

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

TESE DE DOUTORADO

**EXPLORANDO O CERRADO RUPESTRE: MICROHABITATS,
ATRIBUTOS FUNCIONAIS E FILTRAGEM AMBIENTAL**



VICENTE ARCELA

**Brasília – DF,
2019**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

TESE DE DOUTORADO

**EXPLORANDO O CERRADO RUPESTRE: MICROHABITATS,
ATRIBUTOS FUNCIONAIS E FILTRAGEM AMBIENTAL**

VICENTE ARCELA

ORIENTADOR: JOHN DU VALL HAY
COORIENTADORA: PILLE GERHOLD

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB).

Brasília – DF,
2019

**EXPLORANDO O CERRADO RUPESTRE: MICROHABITATS,
ATRIBUTOS FUNCIONAIS E FILTRAGEM AMBIENTAL**

VICENTE ARCELA

Tese apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB) como parte das exigências do curso de Pós-graduação em Ecologia para a obtenção do título de Doutor.

Banca Examinadora:

Dr. John Du Vall Hay
Universidade de Brasília - UnB
(Presidente da banca/Membro interno)

Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Universidade de Brasília - UnB
(Membro interno)

Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT
(Membro externo)

Dr. Vinícius de Lima Dantas
Universidade Federal de Uberlândia - UFU
(Membro externo)

Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira
Universidade de Brasília - UnB
(Suplente/Membro interno)

PLANTA DE ROCHA

*“Nesse morro brotam coisas
Que não dá pra acreditar
Já vi Pau-Terra e Embaúba
Misturados com Candombá
E sem falar das Mimosas
Com suas flores cor de rosa
E sementes autocóricas
Prontas para germinar
Se for à face norte
Onde o sol arrocha forte
Tem Orelha-de-Coelho, tem Pequi, tem Araçá
Tem a Canela-de-Ema e o famoso Jatobá
Se passar pra face sul
Cruzando aquela pirambeira
Nem embaixo de Mangueira
A sombra é densa como lá
Pau-Jacaré e Bicuíba
Há Peroba, há Copaíba
Nasce até Camboatá
A maioria vem das florestas
Que acompanham os riachos
Junto aos vales lá de baixo
E incrivelmente estão aqui
Há Tanheiro, há Guamirim,
Nessa mata sobre rochas só não vejo o Buriti
Se ao sul existe mata,
Ao norte tem um cerradim
Quem diria que estas plantas poderiam escalar
Essas pedras quartzíticas
Suas fendas e suas cristas estão a colonizar
Não sabia, é fato antigo
As rochas fornecem abrigo
Para quem lá quer se instalar
A dispersão é com os bichos
Ou com o sopro do vento
Talvez seja processo lento
Até tudo se acertar...”*

Vicente Arcela

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, John Hay, pelas dicas valiosas, por ter me conectado com grandes especialistas, pelos ótimos momentos nos simpósios, pela confiança, pelo respeito e pela amizade.

À minha coorientadora, Pille Gerhold, por ter me recebido no *Institute of Ecology and Earth Sciences (University of Tartu, Estônia)*, e ter contribuído com sugestões preciosas acerca da contextualização ecológica deste trabalho.

Ao professor Marcos Carlucci, por ter participado da minha banca de qualificação, e por ter me recebido no Laboratório de Ecologia Funcional de Comunidades (Dep. de Botânica, Universidade Federal do Paraná) para discutirmos meus resultados.

À professora Gabriela Nardoto, por sempre se mostrar muito solícita, por me ajudar na qualificação de meu projeto, e me acolher em sua disciplina *Solos e Vegetação*, na qual fiz meu estágio em docência.

Ao professor Ludgero Vieira, pelas considerações na minha qualificação.

Ao pesquisador Carlos P. Carmona (Dep. de botânica, *University of Tartu*), pelo auxílio com as análises de modelos nulos.

Ao professor Daniel Simberloff (*Ecology and Evolutionary Biology, University of Tennessee*), por ter cedido um tempinho enquanto estava no Brasil em 2016 para discutirmos e me dar dicas sobre meu projeto.

Ao pesquisador Bruno Walter, pelo auxílio no herbário do CENARGEN (Embrapa), e pela discussão acerca do “cerradão rupestre”.

Às professoras Cássia Munhoz e Carolyn Proença, pelo auxílio no herbário da Universidade de Brasília (UnB).

À pesquisadora Roberta Chacon, pelo auxílio no herbário do Jardim Botânico de Brasília (JBB).

Ao meu irmão, Augusto Arcela, pelo auxílio com os mapas.

Ao amigo Munir Koosah, pelas dicas sobre a geologia do Parque Estadual dos Pireneus e pelos belos desenhos presentes neste trabalho.

Aos amigos (e parceiros de escalada) André Max, André Mesquita, Felipe Luan, Gabriel Ávila, José Pacheco, José Ricardo e Rafael Passos, pela ajuda nos trabalhos de campo.

Aos engenheiros florestais Felipe Casella, Irving Martins, Matheus Martins e Ricardo Haidar pela ajuda com a identificação das plantas.

Às professoras Flávia Costa e Juliana Schietti e ao professor Marcus Cianciaruso pelas aulas de atributos funcionais e de diversidade funcional.

Aos amigos Danilo Corrêa, Pamela Moser, Rodolfo Oliveira e Victor Ferreira, pela parceria nas disciplinas do doutorado.

Ao professor José Roberto Pinto, por ter me ensinado muito sobre as plantas e as peculiaridades do cerrado rupestre.

Às professoras Alessandra Fidelis (UNESP) e Hanna Tuomisto (*University of Turku*, Finlândia), e ao professor Franco Pedrotti (*Società Italiana di Scienze della Montagna*) pelas interessantes discussões e ótimos momentos nos simpósios do IAVS.

À *International Association of Vegetation Science* (IAVS), por ter me aproximado de pesquisadores de outros cantos do globo.

Ao pessoal da secretaria do Instituto de Biologia da UnB, Aline, Eduardo, Luciana, Sara, Sílvia e Ribamar, por todos os esclarecimentos, solicitude e presteza.

À minha companheira, Thaís Pacheco, pelo amor, pela amizade, pela paciência e por me ajudar nos momentos mais difíceis.

À minha família, pelo amor, pelo exemplo e por todo o apoio que sempre me deram.

Ao SECIMA, por autorizar a realização deste trabalho no Parque Estadual dos Pirineus, GO.

Ao programa Dora Plus, pelo apoio financeiro em meu período sanduiche na *University of Tartu*, Estônia.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela bolsa de estudos durante o período 2015 – 2016.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudos durante o período 2017 – 2018.

RESUMO GERAL

Geralmente associados a afloramentos de quartzito ou arenito, o cerrado rupestre é formado por uma vegetação lenhosa composta majoritariamente por espécies savânicas, além de algumas espécies florestais. Apesar de consideradas como refúgios da biodiversidade, áreas de cerrado rupestre ainda são pouco estudadas. O objetivo desse estudo foi explorar o cerrado rupestre do Parque Estadual dos Pirineus (GO), procurando responder a três perguntas principais: 1) A filtragem ambiental é importante na estruturação de suas comunidades vegetais? 2) Encostas mais sombreadas dos morros rochosos apresentam maior presença de espécies florestais que as mais ensolaradas? 3) Quais são as estratégias ecológicas utilizadas por árvores e arbustos estabelecidos em encostas opostas? Para investigar se a filtragem ambiental é importante na estruturação das comunidades, consideramos como o pool regional de espécies o conjunto de três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos, cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) presentes no Parque. A partir de uma abordagem florística, os resultados corroboram a importância dos filtros ambientais. Entretanto, dentro de uma abordagem funcional, modelos nulos sugerem não haver uma clara filtragem (convergência funcional) para os atributos considerados neste estudo. Encostas voltadas para o sul (mais sombreadas) dos morros rochosos apresentaram maior riqueza de espécies e maior presença de espécies florestais do que encostas voltadas para norte. Condições contrastantes de exposição à radiação solar entre faces opostas também levaram à diferenciação nas estratégias ecológicas. Comunidades lenhosas nas encostas mais sombreadas foram, em média, mais altas e apresentaram sementes mais leves quando comparadas com as encostas mais ensolaradas. Os resultados deste estudo sugerem que efeitos relacionados ao aspecto topográfico podem ser importantes mesmo na região tropical, e devem ser considerados em estudos ecológicos realizados em baixas latitudes. Por fim, devido à expressiva presença de espécies florestais entre os afloramentos, especialmente nas encostas voltadas para o sul, conclui-se que morros rochosos estão servindo de refúgio para esse tipo de espécie, e podem estar contribuindo com a expansão das florestas em uma ampla escala de tempo.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, aspecto topográfico, “cerradão rupestre”, diversidade funcional, espécies florestais, esquema LHS, estratégias ecológicas, refúgio

