados

em sacos de papel umedecidos, selados em saco plástico, e armazenados em caixa térmica até o transporte para o laboratório. O material vegetal coletado foi mantido em geladeira a 4°C por no mínimo 12 horas para obtenção da completa turgidez. Em todos atributos foliares, medimos duas folhas (inclusive pecíolo) por indivíduo em até 48 h após a coleta em campo. Amostramos apenas folhas jovens completamente expandidas e endurecidas, sem sinais de patógenos, herbivoria ou má formação (veja, Cornelissen *et al.* 2003). Determinamos a área foliar com o uso de um escâner de mesa e o software Leaf Area Measurement (A.P. Askew 2003, The University of Sheffield, UK). Folhas curvadas foram cortadas em fragmentos e posicionadas de maneira a entrarem totalmente em contato com a superfície do escaner. Determinamos a massa fresca foliar nas folhas turgidas previamente secas com papel toalha macio, e a massa seca foliar com balança analítica (precisão de 0,01 mg) após 96 horas de secagem em estufa a 60°C. Medimos a dureza foliar com o uso de um penetrômetro digital (Chatillon modelo DFE-010, Largo, Florida, USA) acoplado a uma ponta em formato de cone (modelo SPK-FMG-009A), conforme Silva & Batalha (2011). Os valores de dureza foliar foram estandardizados (veja, Marquis *et al.* 2001) pela espessura foliar (obtida com o uso de um micrômetro digital, Mitutoyo series 293, precisão de 0,0001 mm). Usamos um paquímetro digital (Mitutoyo 500-144B, precisão de 0,01 mm), para medir a largura da lâmina foliar na posição equidistante entre a base e ápice da folha. Nas espécies com folhas compostas (quatro Fabaceae e uma Bignoniaceae) medimos apenas um folíolo na porção central da folha. Os valores médios dos atributos medidos são mostrados na Tabela A2. Os atributos competitividade, estresse-tolerância e ruderalidade foram obtidos do estudo de Negreiros *et al.* (2013). As estratégias CSR foram determinadas apenas para as 48 espécies não lenhosas de acordo com métodos de Hodgson *et al.* (1999) e Pierce *et al.* (2007). As categorias de endemismo de 177 espécies foram determinadas a partir dos dados de distribuição geográfica disponível em Le Stradic (2012).

Para atingir os pressupostos de normalidade, foram logaritmizados os atributos: área foliar específica, dureza foliar, duração da floração, largura foliar, massa seca foliar e altura. Usamos a métrica euclidiana para calcular a distância global (considerando todos os dez atributos quantitativos relatados acima) em cada escala taxonômica (veja, Pavoine et al. (2009). A escala mais ampla (angiospermas) foi a única que conteve valores faltantes, pois as estratégias CSR não puderam ser calculadas para as espécies lenhosas, e dessa forma obtivemos a matriz de distância euclidiana empregando a correção de Cailliez (Legendre & Legendre 1998). A contribuição relativa de cada atributo na distância global em cada nível da escala taxonômica é mostrada na Figura A2, sendo calculada conforme Pavoine et al. (2009). Adicionalmente, para avaliar as diferenças funcionais entre os dois habitats, calculamos para cada parcela a média ponderada comunitária (CWM: *community weighted mean*) de cada atributo medido, com base na abundância relativa das espécies presentes na parcela e comparamos os dois habitats com teste de Mann-Whitney. Obtivemos as distâncias globais com o uso do pacote ‘ade4’ (Dray & Dufour 2007) e os valores de CWM de cada atributo com o pacote ‘FD’ (Laliberté & Legendre 2010), ambos no ambiente R (R Development Core Team, 2012).

Quantificação da estrutura filogenética e funcional de comunidades

Para avaliar o efeito da escala taxonômica na estrutura filogenética e funcional das comunidades locais do campo pedregoso e arenoso, empregamos duas métricas amplamente utilizadas em estudos dessa natureza, o índice de parentesco líquido (*net relatedness index*), daqui em diante chamado de NRI e o índice de taxon mais próximo (*nearest taxon index*), daqui em diante chamado de NTI. Estas duas métricas capturam distintos aspectos da estrutura das comunidades: o NRI reflete a estrutura da árvore filogenética como um todo, particularmente nos nós basais, enquanto o NTI está relacionado ao padrão exibido na parte

terminal da árvore, em geral ao padrão de parentesco dentro das famílias ou gêneros (Webb 2000; Webb et al. 2002). O NRI se baseia na média da distância filogenética (MPD: *mean pairwise phylogenetic distance*) que separa todos os pares de espécies presentes na amostra local (ou pares de indivíduos, quando se leva em conta a abundância das espécies nas comunidades; Webb et al. 2008; Kembel 2010). Por outro lado, o NTI se baseia na média da distância filogenética de cada espécie (ou indivíduo se for usada a abundância) com seu parente mais próximo presente na amostra local (MNTD: *mean nearest taxon distance*). Para o cálculo do NRI (ou NTI), os valores do MPD (ou MNTD) observados em cada amostra de comunidade foram comparados com o valor dessas métricas obtidas de conforme um modelo nulo, de acordo com a fórmula: $[NRI = -(MPD_{obs.} - MPD_{rand.}) / MPD_{\sigma_{rand.}}]$, onde o $MPD_{obs.}$ é a média do MPD observada na comunidade local; $MPD_{rand.}$ é a média do MPD obtida por randomização nas comunidades nulas; e $MPD_{\sigma_{rand.}}$ é o desvio padrão do $MPD_{rand.}$ (Webb et al. 2002). O NTI é calculado da mesma maneira, substituindo o MPD pelo MNTD. Valores positivos de NRI ou NTI indicam comunidades com estrutura filogenética agregada (i.e., espécies coocorrentes na amostra são filogeneticamente mais aparentadas do que o esperado pelo acaso), enquanto valores negativos indicam comunidades com estrutura filogenética uniforme (i.e., espécies coocorrentes na amostra são filogeneticamente menos relacionadas do que o esperado pelo acaso). Por outro lado, valores próximos de zero indicam comunidades com estrutura filogenética randômica (i.e., a relação filogenética das espécies coocorrentes na amostra não difere do esperado pelo acaso). O NRI e NTI são métricas muito flexíveis, que podem acomodar quaisquer outras matrizes de distância além da filogenética (e.g., distâncias funcionais; Webb et al. 2008; Cianciaruso et al. 2012). Independente da distância utilizada, os cálculos e interpretação das métricas são idênticos aos empregados no contexto filogenético. Optamos por incorporar a informação de abundância das espécies nas comunidades em todas

as análises. Delimitamos o banco regional de espécies como a soma de todas as espécies que ocorrem em ambos os habitats.

Utilizamos neste estudo o modelo nulo gerado com o algoritmo permutação independente (*independent swap*; Gotelli & Entsminger 2003) que executa a randomização dos padrões de coocorrência das espécies, porém, mantendo constante tanto a riqueza de espécies na parcela quanto a frequência da ocorrência dessas espécies. Utilizamos em todas análises 10.000 permutações, cada uma com 5.000 iterações. Segundo Kembel (2009), modelos nulos que não mantêm a frequência de ocorrência das espécies são pouco confiáveis, e não recomendados para detecção de processos de assembleia de espécies. O modelo nulo *independent swap* assume que a probabilidade de uma espécie colonizar uma parcela é proporcional à sua frequência no total de amostras considerado (Kembel & Hubbel 2006). Além de ser em geral biologicamente mais realista, este modelo nulo apresenta baixa probabilidade de erro tipo I (Kembel 2009). Todas as análises de estrutura filogenética e funcional foram feitas no ambiente R (R Development Core Team, 2012) com o pacote ‘picante’ (Kembel et al. 2010). Para testar se em média as estrutura filogenética ou funcional das parcelas em cada habitat (campo pedregoso e arenoso) diferiram da expectativa nula (NRI ou NTI médio = zero), usamos o teste *t* para uma amostra (*one sample t-test*) de acordo com Kembel & Hubbel (2006). Repetimos estes testes em cada nível da escala taxonômica avaliada e para cada atributo mensurado.

Resultados

O campo pedregoso e arenoso mostraram uma considerável semelhança em relação à riqueza de espécies e proporção do banco regional de suas comunidades locais (Tabela 1). Além disso, as espécies amostradas quanto aos atributos funcionais representaram mais de

75% da abundância relativa das comunidades locais. Este relativo equilíbrio entre os dois habitats se manteve ao longo de toda a escala taxonômica estudada (Tabela 1).

A área foliar específica foi o único atributo consistentemente convergente em todos os níveis da escala taxonômica (Tabela 2). Considerando as angiospermas, com exceção da área foliar específica, todos atributos avaliados mostraram conservantismo significativo ($p < 0,05$), embora o valor de K abaixo de 1 indique que os atributos quantitativos sejam apenas moderadamente conservados (Tabela 2).

Tabela 2: Teste de sinal filogenético nos atributos funcionais mensurados, em cada nível da escala taxonômica. Em cada teste o número de espécies corresponde à riqueza do banco regional (detalhes na tabela 1). Nas matrizes de distância global (considerando os dez atributos quantitativos) e de distância baseada nas categorias de endemismo foi usado o teste de Mantel de correlação com a distância filogenética, e são mostrados o valor de r (correlação de Pearson entre matrizes). Para os dez atributos quantitativos, foi usado o teste de Blomberg, sendo mostrado o valor de K. Entre parêntesis a significância dos testes, acessada através de 10.000 randomizações. Resultados significativos ($p < 0,05$) marcados em negrito.

	Angiospermas	Monocot.	Poales	Poaceae	Paniceae	Cyperaceae
Teste de Mantel						
Distância global	0,27 (<0,001)	0,31 (<0,001)	0,27 (<0,001)	0,58 (0,006)	-0,02 (0,486)	0,47 (<0,001)
Endemismo	0,08 (<0,001)	0,12 (<0,001)	0,15 (<0,001)	0,09 (0,267)	0,08 (0,208)	0,22 (0,011)
K Blomberg						
Área foliar específica	0,13 (0,949)	0,10 (0,960)	0,10 (0,982)	0,16 (0,968)	0,26 (0,956)	0,65 (0,080)
Cont. matéria seca foliar	0,25 (0,032)	0,30 (0,008)	0,33 (0,017)	0,54 (0,480)	0,24 (0,970)	0,43 (0,483)
Dureza foliar	0,34 (<0,001)	0,18 (0,421)	0,18 (0,588)	0,46 (0,427)	0,49 (0,560)	0,29 (0,909)
Duração da floração	0,81 (<0,001)	1,28 (<0,001)	1,53 (<0,001)	0,75 (0,060)	1,07 (0,187)	1,68 (0,002)
Largura foliar	0,31 (0,010)	0,25 (0,115)	0,20 (0,587)	0,46 (0,515)	0,32 (0,908)	0,69 (0,066)
Massa seca foliar	0,46 (<0,001)	0,33 (0,008)	0,36 (0,017)	0,82 (0,104)	0,54 (0,508)	0,73 (0,050)
Altura	0,29 (0,009)	0,34 (<0,001)	0,46 (<0,001)	1,15 (0,059)	0,59 (0,517)	0,49 (0,250)
Competitividade	0,67 (<0,001)	0,80 (<0,001)	0,41 (0,003)	1,02 (0,064)	0,98 (0,174)	0,78 (0,027)
Estresse-tolerância	0,63 (<0,001)	0,37 (0,025)	0,21 (0,395)	0,55 (0,364)	0,56 (0,487)	0,58 (0,128)
Ruderalidade	0,55 (<0,001)	0,56 (<0,001)	0,53 (<0,001)	0,17 (0,947)	0,27 (0,896)	1,11 (0,007)

De uma forma geral o padrão se manteve nos dois níveis seguintes da escala taxonômica (monocotiledôneas e Poales); porém a dureza e largura foliar se mostraram convergentes, enquanto em Poales a estresse-tolerância também apresentou convergência (Tabela 2). Em Poaceae, apenas a distância global apresentou sinal filogenético segundo o teste de Mantel, enquanto em Paniceae nenhum atributo foi significativamente conservado (Tabela 2). Cinco dos 12 atributos avaliados se mostraram conservados entre as Cyperaceae (Tabela 2). Em nenhuma escala foi detectado sinal filogenético nos valores de abundância e frequência de ocorrência das espécies (dados não mostrados).

No campo pedregoso, a redução da escala taxonômica resultou em comunidades com estrutura filogenética progressivamente mais agregada (i.e., com indivíduos mais aparentados que o esperado pelo acaso), enquanto o padrão inverso ficou evidente no campo arenoso, com comunidades progressivamente mais uniformes (i.e., com indivíduos menos aparentados do que o esperado pelo acaso) com o estreitamento da escala taxonômica (Fig. 1b, c). Na métrica que leva em conta a árvore como um todo (NRI) os habitats mostraram em geral estrutura significativa apenas nos extremos da escala (Fig. 1b), enquanto na métrica mais relacionada à parte terminal da árvore filogenética (NTI) a estrutura só diferiu significativamente do esperado pelo acaso nos níveis mais restritos da escala (Fig. 1c).

A comparação da identidade funcional entre os dois habitats revelou que as comunidades do campo pedregoso são mais esclerófilas (i.e., com menor área foliar específica e maior conteúdo de matéria seca) que do campo arenoso (Fig. 2a, f). Com exceção das Cyperaceae, o campo pedregoso mostrou maior estresse-tolerância (Fig. 2c), menor competitividade (Fig. 2e) e plantas de menor estatura que o campo arenoso (embora não significativo no nível mais amplo da escala; Fig. 2j). As comunidades do campo pedregoso exibiram folhas menores e mais estreitas que do campo arenoso, nos grupos Poales, Poaceae e Paniceae (Fig. 2h, i). Em comparação com os outros níveis da escala, o grupo formado pelas Cyperaceae mostrou em geral uma tendência idiossincrática em sua identidade funcional (Fig. 2).

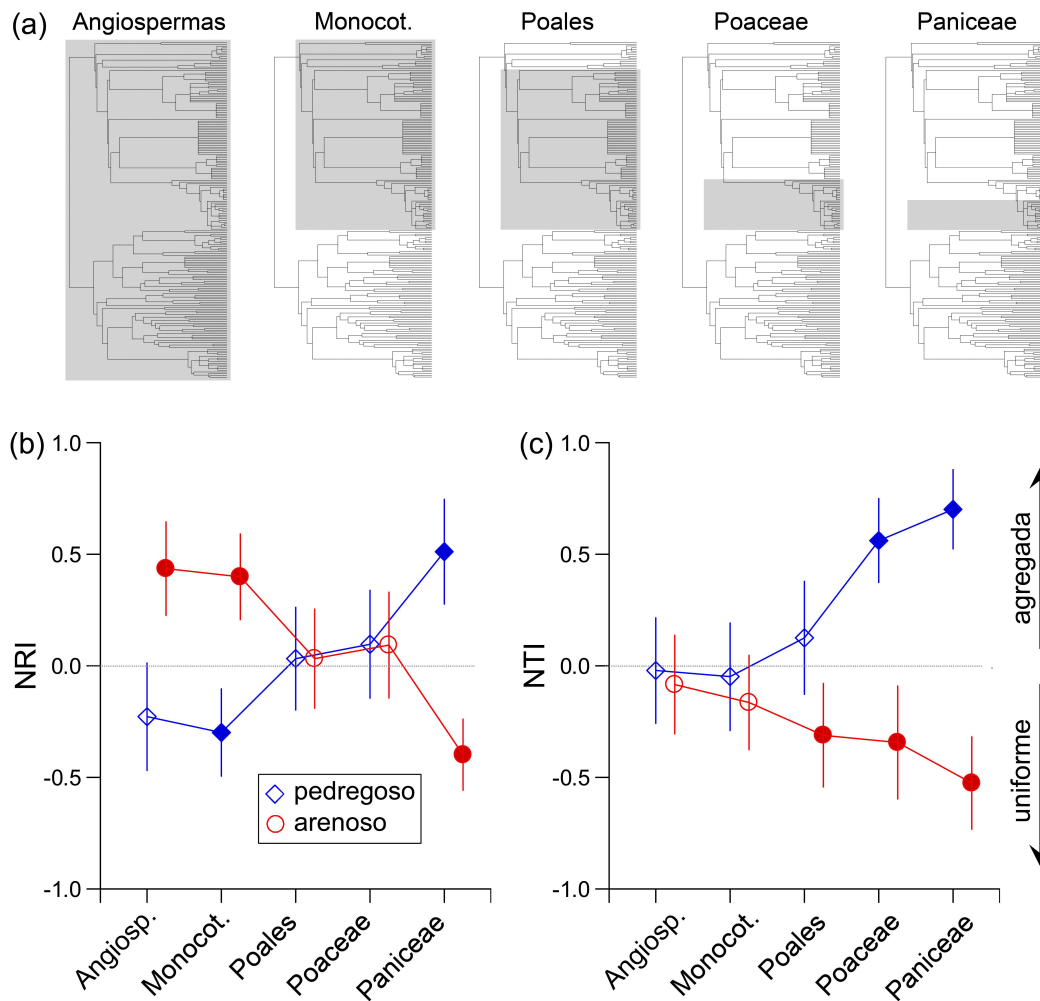


Figura 1: Escala taxonômica estudada e estrutura filogenética de comunidades dos campos pedregosos e arenosos. (a): em cinza os grupos de espécies incluídos ao longo da escala; (b) e (c): média do índice de parentesco líquido (NRI) e do índice do taxon mais próximo (NTI) em cada habitat ao longo da escala taxonômica. Linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95% ($n = 75$ parcelas por habitat). Símbolos cheios indicam valores significativamente diferentes de zero (randômico) segundo teste- t para uma amostra, com correção de Holm da significância ($k = 5$ níveis da escala taxonômica; $\alpha = 0,05$).

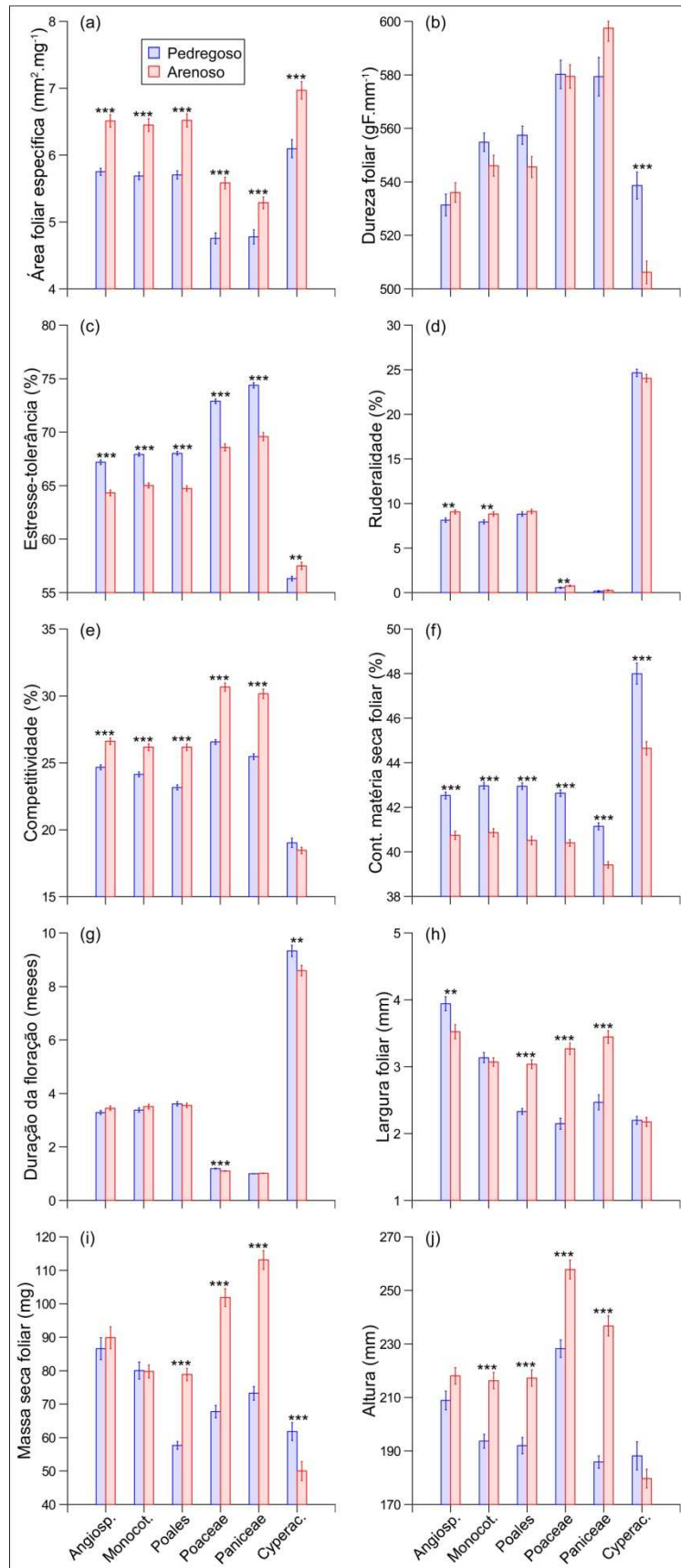


Figura 2: Média ponderada comunitária (CWM) de dez atributos medidos em espécies dos campos pedregosos e arenosos. Barras representam a média \pm erro padrão ($n = 75$ parcelas por habitat). Comparação entre os dois habitats em cada nível da escala taxonômica feita pelo teste de Mann-Whitney. Para cada atributo a significância é corrigida pelo método de Holm para testes sequenciais ($k = 6$ níveis da escala taxonômica considerada; Legendre & Legendre 1998). Significância do teste denotada por **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

De uma maneira geral, no campo arenoso a escala taxonômica teve pouca influência nos valores de NRI baseados na distância global e em outros sete atributos, visto que este habitat se manteve uniformemente estruturado em relação à distância global, área foliar específica, dureza foliar, estresse tolerância e ruderalidade (Fig. 3a-e) e agregadamente estruturado em relação à largura foliar, massa seca foliar e altura (Fig. 3j-l). Também no campo pedregoso a escala taxonômica teve pouca influência nos valores de NRI baseados na distância global e em outros três atributos: as comunidades do campo pedregoso se mantiveram agregadamente estruturadas em relação à distância global, área foliar específica, dureza foliar e estresse tolerância (Fig. 3a-d). Entretanto, a escala taxonômica exerceu uma influência forte (e em alguns casos de maneira complexa) nos valores de NRI baseados na competitividade, conteúdo de matéria seca, duração da floração e endemismo em ambos os habitats (Fig. 3f-i), e no NRI baseado na largura foliar, massa seca foliar e altura no campo pedregoso (Fig. 3j-l). Os valores de NTI baseados na distância global e área foliar específica apresentaram padrão semelhante ao encontrado usando a métrica NRI: campo pedregoso com estrutura regularmente agregada e campo arenoso com estrutura regularmente uniforme ao longo da escala taxonômica (Fig. 4a, b). Porém, em ambos os habitats os valores de NTI baseado nos outros atributos mostraram um padrão complexo e altamente dependente da escala taxonômica (Fig. 4c-l).