GENERAL ABSTRACT

Usually associated with quartzite or sandstone outcrops, the Brazilian rocky savanna (i.e. *cerrado rupestre*) is formed by woody vegetation composed mainly by savanna species, in addition to some forest species. Although considered as biodiversity refuges, Brazilian rocky savannas are still poorly studied. The aim of this study was to explore the rocky savannas of the Pirineus State Park (Central Brazil), trying to answer three main questions: 1) Is environmental filtering important in structuring their plant communities? 2) Do the more shaded slopes of the rocky hills show higher presence of forest species than the more sunny ones? 3) What are the ecological strategies used by trees and shrubs established on opposing slopes? In order to investigate whether environmental filtering is important in the structuring of the communities, we considered as the regional pool of species the set of three interfluvial habitats (Brazilian savanna, Brazilian rocky savanna and "cerradão rupestre") located in the Park. From a floristic perspective, the results corroborate the importance of environmental filters. However, from a functional view, null models suggest that there is no clear filtering (functional convergence) for the traits considered in this study. South-facing slopes (more shaded) of the rocky hills showed higher species richness and higher presence of forest species than the north-facing slopes. Contrasting conditions of solar radiation exposure between opposing slopes also drive a differentiation in ecological strategies. Woody communities on the shaded slopes were, on average, taller and showed lighter seeds when compared to the more sunny slopes. The results of this study suggest that slope aspect effects may be important even in the tropical region, and should be considered in ecological studies conducted at low latitudes. Finally, due to the substantial presence of forest species between the outcrops, especially on the south-facing slopes, we concluded that these rocky hills are serving as refuges for this type of species, and may contribute to forest expansion over large time scale.

Key-words: ecological strategies, forest species, functional diversity, LHS scheme, refuge, rock outcrops, slope exposure effects, tropical region

SUMÁRIO

| | |
|--|-----|
| 1. INTRODUÇÃO GERAL | 14 |
| 2. OBJETIVOS E HIPÓTESES | 16 |
| 3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA | 17 |
| 3.1. Cerrado rupestre | 17 |
| 3.2. Atributos funcionais e diversidade funcional | 20 |
| 3.3. Mecanismos de coexistência de espécies | 25 |
| 3.4. Referências Bibliográficas..... | 29 |
| 4. COMPONENTES FLORÍSTICOS, ATRIBUTOS FUNCIONAIS E MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES EM TRÊS ÁREAS DE INTERFLÚVIO DO PARQUE ESTADUAL DOS PIRENEUS, GO | 39 |
| 4.1. Resumo | 40 |
| 4.2. Introdução | 41 |
| 4.3. Material e Métodos | 42 |
| 4.4. Resultados..... | 49 |
| 4.4.1. Florística e estrutura | 49 |
| 4.4.2. Atributos funcionais e diversidade funcional | 55 |
| 4.4.3. Avaliando regras de montagem: processos neutros e filtragem ambiental .. | 59 |
| 4.5. Discussão | 63 |
| 4.6. Conclusões..... | 71 |
| 4.7. Referências Bibliográficas..... | 72 |
| 4.8. Apêndice..... | 79 |
| 4.9. Anexos | 93 |
| 5. EVIDENCE FOR SLOPE ASPECT EFFECTS ON VEGETATION IN THE TROPICS..... | 95 |
| 5.1. Resumo | 96 |
| 5.2. Abstract..... | 97 |
| 5.3. Introduction | 98 |
| 5.4. Materials and Methods | 100 |
| 5.5. Results | 103 |
| 5.6. Discussion..... | 106 |
| 5.7. Conclusions | 108 |
| 5.8. References | 109 |
| 5.9. Supporting Information | 112 |
| 6. LEAF-HEIGHT-SEED SCHEME INDICATES CONTRASTING FUNCTIONAL STRATEGIES BETWEEN OPPOSING SLOPES OF ROCKY HILLS IN CENTRAL BRAZIL..... | 116 |
| 6.1. Resumo | 117 |
| 6.2. Abstract..... | 118 |
| 6.3. Introduction | 119 |
| 6.4. Materials and Methods | 122 |
| 6.5. Results | 123 |
| 6.6. Discussion..... | 126 |
| 6.7. Conclusions | 128 |
| 6.8. References | 129 |
| 6.9. Supporting Information | 132 |
| 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS | 135 |

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1.1. Habitats utilizados em modelos lineares na avaliação da relação entre distância geográfica e dissimilaridade florística entre parcelas situadas em condições semelhantes e em condições contrastantes, e seus respectivos pools..... 47

Tabela 1.2. Abundância de indivíduos, área basal (m²), riqueza de espécies e diversidade Shannon de árvores e arbustos amostrados em áreas de interflúvio localizadas no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Riqueza de espécies e diversidade de Shannon foram particionadas em seus componentes alfa, beta e gama. Em cada habitat foram amostradas dez parcelas de 20 x 20 m. Total da amostragem: 1,2 ha. 50

Tabela 1.3. Coeficiente estimado, erro padrão e valor *p* de “distância geográfica (m)” e de “tipo de substrato (rochoso ou não rochoso)” como variáveis preditoras na variação das distâncias Euclidianas entre parcelas localizadas em áreas savânicas da Serra dos Pireneus, GO..... 61

Tabela 1.4. Coeficiente estimado, erro padrão e valor *p* de “distância geográfica (m)” e de “condição de radiação solar (face norte e face sul)” como variáveis preditoras na variação das distâncias Euclidianas entre parcelas localizadas em morros rochosos do Parque Estadual dos Pireneus, GO. 61

Tabela 1.5. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S) e diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de cerrado *sensu stricto* presentes no Brasil Central. Todos os estudos utilizaram como limite de inclusão DB₃₀ ≥ 5 cm. Com exceção do presente estudo, todos os demais amostraram área equivalente a 10.000 m²..... 63

Tabela 1.6. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S) e diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de cerrado rupestre presentes no Brasil Central. Todos os estudos utilizaram como limite de inclusão DB₃₀ ≥ 5 cm. Com exceção do presente estudo, todos os demais amostraram área equivalente a 10.000 m²..... 64

Tabela 1.7. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S), diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de “cerradão rupestre”, cerradão, mata de galeria e mata seca (*sensu* Ribeiro & Walter 2008) presentes no Centro-Oeste. Estudos variam em relação à área amostral e tamanho das parcelas 66

Capítulo 2

Table 2.1. Family richness, species richness and abundance of woody plant species found on north- and south-facing slopes (ten 20 m x 20 m plots in each slope) of ten quartzite rocky hills in Pireneus State Park, Central Brazil. Parameters per plot: mean ± standard error.....103

LISTA DE FIGURAS

Revisão Bibliográfica

Figura 1. Processos ecológicos que podem controlar as regras de organização de determinada comunidade e as escalas relativas nas quais são mais influentes (adaptado de Gotzenberger *et al.* 2012). 26

Capítulo 1

Figura 1.1. Limites do Parque Estadual dos Pireneus (PEP) e os morros rochosos amostrados. Localizado no Estado de Goiás, o Parque Estadual dos Pireneus está situado a 120 km do Distrito Federal. Lado A. Verde claro = Brasil; Verde escuro = Estado de Goiás. Lado B. Linha tracejada verde = limites do PEP. Vermelho = zonas urbanas. Estrelas amarelas = morros rochosos amostrados. 43

Figura 1.2. Desenho esquemático do esforço amostral realizado em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO. 44

Figura 1.3. Habitats amostrados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. a) cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado); b) cerrado rupestre - faces norte dos morros rochosos; c) “cerradão rupestre” - faces sul dos morros rochosos. 45

Figura 1.4. Histogramas com as distribuições de diâmetro e altura (hipsométrica) de árvores e arbustos amostrados em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO. 51

Figura 1.5. Densidades, dominâncias e frequências relativas das dez espécies do estrato arbustivo-arbóreo que mais se destacaram em relação ao Índice de Valor de Importância (IVI) em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO. 53

Figura 1.6. a) Diagrama de Venn indicando número de espécies arbustivo-arbóreas compartilhadas e exclusivas de cada um dos três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) amostrados na Serra dos Pireneus (GO). b) dissimilaridades florísticas entre os habitats amostrados baseados nas distâncias de Jaccard ($J. = 100 - \text{Índice de Jaccard}$) e Euclidiana (E.). 55

Figura 1.7. Espécies lenhosas do Parque Estadual dos Pireneus que se encontram nos extremos dos eixos de atributos foliares. Lado esquerdo: alta SLA; acima: *Ficus guaranitica*, abaixo: *Jacaranda puberula*. Centro: alto LDMC; acima: *Hymenaea stigonocarpa*; abaixo: *Diospyrus lasiocalyx*. Direita: baixo LDMC; acima: *Clusia weddeliana*; abaixo: *Schwartzia adamantium*. 56

Figura 1.8. Médias ponderadas (CWM) de atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em três habitats de interflúvio localizados na Serra dos Pireneus, GO. SLA = área foliar específica, LDMC = teor de matéria seca foliar, Hmax = altura máxima.

Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$). 57

Figura 1.9. Dispersão (RAOq) de atributos funcionais de plantas lenhosas amostradas em 30 parcelas distribuídas em três habitats de interflúvio localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$). 58

Figura 1.10. Componentes da diversidade funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional e divergência funcional) baseados nos logaritmos dos atributos relacionados com o esquema LHS (área foliar específica, altura máxima e peso da semente) de árvores e arbustos encontrados em áreas de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$). 59

Figura 1.11. Relação entre distância geográfica e distância florística entre parcelas amostradas em áreas de vegetação savânica (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado) x cerrado rupestre - pool savânico) e em áreas de vegetação rupestre (cerrado rupestre x “cerradão rupestre” - pool rochoso) presentes no Parque Estadual dos Pireneus (GO). Distância florística foi calculada com base na distância Euclidiana. R^2 ajustado dos modelos e valor p das variáveis podem ser consultados nas Tabelas 1.3 e 1.4. 60

Figura 1.12. Valores de SES (*standard effect size*), que representam as diferenças entre os valores observados e aqueles esperados aos acaso (estimados via modelos nulos; 1000 repetições), relacionados com atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em áreas de interflúvio no Parque Estadual dos Pireneus. *Pool* regional = cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado) + cerrado rupestre + “cerradão rupestre”. LHS = esquema *leaf-height-seed*, SLA = área foliar específica, Hmax= altura máxima. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Tukey ($\alpha = 0,05$). 62

Figura 1.13. Número de espécies compartilhadas e índice de Similaridade de Jaccard entre “cerradão rupestre” e outras três formações florestais localizadas no Centro-Oeste. 67

Capítulo 2

Figure 2.1. The location of Pireneus State Park (PEP) in the State of Goiás (Central Brazil), 120 km west of Federal District. a- green = Brazil, dark green = State of Goiás; b- Black line = PEP limits, black dashed line = roads, black stars = surveyed rocky hills (n=10), white areas = urban zones; c- north- and south-facing slopes of a rocky hill situated in the PEP. 101

Figure 2.2. *Morro do Cabeludo*. East-west alignment of a quartzite rocky hill located in Pireneus State Park (Central Brazil). The image shows the north-facing slope. 101

Figure 2.3. Diversity profiles of woody plant communities established on opposing slopes (north- and south-facing) of quartzite rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil. The diversity profiles vary in order q, where q represent diversity indices with different emphasis on the rare species (higher weight to rare species when q is closer to 0). Order q: 0 = species richness; 1 = Shannon diversity; 2 = Simpson diversity. 104

Figure 2.4. Woody species abundance, woody species richness, forest species abundance and forest species richness found on plots of 20 m x 20 m set on opposing slopes (north- and south-facing) of ten quartzite rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$). 105

Figure 2.5. Species richness of predominant habitat categories of woody species sampled on opposing slopes (north- and south-facing) of ten rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil. 105

Figure 2.6. Non-Metric Dimensional Scaling (NMDS) of 20 plots installed on opposing slopes of rock hills in Central Brazil, considering woody species abundance. The graph reveals floristic gradient according to the sun radiation exposure. Orange = north-facing plots (01 to 10). Green = south-facing plots (11 to 20). Stress = 0.18. 106

Capítulo 3

Figure 3.1. Plot community weighted mean (CWM) values of specific leaf area (SLA, cm^2/g), plant height (m) and seed mass (g) of woody plants sampled in twenty 20m x 20m plots located on opposing slopes (10 north- and 10 south-facing) of east-west oriented quartzite hills in Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$)..... 124

Figure 3.2. Mean functional space occupied by the woody communities stablished on north- and south-facing slopes (ten 20 x 20 m plots on each slope) of quartzite hills in Central Brazil. Functional space composed by the community means (CWM) of the LHS scheme traits (SLA, plant height and seed mass) calculated per plot. Orange = north-facing slopes, green = south-facing slopes. 125

Figure 3.3. Anemochoric species abundance, anemochoric species richness, zoochoric species abundance and zoochoric species richness found on plots (20 x 20 m) established on opposing slopes (north- and south-facing) of quartzite hills in Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$). 126

1. INTRODUÇÃO GERAL

As savanas são encontradas na África, Austrália, Sudeste Asiático e América do Sul, e essa distribuição é determinada pelo clima (Hopkins 1992), propriedades do solo (Cole 1986, Dantas *et al.* 2015), geomorfologia e hidrologia (Collinson 1988), além do fogo (Gillon 1983, Miranda *et al.* 2002). De acordo com Bilbao *et al.* (1996), enquanto a biodiversidade de uma área savânica é influenciada pelo pool biogeográfico de espécies disponível em uma região em um dado momento, a estrutura e a produtividade são controladas pela disponibilidade de umidade e de nutrientes às plantas. Ainda, comunidades vegetais de ambientes savânicos podem estar espacialmente estruturadas, apresentando convergência funcional em curtas distâncias e divergência em maiores distâncias (Dantas *et al.* 2015). Considerado como um hotspot da biodiversidade (Myers *et al.* 2000), o Cerrado é a savana brasileira. (Walter *et al.* 2008).

O cerrado rupestre é um subtipo de cerrado sentido restrito, caracterizado pela vegetação savânica sobre afloramentos rochosos (Ribeiro & Walter 2008). Essa fitofisionomia possui solos rasos, com oferta de água potencialmente limitada, compartilhando a maioria de suas espécies lenhosas com outras formações de savana (Pinto *et al.* 2009). Embora este tipo de solo aparentemente não apresente grande capacidade de reter umidade, curiosamente algumas espécies florestais, normalmente tolerantes à sombra e exigentes quanto à oferta hídrica, também conseguem colonizar estes ambientes rochosos (Felfili & Fagg 2007, Pinto *et al.* 2009, Moura *et al.* 2010).

Efeitos positivos (*nurse effects*) que as rochas podem oferecer às plantas são surpreendentes. Nobel *et al.* (1992) encontraram maior número de raízes laterais de plantas suculentas do deserto sob e ao longo das rochas do que em regiões sem os blocos rochosos. Segundo Carlucci *et al.* (2011), habitats rochosos presentes no sul do Brasil influenciam marcadamente a expansão florestal, protegendo espécies florestais dos efeitos do pastoreio e do fogo. Ainda, afloramentos rochosos podem servir de ninhos para dispersores de frutos, favorecendo o estabelecimento de espécies lenhosas (Fujita & Mizuno 2015), como também podem servir também de barreiras físicas para as sementes de espécies anemocóricas, aumentando a densidade de plântulas desse tipo de espécie nos seus arredores (Hausmann *et al.* 2010).