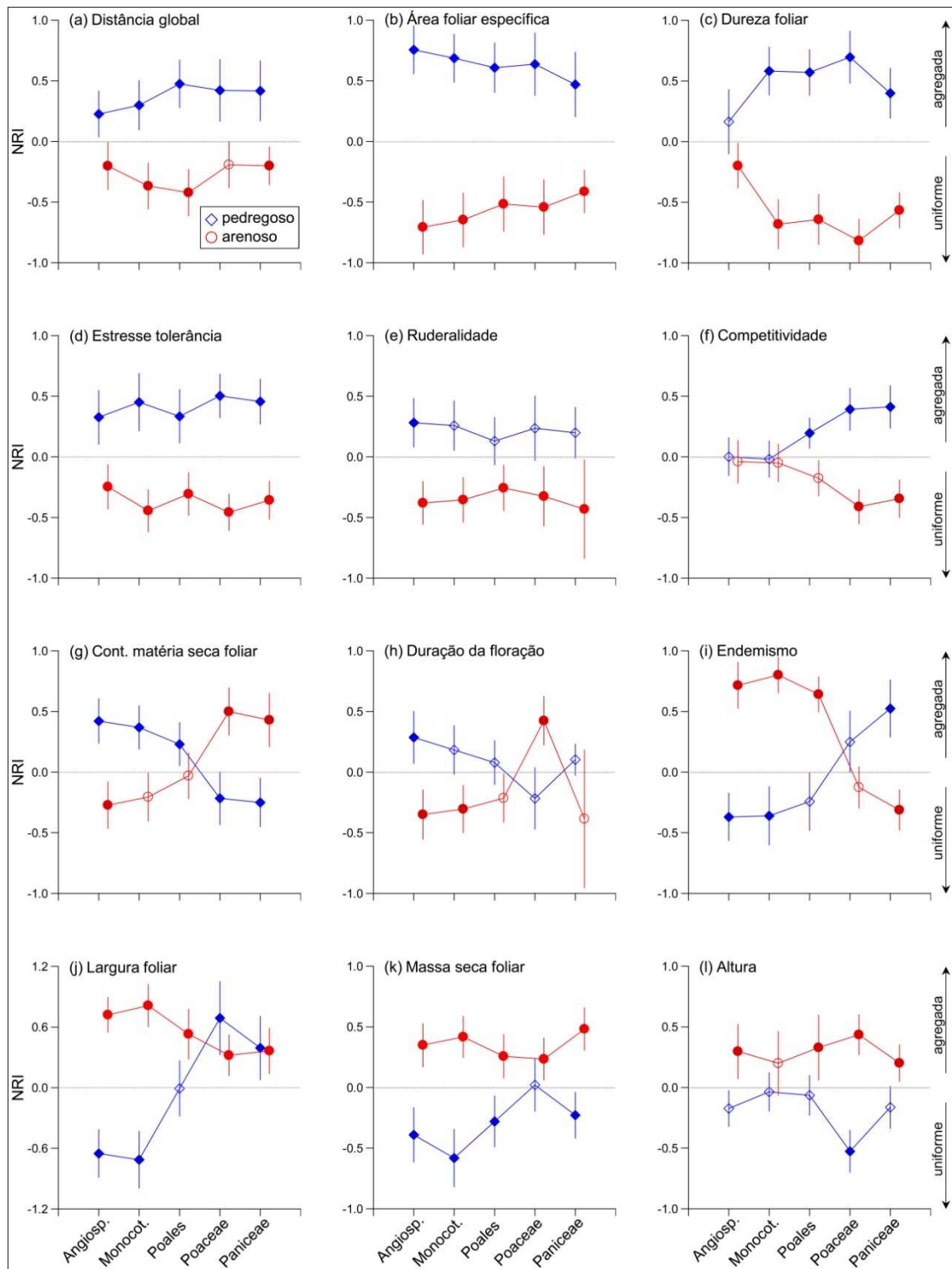


Figura 3: Estrutura funcional de comunidades dos campos pedregosos e arenosos, de acordo com vários atributos funcionais. Valores representam a média do índice de parentesco líquido (NRI) em cada habitat ao longo da escala taxonômica. Linhas verticais indicam o intervalo de confiança de 95% ($n = 75$ parcelas por habitat). Símbolos cheios indicam valores significativamente diferentes de zero (randômico) segundo teste- t para uma amostra, com correção de Holm da significância ($k = 5$ níveis da escala taxonômica; $\alpha = 0,05$).

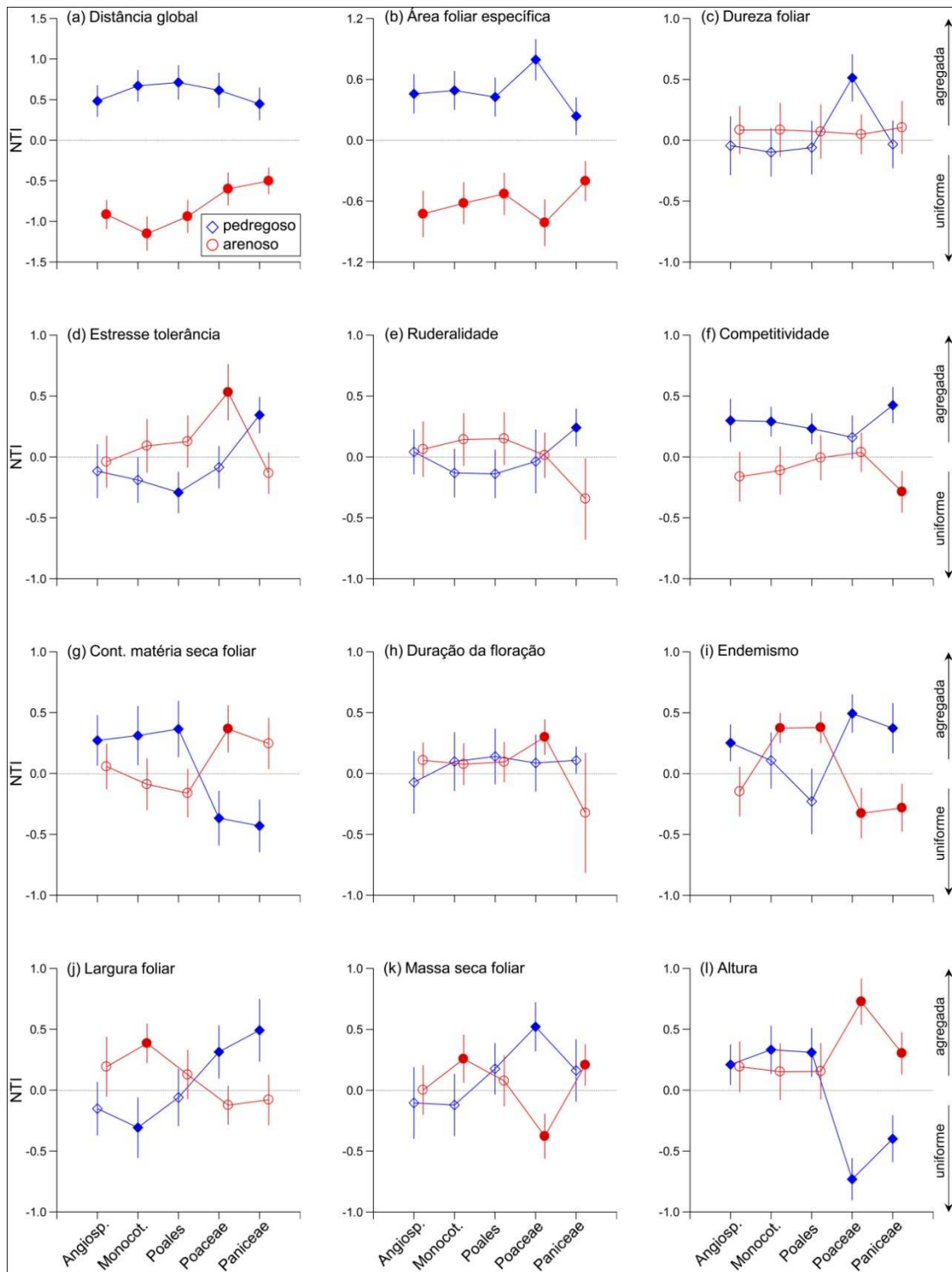


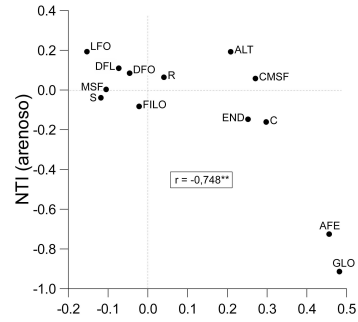
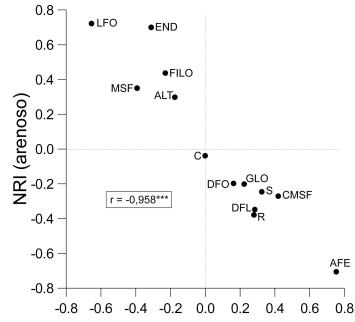
Figura 4: Estrutura funcional de comunidades dos campos pedregosos e arenosos, de acordo com vários atributos funcionais. Valores representam a média do índice do taxon mais próximo (NTI) em cada habitat ao longo da escala taxonômica. Linhas verticais indicam o intervalo de confiança de 95% ($n = 75$ parcelas por habitat). Símbolos cheios indicam valores significativamente diferentes de zero (randômico) segundo teste- t para uma amostra, com correção de Holm da significância ($k = 5$ níveis da escala taxonômica; $\alpha = 0,05$).

Os resultados apresentados nas Figuras 2-4 evidenciam que tanto filogenética quanto funcionalmente o padrão observado no campo pedregoso se opôs diametralmente ao que foi encontrado no campo arenoso, sugerindo uma forte correlação negativa entre a estrutura dos dois habitats em todos os níveis da escala taxonômica. O teste de correlação de Pearson confirmou esta inesperada relação negativa entre a estrutura dos dois habitats, em todos os níveis e métricas avaliados (Fig. 5). O grupo composto pelas Cyperaceae também mostrou esta mesma tendência, com alguns atributos significativamente estruturados em direções opostas nos dois habitats (Fig. A3a-b) e correlação negativa entre a estrutura do campo pedregoso em relação ao arenoso (Fig. A3c-d).

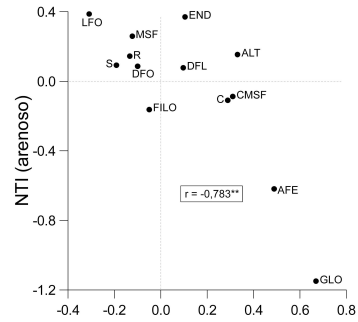
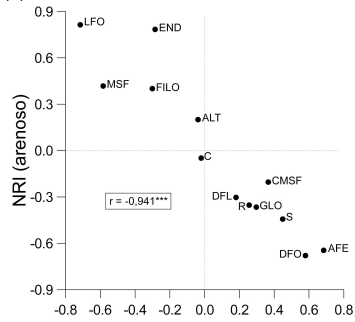
Discussão

O escopo taxonômico influenciou fortemente os resultados tanto no grau de conservantismo / convergência dos atributos quanto na estrutura filogenética das comunidades em ambos os habitats. Este resultado corrobora parcialmente tanto as predições teóricas (Weiher & Keedy 1995) quanto os resultados empíricos obtidos independentemente em estudos prévios (Cavender-Bares et al. 2006; Swenson et al. 2006). O estreitamento do escopo taxonômico levou a uma queda geral no número de atributos apresentando sinal filogenético, ou seja, apenas nos grupos mais inclusivos (Angiospermas até Poales) as espécies filogeneticamente mais aparentadas tenderam a apresentar fenótipos semelhantes. Este padrão de convergência nos atributos em linhagens mais restritas está de acordo com os resultados previamente reportados por Cavender-Bares et al. (2006, 2009). É esperado que em escalas filogeneticamente mais amplas os atributos ecologicamente relevantes mostrem maior grau de conservantismo porque estes atributos têm em geral maior variabilidade entre os clados que dentro dos clados (Cavender-Bares et al. 2009). Porém, há que se levar em conta que os testes de sinal filogenético são mais imprecisos quando o tamanho amostral é relativamente pequeno, como no caso das famílias e tribo avaliadas no presente estudo (Münkemüller et al. 2012).

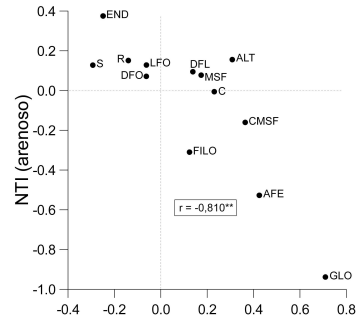
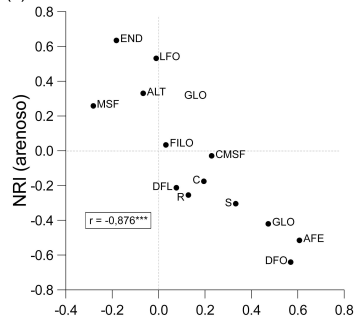
(a) Angiospermas



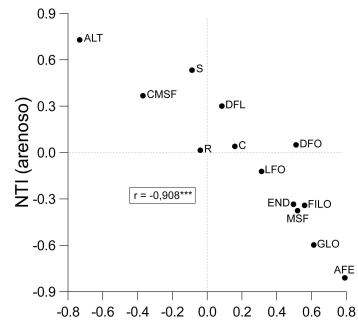
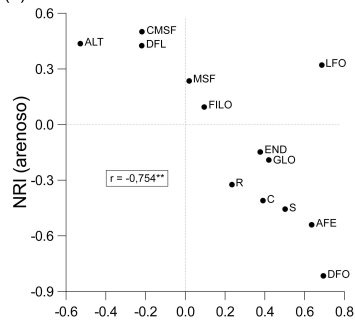
(b) Monocotiledóneas



(c) Poales



(d) Poaceae



(e) Paniceae

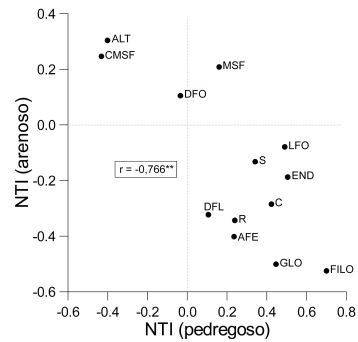
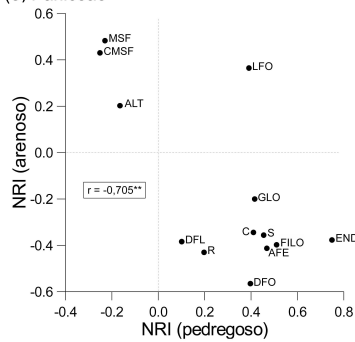


Figura 5: Correlação de Pearson ($n = 13$: filogenia + 12 atributos) entre a estrutura média das comunidades dos campos pedregosos e arenosos. NRI: índice de parentesco líquido; NTI: índice do taxon mais próximo; FILO: filogenia; END: endemismo; AFE: área foliar específica; CMSF: conteúdo de matéria seca foliar; DFO: dureza foliar; DFL: duração da floração; LFO: largura foliar; MSF: massa seca foliar; ALT: altura; C: competitividade; S: estresse-tolerância; R: ruderalidade. É mostrado o valor de 'r' e a significância da correlação é denotada por **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

O efeito da escala taxonômica se evidenciou de maneira oposta nos dois habitats avaliados no presente estudo. Por um lado, o campo arenoso corroborou inteiramente a hipótese de que o estreitamento da escala taxonômica resulta em comunidades com estrutura filogenética progressivamente mais uniforme. Por outro lado, contrariamente ao esperado, as comunidades do campo pedregoso tenderam a mostrar estrutura filogenética progressivamente mais agregada com a diminuição do escopo taxonômico. De acordo com a teoria proposta por Webb et al. (2002) e Cavender-Bares et al. (2004), de uma maneira geral estes resultados indicam que nos níveis mais inclusivos da escala taxonômica (angiospermas e monocotiledôneas), o padrão de conservantismo dos atributos sugere como processo dominante filtros ambientais na estruturação das comunidades de campo arenoso, enquanto no campo pedregoso as interações bióticas (e.g., competição, herbivoria e facilitação) devem ser o processo dominante na estruturação de comunidades. Por outro lado, no extremo mais restrito da escala (Paniceae), a convergência dos atributos sugere novamente filtros ambientais como processo dominante no campo arenoso e interações bióticas como força dominante na estruturação do campo pedregoso.

A tentativa de inferência dos processos que causam os padrões de agregação / uniformidade das comunidades tem se mostrado uma tarefa extremamente árdua. Estudos recentes têm demonstrado que múltiplos processos podem resultar em um mesmo padrão assim como um mesmo processo pode causar distintos padrões (Kembel & Hubbel 2006, Emerson & Gillespie 2008; Cavender-Bares et al. 2009; Kembel 2009; Swenson & Enquist 2009; Vamosi et al. 2009; Caruso et al. 2012). Por exemplo, interações facilitativas entre plantas funcional e filogeneticamente pouco

relacionadas resultam em comunidades com estrutura uniforme, mesmo em ambientes em que se esperaria filtragem ambiental selecionando fenótipos semelhantes (Valiente-Banuet & Verdú 2007). Bryant et al. (2008) também encontraram comunidades de plantas com estrutura filogenética mais uniforme em áreas mais elevadas e com maior estresse, e atribuíram esta estrutura à maior importância de fenômenos facilitativos. Filtros ambientais (e.g., alta frequência de fogo) atuando em atributos convergentes também causam estrutura filogenética uniforme em espécies lenhosas do Cerrado brasileiro (Silva & Batalha 2010; Cianciaruso et al. 2012). Uma série de outros fatores é invocada para explicar um mesmo padrão de parentesco filogenético em comunidades (para uma revisão, veja Cavender-Bares et al. 2009).

A comparação da identidade funcional (baseada no CWM) do campo pedregoso em relação ao campo arenoso sugere de forma consistente que haja maior estresse ambiental no primeiro, visto que a vegetação do campo pedregoso é em geral mais esclerófila e estresse-tolerante, com menor competitividade (*sensu* Hodgson et al. 1999) e menor estatura que a vegetação do campo arenoso (veja também Carvalho et al. 2012; Negreiros et al. 2013). Por este motivo, a evidência de maior influência de processos relacionados com as interações bióticas deve estar relacionada principalmente com interações facilitativas (Callaway et al. 2002, Bryant et al. 2008). Se considerarmos que no campo pedregoso a cobertura vegetal é em média de apenas 50% (Le Stradic 2012), chegamos ao impressionante número médio de 29 espécies em 0,5m². Portanto, se a estrutura filogenética uniforme encontrada no campo pedregoso fosse causada primariamente por exclusão competitiva de fenótipos similares, dificilmente um número tão elevado de espécies coexistiria nesse exíguo espaço.

A estrutura funcional baseada nos atributos relacionados com as estratégias de economia de recursos (Grime et al. 1997; Wright et al. 2004; Grime & Pierce 2012) reforça a perspectiva de que no campo pedregoso o alto estresse ambiental atua como um filtro que favorece indivíduos fenotipicamente similares (e.g., mais estresse-tolerantes e com folhas mais esclerófilas). Por outro lado, no campo arenoso as espécies relativamente menos estresse tolerantes, com folhas menos

esclerófilas e com maior competitividade devem interagir de maneira mais intensa, sendo plausível a hipótese de que interações bióticas (possivelmente exclusão competitiva) devam estar favorecendo indivíduos fenotipicamente mais distintos que o esperado pelo acaso (pelo menos em termos de esclerofilia, estresse tolerância e ruderalidade). É interessante notar que vários atributos seguiram trajetórias distintas em cada habitat, sugerindo que dependendo da escala taxonômica e do habitat considerado, tanto filtros ambientais quanto interações bióticas atuam em diferentes eixos de estratégias das plantas. Por exemplo, a estrutura funcional baseada nos atributos relativos ao espectro de tamanho (veja Díaz et al. 2004; Cerabolini et al. 2010) sugere que no campo arenoso filtros ambientais selecionam indivíduos com fenótipos similares.

Dessa complexa interação de fatores atuando em distintas escalas, dimensões estratégicas e habitats emergiu um inesperado resultado: a estrutura dos dois habitats avaliados se espelhou em quase todas as escalas e dimensões. Este espelhamento quase perfeito na estrutura das comunidades na escala mais inclusiva (medida pelo NRI) se mostrou menos aparente nas outras escalas ou métrica (NTI), porém a relação negativa se manteve significativa em todos os casos. Diversos autores têm enfatizado que estruturas de comunidades percebidas como neutras (i.e. randômicas) em um mesmo sistema são causadas por processos que atuam simultaneamente em direções opostas em distintos níveis espaciais, taxonômicos, e/ou em atributos funcionais representativos de eixos independentes de estratégias ecológicas (Cavender-Bares et al. 2004, 2006; Kembel & Hubbell 2006; Helmus et al. 2007; Kembel 2009; Swenson & Enquist 2009; Kraft & Ackerly 2010, Anderson et al. 2011).

Mesmo considerando que a maioria dos trabalhos com enfoque na estrutura filogenética e funcional de comunidades foram feitos em plantas (Vamosi et al. 2009), alguns aspectos continuam pouco explorados, como é o caso do efeito do escopo taxonômico nessas análises. Portanto, ainda é necessário cautela na generalização dos resultados encontrados até o momento no que se refere a este aspecto (i.e., aumento da dispersão filogenética e funcional com o estreitamento da escala taxonômica; cf. Swenson et al. 2007; Cavender-Bares et al. 2009). Se por um lado padrões distintos

e às vezes opostos podem ocorrer em um mesmo sistema em diferentes escalas taxonômicas (e.g., Cavender-Bares et al. 2006; Slingsby & Verboom 2006; Swenson et al. 2006), por outro o presente estudo mostrou que em um mesmo sistema e em uma mesma escala taxonômica se pode detectar estruturas diametralmente opostas, mesmo em habitats aparentemente semelhantes tanto na riqueza de espécies quanto na fisionomia e pressões ambientais dominantes (i.e., campo pedregoso e arenoso). Nesse contexto, devemos ressaltar que sem a delimitação de micro-habitats em fina escala, estruturas funcionais e/ou filogenéticas opostas podem ser percebidas como puramente randômicas. Por exemplo, caso não houvéssimos agrupado as comunidades pelo tipo de substrato (i.e., pedregoso e arenoso) e tivéssemos classificado todas as amostras simplesmente como “campo rupestre”, a estrutura funcional e filogenética não seria distinguível do esperado pelo acaso em quase todas as escalas e dimensões funcionais (veja Fig. A4). Os resultados mostrados no presente estudo confrontam as perspectivas até agora estabelecidas, e invocam novas investigações em regiões biogeográficas, situações ecológicas e sistemas pouco explorados (como estes ecossistemas campestres antigos e super diversos presentes nas montanhas quartzíticas brasileiras) para que possa emergir uma teoria global de estruturação e assembleia de comunidades.

Referências Bibliográficas

- Anderson, T.M., Shaw, J. & Olff, H. (2011) Ecology's cruel dilemma, phylogenetic trait evolution and the assembly of Serengeti plant communities. *Journal of Ecology*, **99**, 797–806.
- Benites, V.M., Schaefer, C.E.R., Simas, F.N.B. & Santos, H.G. (2007) Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Revista Brasileira de Botânica*, **30**, 569–577.
- Blomberg, S.P., Garland Jr., T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J. & Green, J.L. (2008) Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 11505–11511.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844–848.

- Caruso, T., Powell, J.R. & Rillig, M.C. (2012) Compositional divergence and convergence in local communities and spatially structured landscapes. *PLoS ONE*, **7**, e35942. doi:10.1371/journal.pone.0035942
- Carvalho, F., Souza, F.A., Carrenho, R., Moreira, F.M.S., Jesus, E.C. & Fernandes, G.W. (2012) The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, **52**, 9–19.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, **163**, 823–843.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, S109–S122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Cerabolini, B.E.L., Brusa, G., Ceriani, R.M., de Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, **210**, 253–261.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2012). The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 205–216.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Echternacht, L., Trovó, M., Oliveira, C.T. & Pirani, J.R. (2011) Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora*, **206**, 782–791
- Emerson, B.C. & Gillespie, R.G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 619–630.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Harley, R.M. (1997) Espinhaço range region, eastern Brazil. *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. (eds S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton), pp. 397–404. WWF/IUCN, Cambridge, UK.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2003) Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, **84**, 532–535.
- Graham, C. & Fine, P. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecology Letters*, **11**, 1265–1277.

- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012) The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, **79**, 259–281.
- Helmus, M.R., Savage, K., Diebel, M.W., Maxted, J.T. & Ives, A.R. (2007) Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, **10**, 917–925.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, **85**, 282–294.
- Kembel, S.W. (2010) An introduction to the picante package. <http://picante.r-forge.r-project.org/picante-intro.pdf>
- Kembel, S.W. (2009) Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters*, **12**, 949–960.
- Kembel, S. & Hubbell, S.P. (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, **87**, 86–99.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, **80**, 401–422.
- Laliberte, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Le Stradic, S. (2012) Composition, phenology and restoration of campo rupestre mountain grasslands - Brazil. PhD Thesis, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Avignon, FR & Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*, 2nd edn. Elsevier Science, Amsterdam.
- Longhi-Wagner, H.M. (2012) Poaceae: an overview with reference to Brazil. *Rodriguésia*, **63**, 089–100.
- Madeira, J. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of Chamaecrista (Leguminosae) in Serra do Cipó. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463–479.
- Marquis, R.J., Diniz, I.R. & Morais, H.C. (2001) Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 127–148.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.F., et al. (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, **87**, 769–785.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schifffers, K. & Thuiller, W. (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743–756.