Comparadas as regiões mais expostas ao sol, regiões mais sombreadas entre os afloramentos rochosos do Brasil Central parecem apresentar maior quantidade de espécies florestais. Em estudo realizado em áreas de cerrado rupestre no norte de Goiás

e sul de Tocantins, Felfili & Fagg (2007) encontraram maior quantidade de espécies de mata de galeria onde as rochas formam pequenas grotas, locais que, segundo os autores, apresentam acúmulo de água durante a estação chuvosa. Assim, se por um lado os solos do cerrado rupestre são rasos, a presença de tais espécies florestais sugere que as rochas podem fornecer micro-habitats menos suscetíveis à dessecação em suas zonas mais sombreadas.

Divergências ambientais entre faces opostas podem levar não apenas a diferenças na composição de espécies, como também a diferenças quanto às estratégias utilizadas pelos organismos para suportarem tais condições (Ackerly *et al.* 2002, Carlucci *et al.* 2015). Uma das maneiras de se investigar as estratégias ecológicas utilizadas pelas plantas é através da avaliação de seus atributos funcionais (Lavorel & Garnier 2002, Ackerly 2003, Violle *et al.* 2007). A abordagem funcional tem recebido cada vez mais atenção, e muitos trabalhos demonstram o potencial que a avaliação da diversidade funcional possui na ecologia (Díaz & Cabido 2001; Tilman 2001; Cadotte *et al.* 2011).

Um dos processos mais estudados através da abordagem funcional é referente à maneira como as comunidades biológicas estão estruturadas no tempo e/ou no espaço. Segundo derivações da teoria conhecida como regras de montagem (*assembly rules*) comunidades são moldadas por processos determinísticos, como interação biótica (p.e. facilitação, competição) (Diamond 1975) e filtragem ambiental (p.e. oferta de recursos, frequência de distúrbios etc) (Keddy 1992, Díaz *et al.* 1998, de Bello *et al.* 2013, Li *et al.* 2017), além de processos neutros (eventos estocásticos, como dispersão e mortalidade) (Gleason 1926, Connor & Simberloff 1979, Hubbell 2001). Apesar de importantes na estruturação das comunidades, esses diferentes mecanismos de coexistência de espécies devem ser mais evidentes em diferentes escalas (Gotzenberger *et al.* 2012).

Áreas de cerrado rupestre presentes no Parque Estadual dos Pireneus (GO) oferecem uma excelente oportunidade de se avaliar questões ecológicas importantes acerca das plantas que ocorrem em ambientes rochosos. Este trabalho teve como objetivo responder a três perguntas principais: 1) A filtragem ambiental é relevante na estruturação das comunidades vegetais de cerrado rupestre? 2) Encostas mais sombreadas dos morros rochosos apresentam maior presença de espécies florestais que as mais ensolaradas? 3) Quais são as estratégias ecológicas utilizadas por árvores e arbustos estabelecidos em encostas opostas?

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES

Capítulo 1

➤ Conhecer o cerrado rupestre localizado no Parque Estadual dos Pirineus (GO), comparando-o com outros dois habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos e “cerradão rupestre”).

- Apresentar parâmetros florísticos e funcionais;

- Apresentar o “cerradão rupestre” – vegetação peculiar das encostas do Parque voltadas para o sul;

➤ Investigar os mecanismos envolvidos por trás da estruturação de comunidades vegetais que se estabelecem em ambientes rochosos, testando a influência dos processos neutros e da filtragem ambiental.

- Hipótese: *As comunidades de cerrado rupestre são prioritariamente estruturadas pela filtragem ambiental.*

Capítulo 2

➤ Identificar em uma região tropical possíveis efeitos significativos na vegetação relacionados aos aspectos topográficos (slope aspect effects).

- Investigar como estão distribuídas as espécies florestais nos ambientes rochosos;

- Hipótese: *Encostas mais sombreadas (face sul) apresentam maior presença de espécies florestais que encostas mais expostas ao sol (face norte).*

Capítulo 3

➤ Investigar estratégias ecológicas das plantas às diferentes condições de exposição solar das encostas opostas, comparando seus atributos funcionais.

- Hipótese: *Comunidades vegetais das encostas norte apresentam atributos funcionais mais adaptados a eventos de seca (menor SLA, menor Hmax e maior peso das sementes) que comunidades das encostas sul.*

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1. Cerrado rupestre

Composto por formações campestres, savânicas e florestais, o Cerrado tem como fitofisionomia predominante o cerrado sentido restrito (Felfili & Silva Júnior 1993). De acordo com Ribeiro & Walter (2008) o cerrado sentido restrito representa cerca de 70% do bioma e pode ser dividido em ralo, típico, denso e rupestre. O cerrado rupestre é caracterizado por vegetação savânica sobre solos rasos, com presença de afloramentos rochosos (Ribeiro & Walter 2008; Pinto *et al.* 2009). Trechos com grande quantidade de cascalho, mas sem a presença de afloramentos de rocha característicos não devem ser considerados cerrado rupestre.

Mesclado aos demais subtipos de cerrado sentido restrito, o cerrado rupestre ocorre geralmente em mosaicos. Em geral, está associado aos Neossolos Litólicos, caracterizados por serem rasos, com presença de afloramentos de quartzito ou arenito, pobres em nutrientes e em matéria orgânica (Ribeiro & Walter 2008). Esse tipo de solo ocorre geralmente em áreas bastante acidentadas, de relevo ondulado ou montanhoso, e no bioma Cerrado, correspondem a aproximadamente 7,5% (Reatto *et al.* 2008). Eventualmente, o cerrado rupestre também pode ser encontrado sobre Cambissolos distróficos, que se desenvolveram sobre ardósia, xistos, filitos e metassiltitos, conhecidos por serem normalmente rasos com presença de mica, cascalhos e materiais concrecionários (Reatto *et al.* 2008).

Áreas de cerrado rupestre localizado no estado de Goiás foram mapeadas através de imagens Landsat ETM+ por Lima (2008), que verificou 2.262.000 ha de possíveis áreas de ocorrência desse tipo de habitat no estado, o que corresponde a 6,6% do território goiano. As áreas de cerrado rupestre ocorrem por todo o Estado, principalmente nas Microrregiões da Chapada dos Veadeiros, Entorno de Brasília e Leste do Vão do Paraná. Os municípios de maior ocorrência são Alto Paraíso, São João D'Aliança, Nova Roma, Minaçu, Alvorada do Norte e Cristalina.

Vegetação arbustivo-arbórea

Grande parte das plantas dos ambientes rupestres encontra-se nas fendas entre as rochas e nos locais de maior volume de solo (Ribeiro & Walter 2008). Deste modo, a maior parte da biomassa radicular está nas camadas mais superficiais do solo,

diminuindo acentuadamente com a profundidade (Abdala *et al.* 1998). Segundo Harley (1995), a camada herbáceo-subarbusciva nos ambientes rupestres apresenta alto grau de endemismo, e devem ser considerados como de alta prioridade em pesquisas científicas voltadas à conservação da biodiversidade brasileira (Oliveira-Filho & Fluminhan-Filho 1999).

A flora do cerrado rupestre é composta predominantemente por espécies típicas do cerrado *sensu stricto*, como *Caryocar brasiliense*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Tachigali subvelutina*, *Psidium myrsinites* e *Kielmeyera coriacea*. Ainda que em menor proporção, é possível ocorrer espécies de ambientes florestais, como *Copaifera langsdorffii*, *Matayba guianensis*, *Ocotea corimbosa* e *Myrcia feniziana*. Também são comuns gêneros como *Wunderlichia*, *Vellozia*, *Schwartzia* e *Mimosa*, presentes em vários estudos em cerrado rupestre, sugerindo que sejam bem adaptados aos ambientes rochosos (Amaral *et al.* 2006; Moura *et al.* 2007; Pinto *et al.* 2009). Apesar da alta riqueza de espécies arbóreas, Pinto *et al.* (2009) relataram que o cerrado rupestre não possui taxa de endemismo elevada para esse estrato.

Santos *et al.* (2012a) descreveram a composição florística da vegetação arbustivo-arbórea de dez áreas de cerrado rupestre distribuídas pelo Estado de Goiás. No total, foram encontradas 219 espécies, pertencentes a 129 gêneros e 55 famílias, nas quais Fabaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Vochysiaceae e Malpighiaceae se destacaram como as mais representativas. Devido à riqueza observada, os autores reforçam a necessidade de se proteger áreas de cerrado rupestre na preservação da biodiversidade singular desses refúgios naturais. Segundo os autores, de modo geral, 75% da flora do cerrado rupestre é composta por espécies savânicas, 20% por espécies florestais e apenas 5% é composta por espécies que são exclusivamente de ambientes rochosos.

Padrões fitogeográficos de plantas lenhosas em áreas de cerrado rupestre no Brasil Central foram avaliados por Santos *et al.* (2012b). Espécies indicadoras obtidas a partir de grupos de TWINSPAN demonstraram associação com gradientes edáficos, como pH e propriedades do solo, além de pluviosidade e declividade. Segundo os autores, a vegetação lenhosa do cerrado rupestre é relativamente homogênea, com alta similaridade. Mews (2014) compilou os dados das mesmas áreas de cerrado rupestre utilizados por Santos *et al.* (2012a) e comparou essa vegetação com a de cerrado sobre solo profundo. Apesar de similares floristicamente, foi encontrada diferença estrutural

entre os subtipos fitofisionômicos. O autor sugere que ambos os habitats sejam consideradas complementares no âmbito das políticas públicas de gestão ambiental.

Mews *et al.* (2016) investigaram a influência de fatores edáficos, climáticos e espaciais na dissimilaridade entre cerrado sobre solo profundo e cerrado rupestre. Enquanto a fração explicada pelo espaço foi pouco relevante, disponibilidade de nutrientes, declividade e altitude foram apontadas pelos autores como boas preditoras dessas dissimilaridades. Os resultados sugerem que processos neutros, como dispersão e mortalidade, não sejam bons preditores na estruturação destas comunidades, e que diferentemente, a estrutura destas comunidades deva ser primariamente regulada por filtros ambientais. Por fim, os autores sugerem que estudos futuros devam testar esta hipótese em escalas espaciais mais refinadas.

Apesar da importância biológica, o cerrado rupestre é um dos subtipos fitofisionômicos menos estudados do Cerrado (Joly 1970; Pinto *et al.* 2009) e, logo, deve ser prioritário em esforços de pesquisas. Embora existam alguns estudos sobre a florística e a estrutura do cerrado rupestre (Amaral *et al.* 2006; Moura *et al.* 2007; Miranda *et al.* 2007; Pinto *et al.* 2009; Moura *et al.* 2010; Lenza *et al.* 2011; Santos *et al.* 2012a; Santos *et al.* 2012b; Mews *et al.* 2014; Mews *et al.* 2016), estudos que utilizaram a abordagem funcional ainda são escassos.

Padronização no uso dos termos

O uso dos termos “cerrado rupestre” e “campo rupestre” ainda traz certa confusão. Pinto *et al.* (2009) ressaltam que, uma vez considerado o sistema de classificação proposto por Ribeiro & Walter (2008), a diferenciação entre cerrado rupestre e campo rupestre é relativamente simples: cerrado rupestre – fitofisionomia savânica sobre afloramentos rochosos, em geral com cobertura arbórea entre 5 e 20%, com indivíduos de altura entre dois e quatro metros, além de árvores maiores distribuídas irregularmente; campo rupestre – fitofisionomia campestre, com estrato herbáceo dominante e eventuais arvoretas de até dois metros de altura, e cobertura arbórea menor que 5%. Uma discussão sobre complexidade e a falta de padronização na nomenclatura de diferentes tipos de vegetação rupestre pode ser encontrada em mais detalhes em Benites *et al.* (2003) e Mews (2014).

A tradução para a língua inglesa também apresenta certo conflito. Diferentes termos como “*rupestrian savanna*” (Maracahipes *et al.* 2012; Scarano *et al.* 2015), “*rocky soil savanna*” (Moura 2010), “*savanna on rocky soil*” (Pinto *et al.* 2009;

Maracahipes *et al.* 2011) e “*rocky savanna*” (Gröger & Huber 2007; Antonelli *et al.* 2010; Teodoro *et al.* 2010; Collevatti *et al.* 2012) são usualmente utilizados para se referir genericamente as vegetações savânicas sobre afloramentos rochosos, incluindo o cerrado rupestre. Já para se referir especificamente ao cerrado rupestre (sensu Ribeiro & Walter, 2008), é possível encontramos os termos “*rupestrian cerrado*” (Stefanello *et al.* 2009), “*rocky outcrop cerrado*” (Abreu *et al.* 2012; Santos *et al.* 2012a; Lemos *et al.* 2013) e “*rocky cerrado*” (Gomes *et al.* 2011; Lenza *et al.* 2011; Costa *et al.* 2012; Lenza *et al.* 2015). Na tradução dos capítulos foram empregados os termos “*rocky savanna*” e “*Brazilian rocky savanna*” para denominar “vegetação savânica sobre afloramentos rochosos” e “cerrado rupestre”, respectivamente.

3.2 Atributos funcionais e diversidade funcional

Conceitos

Atributos funcionais são aqueles que definem as espécies em termos de seus papéis ecológicos, como por exemplo, a forma como eles interagem com o ambiente ou com outras espécies (Díaz & Cabido 2001). Para Lavorel & Garnier (2002), podem ser quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que potencialmente afetam o desempenho da planta ou o seu meio ambiente.

De acordo com Ackerly *et al.* (2003), atributos funcionais são diretamente responsáveis pela aquisição de recursos necessários no crescimento (p.ex. luz, água, nutrientes, CO²) e pela regulamentação das condições que influenciam o metabolismo (p.ex. temperatura, pressão de turgescência). Podem ser considerados adaptativos se o fenótipo presente elevar o desempenho do indivíduo ou da espécie nesse ambiente em relação aos demais estados fenotípicos, como uma melhoria na aquisição dos recursos, no crescimento, na sobrevivência ou na reprodução. (Ackerly 2003).

Devido ao grau de variação acerca da nomenclatura existente na literatura, Violle *et al.* (2007) sugerem uma padronização no uso do termos “atributo” e “atributo funcional”. Os autores recomendam que o termo “atributo” seja utilizado para qualquer característica mensurável no nível individual, a partir de células até o nível de organismo, sem referência ao ambiente ou qualquer outro nível de organização. Já “atributo funcional” deve ser utilizado para qualquer atributo que influencie

indiretamente no *fitness* através do seu efeito no crescimento, sobrevivência e reprodução.

Definidos como grupos não-filogenéticos, grupos funcionais são conjuntos de espécies que se comportam de forma semelhante em um ecossistema, baseados em conjuntos de atributos funcionais compartilhados (Lavorel *et al.* 1997). Dentre os procedimentos estatísticos multivariados utilizados na atribuição dos grupos funcionais, destacam-se as análises de agrupamento, análises de componentes principais, as correlações canônicas e as técnicas de Monte Carlo (Simberloff & Dayan 1991).

Segundo Díaz & Cabido (2001), os grupos funcionais podem ser divididos em dois tipos: de efeito, que são conjuntos de espécies que têm efeitos semelhantes sobre processos dominantes dos ecossistemas, como produtividade primária, ciclagem de nutrientes e transferência trófica; e de resposta, que são conjuntos de espécies de plantas que respondem de modo semelhante ao meio biótico e abiótico, como disponibilidade de recurso, condições climáticas ou regimes de perturbação. De acordo com Hooper *et al.* (2002), a distinção entre grupos funcionais de efeito e grupos funcionais de resposta é diretamente análoga a distinção entre os conceitos de nicho funcional e nicho de habitat, onde o nicho funcional abrange os efeitos que uma espécie tem sobre a comunidade e a dinâmica do ecossistema, e o nicho de habitat engloba os parâmetros ambientais necessários para a sobrevivência de uma espécie.

Diversidade funcional pode ser considerada como o valor e a amplitude de atributos funcionais dos organismos presentes em um determinado ecossistema (Tilman 2001). Entretanto, outras medidas também são utilizadas para representar a diversidade funcional, como a complexidade de cadeias alimentares (Hulot *et al.* 2000) ou o número de grupos funcionais presentes em dada localidade (Fonseca & Ganade 2001; Hooper *et al.* 2002). Apesar dessa última abordagem ter sido amplamente utilizada, a arbitrariedade na maneira como as espécies são agrupadas pode representar um problema (Simberloff & Dayan 1991).

Por que avaliar a diversidade funcional?