- Negreiros, D., Fernandes, G.W., Silveira, F.A.O. & Chalub, C. (2009) Seedling growth and biomass allocation of endemic and threatened shrubs of rupestrian fields. *Acta Oecologica*, **35**, 301–310.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011) vegan: community ecology package. R package. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.r-project.org/package=vegan/index.html>
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A., Gachet, S. & Daniel, H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, **118**, 391–402.
- Pierce, S., Luzzaro, A., Caccianiga, M., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2007) Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology*, **95**, 698–706.
- R Development Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing. Version 2.15.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org>
- Silva, D.M., Batalha, M.A. (2011) Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology*, **212**, 181–193.
- Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2010) Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 1003–1013.
- Slingsby, J.A. & Verboom, G.A. (2006) Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *American Naturalist*, **168**, 14–27.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2006). The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–2424.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**, 1770–1780.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. (2009) Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, **90**, 2161–2170.
- Swenson, N.G. (2013) The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, **36**, 264–276.
- Valiente-Banuet, A., Rumebe, A.V., Verdú, M. & Callaway, R.M. (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *Proceeding of the National Academy of Science USA*, **103**, 16812–16817.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572–592.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**, 145–155.

- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review on Ecology and Systematics*, **33**, 475–505
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181–183.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098–2100.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159–164.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609–620.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Material Suplementar

Anexo 1: Detalhamento do processo de obtenção da árvore filogenética com as 193 espécies amostradas.

Tabela A2: Valores médios dos atributos funcionais medidos em 73 espécies de campo rupestre.

Figura A2: Contribuição de cada atributo na distância global, em cada nível da escala taxonômica.

Figura A3: Estrutura filogenética e funcional de comunidades considerando apenas as espécies de Cyperaceae.

Figura A4: Estrutura funcional de comunidades de campo rupestre, sem distinção entre habitats.

Anexo 1: Detalhamento da resolução de politomias e datação de nós da árvore filogenética com as 193 espécies amostradas nos campos arenosos e pedregosos da Serra do Cipó, MG, Brasil.

A topologia inicial da árvore filogenética das 193 espécies amostradas foi obtida usando o software Phylomatic (Webb & Donoghue 2005) com a base de dados atualizada em novembro de 2009 que inclui a nova classificação do Angiosperm Phylogeny Group (APG III Group 2009). De acordo com estudos recentes foi modificada a posição dos nós que separam as ordens Solanales, Lamiales e Gentianales (Bremer 2009) e a posição das famílias Dioscoreaceae (Janssen & Bremer 2004), Poaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Xyridaceae e Rapateaceae (Anderson & Janssen 2009), Santalaceae (Forest & Chase 2009a), Passifloraceae (Forest & Chase 2009b, Thulin et al 2012), Lentibulariaceae, Orobanchaceae, Bignoniaceae, Verbenaceae, Lamiaceae, Rubiaceae, Apocynaceae, Gentianaceae e Loganiaceae (Bremer 2009). Além disso, foi melhorada a resolução de vários nós contendo politomias, de acordo com diversas referências e consulta a especialistas com trabalhos ainda não publicados: dentro das famílias Iridaceae (Goldblatt et al. 2008), Cyperaceae (Muasya et al 2009), Poaceae (Vicentini et al. 2008, Morrone et al. 2012, López & Morrone 2012), Eriocaulaceae (L. Echternacht et al., dados não publicados), Apocynaceae (Liede-Schumann et al 2005), Melastomataceae (Fritsch et al 2004, Michelangeli et al. 2013), Malpighiaceae (Davis & Anderson 2010), Asteraceae (Goertzen et al. 2003), e dentro dos gêneros *Rhynchospora* (Thomas et al. 2009), *Vellozia* (S. Alcantara et al., dados não publicados), *Paspalum* (Denhan et al 2002) e *Chamaecrista* (Conceição et al. 2009).

Para a obtenção do comprimento dos ramos da árvore filogenética, as idades estimadas de 65 nós foram obtidas em vários estudos e se encontram sumarizadas na Tabela A1. Além disso, os nós não datados foram posicionados de maneira uniforme entre os nós datados usando o algoritmo *bladj* do software Phylocom (Webb et al. 2008). A Figura A1 mostra os nós datados e a árvore filogenética resultante.

Tabela A1: Idade estimada (em milhões de anos antes do presente) dos nós numerados na Figura A1.

Nó	Idade estimada	Referência
1	147.8	Magallón 2009
2	125	Wikström et al. 2001, Forest & Chase 2009a
3	124	Janssen & Bremer 2004
4	124	Anderson & Janssen 2009
5	122	Anderson & Janssen 2009
6	122	Wikström et al. 2001, Forest & Chase 2009a
7	117	Wikström et al. 2001
8	117	Anderson & Janssen 2009
9	113	Wikström et al. 2001, Forest & Chase 2009a
10	112	Wikström et al. 2001
11	112	Anderson & Janssen 2009
12	111	Anderson & Janssen 2009
13	110	Anderson & Janssen 2009
14	109	Anderson & Janssen 2009
15	107	Forest & Chase 2009b
16	101	Anderson & Janssen 2009
17	98	Forest & Chase 2009b
18	89	Wikström et al. 2001
19	88	Forest & Chase 2009b
20	86	Wikström et al. 2001
21	81	Forest & Chase 2009b
22	79	Forest & Chase 2009b
23	79	Forest & Chase 2009b
24	78	Bremer 2009
25	77	Forest & Chase 2009b
26	76	Wikström et al. 2001, Forest & Chase 2009a
27	71	Bremer 2009
28	68	Bremer 2009
29	67	Bremer 2009
30	65.4	Bremer & Eriksson 2009
31	64	Bremer 2009
32	63.6	Davis et al. 2002

33	63	Bremer 2009
34	60.5	Besnard et al. 2009
35	60	Wikström et al. 2001, Forest & Chase 2009a
36	60	Sytsma et al. 2004
37	54.5	Lavin et al. 2005
38	54	Rapini et al. 2007
39	51.6	Vicentini et al. 2008
40	48	Besnard et al. 2009
41	46	Goldblatt et al 2008
42	44.4	Vicentini et al. 2008
43	37.6	Vicentini et al. 2008
44	36.5	Kim et al. 2005
45	34.5	Besnard et al. 2009
46	33.5	Kim et al. 2005
47	31	Torices 2010
48	30	Renner et al. 2001
49	29	Bremer et al. 2002
50	27	Bremer et al. 2002
51	26	Torices 2010
52	25.5	Vicentini et al. 2008
53	24.3	Vicentini et al. 2008
54	23	Renner et al. 2001
55	18.5	Vicentini et al. 2008
56	18	Torices 2010
57	17.4	Torices 2010
58	16	Torices 2010
59	14.8	Vicentini et al. 2008
60	14	Janssen & Bremer 2004
61	13	Rapini et al. 2007
62	10.6	Bouchenak-Khelladi et al. 2010
63	10.1	Besnard et al. 2009
64	6.7	Bouchenak-Khelladi et al. 2010
65	5.1	Vicentini et al. 2008

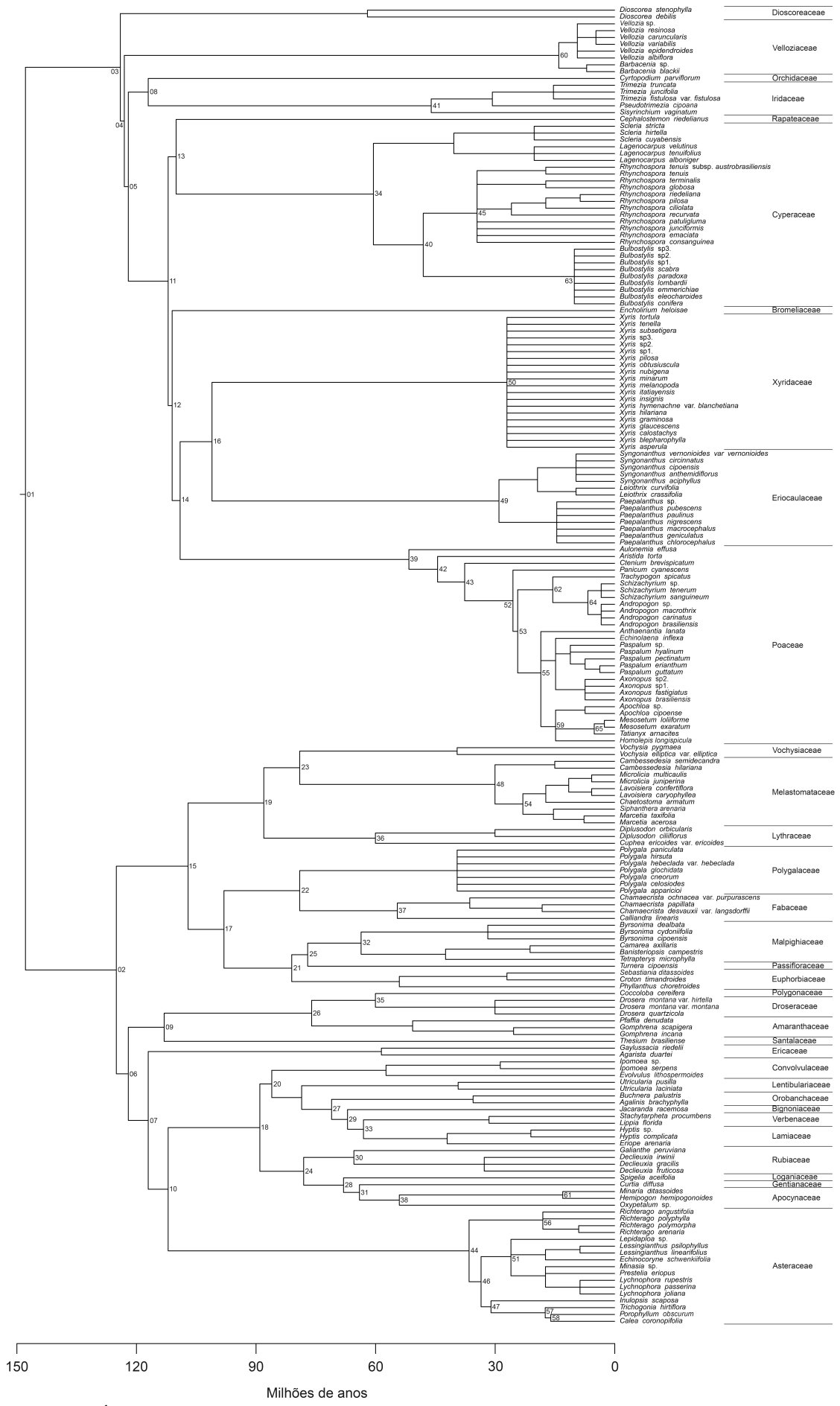


Figura A1: Árvore filogenética com as 193 espécies amostradas nos campos pedregosos e arenosos da Serra do Cipó, MG. Os nós datados estão numerados de 01 a 65.

Referências

- Anderson, C.L. & Janssen, J. (2009) Monocots. *The TimeTree of Life*. (eds S.B. Hedges & S. Kumar), pp. 203-212. Oxford University Press, New York.
- APG III Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105-121.
- Besnard, G., Muasya, A.M., Russier, F., Roalson, E.H., Salamin, N. & Christin, P.A. (2009) Phylogenomics of C4 photosynthesis in sedges (Cyperaceae): multiple appearances and genetic convergence. *Molecular Biology and Evolution*, **26**, 1909-1919.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Verboom, G.A., Savolainen, V. & Hodkinson, T.R. (2010) Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **162**, 543-557.
- Bremer, K. (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* **56**: 1374-1387.
- Bremer, B. (2009) Asterids. *The TimeTree of Life*. (eds S.B. Hedges & S. Kumar), pp. 177-187. Oxford University Press, New York.
- Bremer, B. & Eriksson, T. (2009) Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *International Journal of Plant Sciences*, **170**, 766-793.
- Conceição, A.S., Queiroz, L.P., Lewis, G.P., Andrade, M.J.G., Almeida, P.R.M., Schnadelbach, A.S. & van den Berg, C. (2009) Phylogeny of *Chamaecrista* Moench (Leguminosae-Caesalpinioideae) based on nuclear and chloroplast DNA regions. *Taxon*, **58**, 1168-1180.
- Davis, C.C., Bell, C.D., Mathews, S. & Donoghue, M.J. (2002) Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the national academy of sciences USA*, **99**, 6833-6837.
- Davis, C.C. & Anderson, W.R. (2010) A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, **97**, 2031-2048.
- Denham, S.S., Zuloaga, F.O. & Morrone, O. (2002) Systematic revision and phylogeny of *Paspalum* subgenus *Ceresia* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 337-399.
- Forest, F. & Chase, M.W. (2009a) Eudicots. *The TimeTree of Life*. (eds S.B. Hedges & S. Kumar), pp. 169-176. Oxford University Press, New York.
- Forest, F. & Chase, M.W. (2009b) Eurosids I. *The TimeTree of Life*. (eds S.B. Hedges & S. Kumar), pp. 188-196. Oxford University Press, New York.
- Fritsch, P.W., Almeida, F., Renner, S.S., Martins, A.B. & Cruz, B.C. (2004) Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany*, **91**, 1105-1114.
- Goertzen, L.R., Cannone, J.J., Gutell, R.R. & Jansen, R.K. (2003) ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**, 216-234.

- Goldblatt, P., Rodriguez, A., Powell, M.P., Davies, T.J., Manning, J.C., van der Bank, M. & Savolainen, V. (2008) Iridaceae 'out of Australasia'? Phylogeny, biogeography, and divergence time based on plastid DNA sequences. *Systematic Botany*, **33**, 495-508.
- Janssen, T. & Bremer, K. (2004) The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **146**, 385-398.
- Kim, K.J., Choi, K.S. & Jansen, R.K. (2005) Two chloroplast DNA inversions originated simultaneously during early evolution in the sunflower family. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1783-1792.
- Lavin, M., Herendeen, P.S. & Wojciechowski, M.F. (2005) Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology*, **54**, 574-594.
- Liede-Schumann, S., Rapini, A., Goyder, D.J. & Chase, M.W. (2005) Phylogenetics of the New World subtribes of Asclepiadeae (Apocynaceae – Asclepiadoideae): Metastelmatinae, Oxypetalinae, and Gonolobinae. *Systematic Botany*, **30**, 184-195.
- López, A. & Morrone, O. (2012) Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Systematic Botany*, **37**, 671-676.
- Magallón, S. (2009) Flowering plants (Magnoliophyta). *The TimeTree of Life*. (eds S.B. Hedges & S. Kumar), pp. 161-165. Oxford University Press, New York.
- Michelangeli, F.A., Guimaraes, P.J.F., Penneys, D.S., Almeda, F. & Kriebel, R. (2013) Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **171**, 38-60.
- Morrone, O., Aagesen, L., Scataglini, M.A., Salariato, D.L., Denham, S.S., Chemisquy, M.A., Sede, S.M., Giussani, L.M., Kellogg, E.A. & Zuloaga, F.O. (2012) Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics*, **28**, 333-356.
- Muasya, A.M., Simpson, D.A., Verboom, G.A., Goetghebeur, P., Naczi, R.F.C., Chase, M.W. & Smets, E. (2009). Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. *Botanical Review*, **75**, 2-21.
- Rapini, A., van den Berg, C. & Liede-Schumann, S. (2007). Diversification of Asclepiadoideae (Apocynaceae) in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **94**, 407-422.
- Renner, S.S., Clausen, G. & Meyer, K. (2001) Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and longdistance dispersal. *American Journal of Botany*, **88**, 1290-1300.
- Sytsma, K.J., Litt, A., Zjhra, M.L., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. & Wilson, P.G. (2004) Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, **165**, 85-105.
- Thomas, W.W., Araújo, A.C. & Alves, M.V. (2009) A preliminary molecular phylogeny of the Rhynchosporeae (Cyperaceae). *Botanical Review*, **75**, 22-29.

- Thulin, M., Razafimandimbison, S.G., Chafe, P., Heidari, N., Kool, A. & Shore, J.S. (2012) Phylogeny of the Turneraceae clade (Passifloraceae s.l.): Trans-Atlantic disjunctions and two new genera in Africa. *Taxon*, **61**, 308-323.
- Torices, R. (2010) Adding time-calibrated branch lengths to the Asteraceae supertree. *Journal of Systematics and Evolution*, **48**, 271-278.
- Vicentini, A., Barber, J.C., Aliscioni, S.S., Giussani, L.M. & Kellogg, E.A. (2008) The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Global Change Biology*, **14**, 2963-2977.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181-183.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098-2100.
- Wikström, N., Savolainen, V. & Chase, M.W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 2211-2220.

Tabela A2: Atributos funcionais das espécies amostradas nos campos pedregosos e arenosos da Serra do Cipó, MG. Valores referem-se a média de dez réplicas por espécie (espécies marcadas com “*” foram coletadas em cada habitat separadamente, sendo apresentada a média dos dois habitat). **Ab. pedr.** e **Ab. aren.:** abundância medida como a somatória dos sub-quadrados de 20×20 cm onde a espécie incide, nos campos pedregosos e arenosos, respectivamente; **LFO:** largura foliar (mm); **MSF:** massa seca foliar (mg); **ALT:** altura máxima da copa considerando apenas a parte vegetativa (mm); **DFL.:** duração da floração (meses); **DFO:** dureza foliar dividido pela espessura foliar ($\text{gF}\cdot\text{mm}^{-1}$); **CMSF:** conteúdo de matéria seca foliar (%); **AFE:** área foliar específica ($\text{mm}^2\cdot\text{mg}^{-1}$). Nomeclatura conforme Missouri Botanical Garden <<http://www.tropicos.org>>.

Família	Espécie	Ab. Pedr.	Ab. Aren.	LFO	MSF	ALT	DFL	DFO	CMSF	AFE
Asteraceae	<i>Calea coronopifolia</i> Sch.Bip. ex Krasch.	0	6	2,8	11,5	239	2	260	30,5	8,9
Asteraceae	<i>Lychnophora rupestris</i> Semir & Leitão	2	0	3,2	5,5	862	2	324	35,8	4,6
Asteraceae	<i>Prestelia eriopus</i> Sch. Bip.	123	0	3,6	51,2	64	2	323	33,3	4,1
Asteraceae	<i>Lessingianthus psilophyllus</i> (DC.) H. Rob.	13	52	2,7	9,4	446	3	178	33,4	9,2
Asteraceae	<i>Richterago arenaria</i> (Baker) Roque	124	94	36,3	628,5	117	3	416	31,3	6,2
Asteraceae	<i>Richterago polymorpha</i> (Less.) Cabrera	0	11	34,7	412,7	153	2	432	33,4	6,9
Asteraceae	<i>Richterago polyphylla</i> (Baker) Ferreyra	66	4	11,8	50,7	245	3	486	41	4,7
Apocynaceae	<i>Minaria ditassoides</i> (Silveira) T.U.P. Konno & Rapini	20	3	4,9	9,6	204	2	265	42,1	5,4
Loganiaceae	<i>Spigelia aceifolia</i> Woodson	3	0	2,5	2,8	101	2	150	42,3	6,1
Rubiaceae	<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Kuntze	4	0	21,6	78,4	402	6	361	35,3	6,8
Rubiaceae	<i>Galianthe peruviana</i> (Pers.) E.L. Cabral	62	0	2,1	3,2	399	3	120	33,4	9,5
Lamiaceae	<i>Eriope arenaria</i> Harley	9	31	4,0	3,1	77	2	356	33,4	11,8
Lamiaceae	<i>Hyptis complicata</i> A. St.-Hil. ex Benth.	2	0	22,5	131,2	560	2	567	36,6	4,6
Bignoniaceae	<i>Jacaranda racemosa</i> Cham.	0	6	5,6	102,3	166	1	139	41,9	10,9
Orobanchaceae	<i>Agalinis brachyphylla</i> (Cham. & Schltld.) D'Arcy	15	0	3,8	5,3	220	1	244	27,0	6,0
Convolvulaceae	<i>Evolvulus lithospermoides</i> Mart.	3	1	5,7	6,6	175	6	131	30,2	14,9
Ericaceae	<i>Gaylussacia riedelii</i> Meisn.	27	0	21,2	182,4	266	2	483	45,2	3,8
Amaranthaceae	<i>Gomphrena incana</i> Mart.	36	22	21,9	205,3	139	5	150	29,2	7,5
Polygonaceae	<i>Coccoloba cereifera</i> Schwacke*	3	6	78,2	2922,6	1264	9	686	39,9	3,1
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania ditassoides</i> (Didr.) Müll. Arg.*	77	23	3,1	5,1	175	2	221	46,7	5,2
Malpighiaceae	<i>Tetrapteryx microphylla</i> Nied.*	1	0	11,3	66,3	758	1	206	50,7	4,4

Malpighiaceae	<i>Byrsonima dealbata</i> Griseb.	1	0	45,8	811,0	386	9	356	46,5	4,4
Fabaceae	<i>Calliandra linearis</i> Benth.*	92	138	1,5	412,7	106	1	463	50,3	7,1
Fabaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> var. <i>langsдорffii</i> (Kunth ex Vogel) H.S. Irwin & Barneby	11	10	5,8	37,9	243	2	317	38,7	11,7
Fabaceae	<i>Chamaecrista papillata</i> H.S. Irwin & Barneby*	16	4	5,4	117,5	174	3	256	44,6	7,9
Fabaceae	<i>Chamaecrista ochracea</i> var. <i>purpurascens</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	28	3	13,4	228,3	212	2	321	31,4	7,9
Polygalaceae	<i>Polygala glochidata</i> Kunth.	0	28	0,8	0,6	128	1	74	28,0	12,7
Lythraceae	<i>Cuphea ericoides</i> Cham. & Schltdl. var. <i>ericoides</i>	0	15	1,2	0,7	614	2	623	38,7	9,5
Lythraceae	<i>Diplusodon orbicularis</i> Koehe*	292	40	10,9	13,7	774	2	229	41,4	6,0
Melastomataceae	<i>Marcetia acerosa</i> DC.	69	0	1,3	0,5	68	2	204	34,1	8,8
Melastomataceae	<i>Marcetia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC.	24	0	2,0	0,6	290	1	148	22,9	14,3
Melastomataceae	<i>Siphanthera arenaria</i> (DC.) Cogn.	36	0	3,0	1,4	176	2	148	50,2	7,5
Melastomataceae	<i>Lavoisiera confertiflora</i> Naudin	4	20	7,7	8,9	710	2	254	24	10,1
Vochysiaceae	<i>Vochysia pygmaea</i> Bong.*	81	13	19,8	134,6	621	3	793	37,9	3,9
Poaceae	<i>Homolepis longispicula</i> (Döll) Chase*	475	1163	3,9	226,5	402	1	745	38,5	4,9
Poaceae	<i>Tatianyx arnacites</i> (Trin.) Zuloaga & Soderstr. *	988	1236	1,2	72,5	189	1	805	42,6	2,8
Poaceae	<i>Mesosetum exaratum</i> (Trin.) Chase*	1395	580	0,7	14,1	99	1	482	45,5	3,7
Poaceae	<i>Mesosetum loliiforme</i> (Hochst.) Chase*	37	82	7,9	50,7	191	1	285	34,5	15,2
Poaceae	<i>Axonopus</i> sp1*	293	212	0,8	21,7	195	1	788	36,3	5,3
Poaceae	<i>Paspalum erianthum</i> Nees ex Trin. *	742	1380	6,0	109,7	196	1	344	35,9	7,5
Poaceae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees ex Trin.	142	17	5,7	84,2	239	1	430	38,8	7,5
Poaceae	<i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase*	11	60	7,5	37,0	330	2	309	36,8	11,1
Poaceae	<i>Schizachyrium tenerum</i> Nees*	418	213	0,8	14,8	258	2	665	44,0	6,3
Poaceae	<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze*	559	318	0,6	57,1	495	2	511	51,7	3,5
Poaceae	<i>Panicum cyanescens</i> Nees	31	271	5,0	14,4	356	1	279	42,2	12,7
Poaceae	<i>Aulonemia effusa</i> (Hack.) McClure	5	0	40,6	1079,3	1011	1	1138	52,2	4,7
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus geniculatus</i> Kunth*	180	173	3,3	11,4	48	4	243	23,6	10,2
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus nigrescens</i> Silveira	185	0	9,8	29,8	76	4	281	22,6	11,5
Eriocaulaceae	<i>Leiothrix crassifolia</i> (Bong.) Ruhland	9	117	4,4	11,2	42	4	288	25,8	17,5
Eriocaulaceae	<i>Syngonanthus cipoensis</i> Ruhland*	73	209	3,5	76,3	106	5	751	38,0	5,9
Xyridaceae	<i>Xyris melanopoda</i> L.B.Sm. & Downs	168	16	4,3	59,1	137	3	577	43,7	6,0