Díaz & Cabido (2001) compararam a abordagem da diversidade funcional com a abordagem da diversidade de espécies no funcionamento dos ecossistemas e reforçaram que riqueza de espécies não é um substituto confiável da diversidade funcional. Os autores ressaltam a importância da riqueza e da composição funcional no funcionamento ecossistêmico. Segundo Cadotte *et al.* (2011), a diversidade funcional

deve ser incorporada na formulação de decisões sobre conservação e restauração, especialmente naquelas direcionadas à reconstruir ou preservar ecossistemas funcionalmente saudáveis.

Depois de um trabalho publicado por Webb *et al.* (2002), houve um relevante aumento no número de trabalhos que tentaram utilizar a diversidade filogenética como um *proxy* da diversidade funcional na averiguação dos mecanismos de coexistência de espécies. Apesar de haver certa correlação entre ambas, nem sempre isso acontece. Gerhold *et al.* (2015) descrevem sete motivos pelos quais não se deve utilizar a diversidade filogenética como um *proxy* da diversidade funcional. Entre eles, a possibilidade de coexistência entre espécies não aparentadas mas com atributos funcionais semelhantes (convergência evolutiva).

Medidas de diversidade funcional

Procurando outras maneiras de mensurar a diversidade funcional, Petchey & Gaston (2002) propuseram utilizar o comprimento total do ramo de um dendrograma funcional, cuja medida é denominada “FD”. Pouco depois, Mason *et al.* (2003) desenvolveram uma forma estendida de FD, o índice FD_{var} , que se baseia na variância de atributos, ponderada pela abundância das espécies que possuem esses atributos. Importante ressaltar que muitos autores utilizam a sigla FD para se referir genericamente à diversidade funcional (*functional diversity*), sem nenhuma relação com o índice proposto por Petchey & Gaston (2002).

Garnier *et al.* (2004) desenvolveram um índice (*community-aggregated traits*) que retrata a composição de determinado atributo funcional das comunidades, um valor médio ponderado de acordo com a abundância relativa das espécies. Esse índice ficou conhecido como média ponderada da comunidade (*community weighted mean* - CWM), amplamente utilizado em estudos que avaliam efeitos de gradientes ambientais nos atributos funcionais (Sonnier *et al.* 2010; Butterfield *et al.* 2013; Muscarella & Uriarte 2016). A entropia quadrática de Rao (1982) foi sugerida por Botta-Dukát (2005) como forma de se avaliar a diversidade funcional, através das distâncias fenotípicas entre espécies (RAO_Q). Por descreverem dois aspectos complementares da estrutura da comunidade, tais como a média e a dispersão de cada atributo funcional, Ricotta & Moretti (2011) recomendam que tanto CWM quanto RAO_Q devam ser utilizados em conjunto. Valores de CWM podem resumir mudanças nos valores médios dos atributos funcionais dentro das comunidades devido à seleção ambiental de certos atributos,

enquanto RAO_Q pode ser utilizado para analisar padrões de convergência ou divergência e compará-los com o esperado ao acaso.

Três componentes da diversidade funcional foram propostos por Mason *et al.* (2005), e posteriormente aperfeiçoados por Villéger *et al.* (2008): riqueza funcional (FR ou Fric), representada pela quantidade do espaço de nicho ocupado pelas espécies na comunidade; equitabilidade funcional (FE ou Feve), que é o grau de uniformidade na distribuição da abundância no espaço de nicho ocupado; e divergência funcional (Fdiv), que captura o grau de divergência na distribuição de abundância dos atributos funcionais das espécies.

O conceito de volume do convex hull (*convex hull volume*) foi apresentado por Cornwell *et al.* (2006), uma medida multivariada n-dimensional que quantifica o volume de espaço de atributos ocupado por espécies em dada comunidade. Foi concebido primordialmente para se testar os efeitos da filtragem ambiental, a partir de sua combinação com modelos nulos. Atualmente, o volume do convex hull é utilizado para representar a riqueza funcional (*sensu* Villéger *et al.* 2008), índice conhecido como FR_v .

Variação intraespecífica

A distribuição dos atributos pode variar ao longo de gradientes ambientais devido à substituição de espécies que exibem melhores adaptações às condições particulares e/ou devido à variação entre indivíduos de espécies que exibem atributos ideais ao micro-habitat (Ackerly 2003). Apesar da maioria dos estudos focarem na variação de atributos entre as espécies ou grupos funcionais, a utilização da variação intraespecífica vem aumentando (Niklas *et al.* 2007; Jung *et al.* 2010; de Bello *et al.* 2011; Carlucci *et al.* 2012; Jung *et al.* 2014; Carlucci *et al.* 2015, Li *et al.* 2017)

Bolnick *et al.* (2003) apontam os motivos pelos quais a variação intraespecífica é importante, demonstrando que apesar de subestimada, a especialização individual é um fenômeno relevante. Nessa linha de pesquisa, Cianciaruso *et al.* (2009) desenvolveram uma medida de FD que incorpora a variação individual (*individual-level FD* – iFD). Incluir a variação intraespecífica deve permitir melhor entendimento dos processos que conectam indivíduos e ecossistemas e fornecer previsões mais precisas das consequências das extinções para processos ecossistêmicos (Cianciaruso *et al.* 2009).

Mecanismos nos quais a variação individual de atributos muda o resultado das interações ecológicas foram identificados por Bolnick *et al.* (2011). Entre eles: o efeito

portfólio (*portfolio effect*), onde a variação intraespecífica pode proteger populações de flutuações temporais extremas em densidade populacional; dinâmicas eco-evolutivas adaptativas (*adaptive eco-evolutionary dynamics*), cuja variação intraespecífica hereditária permite evolução adaptativa em resposta a interações ecológicas; e a escala de amostragem (*trait sampling*), onde em pequenas populações, a amostragem da variação individual pode alterar a média e a variância de atributos.

De acordo com Siefert *et al.* (2015), a importância relativa da variação intraespecífica é mais relevante em escalas locais, em gradientes ambientais curtos, e em comunidades com baixa riqueza de espécies. Os autores sugerem que a integração da variação intraespecífica em estudos futuros deve levar a uma melhor compreensão na montagem das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas.

Componentes alfa, beta e redundância funcional

A partir de distâncias euclidianas, algumas métricas de similaridade funcional foram abordadas por Pavoine *et al.* (2004) e Ricotta (2005). Entretanto, a análise de partição da diversidade funcional nos componentes alfa e beta foi difundida por De Bello *et al.* (2009), que utilizaram dados de área foliar específica para mostrar a importância de ambos componentes. Essa abordagem pode ser benéfica na avaliação das relações entre a diversidade biológica e o funcionamento ecossistêmico.

Redundância funcional é diretamente relacionada com estabilidade da comunidade (Naeem 1998; Pillar *et al.* 2013; Kang *et al.* 2015). Em virtude das espécies poderem apresentar funções equivalentes (funcionalmente redundantes), mudanças na riqueza e composição de espécies em locais com alto grau de redundância podem ter relativamente pouco efeito na diversidade funcional (Walker 1992).

Uma medida que foi adotada inicialmente para representar a redundância funcional foi riqueza de espécies dentro de grupos funcionais (Fonseca & Ganade 2001). Comunidades que apresentam maior regularidade na distribuição de espécies entre os grupos funcionais apresentam maior redundância funcional que comunidades cujas espécies são distribuídas de modo desigual entre os grupos funcionais. Ainda, comunidades com menos grupos funcionais tendem a ter maior redundância funcional que comunidades funcionalmente ricas (Fonseca & Ganade 2001). Outra forma de representá-la é através da partição do índice de Simpson em diversidade e redundância funcional (de Bello 2007), e desse modo, redundância funcional é definida como a fração da diversidade de espécies não expressa pela diversidade funcional.

3.3. Mecanismos de coexistência de espécies

Descrever padrões e inferir mecanismos por trás da estruturação de comunidades biológicas é algo que vem sendo feito há algum tempo, e algumas teorias ecológicas tentam explicar quais são os fatores mais determinantes na coexistência de espécies. Segundo Gleason (1926), a vegetação é resultante da migração e da seleção ambiental. O autor destaca a importância das condições ambientais na estruturação de comunidades, determinadas principalmente pelo clima e por fatores edáficos, e que podem ser alteradas por mudanças climáticas e processos fisiográficos. Sob outra perspectiva, a importância da competição interespecífica nas comunidades foi descrita por Hardin (1960), que difundiu o princípio da exclusão competitiva, presumindo que a coexistência de espécies altamente competidoras gera a exclusão da espécie inferior. Segundo MacArthur & Levins (1967), existe um limite na similaridade de espécies competidoras que podem coexistir, evidenciando o papel da diferenciação de nicho para a biodiversidade. De acordo com estes autores, o número total de espécies é proporcional à amplitude total do nicho dividido pela largura de nicho das espécies. Esta riqueza de espécies deve reduzir com a irregularidade na abundância de recursos, e aumentar com a adição de novas dimensões de nicho.