Xyridaceae	<i>Xyris minarum</i> Seub.	615	9	0,5	4,6	99	4	459	44,4	7,3
Xyridaceae	<i>Xyris nubigena</i> Kunth	105	448	5,4	37,2	135	4	337	26,7	12,1
Xyridaceae	<i>Xyris obtusiuscula</i> L.A. Nilsson*	448	192	2,0	32,8	117	3	852	45,5	5,3
Xyridaceae	<i>Xyris pilosa</i> Kunth*	343	83	3,1	64,3	129	3	463	38,9	5,8
Cyperaceae	<i>Bulbostylis eleocharoides</i> Kral & M.T. Strong	0	1	1,0	70,1	247	2	549	47,4	6,4
Cyperaceae	<i>Bulbostylis emmerichiae</i> T. Koyama	19	325	0,9	11,5	163	2	443	29,1	6,4
Cyperaceae	<i>Bulbostylis lombardii</i> Kral & M.T.Strong	205	5	1,1	5,2	69	3	504	36,3	6,6
Cyperaceae	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.*	133	94	0,5	7,0	104	2	758	50,4	7,0
Cyperaceae	<i>Rhynchospora ciliolata</i> Boeck.	5	72	0,8	18,5	308	12	649	41,7	5,4
Cyperaceae	<i>Rhynchospora riedeliana</i> C.B. Clarke*	265	474	3,9	48,5	159	12	418	41,6	9,4
Cyperaceae	<i>Rhynchospora terminalis</i> (Nees) Steud. *	393	345	3,0	22,0	61	12	637	37,9	4,0
Cyperaceae	<i>Rhynchospora tenuis</i> subsp. <i>austrobrasiliensis</i> T. Koyama*	345	619	0,6	7,0	121	4	461	42,0	9,9
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus alboniger</i> (A.St.-Hil.) C.B.Clarke*	130	28	1,6	268,7	282	12	594	55,6	3,3
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus tenuifolius</i> (Boeck.) C.B.Clarke*	789	724	2,7	98,8	295	12	523	57,0	4,8
Cyperaceae	<i>Lagenocarpus velutinus</i> Nees	0	41	4,0	195,8	209	6	490	46,1	6,8
Rapateaceae	<i>Cephalostemon riedelianus</i> Körn.	0	3	6,2	630,6	558	2	595	21,8	7,0
Orchidaceae	<i>Cyrtopodium parviflorum</i> Lindl.	1	0	18,8	223,0	286	1	148	28,0	13,3
Velloziaceae	<i>Barbacenia blackii</i> L.B.Sm.	40	0	19,2	332,4	155	1	294	31,5	9,0
Velloziaceae	<i>Vellozia epidendroides</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.*	273	281	3,6	82,2	180	2	547	52,4	4,3
Velloziaceae	<i>Vellozia variabilis</i> Mart. ex Schult. f.	25	5	20,0	1135,6	516	1	1096	46,4	4,5
Velloziaceae	<i>Vellozia caruncularis</i> Mart. ex Seub.*	318	15	5,7	85,9	198	1	411	41,5	7,3
Velloziaceae	<i>Vellozia resinosa</i> Mart.	408	2	16,1	466,7	231	1	586	39,7	4,7

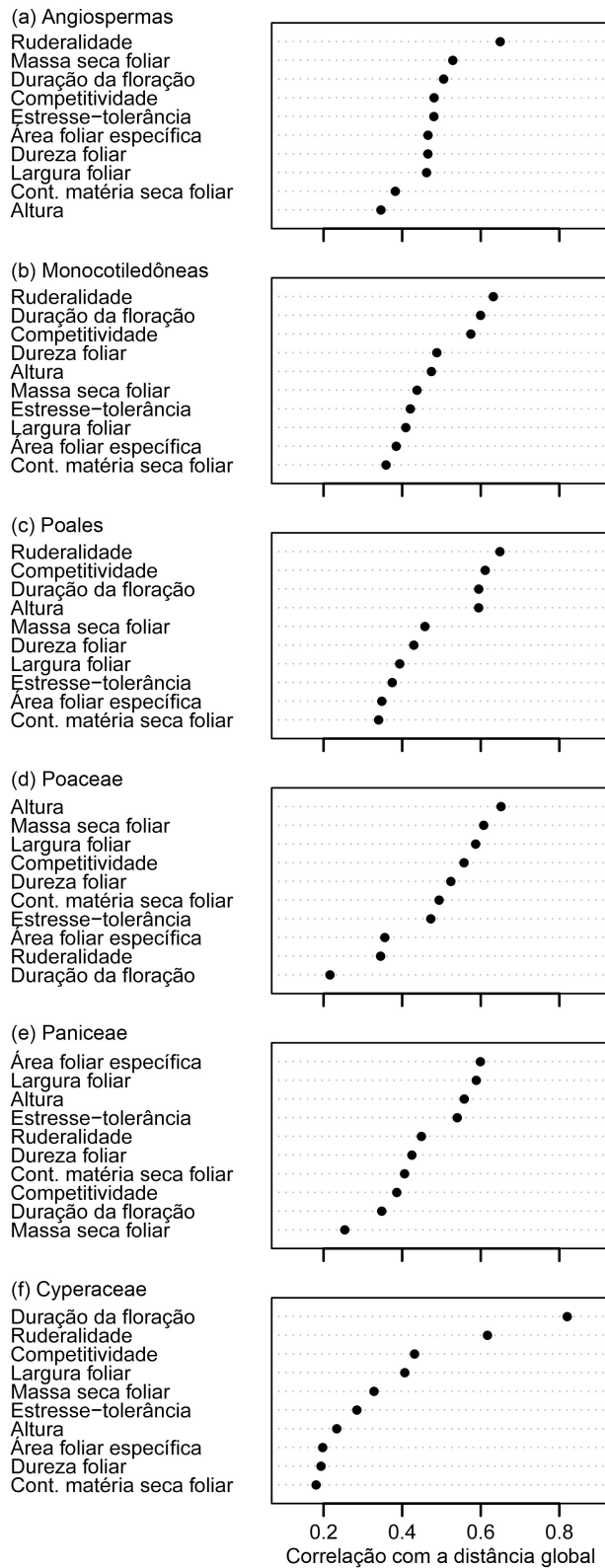


Figura A2: Contribuição de cada atributo quantitativo utilizado para o cálculo da distância global ao longo dos níveis da escala taxonômica, de acordo com Pavoine et al. (2009).

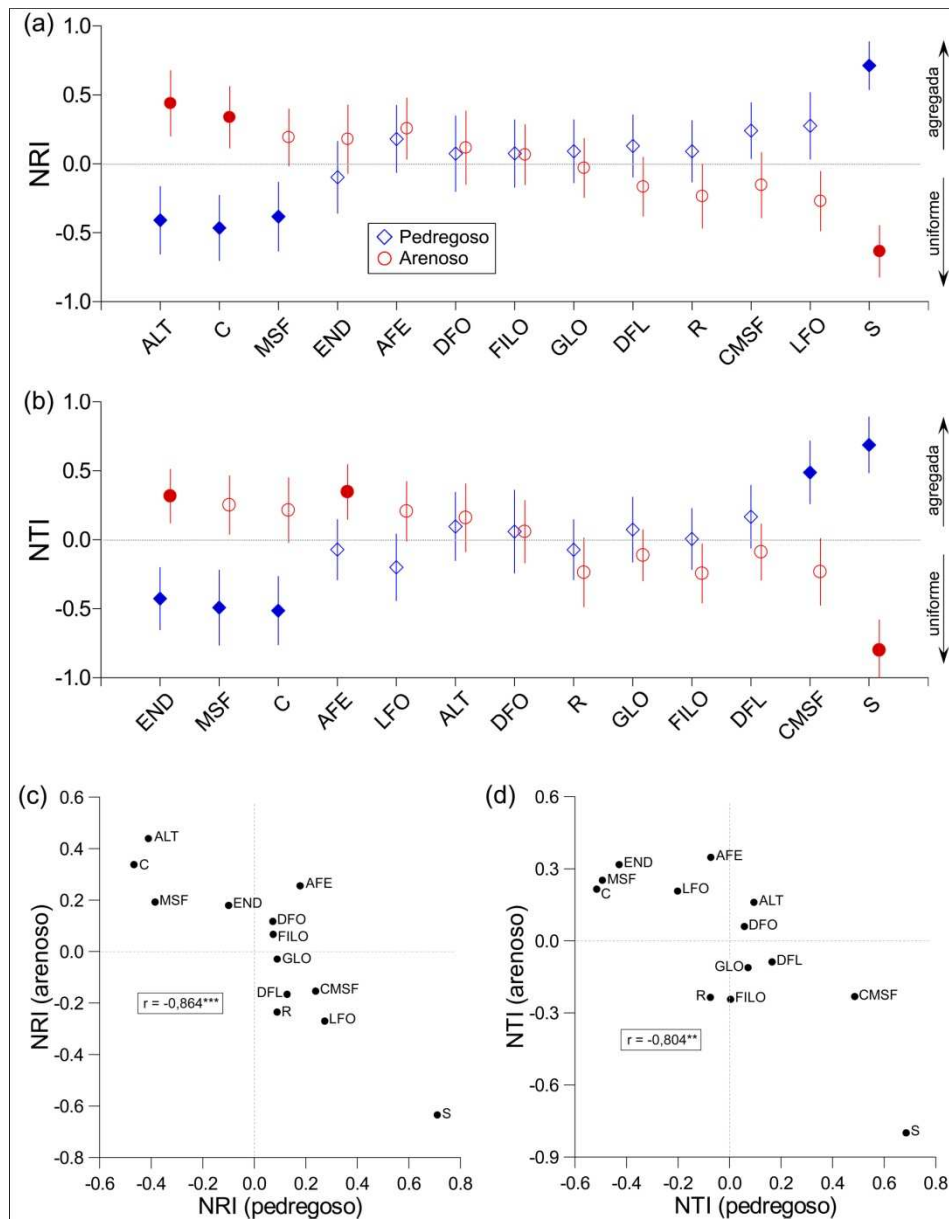


Figura A3: Estrutura filogenética e funcional de comunidades dos campos pedregosos e arenosos. (a) e (b): média do índice de parentesco líquido (NRI) e do índice do taxon mais próximo (NTI) em cada habitat, considerando apenas as espécies de Cyperaceae. Linhas verticais indicam o intervalo de confiança de 95%. Símbolos cheios indicam valores significativamente diferentes de zero (randômico) segundo teste-*t* para uma amostra ($\alpha = 0,05$). (c) e (d): Correlação de Pearson ($n = 13$: filogenia + 12 atributos) entre a estrutura média das comunidades dos campos pedregosos e arenosos. NRI: índice de parentesco líquido; NTI: índice do taxon mais próximo; FILO: filogenia; END: endemismo; AFE: área foliar específica; CMSF: conteúdo de matéria seca foliar; DFO: dureza foliar; DFL: duração da floração; LFO: largura foliar; MSF: massa seca foliar; ALT: altura; C: competitividade; S: estresse-tolerância; R: ruderalidade. É mostrado o valor de 'r' e a significância da correlação é denotada por **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

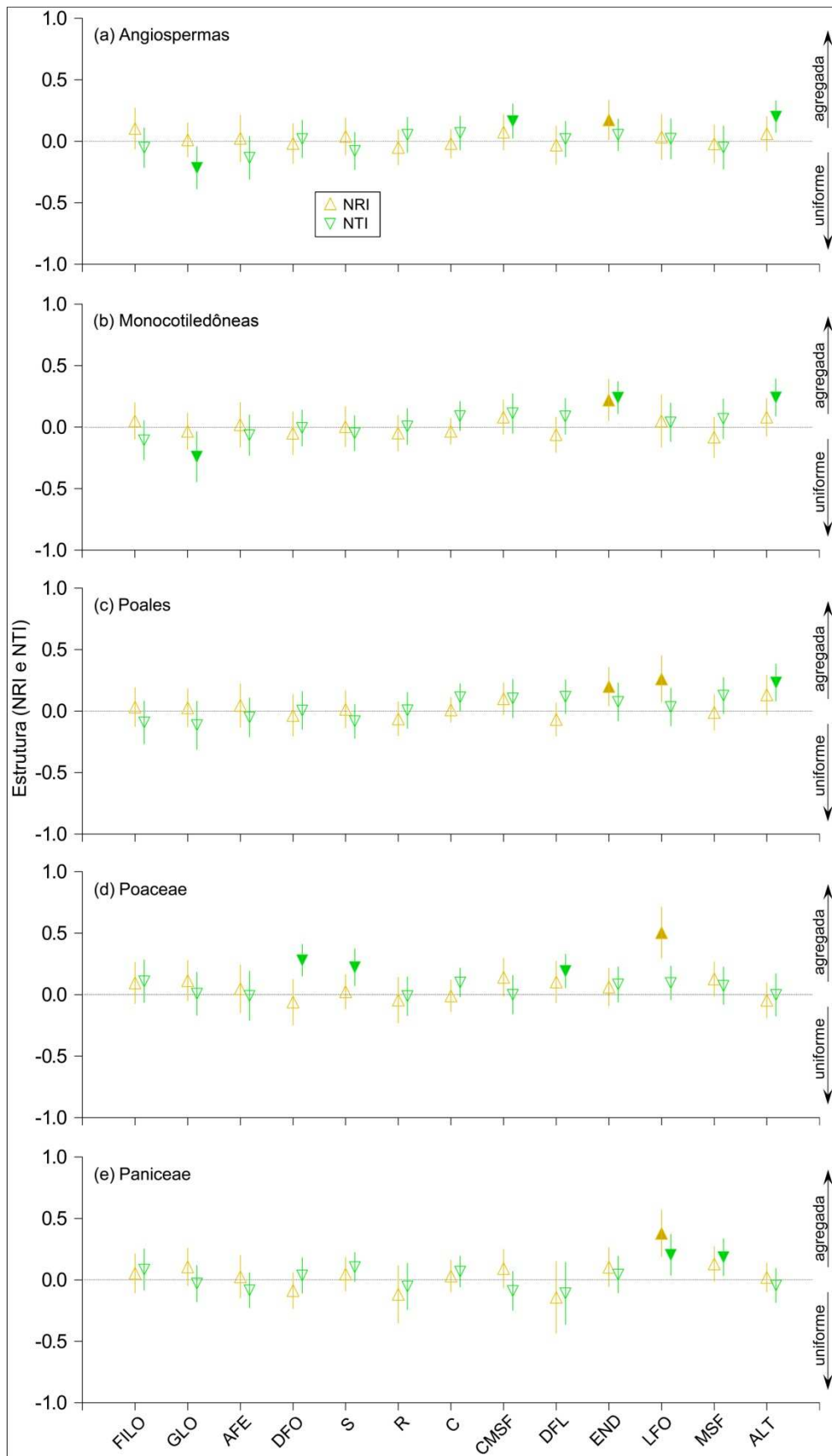


Figura A4: Estrutura funcional de comunidades de campo rupestre. Não é feita distinção entre habitats. Valores representam a média (n = 150 parcelas) do índice de parentesco líquido (NRI) e do índice do taxon mais próximo (NTI) ao longo da escala taxonômica. Linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%. Símbolos cheios indicam valores significativamente diferentes de zero (randômico) segundo teste-*t* para uma amostra ($\alpha = 0,05$). FILO: filogenia; END: endemismo; AFE: área foliar específica; CMSF: conteúdo de matéria seca foliar; DFO: dureza foliar; DFL: duração da floração; LFO: largura foliar; MSF: massa seca foliar; ALT: altura; C: competitividade; S: estresse-tolerância; R: ruderalidade.

Capítulo III

***Trade-off* entre crescimento e sobrevivência de arbustos nativos e endêmicos plantados em campo rupestre degradado.**

Growth-survival trade-off in native and endemic shrubs planted in degraded rupestrian grasslands.

Daniel Negreiros*, G. Wilson Fernandes

Ecologia Evolutiva e Biodiversidade/DBG, CP 486, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970. Belo Horizonte, MG, Brasil. Tel.: +55 31 3409 2592; fax: +55 31 3409 2569.

* autor para correspondência: negreiros.eco@gmail.com

Formatado segundo as normas da Plant Ecology

Resumo: O *trade-off* entre a taxa de crescimento e a sobrevivência desempenha um papel central na coexistência em comunidades vegetais ricas em espécies. Porém são escassos os relatos deste *trade-off* em vegetações campestres e savanas. Neste estudo plantamos mudas de 11 espécies arbustivas nativas (sete endêmicas e quatro amplamente distribuídas) com 8 meses de idade em área degradada de campo rupestre. Medimos a taxa de crescimento relativo (TCR) após 30 semanas do plantio, o potencial hídrico foliar em condições seca e chuvosa, e relacionamos estes atributos com a sobrevivência das espécies e outros fatores relacionados à evolução das parcelas plantadas. A comparação interespecífica do desempenho das mudas evidenciou o clássico *trade-off* entre crescimento e sobrevivência. A TCR em diâmetro e biomassa explicaram respectivamente 62 e 40% da variação na sobrevivência das mudas 1 ano após o plantio, e respectivamente 65 e 44% da variação na sobrevivência 4,5 anos após o plantio. Este *trade-off* não teve relação com o status hídrico nem com o tamanho final das plantas. Por outro lado, espécies com maior tamanho ao final da avaliação apresentaram maior proporção de indivíduos plantados reproduzindo, maior recrutamento de plântulas e menor riqueza de espécies colonizando espontaneamente as parcelas. Espécies endêmicas apresentaram crescimento em biomassa 34% mais rápido que as espécies amplamente distribuídas, mas não houve diferença significativa entre espécies restritas e amplas em relação aos outros parâmetros avaliados. Há indicações de que o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência esteja relacionado ao espectro de economia de recursos (i.e., eixo contínuo entre os extremos de estratégia conservativa e aquisitiva), reconhecido como o principal eixo de especialização da flora mundial. Portanto, as diferenças ambientais nos micro-habitats que compõem o campo rupestre devem favorecer distintamente espécies com estratégias contrastantes de crescimento e sobrevivência, contribuindo para a partição de nichos e coexistência da enorme riqueza de espécies nesse ecossistema.

Palavras-chave: campos herbáceos ricos em espécies, ecologia comparada, espécies endêmicas, potencial hídrico foliar, síndrome de resistência ao estresse, taxa de crescimento relativo, estratégia de uso de recursos.

Abstract: The growth-survival trade-off plays a central role in the coexistence of species-rich plant communities. However this trade-off is poorly documented in grassland and savanna ecosystems. In this study we planted saplings of 11 native shrub species (seven endemic and four widely distributed) with 8 months of age in a degraded rupestrian grassland area. We measured the relative growth rate (RGR) after 30 weeks of planting, leaf water potential in dry and wet conditions, and related these attributes to the survival of the species and other factors associated to the development of planted areas. The interspecific comparison of the seedlings performance evidenced the classic trade-off between growth and survival. The stem diameter and aerial biomass RGR explained respectively 62 and 40% of the variation in sapling survival one year after planting, and respectively 65 and 44% of the variation in survival 4.5 years after planting. This trade-off was not related to either leaf water status or final size of the plants. On the other hand, species with higher size at the end of the evaluation showed a higher proportion of planted individuals reproducing, increased seedlings recruitment, and lower richness of species colonizing spontaneously the planted plots. Endemic species showed growth in biomass 34% faster than widely distributed species, but there was no significant difference between restricted and widely distributed species in relation to other measured parameters. There are indications that the growth-survival trade-off is related to the resource economics spectrum (i.e., continuous axis between the extremes of conservative and acquisitive strategy), recognized as the primary axis of specialization of the world flora. Therefore, environmental differences in micro-habitats that compose the rupestrian grasslands should favor distinctly species with contrasting strategies of growth and survival, contributing to niche partitioning and coexistence in this speciose ecosystem.

Key-words: comparative ecology, endemic species, leaf water potential, relative growth rate, resource-use strategy, species-rich grasslands, stress resistance syndrome.

Introdução

A coexistência de espécies vegetais em ecossistemas com alta riqueza de espécies é moldada pelos *trade-offs* relacionados com a história de vida das espécies (Kneitel & Chase 2004; Baraloto et al. 2005; Russo et al. 2008; Angert et al. 2009). Estes *trade-offs* se refletem na especialização adaptativa que permite a partição de nichos ao longo de múltiplos gradientes de disponibilidade de recursos, havendo o favorecimento de distintas estratégias em ambientes heterogêneos (Sterck et al. 2006; Wright et al. 2010). Diversas linhas de evidência apontam para a existência de um eixo principal de especialização da flora mundial que opõe de um lado a capacidade de rápida aquisição de recursos, e do outro a habilidade de retenção e conservação desses recursos (extremos aquisitivo e conservativo, respectivamente), compondo um espectro de economia de recursos (Grime et al. 1997; Wright & Westoby 2003; Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004; Ordoñez et al 2009; Freschet et al. 2010; Grime & Pierce 2012). Os padrões recorrentes de associação entre atributos (i.e., síndromes) que caracterizam este espectro de economia de recursos resultam da limitação na combinação de atributos em uma dada espécie, ou seja, em geral uma espécie particular não é capaz de apresentar simultaneamente características relacionadas com um rápido crescimento e atributos que conferem maior capacidade de sobrevivência em condições de estresse (Aerts & van der Peijl 1993). A característica central das espécies de plantas adaptadas a ambientes de baixa disponibilidade de recursos é sua inerente lenta taxa de crescimento, mesmo quando providas com ótimos níveis de suprimentos (Arendt 1997; Aerts and Chapin 2000). Nesse sentido, diversos estudos associam a lenta taxa de crescimento com uma síndrome de resistência ao estresse (Chapin et al. 1993) caracterizada por um conjunto de atributos, tais como uma alta longevidade tanto individual quanto de folhas e raízes, uma capacidade bem desenvolvida de acumular reservas, maior eficiência na reabsorção de nutrientes durante a senescência dos órgãos e grandes investimentos em compostos secundários de defesa (Coley et al. 1985;

Grime & Campbell 1991; Loehle 1996; Aerts and Chapin 2000; Willby et al. 2001; Pierce et al. 2005). Tal síndrome sugere formas de seleção natural que promoveram características relacionadas com a retenção e uso conservativo dos recursos adquiridos, maximizando a sobrevivência em condições de limitação nutricional, hídrica ou luminosa em detrimento do crescimento vegetativo (Aerts & van der Peijl 1993; Arendt 1997; Grime et al. 1997; Valladares et al. 2000; Pearson et al. 2003; Lambers & Poorter 2004; Grime & Pierce 2012).

A taxa de crescimento e a sobrevivência são dois componentes fundamentais relacionados ao *fitness* das plantas, e a relação negativa entre estes fatores tem sido amplamente documentada em espécies arbóreas de florestas tropicais (Kitajima 1994; Dalling & Hubbel 2002; Wright et al. 2003, 2010; King et al. 2006; Poorter & Bongers 2006; Myers & Kitajima 2007; Poorter et al. 2008; Russo et al. 2008; Suzuki et al. 2009) e em florestas temperadas (Walters & Reich 1996; Seiwa 2007; Bigler & Veblen 2009). Tal padrão tem sido recorrentemente descrito apenas em espécies arbóreas e comunidades florestais limitadas primariamente pela disponibilidade luminosa, embora Gilbert et al. (2006) tenham mostrado que o mesmo fenômeno ocorre em lianas tropicais. A escassez de estudos dessa natureza em ecossistemas sujeitos a diferentes pressões seletivas e dominados por formas de vida herbácea e arbustiva (e.g., campos e savanas) torna incerto se o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência seja um fenômeno comum em sistemas distintos das comunidades arbóreas florestais.

O Cerrado brasileiro (savanna) apresenta inúmeras fisionomias e dentre elas o campo rupestre se mostra como um ecossistema singular que ocorre principalmente nos picos e cristas das montanhas que compõem a cordilheira do Espinhaço no sudeste brasileiro. Este ecossistema possui reconhecida importância no cenário conservacionista mundial devido a sua enorme biodiversidade e grande proporção de endemismos (Giulietti et al. 1997; Echternacht et al. 2011). A vegetação predominantemente composta por ervas e arbustos esclerófilos e

sempre-verdes está submetida a rigorosos estresses ambientais devido principalmente à extrema infertilidade dos solos de origem quartzítica e arenítica (Benites *et al.* 2007; Negreiros *et al.* 2008; Le Stradic 2012), à pronunciada seca sazonal, intensa luminosidade, queimadas frequentes e ventos fortes e constantes. Embora espécies nativas de campo rupestre estejam adaptadas ao extremo rigor desse habitat (Negreiros *et al.* 2009), a intensificação dos estresses ambientais associados às áreas degradadas nesse ecossistema tem resultado em locais sem qualquer sinal de regeneração mesmo após décadas de abandono (Negreiros *et al.* 2011). Tendo em vista que diversos estudos tem evidenciado uma baixa resiliência do campo rupestre (Medina & Fernandes 2007; Negreiros *et al.* 2009, 2011; Le Stradic 2012), uma das poucas maneiras de estimular a regeneração das comunidades nesses habitats degradados é com o plantio de mudas (de preferência nativas, por razões conservacionistas) que atuem como facilitadoras no processo de sucessão (Byers *et al.* 2006; Le Stradic *et al.* 2013). Portanto, a avaliação da performance de mudas nativas e endêmicas plantadas nesses habitats degradados tem o potencial de fornecer informações preciosas tanto no campo aplicado da ecologia da conservação quanto no campo teórico, pois permite o teste de hipóteses relacionadas a fatores ecológicos chave nesses ambientes (e.g., recrutamento, taxa de crescimento e estabelecimento de plântulas).

Neste contexto, o presente estudo tem como objetivo avaliar a performance de crescimento e sobrevivência de arbustos nativos de campos rupestres em um experimento de plantio de mudas em área degradada quartzítica. Testamos a hipótese de que existe uma relação negativa entre a taxa de crescimento relativo e a sobrevivência de arbustos plantados em área degradada quartzítica. É esperado que espécies com crescimento mais lento apresentem maior sobrevivência em decorrência de maiores investimentos em funções que aumentem a retenção e uso conservativo dos recursos adquiridos (Aerts & van der Peijl 1993; Arendt 1997; Grime & Pierce 2012). Adicionalmente, procuramos responder às seguintes

questões: Há relação entre a sobrevivência e o status hídrico e tamanho final das espécies? Há relação entre os atributos medidos nas mudas (taxa de crescimento relativo, tamanho final e status hídrico) e alguns indicadores da evolução das parcelas (cf., Ruiz-Jaen & Aide 2005) onde foram plantadas as espécies (reprodução e recrutamento de plântulas descendentes dos indivíduos plantados e riqueza de espécies recolonizando espontaneamente as parcelas)? A amplitude da distribuição geográfica tem relação com a performance das espécies?

Material e Métodos

Área de estudo e espécies selecionadas

Este estudo foi realizado na Reserva Natural Vellozia (19°17'46"S, 43°35'28"W, altitude em torno de 1200 m) localizada na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, Serra do Cipó, porção sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. A vegetação dominante é o campo rupestre, e o clima regional é considerado mesotérmico (Cwb na classificação Köppen), marcadamente sazonal, com duas estações bem definidas, sendo uma chuvosa e quente (entre novembro a abril) e outra seca e fria (entre maio e outubro), com precipitação anual de 1370 mm e temperatura média anual de 21,2°C (Madeira & Fernandes 1999).

Dentre os arbustos simpátricos e nativos de campo rupestre que ocorrem no entorno da área de estudo, selecionamos onze espécies pertencentes a seis famílias distintas de acordo com testes prévios (D. Negreiros, dados não publicados) que avaliaram a facilidade tanto na obtenção de sementes em campo quanto na germinação e tratos culturais em casa de vegetação. *Dasyphyllum reticulatum* (DC.) Cabrera (Asteraceae) 0,2-1,5m de altura tem distribuição restrita nos campos rupestres de Minas Gerais, ao longo da Cadeia do Espinhaço (Roque & Pirani 1997). *Jacaranda caroba* (Vell) A. DC. (Bignoniaceae) 0,8-2,5m de altura possui ampla distribuição, ocorrendo no campo rupestre e cerrado de altitude na Serra do

Cipó, e em diversas fisionomias do Cerrado, desde o campo limpo até florestas de galeria e cerradão, nas regiões sudeste, centro-oeste e nordeste do Brasil (Lohmann & Pirani 1998). *Chamaecrista semaphora* (H.S. Irwin & Barneby) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae) é ameaçada de extinção e possui distribuição restrita nos campos rupestres da Serra do Cipó e Serro, em Minas Gerais (Irwin & Barneby 1982; Madeira & Fernandes 1999). *Calliandra fasciculata* Benth. var. *bracteosa* (Bentham) Barneby (Fabaceae: Mimosoideae) 0,4-2,0m de altura tem distribuição restrita nos campos rupestres de Minas Gerais, ao longo da Cadeia do Espinhaço (Barneby 1998). *Mimosa foliolosa* Benth. ssp. *pachycarpa* (Bentham) Barneby (Fabaceae: Mimosoideae) 0,4-0,7m de altura tem ocorrência restrita nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Barneby 1991). *Collaea cipoensis* Fortunato (Fabaceae: Papilionoideae) 2,0-4,0m de altura possui distribuição muito restrita, ocorrendo apenas nos campos rupestres da Serra do Cipó (Fortunato 1995). *Diplusodon hirsutus* (Cham. & Schltldl.) DC. (= *D. smithii*; Lythraceae) 1,5-3,0m de altura tem distribuição restrita nos campos rupestres da Serra do Cipó e Grão Mogol, em Minas Gerais (Cavalcanti 1990). *Diplusodon orbicularis* Koehne (Lythraceae) 0,15-2,0m é ameaçado de extinção e possui distribuição muito restrita, ocorrendo apenas nos campos rupestres da Serra do Cipó (Cavalcanti 1990). *Heteropterys byrsonimifolia* A. Juss. (Malpighiaceae) 0,3-2,0m de altura tem ampla distribuição, ocorrendo nos biomas Cerrado e Amazônia, em vários estados do Brasil até a Colômbia (Mamede 1987). *Marcetia taxifolia* (A. St.-Hil.) DC. (Melastomataceae) 0,4-1,5m de altura tem ampla distribuição, ocorrendo nos biomas Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Amazônia, em vários estados do Brasil, inclusive na Venezuela, Guiana e Colômbia (Martins et al. 2009). *Tibouchina heteromalla* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae) 0,4-1,7m de altura, tem ampla distribuição, ocorrendo nos biomas Cerrado e Mata Atlântica, da região nordeste ao sudeste do Brasil (Martins et al. 2009).

Preparação do experimento

As sementes de cada espécie estudada foram obtidas no campo através de coleta manual de frutos maduros em mais de dez indivíduos adultos por espécie. Sementes que não apresentassem sinais de predação, patógenos ou má formação foram selecionadas. Nas quatro espécies de Fabaceae foi necessária a quebra de dormência por escarificação mecânica (Gomes et al. 2001). Ao final de novembro de 2002, as sementes selecionadas foram semeadas diretamente no substrato preparado, contido em sacos pretos de polietileno (8cm de diâmetro e 20cm de profundidade), uma semente por recipiente. O substrato utilizado para o crescimento das plântulas foi composto por partes iguais de terra de subsolo, turfeira e um composto orgânico (constituído de esterco equino curtido com serragem, na proporção de 1:1). Para correção de acidez e enriquecimento nutricional, foi adicionado 2L de CaCO_3 e 1L de NPK (4:14:8) em 360L de substrato. O composto resultante foi completamente misturado até a homogeneização e utilizado para o enchimento dos recipientes (para detalhes químicos e granulométricos do substrato utilizado para o crescimento das mudas, veja Negreiros et al. 2009). Durante 5 meses as mudas cresceram em casa de vegetação com 50% de sombreamento e irrigadas por micro aspersão, durante 15 minutos, três vezes ao dia, totalizando 17,5mm de água por dia. Ao final de abril de 2003 (final da estação chuvosa) as mudas foram transferidas a céu aberto com gradual redução do suprimento de água para adaptação das plântulas antes de serem plantadas na área degradada.

No final de julho de 2003 (auge da estação seca), 104 mudas de cada espécie foram selecionadas de acordo com a uniformidade de tamanho para a etapa experimental em área degradada. Por razões logísticas o plantio ocorreu em uma área degradada situada nas proximidades da casa de vegetação, com área de aproximadamente 0,5 ha (para detalhes químicos e granulométricos do solo da área degradada onde foram plantadas as mudas, veja Negreiros et al. 2009). Cada espécie foi plantada em seis parcelas de 4m², aleatoriamente

posicionadas na área degradada. Em cada parcela foram plantados 16 indivíduos da mesma espécie num espaçamento regular de 0,5m entre indivíduos, totalizando 96 mudas por espécie. Para cada espécie, quatro parcelas foram designadas para o monitoramento da sobrevivência e acompanhamento da evolução das parcelas plantadas em médio prazo, enquanto duas parcelas foram destinadas para coletas destrutivas de biomassa e outras medidas (ver abaixo). Como o plantio foi realizado na estação seca, durante os dois primeiros meses após o plantio as plantas foram irrigadas com aspersores por 15 minutos a cada 10 dias.

Avaliação do crescimento, tamanho final e status hídrico

Para o cálculo da taxa de crescimento relativo, foram feitas coletas destrutivas de biomassa da parte aérea das mudas em duas datas: inicial (na data do plantio) e final (30 semanas após o plantio, em fevereiro de 2004). Em cada amostragem, oito mudas de cada espécie tiveram o diâmetro do caule ao nível do solo medido com um paquímetro digital (precisão de 0,01mm) e para determinação da massa seca a parte aérea das plantas foi cortada, seca em estufa a 70°C até ser atingido peso constante e pesada em balança analítica (precisão de 0,001g), conforme Chiariello et al. (1989). A taxa de crescimento relativo em biomassa aérea (TCR_{biomassa}) e em diâmetro do caule ($TCR_{\text{diâmetro}}$) de cada espécie foi calculada conforme McGraw & Garbutt (1990): $TCR_{\text{biomassa}} = (\ln M_2 - \ln M_1) / (t_2 - t_1)$; $TCR_{\text{diâmetro}} = (\ln D_2 - \ln D_1) / (t_2 - t_1)$, onde M_2 e D_2 são respectivamente a massa seca aérea média e o diâmetro do caule médio no final da avaliação (30 semanas após o plantio), M_1 e D_1 são respectivamente a massa seca média e o diâmetro médio inicial (na data do plantio), t_2 e t_1 são respectivamente o tempo final e inicial da avaliação (intervalo de 30 semanas). Os valores médios de diâmetro do caule e massa seca aérea na data de 30 semanas após o plantio foram usados como indicadores do tamanho final das plantas. Para determinação do status hídrico das plantas, o potencial hídrico foliar do pré-amanhecer (Ψ_{pd}) foi medido nas plantas com

uma câmara de pressão portátil do tipo Scholander (PMS-600, Covalis, Oregon, USA) entre 03:00 - 06:00 h (Scholander et al. 1965). Esta técnica tem sido amplamente utilizada para inferir o estresse hídrico das plantas em diversas situações (Myers 1988; Saha et al. 2008). As medidas foram feitas em campo no ramo principal de oito mudas por espécie (imediatamente após o corte do ramo), no final da estação seca (Ψ_{seca} ; início de outubro de 2003) e durante a estação chuvosa (Ψ_{chuva} ; dezembro de 2003). Essas duas datas foram escolhidas para contrastar a situação hídrica das plantas em condições de presumível estresse hídrico (Ψ_{seca}) e na ausência do referido estresse (Ψ_{chuva}). A diferença entre o potencial hídrico na chuva e na seca (em MPa) foi utilizada como um indicativo do grau de suscetibilidade da espécie ao déficit hídrico, com maiores valores indicando maior estresse. A Figura 1 indica as datas de cada etapa do experimento, desde a germinação das sementes até a avaliação da sobrevivência um ano após o plantio na área degradada.

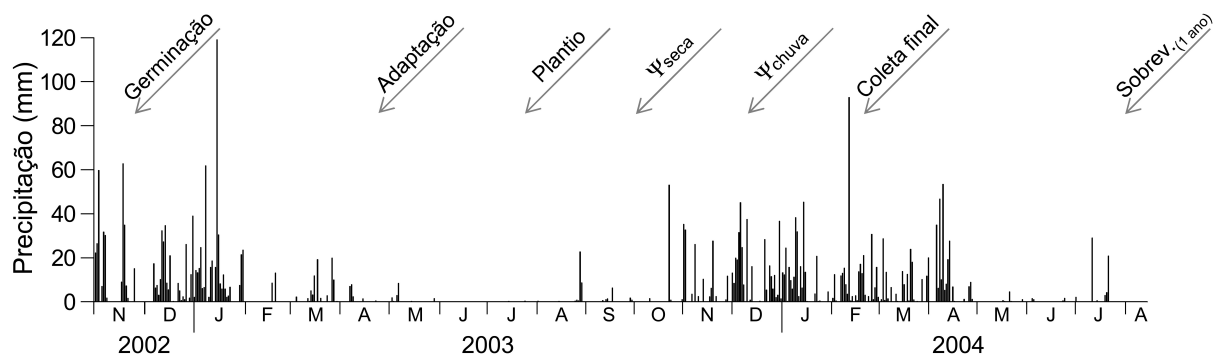


Fig. 1 Valores diários de precipitação (mm) durante o período de estudo (outubro de 2002 a setembro de 2004), na Serra do Cipó, MG, Brasil. Dados obtidos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), estação meteorológica de Conceição do Mato Dentro (83589) localizada a cerca de 30 km da área de estudo. Setas indicam as datas das principais etapas do experimento. Germinação: sementes colocadas para germinar na casa de vegetação; Adaptação: transferência das mudas da casa de vegetação para céu aberto; Plantio: plantio das mudas na área degradada e medidas de biomassa aérea e diâmetro do caule no tempo inicial; Ψ_{seca} e Ψ_{chuva} : medidas de potencial hídrico na época seca e chuvosa, respectivamente; Coleta final: medidas de biomassa aérea e diâmetro do caule 30 semanas após o plantio; Sobrev.(1 ano): avaliação da sobrevivência 1 ano após o plantio

Monitoramento da sobrevivência e evolução das parcelas plantadas

Em agosto de 2004 (1 ano após o plantio) foi registrada a sobrevivência das plantas nas parcelas destinadas ao monitoramento em médio prazo (quatro parcelas por espécie). A sobrevivência foi calculada como o percentual de indivíduos vivos em relação ao total de indivíduos plantados ($n = 64$ por espécie). Adicionalmente utilizamos informações de médio prazo (4,5 anos após o plantio; fevereiro de 2008) obtidas do monitoramento feito nas mesmas parcelas do presente estudo por Le Stradic et al. (2013): sobrevivência, percentual de indivíduos com sinais de reprodução (de botões florais a frutos abertos), recrutamento de plântulas descendentes dos indivíduos plantados e riqueza de espécies recolonizando espontaneamente as parcelas.

Análises estatísticas

Para atingir os pressupostos de normalidade foram logaritmizados os valores de biomassa seca aérea final e diâmetro do caule final, e foi feita a raiz quadrada do número de plântulas recrutadas. Visto que a sobrevivência após 1 ano, após 4,5 anos e a proporção de indivíduos apresentando sinais de fenofases reprodutivas apresentaram *skewness* negativo, a normalidade foi atingida pela raiz-quadrada dos valores refletidos, sendo feita novamente a reflexão dos dados após a transformação, de acordo com Quinn & Keough (2002). Foram tratadas como variáveis dependentes a sobrevivência, reprodução, recrutamento e riqueza de espécies recolonizando as parcelas. Foi feita uma análise de componentes principais (PCA) para identificação dos eixos principais de variação dos atributos medidos nas plantas (taxa de crescimento relativo, tamanho final e status hídrico) e aplicada a rotação varimax (ortogonal) dos eivenvetores para facilitar a interpretação e simplificar a estrutura dos componentes principais retidos. Foi examinada a relação entre as coordenadas das espécies nos dois eixos principais retidos e as variáveis dependentes. Adicionalmente, análises de correlação e

regressão linear foram empregadas para obtenção das relações entre os atributos medidos nas plantas e as variáveis dependentes (Quinn & Keough 2002). Para testar se houve relação entre a distribuição geográfica e a performance das espécies, foi utilizado o teste de Mann-Whitney com cada variável medida para comparar as espécies agrupadas por amplitude de distribuição geográfica: restritas ($n = 7$) e amplas ($n = 4$).

Resultados

As 11 espécies avaliadas neste estudo apresentaram uma ampla gama de valores nos atributos medidos: a variação entre as espécies foi de 19 vezes na biomassa aérea final; 3,6 vezes no diâmetro do caule final; 7,4 vezes no potencial hídrico na seca; 72 vezes na diferença entre o potencial hídrico no período chuvoso e seco; 3,3 vezes na TCR em biomassa e 2,9 vezes na TCR em diâmetro (Tabela 1). Os dois componentes principais da PCA corresponderam a 80,5% da variação total dos atributos medidos nas plantas (Figura 2). O eixo 1 da PCA separou no lado positivo espécies maiores (i.e., com maior biomassa e diâmetro após 30 semanas do plantio) e mais resistentes ao déficit hídrico (i.e., com menor variação do potencial hídrico entre o período chuvoso e seco). Este eixo se correlacionou positivamente com o percentual de indivíduos reproduzindo nas parcelas plantadas ($r = 0,692$; $p < 0,05$) e com o recrutamento de plântulas e plantas jovens ($r = 0,629$; $p < 0,05$), e negativamente com a riqueza de espécies colonizando espontaneamente as parcelas ($r = 0,736$; $p = 0,01$; Figura 2). Por outro lado, o eixo 2 da PCA separou no lado positivo as espécies com maior TCR em biomassa e diâmetro. Este eixo se correlacionou negativamente com a sobrevivência registrada após 1 ano ($r = -0,695$; $p < 0,05$) e 4,5 anos ($r = -0,742$; $p < 0,01$) do plantio na área degradada (Figura 2).

Tabela 1: Parâmetros medidos em mudas de espécies arbustivas de campo rupestre plantadas em área degradada quartzítica na Serra do Cipó, MG, Brasil. Valores referem-se à média \pm erro padrão (n = 8 indivíduos por espécie). **cod.:** código das espécies nas figuras. Massa seca do componente aéreo vegetativo (**Biomassa**) e diâmetro do caule na altura do solo (**Diâmetro**) nas mudas com 30 semanas após o plantio. Potencial hídrico foliar (do pré-amanhecer) medido no final da estação seca (**Ψ seca**) e no auge da estação chuvosa (**Ψ chuva**). **$\Psi_{(chuva - seca)}$:** diferença entre o potencial hídrico médio no período chuvoso e seco; **TCR_{biomassa}** e **TCR_{diâmetro}**: taxa de crescimento relativo em biomassa e diâmetro, respectivamente, estimados no intervalo de tempo entre zero e 30 semanas após o plantio; **Sobrev._(1ano)**: percentual de sobrevivência um ano após o plantio (n = 64 indivíduos por espécie); **Distribuição:** distribuição geográfica das espécies (detalhes em métodos).

Espécie	cod.	Biomassa (g)	Diâmetro (mm)	Ψ seca (MPa)	Ψ chuva (MPa)	$\Psi_{(chuva-seca)}$ (MPa)	TCR _{biomassa} (mg mg ⁻¹ semana ⁻¹)	TCR _{diâmetro} (mm mm ⁻¹ semana ⁻¹)	Sobrev. _(1ano) (%)	Distribuição
<i>Dasyphyllum reticulatum</i>	Das	13,8 \pm 1,4	5,5 \pm 0,5	-0,72 \pm 0,04	-0,20 \pm 0,05	0,52	0,143	0,036	100,0	endêmica
<i>Jacaranda caroba</i>	Jac	11,1 \pm 2,2	8,7 \pm 0,1	-1,04 \pm 0,09	-0,32 \pm 0,06	0,72	0,116	0,044	96,9	ampla
<i>Chamaecrista semaphora</i>	Cham	65,2 \pm 12,5	10,3 \pm 0,7	-0,37 \pm 0,02	-0,23 \pm 0,02	0,14	0,146	0,056	85,9	endêmica
<i>Calliandra fasciculata</i>	Cali	8,2 \pm 3,8	6,4 \pm 1,1	-0,47 \pm 0,04	-0,27 \pm 0,01	0,20	0,088	0,028	98,4	endêmica
<i>Mimosa foliolosa</i>	Mim	27,7 \pm 11,7	8,8 \pm 1,9	-0,43 \pm 0,01	-0,15 \pm 0,05	0,27	0,194	0,045	85,9	endêmica
<i>Collaea cipoensis</i>	Col	106,3 \pm 10,7	13,8 \pm 0,5	-0,23 \pm 0,03	-0,14 \pm 0,01	0,09	0,130	0,044	96,9	endêmica
<i>Diplusodon hirsutus</i>	Dhir	26,3 \pm 3,5	8,5 \pm 0,7	-0,47 \pm 0,04	-0,29 \pm 0,03	0,18	0,135	0,051	93,7	endêmica
<i>Diplusodon orbicularis</i>	Dorb	5,5 \pm 2,4	3,8 \pm 0,6	-0,58 \pm 0,06	-0,30 \pm 0,06	0,28	0,158	0,054	76,6	endêmica
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>	Het	11,6 \pm 1,1	5,4 \pm 0,8	-0,63 \pm 0,06	-0,35 \pm 0,10	0,28	0,120	0,036	100,0	ampla
<i>Marcetia taxifolia</i>	Mar	28,8 \pm 3,4	9,0 \pm 0,7	-0,30 \pm 0,04	-0,28 \pm 0,02	0,02	0,128	0,048	82,8	ampla
<i>Tibouchina heteromalla</i>	Tib	17,7 \pm 3,1	9,8 \pm 0,7	-0,14 \pm 0,01	-0,13 \pm 0,02	0,01	0,059	0,019	100,0	ampla

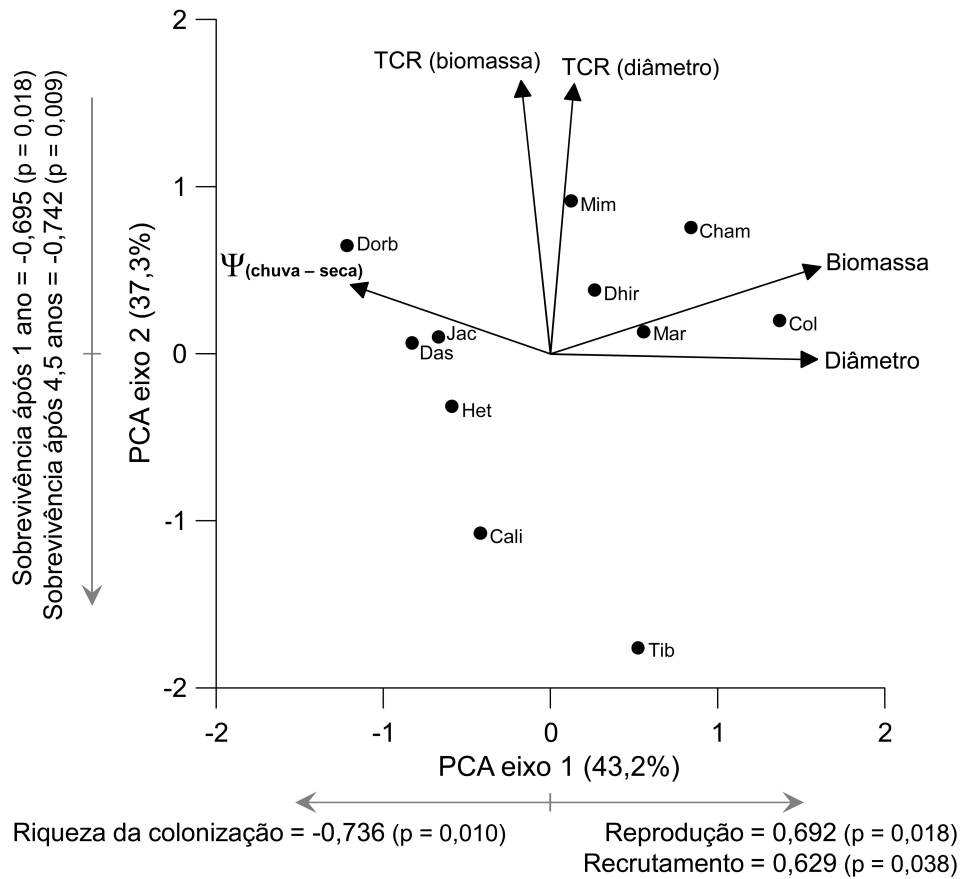


Fig. 2 Análise de componentes principais (PCA) em matriz de 11 espécies arbustivas (pontos) \times 5 atributos médios avaliados nas plantas (setas) em área degradada quartzítica na Serra do Cipó, MG, Brasil. Eigenvalores indicados entre parêntesis em cada eixo. São mostradas as correlações de Pearson significativas ($\alpha = 0,05$) entre os dois eixos principais retidos na PCA e as variáveis dependentes (sobrevivência após 1 e 4,5 anos do plantio, riqueza de espécies colonizando as parcelas, proporção de indivíduos reproduzindo e recrutamento de plântulas e plantas jovens). Veja a Tabela 1 para os códigos de abreviação das espécies e a Tabela 2 para informações sobre a definição das variáveis, unidades e transformações

A sobrevivência das plantas na área degradada não teve relação com o tamanho final nem com o status hídrico das plantas (Tabela 2). Por outro lado, a proporção de indivíduos reproduzindo nas parcelas, o recrutamento de plântulas e a riqueza de espécies recolonizando espontaneamente as parcelas não tiveram relação com a TCR em biomassa e diâmetro (Tabela 2).