O conceito “regras de montagem” (*assembly rules*) foi introduzido por Diamond (1975), que trouxe a ideia de que existem regras que governam a maneira como as comunidades são estruturadas. Segundo Keddy (1992), o objetivo das regras de montagem é especificar quais espécies/atributos irão ocorrer em determinado ambiente, dado um pool de espécies e seus atributos funcionais. Nesse contexto, os fatores ambientais atuam como filtros, removendo as espécies que não possuem as combinações específicas de atributos. De acordo com Zobel (1997), as comunidades são formadas por espécies do pool regional que ultrapassaram uma sequência de restrições locais, não apenas filtros ambientais, mas também barreiras geográficas e interações bióticas.

Chesson (2000) acrescenta que mecanismos de coexistência de espécies funcionam de dois modos principais. Um deles, os mecanismos estabilizadores, tende a minimizar os efeitos das diferenças de aptidão entre as espécies, incluindo estratégias como partição de recursos e predação denso-dependente. Já os mecanismos equalizadores, que tendem a aumentar as interações intraespecíficas em relação às

interações negativas interespecíficas, contribuem para a coexistência estável de espécies por reduzir grandes desigualdades de aptidão.

Diferentemente das demais, a teoria neutra de Hubbell (2001) pressupõe que, independente da espécie, todos os indivíduos possuem as mesmas chances de se reproduzir e morrer. Assim, a teoria prediz que a estruturação das comunidades é moldada por processos demográficos estocásticos, como extinções locais e imigração (processos neutros). O autor distinguiu regras de montagem de nicho e regras de montagem por dispersão, propondo que padrões de diversidade são mais influenciados pela dispersão. A teoria neutra pode representar um modelo nulo em estudos que avaliam adaptação ou seleção natural, estimulando teorias mais realísticas (Leigh 2007).

Atualmente, as regras de montagem de comunidades vegetais (*sensu* Gotzenberger *et al.* 2012) se referem, em geral, a qualquer barreira na coexistência de espécies (figura 1). A montagem filogeográfica faz referência às restrições nas comunidades devido a padrões históricos de especiação e migração. Por outro lado, montagem ecológica se refere às restrições na composição e estrutura das comunidades devido aos filtros ecológicos, tais como dispersão, filtros ambientais e interações bióticas.

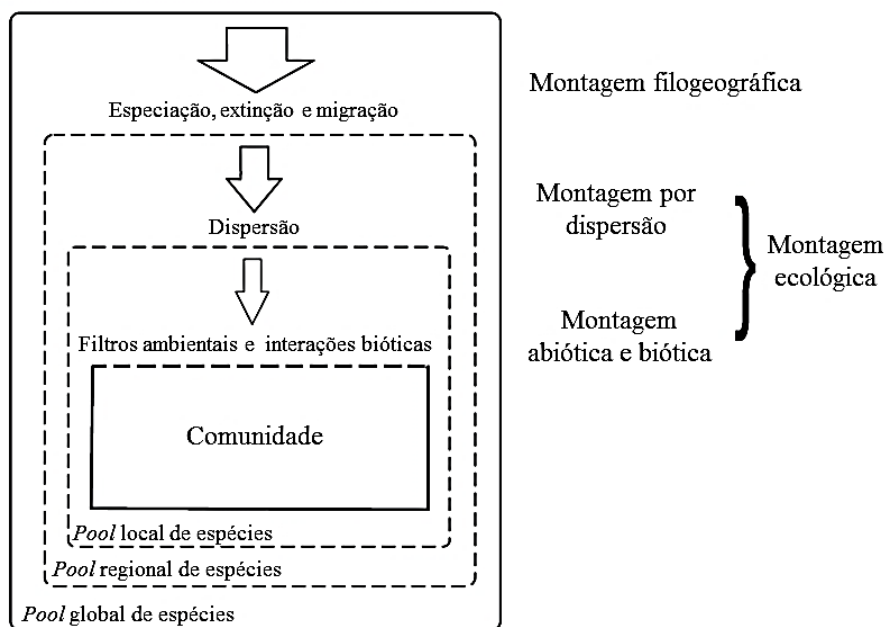


Figura 1. Processos ecológicos que podem controlar as regras de organização de determinada comunidade e as escalas relativas nas quais são mais influentes (adaptado de Gotzenberger *et al.* 2012).

Como avaliar os mecanismos de coexistência?

Muitos estudos que tentam corroborar as hipóteses citadas comparam os padrões observados com aqueles esperados ao acaso, gerados a partir de modelos nulos (Gotelli 2001). Caso o volume do *convex hull* de atributos funcionais seja menor do que o esperado ao acaso, logo filtros ambientais podem ser importantes para explicar a coexistência, restringindo indivíduos que não apresentam determinada estratégia (Cornwell 2006). Por outro lado, se os valores dos atributos são mais divergentes do que o esperado ao acaso, então interações bióticas negativas, como a competição, podem ser o fator mais determinante na estruturação, levando a limitação de nicho (Stubbs & Wilson 2004). Caso os padrões encontrados não diferirem dos modelos nulos, a estruturação da comunidade pode estar sendo primariamente regulada por fenômenos estocásticos, como a dispersão (Hubbell 2001).

Kraft *et al.* (2008) utilizaram modelos nulos para demonstrar que árvores da floresta tropical amazônica são frequentemente menos similares do que o esperado ao acaso, padrão que pode ter sido produzido por competição direta ou por processos denso-dependentes. Com a mesma abordagem, Swenson & Enquist (2009) avaliaram a dispersão de atributos funcionais de árvores em uma floresta estacional da Costa Rica, e argumentam que tanto interações bióticas quanto filtros ambientais podem agir simultaneamente, sendo ambos importantes na estruturação da vegetação. Esse resultado também foi encontrado por De Bello *et al.* (2009), que concluíram que tanto a convergência quanto a divergência de atributos ocorrem na formação das assembleias a partir do pool local de espécies. Alguns autores incluíram também a variação intraespecífica neste tipo de análise, e afirmam que desta forma é possível avaliar com maior precisão os mecanismos relacionados com as regras de montagem das comunidades (Paine *et al.* 2011, Li *et al.* 2017)

A partir de uma abordagem um pouco diferente, De Bello *et al.* (2012) propuseram um método para se testar especificamente o efeito dos processos bióticos. O método consiste em comparar a dissimilaridade funcional dos atributos dentro das comunidades com aquela esperada a partir do pool de espécies, controlando, portanto, o efeito da dispersão e dos filtros abióticos. Assim, dissimilaridade da comunidade superior à obtida pelo pool indica diferenciação de nicho, enquanto o contrário indica exclusão competitiva.

Em um estudo recente, Li *et al.* (2017) se basearam no maior e mais representativo conjunto de dados disponíveis de comunidades vegetais distribuídas ao

redor do mundo para avaliar a relação entre ocupação de nicho funcional e riqueza de espécies. A partir da abordagem dos modelos nulos, os autores não encontraram sinais de que a limitação de similaridade entre espécies seja importante fator estruturador. Pelo contrário, os resultados sugerem que com o aumento da riqueza, as espécies parecem se “empacotar” dentro do espaço funcional, fazendo com que o volume funcional seja menor do que o esperado ao acaso. Este estudo traz evidências da relevância da filtragem ambiental como um processo modulador dos padrões de ocupação do nicho funcional em escala global.

Limitações das inferências e possíveis soluções

Tentar prever mecanismos a partir de padrões tem suas limitações (Leps 1990). Segundo Weiher & Keddy (1999), apesar de ajudarem no entendimento da estruturação das comunidades, comparar padrões observados com aqueles estimados por modelos nulos raramente fornecem regras de montagem definitivas. Além disso, para utilizar índices baseados em muitos atributos funcionais, é necessária uma seleção minuciosa daqueles mais importantes. Todavia, Leps *et al.* (2006) argumentam que a diversidade de cada atributo geralmente traz informações mais ecologicamente relevantes.