Tabela 2: Correlação de Pearson ($n = 11$ espécies, valor de p em parêntesis) entre parâmetros mensurados nas mudas (linhas) e nas parcelas com as respectivas espécies plantadas (colunas) em uma área degradada quartzítica na Serra do Cipó, MG, Brasil. Sobrev._(1 ano) e Sobrev._(4,5 anos): taxa de sobrevivência em 1 e 4,5 anos após o plantio ($n = 64$ indivíduos por espécie); Riqueza colon.: número médio de espécies colonizando as parcelas de cada espécie; Reprodução: proporção de mudas com sinais de floração ou frutificação; Recrutamento: número de plântulas ou plantas jovens recrutadas nas parcelas com a respectiva espécie plantada; TCR_{biomassa} e TCR_{diâmetro}: Taxa de crescimento relativo em biomassa e diâmetro, respectivamente, estimados no intervalo de tempo entre 0 e 30 semanas após o plantio; Biomassa e Diâmetro: massa seca do componente aéreo vegetativo e diâmetro do caule na altura do solo nas mudas com 30 semanas após o plantio. $\Psi_{(chuva - seca)}$: diferença entre o potencial hídrico foliar médio (do pré-amanhecer) no período chuvoso e seco; *: dados de Le Stradic *et al.* (2013) medidos nas parcelas experimentais, 4,5 anos após o plantio. É indicada a transformação das variáveis não normais. $\sqrt{\text{refl.}}$: raiz quadrada aplicada na variável refletida (veja detalhes em Métodos). Correlações significativas estão em negrito ($\alpha = 0,05$).

	Sobrev. _(1 ano) ($\sqrt{\text{refl.}}$; %)	Sobrev. _(4,5 anos) * ($\sqrt{\text{refl.}}$; %)	Riqueza colon.* (núm. de espécies por parcela)	Reprodução* ($\sqrt{\text{refl.}}$; %)	Recrutamento* ($\sqrt{\text{refl.}}$; núm. de plântulas +1)
TCR _{biomassa} (mg mg ⁻¹ semana ⁻¹)	-0,633 (0,036)	-0,662 (0,027)	-0,032 (0,925)	0,099 (0,773)	0,387 (0,240)
TCR _{diâmetro} (mm mm ⁻¹ semana ⁻¹)	-0,788 (0,004)	-0,806 (0,003)	-0,238 (0,481)	0,126 (0,713)	0,429 (0,188)
Biomassa (log; g)	-0,114 (0,738)	-0,133 (0,696)	-0,685 (0,020)	0,650 (0,030)	0,667 (0,025)
Diâmetro (log; mm)	0,056 (0,870)	0,043 (0,900)	-0,605 (0,049)	0,534 (0,091)	0,529 (0,094)
$\Psi_{(chuva - seca)}$ (MPa)	0,217 (0,521)	0,065 (0,850)	0,588 (0,057)	-0,612 (0,045)	-0,442 (0,174)

Foi constatada uma relação negativa entre a sobrevivência e o crescimento das plantas. A TCR em diâmetro e biomassa explicaram respectivamente 62 e 40% da variação na sobrevivência das mudas 1 ano após o plantio (Figura 3a-b). Com relação à sobrevivência das mudas em médio prazo, a TCR em diâmetro e biomassa explicaram respectivamente 65 e 44% da variação na sobrevivência 4,5 anos após o plantio (Figura 3c-d). O tamanho final das plantas após 30 semanas de crescimento nas parcelas se relacionou negativamente com a riqueza de espécies colonizando espontaneamente as parcelas 4,5 anos após o plantio. A biomassa aérea e o diâmetro do caule final explicaram respectivamente 47 e 37% da variação na riqueza de espécies colonizando as parcelas (Figura 4a-b). A proporção de indivíduos de cada espécie plantados nas parcelas com sinais de fenofases reprodutivas se relacionou negativamente com a variação no potencial hídrico (entre os períodos chuvoso e seco) e positivamente com a biomassa final. A variação no potencial hídrico e a biomassa final explicaram 37 e 42% da variação na proporção de indivíduos reproduzindo nas parcelas (Figura 5a-b). A biomassa final também explicou 44% da variação no recrutamento de plântulas e plantas jovens, havendo uma relação positiva entre essas duas variáveis (Figura 5c).

As espécies com distribuição restrita diferiram significativamente das espécies amplamente distribuídas apenas em relação à TCR em biomassa (teste de Mann-Whitney U: 3,0; $p = 0,038$). As espécies endêmicas apresentaram crescimento em biomassa mais rápido (média \pm erro padrão: $0,142 \pm 0,012 \text{ g.g}^{-1}.\text{semana}^{-1}$) que espécies amplamente distribuídas (média \pm erro padrão: $0,106 \pm 0,016 \text{ g.g}^{-1}.\text{semana}^{-1}$). Por outro lado, espécies restritas e amplas exibiram performances semelhantes em relação a todas outras variáveis medidas ($p > 0,05$).

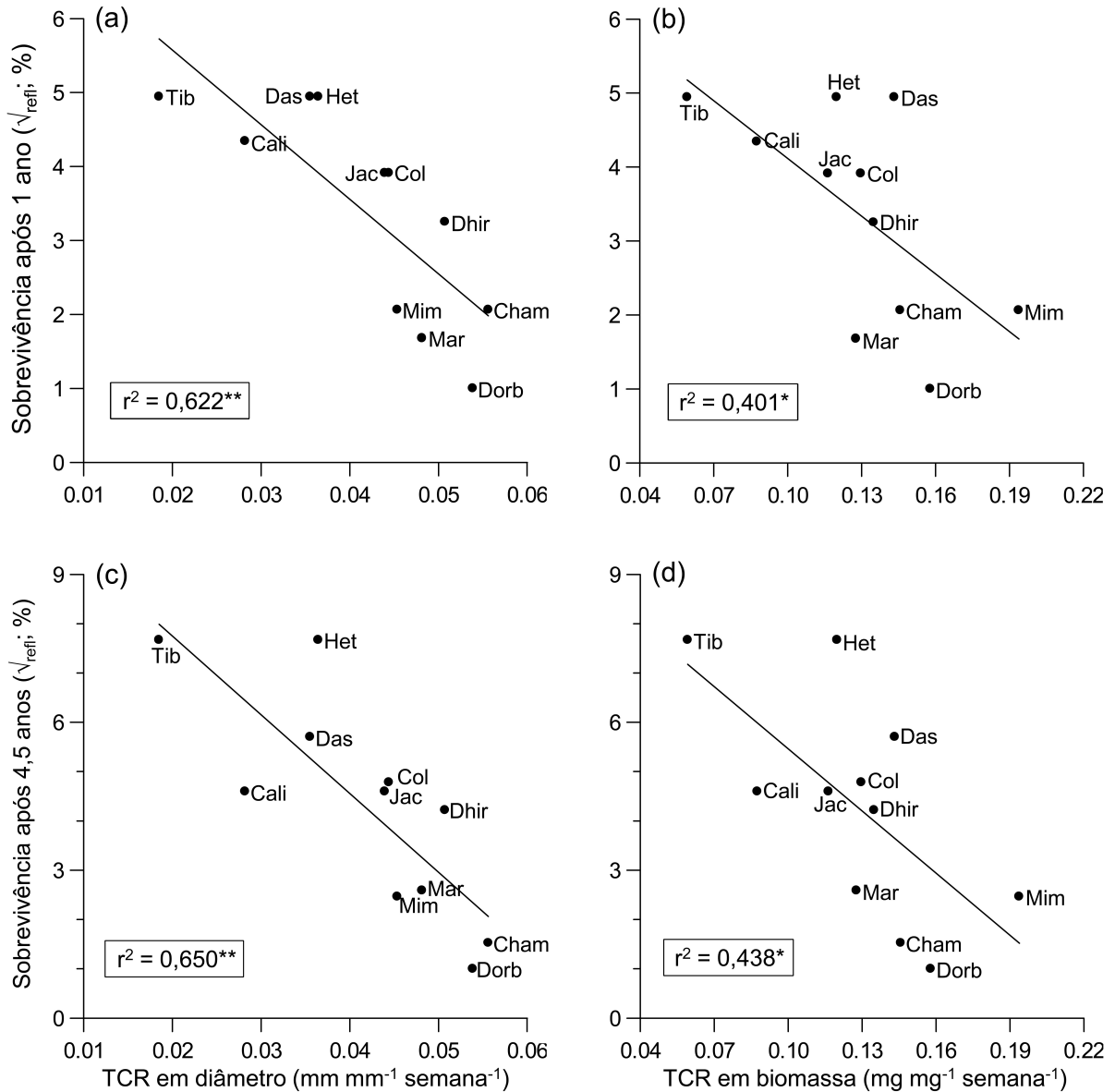


Fig. 3 Relação entre a sobrevivência das plantas após um ano do plantio em área degradada quartzítica e (a) a taxa de crescimento relativo em diâmetro do caule, (b) a taxa de crescimento relativo em biomassa aérea, e entre a sobrevivência após 4,5 anos do plantio e (c) a TCR em diâmetro, (d) a TCR em biomassa. Transformação das variáveis indicada quando aplicável. $\sqrt{v_{refl}}$: raiz quadrada aplicada na variável refletida (veja detalhes em Métodos). São mostradas a linha de regressão, o coeficiente de determinação e a significância da relação. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$. Pontos representam a média de cada espécie ($n = 11$). Veja a Tabela 1 para os códigos de abreviação das espécies

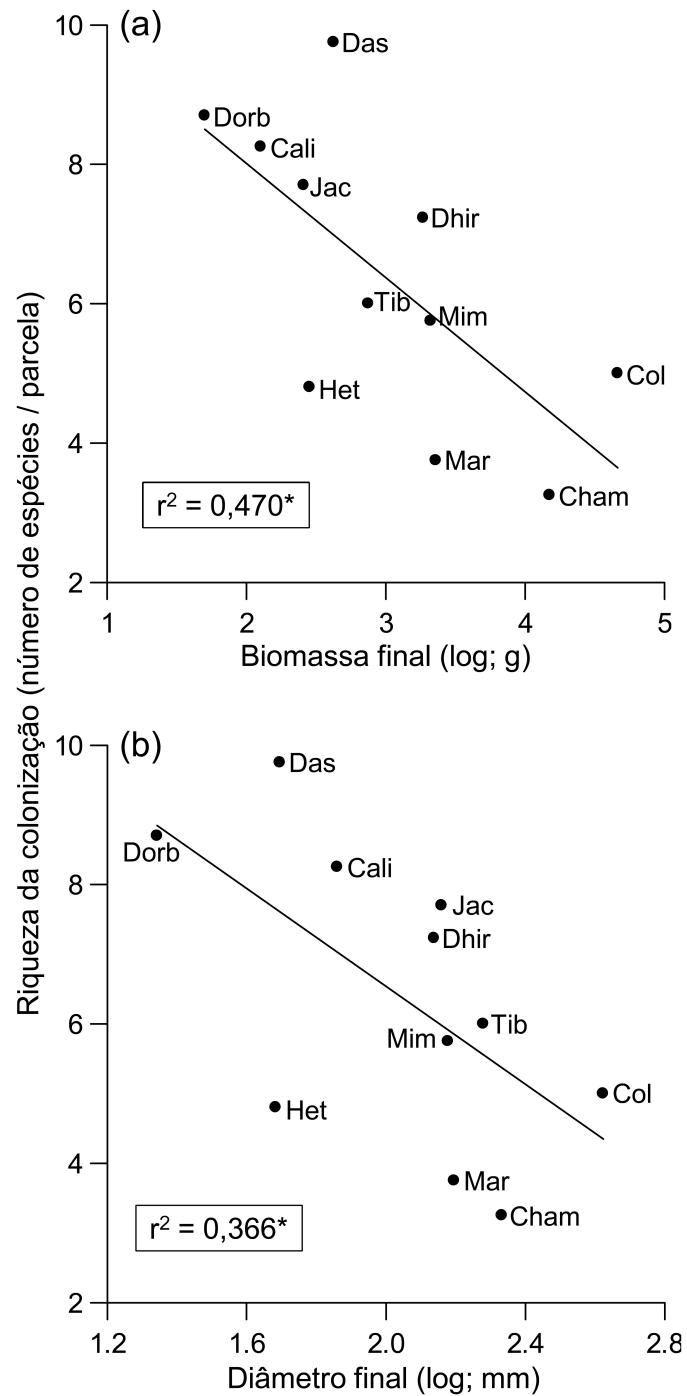


Fig. 4 Relação entre a riqueza média de espécies colonizando espontaneamente as parcelas com cada espécie plantada e (a) a biomassa aérea após 30 semanas do plantio e (b) o diâmetro do caule após 30 semanas do plantio em área degradada quartzítica. Transformação das variáveis indicada quando aplicável. São mostradas a linha de regressão, o coeficiente de determinação e a significância da relação. *: $p < 0,05$. Pontos representam a média de cada espécie ($n = 11$). Veja a Tabela 1 para os códigos de abreviação das espécies

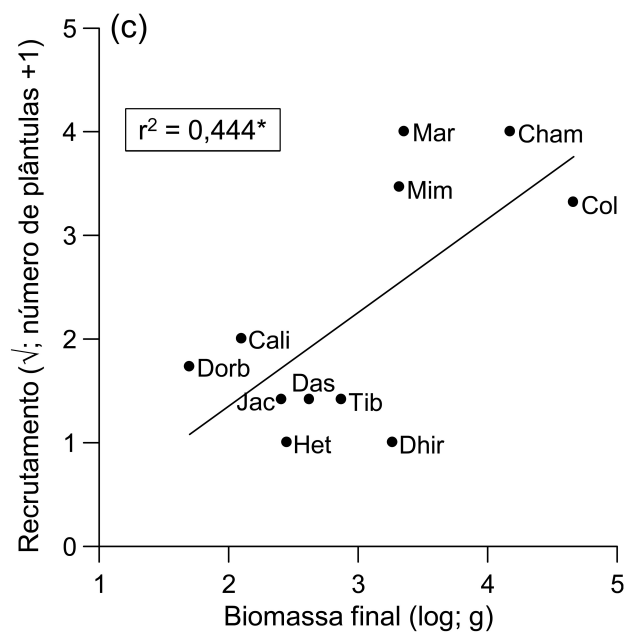
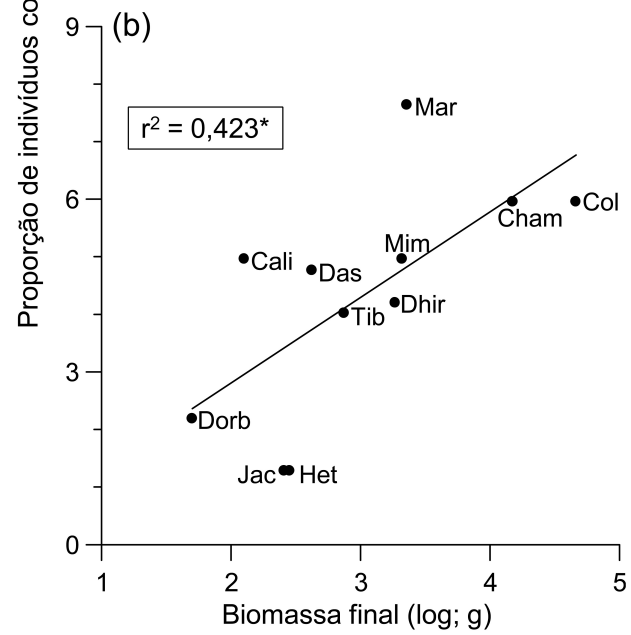
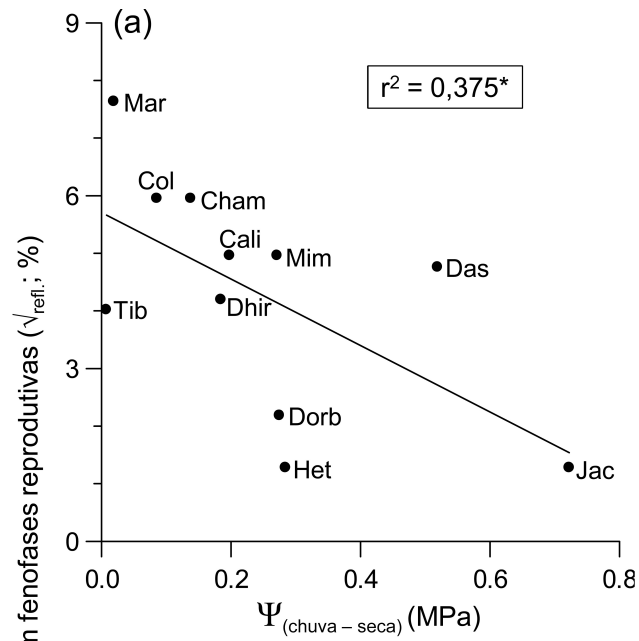


Fig. 5 Relação entre a proporção de indivíduos de cada espécie apresentando sinais de fenofases reprodutivas e (a) a diferença entre o potencial hídrico na época chuvosa e seca, e (b) a biomassa aérea após 30 semanas do plantio. (c) relação entre o recrutamento de plântulas e plantas jovens nas parcelas com cada espécie plantada e a biomassa aérea após 30 semanas do plantio. Transformação das variáveis indicada quando aplicável. $\sqrt{\text{refl.}}$: raiz quadrada aplicada na variável refletida (veja detalhes em Métodos). São mostradas a linha de regressão, o coeficiente de determinação e a significância da relação. *: $p < 0,05$. Pontos representam a média de cada espécie ($n = 11$). Veja a Tabela 1 para os códigos de abreviação das espécies

Discussão

A comparação interespecífica do desempenho dos arbustos plantados em área degradada quartzítica mostrou que em geral espécies de crescimento mais lento apresentaram maior sobrevivência, havendo maior mortalidade nas espécies com taxa de crescimento mais rápido. Tal observação está de acordo com as predições clássicas das estratégias de economia de recursos (Aerts & van der Peijl 1993; Grime et al. 1997; Díaz et al. 2004) e corrobora a hipótese central deste estudo, de que haja uma relação negativa entre a taxa de crescimento relativo e a sobrevivência de espécies arbustivas de ambiente com alta incidência luminosa e baixa disponibilidade de nutrientes.

Embora exista um grande número de exemplos de *trade-off* entre crescimento e sobrevivência de animais (Mangel & Stamps 2001), no que se refere aos vegetais, quase todos os exemplos relativos a este *trade-off* se restringem às plântulas e plantas jovens de espécies arbóreas de ecossistemas florestais (e.g., Kitajima 1994; Dalling & Hubbel 2002; Wright et al. 2003, 2010; Poorter & Bongers 2006; Poorter et al. 2008). Nesses ambientes, a dinâmica de distúrbios que geram clareiras criam gradientes de disponibilidade luminosa que beneficiam distintamente espécies ao longo de um continuum cujos extremos são as espécies tolerantes a sombra (com crescimento lento e alta sobrevivência em situação de baixa luminosidade) e

espécies pioneiras (com crescimento rápido e alta mortalidade em situação de maior luminosidade). Os mecanismos subjacentes a este *trade-off* se relacionam a diferenças no investimento relativo em defesas contra herbívoros e patógenos, na densidade de estruturas lenhosas e em atributos foliares relacionados com o espectro de economia foliar (King et al. 2006; Poorter & Bongers 2006; Sterck et al. 2006; Myers & Kitajima 2007). Mesmo nesses ambientes florestais onde a disponibilidade luminosa exerce papel chave, há indicações de que fatores relacionados com a umidade e fertilidade do solo também influenciem no desempenho de crescimento e sobrevivência das espécies (Pearson et al. 2003; Russo et al. 2008). Visto que condições estressantes podem resultar de carência ou excesso de luminosidade, água, nutrientes ou temperatura (Grime 1977), espera-se que em diversos habitats com variadas pressões seletivas seja possível detectar esta relação negativa entre crescimento e tolerância a estresses. Concordando com isso, Loehle (1998) relata um *trade-off* entre a taxa de crescimento em altura e a tolerância ao congelamento como provável causa dos limites norte e sul em espécies arbóreas. Embora raros, existem alguns exemplos na literatura que mostram o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência em comunidades não florestais, como em plantas anuais do deserto de Sonora, USA (Angert et al. 2009), em plantas perenes de menor estatura que formam rosetas (Metcalf et al. 2006) e em espécies arbustivas do Karoo semi-árido, África do Sul (Wiegand et al. 2000). Embora não tenham avaliado a mortalidade das plantas, o estudo em larga escala de Lind et al. (2013) mostrou fortes evidências de que em ecossistemas campestres haja efetivamente um *trade-off* entre o crescimento e o investimento em defesas anti-herbivoria. Pérez-Ramos et al. (2013) relataram maior sobrevivência e resistência ao estresse hídrico em gramíneas do extremo conservativo do espectro de economia de recursos. Embora diferentes atributos possam estar envolvidos na redução da taxa de crescimento em resposta a limitação por luz ou nutrientes (Ryser & Wahl 2001), há indicações de que o estresse hídrico ou nutricional resulte em síndromes

convergentes nos atributos das plantas (Díaz et al. 2004). Visto que existem fortes evidências de que o espectro de economia de recursos (i.e., eixo contínuo entre os extremos de estratégia conservativa e aquisitiva) seja largamente independente da forma de crescimento, afinidade taxonômica, características do ambiente e localização geográfica (Reich et al. 1999; Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004), é provável que a raridade de relatos de *trade-off* entre crescimento e sobrevivência em espécies não arbóreas seja uma simples decorrência da escassez de estudos dessa natureza em ecossistemas abertos (e.g. desertos, campos e savanas).

Não encontramos indícios de que a capacidade de resistência ao estresse hídrico tenha relação com o crescimento e sobrevivência dos arbustos na área degradada. Este resultado pode ser consequência do fato de que em geral todas as espécies avaliadas se mostraram relativamente resistentes ao déficit hídrico na época seca. Mesmo a espécie mais sensível (*J. caroba*) apresentou uma diferença pequena entre o potencial hídrico na época chuvosa e seca (0,72 MPa). Reforçando esta observação, embora o plantio na área degradada (cujo solo é arenoso quartzítico com baixa capacidade de retenção de água, veja Negreiros et al. 2009) tenha sido feito no auge da estação seca e as mudas tenham sido irrigadas por apenas 15 minutos a cada dez dias, em nenhuma espécie foi constatado quaisquer sinais de murcha ou dessecação da parte vegetativa. Além disso, não houve mortalidade em nenhuma espécie nos primeiros três meses (i.e. no período seco; dados não mostrados).

A sobrevivência e crescimento dos arbustos em área degradada variaram de maneira independente em relação ao tamanho das plantas ao final da avaliação. Este resultado está de acordo com estudos comparativos em larga escala mostrando que o eixo de variação relacionado com o tamanho (altura das plantas e massa seca foliar) é ortogonal ao eixo relacionado com o espectro de economia de recursos (Díaz et al. 2004; Cerabolini et al. 2010). As espécies com maior biomassa aérea apresentaram maior proporção de indivíduos reproduzindo e conseqüentemente recrutando um maior número de plântulas. Por outro lado,

houve uma maior riqueza de espécies recolonizando espontaneamente as parcelas em que foram plantadas espécies com menor biomassa aérea, diâmetro e menos resistentes ao déficit hídrico. Estas espécies de tamanho reduzido atuaram de forma mais consistente como plantas-berçário, facilitando o processo de sucessão nessas áreas degradadas sujeitas a alto estresse ambiental (Padilla & Pugnaire 2006). Há evidências de que os atributos relacionados com a fase regenerativa (reprodução, dispersão de sementes e recrutamento) tenham em geral pouca associação com atributos relacionados com a taxa de crescimento e dessa forma com o eixo de economia de recursos (Lavorel & Garnier 2002). Portanto, espécies que ocupam uma posição semelhante no continuum de crescimento / sobrevivência contribuíram de diferentes maneiras no recrutamento de plântulas e facilitação dos processos de sucessão, resultando em uma maior complexidade estrutural e funcional nessas comunidades extremamente diversas de campo rupestre.

O desempenho das espécies não foi influenciado pela distribuição geográfica das mesmas, embora o crescimento em biomassa tenha sido mais rápido nas espécies endêmicas. Visto que a especificidade do solo é uma característica comum em espécies endêmicas (Kruckeberg & Rabinowitz 1985), a pobreza nutricional do solo quartzítico na área degradada pode ter sido relativamente menos restritiva para o crescimento das espécies endêmicas, adaptadas à crônica improdutividade do habitat do campo rupestre. Por outro lado, os resultados observados não sugerem que o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência tenha relação com o endemismo das plantas, pois nem a sobrevivência a curto e médio prazo, nem o crescimento em diâmetro foram influenciados pela distribuição geográfica das espécies avaliadas.

A relação negativa entre crescimento e sobrevivência tem sido bem documentada no caso em que se compara a sobrevivência em condições de estresse (e.g. carência de luminosidade) com o crescimento em condições favoráveis (e.g. luminosidade adequada).

Entretanto, potencialmente o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência também pode ser detectado em um mesmo habitat ou condição ambiental (e.g. Russo et al. 2008). Este foi o caso do presente estudo, pois em uma mesma condição (área degradada quartzítica) os arbustos simpátricos e adaptados a crônica deficiência nutricional mostraram distintas capacidades de crescimento e persistência. Embora de uma maneira geral a vegetação de campo rupestre esteja sujeita a fortes rigores ambientais e estresses (e.g. extrema deficiência nutricional, alta luminosidade, e pronunciada seca sazonal), existem inúmeras variações no micro-relevo e na textura do solo que alteram o regime hídrico, microclimático e nutricional em reduzida escala espacial que geram e suportam complexos mosaicos de vegetação (Medina & Fernandes 2007; Carvalho et al. 2012). Argumentamos aqui que a interação entre esta rica heterogeneidade ambiental e as características intrínsecas de economia de recursos das espécies de campo rupestre (posição relativa no continuum de crescimento e sobrevivência) deve exercer um papel fundamental nos mecanismos responsáveis pela partição de nichos e coexistência da enorme diversidade de espécies nesse ecossistema.

Referências Bibliográficas

- Aerts R, van der Peijl MJ (1993) A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* 66:144–147
- Aerts R, Chapin FS (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res* 30:1–67
- Angert AL, Huxman TE, Chesson P, Venable DL (2009) Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *P Natl Acad Sci USA* 106:11641–11645
- Arendt JD (1997) Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q Rev Biol* 72:149–177
- Baraloto C, Goldberg D, Bonal D (2005) Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86:2461–2472
- Barneby R.C. (1991) *Sensitivae Censitae*. A description of the genus *Mimosa* Linnaeus (Mimosaceae) in the New World. *Mem New York Botan G* 65:1–835

- Barneby R.C. (1998) Silk Tree, Guanacaste, Monkey's earring. A generic system for the synandrous Mimosaceae of the Americas. *Mem New York Botan G* 74:1–223
- Benites VM, Schaefer CER, Simas FNB, Santos HG (2007) Soil associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Rev Bras Bot* 30:569–577
- Bigler C, Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos* 118:1130–1138
- Byers JE, Cuddington K, Jones CG, Talley TS, Hastings A, Lambrinos JG, Crooks JA, Wilson WG (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol Evol* 21:493–500
- Carvalho F, Souza FA, Carrenho R, Moreira FMS, Jesus EC & Fernandes GW (2012) The mosaic of habitats in the high-altitude Brazilian rupestrian fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Soil Ecol* 52:9–19
- Cavalcanti TB (1990) Flora da Serra do Cipó: Lythraceae. *Bol Bot USP* 12:67–93
- Cerabolini BEL, Brusa G, Ceriani RM, de Andreis R, Luzzaro A, Pierce S (2010a) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecol* 210:253–261
- Chapin FS, Autumn K, Pugnaire F (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am Nat* 142:578–592
- Chiariello NR, Mooney HA, Williams K (1989) Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In: Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW (eds) *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, London, pp 327–365
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899
- Dalling JW, Hubbell SP (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J Ecol* 90:557–568
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J Veg Sci* 15:295–304
- Echternacht L, Trovó M, Oliveira CT, Pirani JR (2011) Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora* 206:782–791
- Fortunato RH (1995) A new species of *Collaea* (Leguminosae: Papilionoideae: Phaseoleae: Diocleinae) from Brazil. *Kew Bull* 50:795–799
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP & Aerts R (2010) Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *J Ecol* 98:362–373
- Gomes V, Madeira JA, Fernandes GW, Lemos Filho JP (2001) Seed dormancy and germination of sympatric species of *Chamaecrista* (Leguminosae) in a rupestrian field. *Int J Ecol Environ Sci* 27:191–197

- Gilbert B, Wright SJ, Muller-Landau HC, Kitajima K, Hernández A (2006) Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87:1281–1288
- Giulietti AM, Pirani JR, Harley RM (1997) Espinhaço range region, eastern Brazil. In: Davis SD, Heywood VH, Herrera-MacBryde O, Villa-Lobos J, Hamilton AC (eds) *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. WWF/IUCN, Cambridge, pp 397–404
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat* 111:1169–1194
- Grime JP, Campbell BD (1991) Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. In: Mooney HA, Winner WE, Pell EJ (eds) *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, San Diego, pp 143–159
- Grime JP, Pierce S (2012) *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester
- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79:259–281
- Irwin HS, Barneby RC (1982) The American Cassiinae: a synoptical revision of the Leguminosae tribe Cassieae subtribe Cassiinae in the New World. *Mem New York Botan G* 35:1–918
- King DA, Davies SJ, Nur Supardi MN (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *J Ecol* 94:670–680.
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428
- Kneitel JM, Chase JM (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol Lett* 7:69–80
- Kruckeberg AR, Rabinowitz AR (1985) Biological aspects of endemism in higher plants. *Annu Rev Ecol Syst* 16:447–479
- Lambers H, Poorter H (2004) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv Ecol Res* 34:283–362
- Lavorel S & Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 16:545–556
- Le Stradic S (2012) *Composition, phenology and restoration of campo rupestre mountain grasslands - Brazil*. PhD Thesis, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Avignon, France & Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.
- Le Stradic S, Buisson E, Negreiros D, Campagne P, Fernandes GW (2013) The role of native woody species on the restoration of *campos rupestres* in quarries. *Appl Veg Sci* (submetido)

- Lind EM, Borer E, Seabloom E, Adler P, Bakker JD, et al. (2013) Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm. *Ecol Lett* 16:513–521
- Loehle C (1996) Optimal defensive investments in plants. *Oikos* 75:299–302
- Loehle C (1998) Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *J Biogeogr* 25:735–742
- Lohmann LG, Pirani JR (1998) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bignoniaceae. *Bol Bot USP* 17:127–153
- Madeira J, Fernandes GW (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó. *J Trop Ecol* 15:463–479
- Mamede MCH (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Malpighiaceae. *Bol Bot USP* 9:157–198
- Mangel M, Stamps J (2001) Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth. *Evol Ecol Res* 3:583–593
- Martins AB, Goldenberg R, Semir J (2009) Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Melastomataceae. *Bol Bot USP* 27:73–96
- McGraw JB, Garbutt K (1990) The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends Ecol Evol* 5:251–254
- Medina BMO, Fernandes GW (2007) The potential of natural regeneration of rocky outcrop vegetation on rupestrian field soils in "Serra do Cipó", Brazil. *Rev Bras Bot* 30:665–678
- Metcalf CJE, Rees M, Alexander JM, Rose K (2006) Growth–survival trade-offs and allometries in rosette-forming perennials. *Funct Ecol* 20:217–225
- Myers BJ (1988) Water stress integral – a link between short-term stress and long term growth. *Tree Physiol* 4:315–323
- Myers JA, Kitajima K (2007) Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *J Ecol* 95:383–395
- Negreiros D, Moraes MLB, Fernandes GW (2008) Caracterização da fertilidade dos solos de quatro espécies de leguminosas de campos rupestres, Serra do Cipó, MG, Brasil. *R C Suelo Nutr Veg* 8:30–39
- Negreiros D, Fernandes GW, Silveira FAO, Chalub C (2009) Seedling growth and biomass allocation of endemic and threatened shrubs of rupestrian fields. *Acta Oecol* 35:301–310
- Negreiros D, Fernandes GW, Berbara RLL, Rodarte LHO, Barbosa NPU (2011) Caracterização físico-química de solos quartzíticos degradados e áreas adjacentes de campo rupestre na Serra do Cipó, MG, Brasil. *Neotrop Biol Conserv* 6:156–161

- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecol Biogeogr* 18:137–149
- Padilla FM, Pugnaire FI (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front Ecol Environ* 4:196–202
- Pearson TRH, Burslem D, Goeriz RE, Dalling JW (2003). Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* 137:456–465
- Pérez-Ramos I.M., Volaire F., Fattet M., Blanchard A. & Roumet C. (2013) Tradeoffs between functional strategies for resource-use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environ Exp Bot* 87:126–136
- Pierce S, Vianelli A, Cerabolini B (2005) From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. *Funct Ecol* 19:763–776.
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, et al. (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955–1969
- Roque N, Pirani JR (1997) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Compositae - Barnadesieae e Mutisieae. *Bol Bot USP* 16:151–185
- Ruiz-Jaen MC, Aide TM (2005) Restoration success: how is it being measured? *Restor Ecol* 13:569–577
- Russo S, Brown P, Tan S, Davies SJ (2008) Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *J Ecol* 96:192–203
- Ryser P, Wahl S (2001) Interspecific variation in RGR and the underlying traits among 24 grass species grown in full daylight. *Plant Biology* 3:426–436
- Saha S, Strazisar TM, Menges ES, Ellsworth P, Sternberg L (2008) Linking the patterns in soil moisture to leaf water potential, stomatal conductance, growth, and mortality of dominant shrubs in the Florida scrub ecosystem. *Plant Soil* 313:113–127
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339–346
- Seiwa K (2007) Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest. *Ann Bot (London)* 99:537–544

- Sterck FJ, Poorter L, Schieving F (2006) Leaf traits determine the growth–survival trade-off across rain forest tree species. *Am Nat* 167:758–765
- Suzuki RO, Numata S, Okuda T, Nur Supardi MN, Kachi N (2009) Growth strategies differentiate the spatial patterns of 11 dipterocarp species coexisting in a Malaysian tropical rain forest. *J Plant Res* 122:81–93
- Valladares F, Martinez-Ferri E, Balaguer L, Perez-Corona E, Manrique E (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol* 148:79–91
- Walters MB, Reich PB (1996) Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77:841–853
- Wiegand T, Milton SJ, Esler KJ, Midgley GF (2000) Live fast, die young: estimating size-age relations and mortality pattern of shrubs species in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant Ecol* 150:115–131
- Willby NJ, Pulford ID, Flowers TH (2001) Tissue nutrient signatures predict herbaceous-wetland community responses to nutrient availability. *New Phytol* 152:463–481
- Wright IJ, Westoby M (2003) Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Funct Ecol* 17:10–19
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft N, Reich P, Wright IJ, et al. (2010) Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. *Ecology* 91:3664–3674

Capítulo IV

Growth-survival tradeoff in the widespread tropical shrub *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) in response to a nutrient gradient

Daniel Negreiros^{1,*}, Daniela Esteves¹, G. Wilson Fernandes¹, Ricardo L. L. Berbara², Yumi Oki¹, Marcelo Vichiato¹ & Clarissa Chalub¹

¹ Ecologia Evolutiva e Biodiversidade/DBG, CP 486, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970. Belo Horizonte, MG, Brasil.

² Laboratório de Biologia de Solos/DS, Instituto de Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 23851-970. Seropédica, RJ, Brasil.

* *Corresponding Author*; e-mail: negreiros.eco@gmail.com

Running headline: Growth-survival tradeoff in a tropical shrub

Manuscrito aceito para publicação na Tropical Ecology, vol. 55 (2) 2014

Abstract: *Baccharis dracunculifolia* DC. (Asteraceae) is a widely distributed species colonizing environments with a wide range of nutritional conditions, ranging from low fertility degraded areas to high fertility agriculture fields. The goal of this study was to evaluate the survival and early growth of *B. dracunculifolia* seedlings grown across a gradient of nutrient availability. This study was conducted in a greenhouse located at the Serra do Cipó, southeastern Brazil. Seedling survival, biomass partitioning and growth rate were recorded every 15 days, between 30 and 90 days after transplanting in soils with increasing nutritional availability. It was found reduced seedling survival and higher biomass accumulation and growth rate with increasing nutrient availability indicating a clear trade-off between these parameters. There are evidences that the high phenotypic variability shown by *B. dracunculifolia* seedlings may play an important role in the capacity of this species to colonize disturbed areas with contrasting nutrient availability conditions.

Key words: Cerrado, nutritional gradient, phenotypic variability, ruderal, rupestrian grasslands, seedling growth, stress resistance.

Introduction

The Brazilian Savanna (Cerrado) and the Atlantic Rainforest stand out among priority biomes for conservation, due to an extraordinary species richness and high endemism, associated with intense rates of habitat loss (Myers *et al.* 2000). Deforestation, frequent fires and exotic species invasion are among the main impacts of anthropogenic origin that threaten the Cerrado biome (Klink & Machado 2005). In the disturbed areas resulting from these impacts the regeneration process begins with the dominance of pioneer species that often play a facilitating role in the establishment of species in the following successional stages, and

consequently assist in the regeneration of the plant community (Baider *et al.* 2001; Olson & Fletcher 2000).

The Cerrado and Atlantic Rainforest hosts many species of *Baccharis* (Asteraceae), among which *Baccharis dracunculifolia* is perhaps the most frequent. Several species of *Baccharis* are regarded as pioneers and play an important role in the regeneration and colonization of disturbed areas, such as *B. reticularia*, *B. glaziovii* and *B. platypoda* (Safford 2001), *B. pilularis* (Ackerly 2004), *B. trinervis* (Quintana-Ascencio *et al.* 1996), *B. halimifolia* (Olson & Fletcher 2000), *B. linearis* (Holmgren *et al.* 2000), *B. salicina* (Skousen *et al.* 1990), *B. myrsinites* (Slocum *et al.* 2004), *B. cassinefolia* (Salimon & Negrelle 2001), *B. concinna* (Fernandes *et al.* 2007) and *B. dracunculifolia* (Baider *et al.* 2001; Galindez *et al.* 2009; Gomes & Fernandes 2002; Müller *et al.* 2007; Overbeck & Pfadenhauer 2007; Tabarelli & Mantovani 1999). Furthermore, many species of *Baccharis* have been used in the rehabilitation of degraded areas by mining (Day & Ludeke 1980; Mendez & Maier 2008) and phytoremediation of contaminated soils (Haque *et al.* 2008) due to their capacity to adapt to soils with low nutrient availability, high toxicity and contamination by heavy metals (Karrfalt & Olson 2008). In Brazil, although several authors have reported the importance of *B. dracunculifolia* in regenerating disturbed areas (Barbosa & Pizo 2006; Frenedo 2004; Santos *et al.* 2008), this species has not yet been used in ecological restoration programs.

Baccharis dracunculifolia is an evergreen widespread dioecious perennial shrub native from southwestern and southern Brazil, Argentina, Paraguay, Uruguay and Bolivia (Barroso 1976). This species have traits commonly associated to colonizers and invasive plants, such as a large production of wind dispersed achenes and an efficient establishment and growth on disturbed habitats (Frenedo 2004; Gomes & Fernandes 2002). Besides this great capacity of dispersion, this species spontaneously colonizes environments with a wide range of nutritional conditions, ranging from extremely low fertility degraded areas due to mining (Santos *et al.*

2008) to high fertility agriculture fields (Macedo *et al.* 2003). Species adapted to environments with low resource availability have more “conservative” traits that enhance resource use efficiency and maximize survival at the expenses of vegetative growth (Arendt 1997). Such species tend to show a stress resistance syndrome (Chapin *et al.* 1993) characterized by a set of traits such as an inherently slow growth rate, even when provided with optimal levels of nutrients (Aerts & Chapin 2000; Negreiros *et al.* 2009), and low phenotypic variation, which may manifest as a low response to differences in nutrient availability (Aerts & Chapin 2000; Bloom *et al.* 1985). These traits have important adaptive value, because they provide increased survival in conditions of resource (e.g., nutrients, water or light) limitation (Lortie & Aarssen 1996; Pearson *et al.* 2003). On the other hand, environments with high nutrient availability and subjected to frequent episodes of disturbance tend to favour the development of ruderal species. These plants have rapid growth and a consequent low investment in functions related to the conservative use of resources acquired to ensure greater survival under adverse conditions (Grime *et al.* 1997). The ruderal strategy is attributed to plants with efficient colonizing capacity (Bullock *et al.* 2001), typically found during early successional stages (Körner & Jeltsch 2008).

Dalling & Hubbell (2002) reported a trade-off between growth and susceptibility to herbivores in Neotropical pioneer species. Other studies with woody species of tropical forests at seedling stage also showed a negative relationship between growth and survival (Gilbert *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2003; Wright *et al.* 2010). While these studies documented this trade-off at the inter-specific context, it was rarely investigated within a species (but see Seiwa 2007). Since *B. dracunculifolia* colonize efficiently a wide range of habitats (ranging from low to high soil fertility), we expect that this species is capable of responding differentially in widely contrasting conditions of nutrient availability, maximizing either survival or vegetative growth depending on the substrate fertility level. The goal of this study

was experimentally evaluate the survival and early growth of *B. dracunculifolia* seedlings submitted to a gradient of nutrient availability. Here three hypotheses were examined: (1) Seedlings of *B. dracunculifolia* show higher survival at lower nutrient availability. Since this species occur in sites with contrasted nutritional availability, it is expected that in conditions of low fertility it will show attributes that maximize survival at the expenses of vegetative growth (Arendt 1997; Coley *et al.* 1985; Warembourg & Estelrich 2001). (2) Seedlings of *B. dracunculifolia* express a higher biomass and growth rate under higher nutrient availability conditions than low nutrient availability conditions. It is expected that *B. dracunculifolia* would display a higher growth rate under high fertility, due to its ruderal characteristics (Grime & Mackey 2002; Gutschick & BassiriRad 2003). (3) Biomass partitioning to the roots of seedlings is positively related to decreased nutrient availability. Under conditions of greater nutrient limitation, there must be higher biomass allocation to the roots, in order to optimize the growth process (Bloom *et al.* 1985; Lilienfein *et al.* 2001).

Materials and methods

Study area

This study was conducted in a greenhouse located at the Reserva Natural Particular Vellozia (lat 19° 16' 45.7" S, long 43° 35' 27.8" W), Serra do Cipó, Minas Gerais, southeastern Brazil. Serra do Cipó is located in the southern portion of the Espinhaço mountain range. The predominant vegetation type is the rupestrian grassland, a rocky montane savanna where plants are mainly sclerophyllous and herbaceous with scattered shrubs and trees comprising a mosaic of habitats (Giulietti *et al.* 1997). The soils are generally shallow, coarse textured, with high Al³⁺, very low nutrient content and varying amounts of organic matter (Negreiros *et al.* 2008). The climate is mesothermic with dry winters and rainy

summers, the average annual temperature is 21°C and precipitation is 1600 mm (Marques *et al.* 2000).

Early seedling growth along a soil nutrient gradient

The achenes of *B. dracunculifolia* were obtained from six adult individuals found in the rupestrian grasslands near the study area, in February 2008. The achenes were germinated on a sand/vermiculite (1/1, v/v) under full sunlight. Seedlings with one pair of leaves were transplanted to the experimental plastic pots (4.8 dm³) filled with 4 Kg of soil (see below), sixty days after germination.

The greenhouse-grown seedlings were exposed to a nutrient availability gradient, arranged in a complete randomized experimental design (7 treatments × 36 replicates). The applied treatments are detailed in Table 1.

Table 1. Description of experimental treatments. Full-strength nutrient solution according to Novais *et al.* (1991).

Treatment	Substrate	Liming	Fertilization
Rupestrian	Rupestrian grasslands soil	No	No
Cerrado	Cerrado soil	No	No
Liming	Cerrado soil	Yes	No
Nutri (0.01x)	Cerrado soil	Yes	10 ⁻² dilution of nutrient solution
Nutri (0.1x)	Cerrado soil	Yes	10 ⁻¹ dilution of nutrient solution
Nutri (1x)	Cerrado soil	Yes	Full-strength nutrient solution
Nutri (2x)	Cerrado soil	Yes	Twice full-strength nutrient solution

The substrate used in the Rupestrian treatment was a nutrient-poor soil, Lithic Ustorthents Entisols (Soil Survey Staff 1999) from an area of occurrence of adult *B. dracunculifolia* plants, in a quartzitic rupestrian grassland, near the study site. Cerrado soil

used for other treatments was a Typic Haplustox (Soil Survey Staff 1999). Soils of this treatment were obtained in a cerrado area 10 km away from the study area. Both soils were dried at air temperature and sieved (4 mm sieve) to remove large gravel fragments, and then subsampled for chemical and physical analyses (Table 2). The nutrient concentration applied on each treatment is detailed in Table 3.

Table 2. Chemical and physical properties of soils used as substrates for early growth of *Baccharis dracunculifolia*.

Parameter	Rupestrian grasslands soil	Cerrado soil
pH (H ₂ O)	4.91	4.93
Organic matter content (%)	4.35	1.15
P (mg/dm ³)	< 0.01	< 0.01
K (cmol _c /dm ³)	0.04	0.13
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³)	0.08	1.06
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³)	< 0.001	0.12
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³)	0.10	0.87
Al saturation (%)	45.5	39.9
Base saturation (%)	1.8	20.4
Effective CEC (cmol _c /dm ³)	0.22	2.18
Zn (mg/dm ³)	0.85	2.6
Fe (mg/dm ³)	64.1	16.1
Mn (mg/dm ³)	0.1	2.9
Cu (mg/dm ³)	1.75	0.45
B (mg/dm ³)	0.11	0.04
S (mg/dm ³)	57.1	24.4
Sand (%)	49	27
Silt (%)	24	27
Clay (%)	27	46

Table 3. Concentration of applied nutrients ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) at each treatment of nutrient availability gradient.

	Rupestrian	Cerrado	Liming	Nutri (0.01x)	Nutri (0.1x)	Nutri (1x)	Nutri (2x)
N	-	-	-	1	10	100	200
P	-	-	-	3	30	300	600
K	-	-	-	1.5	15	150	300
Ca	-	-	209	209	209	209	209
Mg	-	-	110	110	110	110	110
S	-	-	-	0.4	4	40	80
Zn	-	-	-	0.04	0.4	4	8
Fe	-	-	-	0.015	0.15	1.5	3
Mn	-	-	-	0.036	0.36	3.6	7.2
Cu	-	-	-	0.013	0.13	1.3	2.6
B	-	-	-	0.008	0.08	0.8	1.6
Mo	-	-	-	0.0015	0.015	0.15	0.3

Liming was performed 60 days before transplanting to improve base saturation values to 50 %. The phosphorus (P) source was applied 30 days after liming, and the other nutrients applied as solution immediately before transplanting. The nitrogen (N) and potassium (K) sources were applied three times at monthly intervals, beginning 30 days after transplanting (Novais *et al.* 1991). Manual weeding to remove invasive plants was performed twice a month. The greenhouse was covered by 30 % shade cloth and seedlings were irrigated by micro-dispersion for 5 min, two times a day, with a total of 3.9 mm of water per day.

Seedling survival was recorded every 15 days, between 30 and 90 days after transplanting. At the end of the experiment (90 days after transplanting), ten individuals of each treatment were randomly selected to evaluate biomass production of the plant components (leaf, stem and root). Since treatment Nutri (2x) did not have the minimum of 10

individuals, all individuals were sampled (n=8). A destructive biomass sample was made by splitting the aerial part into leaves and stems. For the root collection, a careful washing with running water was carried out until the substrate was completely removed. To determine the dry biomass production each plant component was bagged, frozen and then dried at 70 °C until constant weight. Finally, biomass was weighed in an analytical scale (0.001 g precision), following Chiariello *et al.* (1989).

To evaluate biomass partition between underground and aerial parts, root/shoot ratio was calculated following Hunt (1982). To evaluate the relative growth rate (RGR), non-destructive measures were made at the beginning and at the end of the experiment (30 and 90 days after transplanting, respectively). Primary shoot length and leaf number of each surviving individual were recorded on these two dates. Since the mortality differed between treatments, the number of replicates used to calculate the RGR was 30, 28, 21, 21, 26, 11 and 8 individuals respectively in the treatments Rupestrian, Cerrado, Liming, Nutri (0.01x), Nutri (0.1x), Nutri (1x) and Nutri (2x). The RGR was calculated according to Hunt (1982):

- RGR for leaf number: $RGR = (\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1)$

- RGR for shoot length: $RGR = (\ln L_2 - \ln L_1) / (t_2 - t_1)$

where, N = total leaf number; L = shoot length; and t = time.

Statistical analysis

To evaluate whether there were differences between treatments in the survival rate of seedlings, the chi-square test using contingency table was used (Zar 1996). The majority of the variables sampled did not fit the assumptions of the parametric tests, hence nonparametric Kruskal-Wallis was used followed by multiple comparisons with Bonferroni correction.

Results

Seedling survival experiment

Seedlings subjected to different fertilization treatments showed significant differences in survival rates at the end of the experiment ($\chi^2 = 48.14, p < 0.05, n = 36$). Seedlings from the less fertile treatments (Rupestrian and Cerrado) exhibited the highest survival rates, 83 and 78 % respectively. Seedling mortality increased with higher soil nutrient availability (Fig. 1). Therefore, the results support the hypothesis of increased survival at lower nutrient availability.

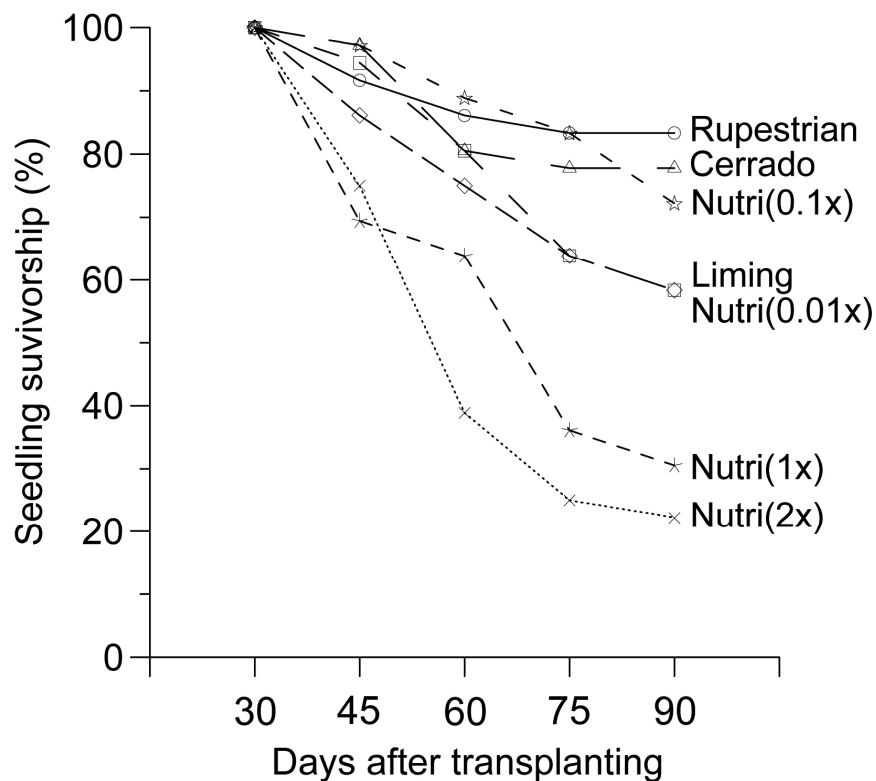


Fig. 1. Percentage of seedling survival of *B. dracunculifolia* subjected to different treatment of soil fertility: Rupestrian (—○—○—), Cerrado (—△—△—), Liming (—□—□—), Nutri(0.01x) (—◇—◇—), Nutri(0.1x) (—☆—☆—), Nutri(1x) (—*—*—), Nutri(2x) (—×—×—).

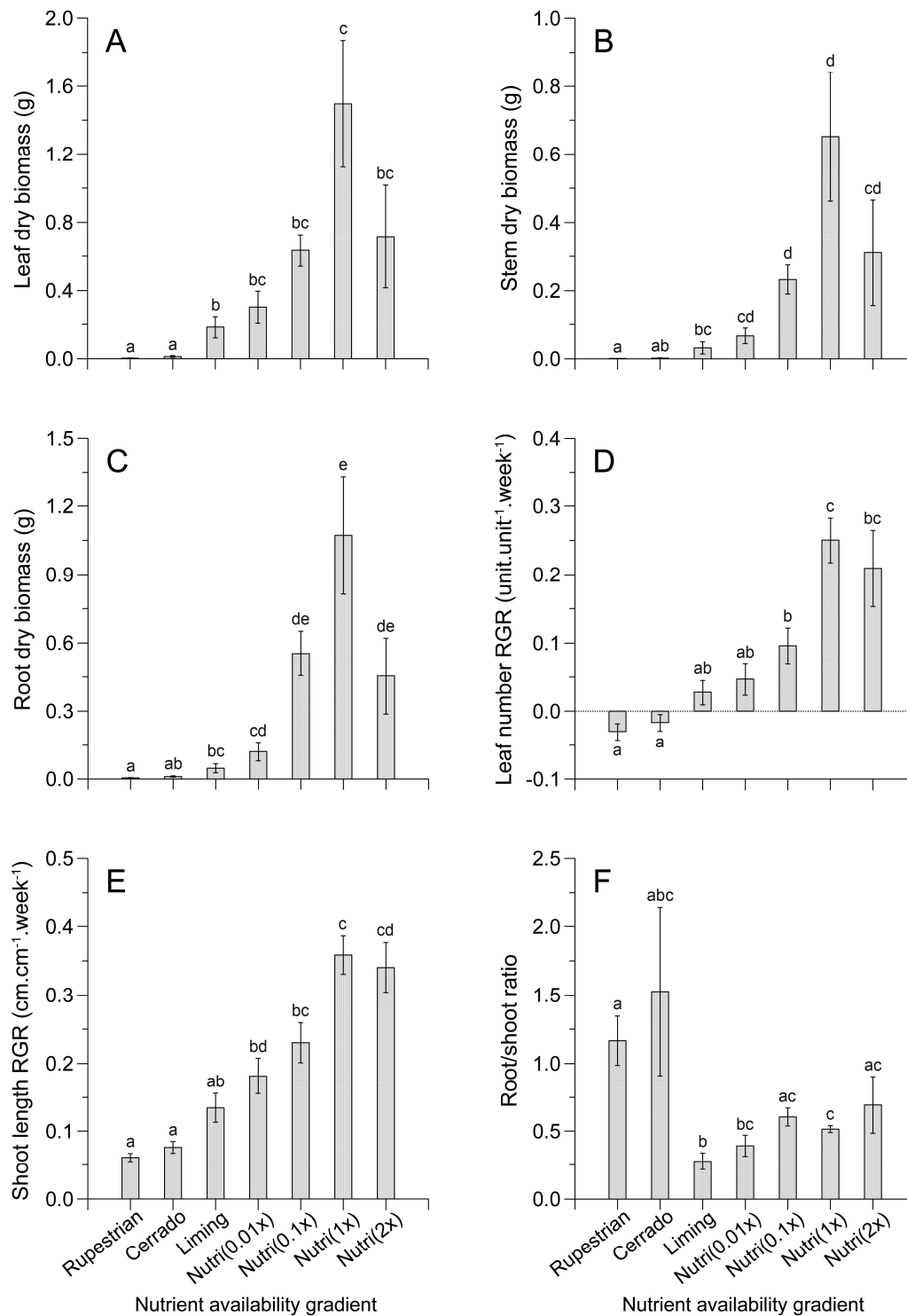


Fig. 2. Biomass production, partitioning and relative growth rate (RGR) in seedlings of *B. dracunculifolia* under different fertilization treatments. Bars represent the mean \pm standard error. (A) Leaf dry biomass (g); (B) Stem dry biomass (g); (C) Root dry biomass (g); (D) Leaf number relative growth rate (RGR) (unit.unit⁻¹.week⁻¹); (E) Shoot length RGR (cm.cm⁻¹.week⁻¹); (F) Root / shoot dry biomass ratio (g.g⁻¹). Treatments followed by different letters are significantly different at probability < 0.05 , according to the Kruskal-Wallis test followed by multiple comparisons with Bonferroni correction.

Seedling growth performance

Seedling growth and biomass production differed among treatments (Fig. 2). There was a tendency for seedling growth at higher nutrient availability treatments to show higher dry biomass of leaves (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 47.85$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2A), stems (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 49.66$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2B), and roots (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 50.45$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2C). Similarly, RGR in leaf number (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 50.16$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2D) and main shoot length (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 61.66$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2E) tended to increase with higher nutrient availability. Therefore, the results support the hypothesis of a higher accumulation of biomass and higher growth rate of *B. dracunculifolia* seedlings when exposed to more fertile substrates.

Despite some consistent differences between treatments (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 30.32$, $df = 6$, $p < 0.001$, Fig. 2F) the partitioning of biomass to roots in the low-nutrient treatments (i.e., Rupestrian and Cerrado) did not differ statistically from treatments with higher nutrient availability (Fig. 2F). In other words, increasing dosages of fertilizers did not correspond to a significant decrease in the root/shoot ratio (Fig. 2F). Therefore, the results do not support the hypothesis of a negative relationship between biomass partitioning to roots and increased nutrient availability.

Discussion

The reduced survival of *B. dracunculifolia* seedlings with increasing nutrient availability supports the predictions that species adapted to conditions of low soil fertility proportionally allocate more resources to functions that increase survival in adverse environments (Arendt 1997; Chapin *et al.* 1993; Coley *et al.* 1985). The negative effect of nutrient availability on the survival of seedlings on annual Asteraceae species was also

reported by Milberg *et al.* (1999). On the other hand, Hastwell & Panetta (2005) reported higher survival rate of a ruderal weed species under conditions of greater nutrient availability.

Regarding biomass accumulation and growth rate, *B. dracunculifolia* seedlings showed a positive response to substrate increased nutrient availability. In conditions of higher fertility, *B. dracunculifolia* seedlings had a shoot length RGR up to 4.5 times faster than the one year old rupestrian grasslands leguminous shrubs grown in high nutrient availability (Negreiros *et al.* 2009), emphasizing the ruderal characteristic of this species.

When analyzing both survival and growth of seedlings of *B. dracunculifolia*, the results of our study indicate a clear trade-off between these parameters. Espírito-Santo *et al.* (1999) found a negative relationship between production of secondary metabolites and the growth rate of branches of *B. dracunculifolia*. Therefore, there is evidence that the trade-off between survival and growth exhibited by this species is related to a physiological adjustment in situations of nutritional stress that led to the conservative behavior, while under high nutrient availability the seedlings direct most of the resources acquired into a rapid vegetative growth. Some studies in tropical forest systems have shown a negative relationship between survival and growth of seedlings based on inter-specific comparisons (e.g., Gilbert *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2003; Wright *et al.* 2010). Inter-specific trade-off between growth and survival assumes that intra-specific variability is limited and that any particular species cannot achieve both good growth and high survival simultaneously. On the other hand, the intra-specific trade-off evidenced in the present study suggests a high phenotypic variability in *B. dracunculifolia*, indicated by its capacity to show distinct responses to the contrasted nutritional availability. This species can achieve both good growth (in nutrient rich conditions) and high survival (in nutrient poor conditions) depending on the substrate fertility level. Similarly to our results, Seiwa (2007) reported a negative correlation between survival and growth rate in the Temperate tree species *Acer mono* (Sapindaceae) along a light

availability gradient and associated this trade-off with the occurrence of this species in a wide range of habitats.

At low nutrient availability plants tended to show higher biomass partitioning to the roots. In spite of this fact, the gradient of increasing soil fertility did not caused a proportional reduction of biomass allocation to the roots, although that is expected when there is greater limitation of nutrients instead of light limitation (Bloom *et al.* 1985). Seedlings from Cerrado species usually have a root/shoot ratio greater than one (Moreira & Klink 2000). Higher biomass allocation to roots suggests adaptation strategies to low nutrient availability found in the Cerrado soils (Bucci *et al.* 2006; Lilienfein *et al.* 2001), drought stress caused by seasonal dry season (Hoffmann & Franco 2003) and frequent fires (Castro & Kauffman 1998).

Baccharis dracunculifolia behave as an obligate seeder species, since their adults do not resprout and survive after fire (Galindez *et al.* 2009; Müller *et al.* 2007). However, the passage of fire gives this species a competitive advantage over other species, as evidenced by the high seedling recruitment in recently burnt sites (Galindez *et al.* 2009; Overbeck & Pfadenhauer 2007; Tabarelli & Mantovani 1999). The fast growth rate under conditions of high nutrient availability shown by *B. dracunculifolia* seedlings indicates that high recruitment of this species in disturbed areas may result from the temporary enrichment of nutrients in the soil after fire (Nardoto *et al.* 2006) and from large quantities of nutrients mobilized by human activities, such as road cutting (Gutschick & BassiriRad 2003). There are evidences that the high phenotypic variability shown by *B. dracunculifolia* in response to contrasting nutrient availability has a major role in the high capacity of colonization, both in processes of primary succession of low fertility degraded areas and secondary succession in environments of higher fertility after cutting and burning.

References

- Ackerly, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**: 25-44.
- Aerts, R. & F. S. III Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1-67.
- Arendt, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* **72**: 149-177.
- Baider, C., M. Tabarelli & W. Mantovani. 2001. The soil seed bank during Atlantic Forest regeneration in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **61**: 35-44.
- Barbosa, K. C. & M. A. Pizo. 2006. Seed rain and seed limitation in a planted gallery forest in Brazil. *Restoration Ecology* **14**: 504-515.
- Barroso, G. M. 1976. Compositae - subtribo Baccharidinae Hoffmann, estudo das espécies ocorrentes no Brasil. *Rodriguésia* **40**: 3-273.
- Bloom, A. J., F. S. III Chapin & H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 363-392.
- Bucci, S.J., F. G. Scholz, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, P. I. Campanello, R. Villalobos-Vega, M. Bustamante & F. Miralles-Wilhelm. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell and Environment* **29**: 2153-2167.
- Bullock, J.M., J. Franklin, M. J. Stevenson, J. Silvertown, S. J. Coulson, S. J. Gregory & R. Tofts. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* **38**: 253-267.
- Castro, E. A. & J. B. Kauffman. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 263-283.
- Chapin, F. S. III, K. Autumn & F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**: S78-S92.
- Chiariello, N. R., H. A. Mooney & K. Williams. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. pp. 327-365. In: R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel (eds.) *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, London.
- Coley, P. D., J. P. Bryant & F. S. III Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895-899.
- Dalling, J. W. & S. P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568.

- Day, A. D. & K. L. Ludeke. 1980. Reclamation of copper mine wastes with shrubs in the Southwestern USA. *Journal of Arid Environments* **3**: 107-112.
- Espírito-Santo, M. M., G. W. Fernandes, L. R. Allain & T. R. F. Reis. 1999. Tannins in *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae): effects of seasonality, water availability and plant sex. *Acta Botanica Brasilica* **13**: 167-174.
- Fernandes, G. W., L. H. O. Rodarte, D. Negreiros & A. C. Franco. 2007. Aspectos nutricionais em *Baccharis concinna* (Asteraceae), espécie endêmica e ameaçada da Serra do Espinhaço, Brasil. *Lundiana* **8**: 83-88.
- Frenedoza, R. C. 2004. Plant reproductive phenology and dispersal patterns after natural regeneration in a limestone mining spoil banks. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47**: 261-271.
- Galindez, G., F. Biganzoli, P. Ortega-Baes & A. L. Scopel. 2009. Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. *Plant Ecology* **202**: 149-158.
- Gilbert, B., S. J. Wright, H. C. Muller-Landau, K. Kitajima & A. Hernández. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* **87**: 1281-1288.
- Giulietti, A. M., J. R. Pirani & R. M. Harley. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. pp. 397-404. In: S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A. C. Hamilton (eds.) *Centres of Plant Diversity: a Guide and Strategy for their Conservation*. WWF/IUCN, Cambridge.
- Gomes, V. & G. W. Fernandes. 2002. Germinação de aquênios de *Baccharis dracunculifolia* DC (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* **16**: 421-427.
- Grime, J. P. & J. M. L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* **16**: 299-307.
- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**: 259-281.
- Gutschick, V. P. & H. BassiriRad. 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist* **160**: 21-42.
- Haque, N., J. R. Peralta-Videa, G. L. Jones, T. E. Gill & J. L. Gardea-Torresdey. 2008. Screening the phytoremediation potential of desert broom (*Baccharis sarothroides* Gray) growing on mine tailings in Arizona, USA. *Environmental Pollution* **153**: 362-368.
- Hastwell, G. T. & F. D. Panetta. 2005. Can differential responses to nutrients explain the success of environmental weeds? *Journal of Vegetation Science* **16**: 77-84.
- Hoffmann, W. A. & A. C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* **91**: 475-484.

- Holmgren, M., A. M. Segura & E. R. Fuentes. 2000. Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral - Experiments on seedling establishment in burned and cleared mesic sites. *Plant Ecology* **147**: 49-57.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves: the Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London.
- Karffalt, R. P. & D. F. Olson. 2008. *Baccharis* L. pp. 291-294. In: F. T. Bonner & R. P. Karffalt (eds.) *The Woody Plant Seed Manual*. USDA / Forest Service, Starkville.
- Klink, C. A. & R. B. Machado. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* **19**: 707-713.
- Körner, K. & F. Jeltsch. 2008. Detecting general plant functional type responses in fragmented landscapes using spatially-explicit simulations. *Ecological Modelling* **210**: 287-300.
- Lilienfein, J., W. Wilcke, R. Zimmermann, P. Gerstberger, G. M. Araujo & W. Zech. 2001. Nutrient storage in soil and biomass of native Brazilian Cerrado. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **164**: 487-495.
- Lortie, C. J. & L. W. Aarssen. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* **157**: 484-487.
- Macedo, J. F., M. Brandão & J. F. R. Lara. 2003. Plantas daninhas na pós-colheita de milho nas várzeas do rio São Francisco, em Minas Gerais. *Planta Daninha* **21**: 239-248.
- Marques, A. R., Q. S. Garcia, J. L. P. Rezende & G. W. Fernandes. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology* **41**: 47-56.
- Mendez, M. O. & R. M. Maier. 2008. Phytostabilization of mine tailings in arid and semiarid environments - an emerging remediation technology. *Environmental Health Perspectives* **116**: 278-283.
- Milberg, P., B. B. Lamont & M. A. Pérez-Fernández. 1999. Survival and growth of native and exotic composites in response to a nutrient gradient. *Plant Ecology* **145**: 125-132.
- Moreira, A. G. & C. A. Klink. 2000. Biomass allocation and growth of seedlings of ten tree species from the Brazilian Savannas. *Ecotropicos* **13**: 43-51.
- Müller, S. C., G. E. Overbeck, J. Pfadenhauer & V. D. Pillar. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* **189**: 1-14.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.
- Nardoto, G. B., M. M. D. Bustamante, A. S. Pinto & C. A. Klink. 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 191-201.

- Negreiros, D., M. L. B. Moraes & G. W. Fernandes. 2008. Caracterização da fertilidade dos solos de quatro espécies de leguminosas de campos rupestres, Serra do Cipó, MG, Brasil. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal* **8**: 30-39.
- Negreiros, D., G. W. Fernandes, F. A. O. Silveira & C. Chalub. 2009. Seedling growth and biomass allocation of endemic and threatened shrubs of rupestrian fields. *Acta Oecologica* **35**: 301-310.
- Novais, R. F., J. C. L. Neves & N. F. Barros. 1991. Ensaio em ambiente controlado. pp. 189-253. In: A. J. Oliveira, W. E. Garrido, J. D. Araújo & S. Lourenço (eds.) *Métodos de Pesquisa em Fertilidade do Solo*. EMBRAPA-SEA, Brasília, DF.
- Olson, P. E. & J. S. Fletcher. 2000. Ecological recovery of vegetation at a former industrial sludge basin and its implications to phytoremediation. *Environmental Science and Pollution Research* **7**: 195-204.
- Overbeck, G. E. & J. Pfadenhauer. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. *Flora* **202**: 27-49.
- Pearson, T. R. H., D. Burslem, R. E. Goeriz & J. W. Dalling. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* **137**: 456-465.
- Quintana-Ascencio, P. F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez, & M. Martínez-Icó. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**: 192-209.
- Safford, H. D. 2001. Brazilian páramos. III. Patterns and rates of postfire regeneration in the campos de altitude. *Biotropica* **33**: 282-302.
- Salimon, C. I. & R. R. B. Negrelle. 2001. Natural regeneration in a quaternary coastal plain in southern Brazilian Atlantic Rain forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **44**: 155-163.
- Santos, R., V. Citadini-Zanette, L. S. Leal-Filho & W. T. Hennes. 2008. Spontaneous vegetation on overburden piles in the Coal Basin of Santa Catarina, Brazil. *Restoration Ecology* **16**: 444-452.
- Seiwa, K. 2007. Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest. *Annals of Botany* **99**: 537-544.
- Skousen, J. G., C. A. Call & R. W. Knight. 1990. Natural revegetation of an unreclaimed lignite surface mine in East-Central Texas. *Southwest Naturalist* **35**: 434-440.
- Slocum, M. G., T. M. Aide, J. K. Zimmerman & L. Navarro. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 483-486.
- Soil Survey Staff. 1999. *Soil Taxonomy: a Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. USDA / Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.

- Tabarelli, M. & W. Mantovani. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta Atlântica montana. *Revista Brasileira de Biologia* **59**: 251-261.
- Warembourg, F. R. & H. D. Estelrich. 2001. Plant phenology and soil fertility effects on below-ground carbon allocation for an annual (*Bromus madritensis*) and a perennial (*Bromus erectus*) grass species. *Soil Biology & Biochemistry* **33**: 1291-1303.
- Wright, S. J., K. Kitajima, N. Kraft, P. Reich, I. J. Wright, et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. *Ecology* **91**: 3664-3674.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.