Dificuldades em se tentar prever mecanismos de regra de montagem também foram mencionadas em outros estudos. Gotzenberger *et al.* (2012), além de sugerirem que fatores históricos e dispersão podem ser mais importantes na determinação da composição da comunidade do que se presumia anteriormente, enfatizam que a restrição de limitados conjuntos de atributos funcionais ou de pequenas escalas espaciais e temporais pode ser insuficiente no entendimento dos mecanismos de coexistência de espécies. Os autores recomendam que os estudos das regras de montagem devam ser realizados a partir de métodos padronizados e em escalas biogeográficas mais amplas do que as que vêm sendo utilizadas até o momento. Para Adler *et al.* (2013), as análises de dispersão dos atributos não identificam os mecanismos que geraram a partição de nicho; apontam ainda que, para realizar essas predições, é necessário conectar atributos funcionais com reconhecidos mecanismos de coexistência, envolvendo, além de heterogeneidade ambiental espacial e temporal, partição de recursos e inimigos naturais.

3.4. Referências Bibliográficas

- ABDALA, G.C.; CALDAS, L.S.; HARIDASAN, M. & EITEN, G. 1998. Above and belowground organic matter and root: shoot ratio in a cerrado in Central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* 2 (1): 11-23.
- ABREU, M.F.; PINTO, J.R.R.; MARACAHIPES, L.; GOMES, L.; OLIVEIRA, E.A.; MARIMON, B.S.; MARIMON-JUNIOR, B.H.; FARIAS, J. & LENZA, E. 2012. Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 35: 259-272.
- ACKERLY, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164: 165-184.
- ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON T.E. & LECHOWICZ, M.J. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. *BioScience* 50 (11): 979-995.
- ACKERLY, D.D.; KNIGHT, C.A.; WEISS, S.B.; BARTON, K.; STARMER, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449-457.
- ADLER, P.B.; GÓMEZ, R.S.; COMPAGNONI, A.; HSU, J.S.; MUKHERJEE, J.R.; ACHE, C.M. & FRANCO, M. 2013. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:740-745.
- AMARAL, A.G.; PEREIRA, F.F.O. & MUNHOZ, C.B.R. 2006. Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na Fazenda Sucupira, Brasília-DF. *Cerne* 12: 350-359.
- ANTONELLI, A.; VEROLA, C.F.; PARISOD, C. & GUSTAFSSON, A.L.S. 2010. Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 597-607.
- BENITES, V.M.; CAIAFA, A.N.; MENDONÇA, E.S.; SCHAEFFER, C.E.G.R. & KER, J.C. 2003. Solos e vegetação nos Complexos Rupestres de Altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Revista Floresta e Ambiente* 10: 76-85.
- BILBAO, B.; BRAITHWAITE, R.; DALI ' AGLIO, C.; MOREIRA, A.; OLIVEIRA, P. E.; RIBEIRO, J.F. & STOTT, P. 1996. Biodiversity, fire, and herbivory in tropical

- savannas. In O. T. Solbrig; E. Medina & J. F. Silva (eds.), Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective. Springer, Berlin, p.197-203.
- BOLNICK, D.I.; AMARASEKARE, P.; ARAÚJO, M.S.; BURGER, R.; LEVINE, J.M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V.H.W.; SCHREIBER, S.J.; URBAN, M.C. & VASSEUR, D.A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 183-192.
- BOLNICK, D.I.; SVANBACK, R.; FORDYCE, J.A.; YANG, L.H.; DAVIS, J.M.; HULSEY, C.D. & FORISTER, M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28.
- BOTTA-DUKÁT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- BUTTERFIELD, B.J. & SUDING, K.N. 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology* 101: 9-17.
- CADOTTE, M.W.; CARSCADDEN, K. & MIROTCHNICK, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087
- CARLUCCI, M.B.; DEBASTIANI, V.; PILLAR, V.D. & DUARTE, L.D.S. 2015. Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *Journal of Vegetation Science* 26: 21-31.
- CARLUCCI, M.B.; DUARTE, L.D. & PILLAR, V.D. 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22: 111-119.
- CARLUCCI, M.B.; STREIT, H.; DUARTE, L.D.S. & PILLAR, V.D. 2012. Individual based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science* 23:176-186.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- CIANCIARUSO, M.V.; BATALHA, M.A.; GASTON, K.J. & PETCHEY, O.L. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90: 81-89.
- COLE, M.M. 1982. The influence of soils, geomorphology and geology on the distribution of plant communities in savanna ecosystems. In: B.J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Berlin, Springer-Verlag. p. 145-174
- COLLEVATTI, R.G., CASTRO, T.G.; SOUZA, J.S. & TELLES, M.P.C. 2012. Phylogeography of *Tibouchina papyrus* (Pohls) Toledo (Melastomataceae), an

- endangered tree species from rocky savannas, suggests bidirectional expansion due to climate cooling in the Pleistocene. *Ecology and Evolution* 2 (5): 1024-1035.
- COLLINSON AS. 1988. Introduction to world vegetation , 2nd edn . London, UK: Unwinman Ltd.
- CONNOR, E.F. & SIMBERLOFF, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60, 1132–1140.
- CORNWELL, W.K.; SCHWILK, D.W. & ACKERLY, D.D. 2006. A traitbased test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- COSTA, M.P.; PEREIRA, J.A.A.; BENICIO, M.H.M.; SOUSA, H.; FONTES, M.A.L & GARCIA, P.O. 2012. Alometria e arquitetura de *Copaifera langsdorffii* (desf.) Kuntze (Fabaceae) em fitofisionomias neotropicais no sul de Minas Gerais. *Ciência Florestal*, Santa Maria 22 (2): 223-240.
- DANTAS, V.L.; BATALHA, M.A.; FRANÇA, H. & PAUSAS, J.G. 2015. Resource availability shapes fire-filtered savannas. *Journal of Vegetation Science* 26: 395-403.
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; ALBERT, C.H.; THUILLER, W.; GRIGULIS, K.; DOLEZAL, J.; JANECEK, S. & LEPS, J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 163-174.
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; LAVERGNE, S.; ALBERT, C.H.; BOULANGEAT, I.; MAZEL, F. & THUILLER, W. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36: 393-402.
- DE BELLO, F.; LEPS, J.; LAVOREL, S. & MORETTI, M. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: na example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8: 163-170.
- DE BELLO, F.; PRICE, J.M.; MÜNKEMÜLLER, T.; LIIRA, J.; ZOBEL, M.; THUILLER, W.; GERHOLD, P.; GÖTZENBERGER, L.; LAVERGNE, S.; LEPS, J.; ZOBEL, K., & PÄRTEL, M., 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263-2273.
- DE BELLO, F.; THUILLER, W.; LEPS, J.; CHOLER, P.; CLEMENT, J.C.; MACEK, P.; SEBASTIA, M.T. & LAVOREL, S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20 (3): 475-486.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities.. In M.L. Cody & J.M. Diamond (ed). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. p.342-444.

- DÍAZ, S. & CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 64-655.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. & CASANOVES, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- FELFILI, J.M. & FAGG, C.W. 2007. Floristic composition, diversity and structure of the “cerrado” sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 375-385.
- FELFILI J.M. & SILVA JÚNIOR. M.C. 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 277-289.
- FONSECA, C. R. & GANADE, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.
- FUJITA, T. & MIZUNO, K. 2015. Role of nurse rocks on woody plant establishment in a South African grassland. *Tropics* 24: 57-64.
- GARNIER, E.; CORTEZ, J.; BILLÈS, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C. & TOUSSAINT, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85 (9): 2630-2637.
- GERHOLD, P.; CAHILL, J.F. JR; WINTER, M.; BARTISH, I.V. & PRINZING, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29: 600-614.
- GILLON, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. In: Bourlière, F. (ed.) *Tropical savannas. Ecosystems of the World* 13. Elsevier, Amsterdam. pp. 617-641.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botany Club* 53: 7-26.
- GOMES, L.; LENZA, E.; MARACAHIPES, L.; MARIMON, B.S. & OLIVEIRA, E.A. 2011. Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25 (4): 865-875.
- GOTELLI, N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography Letters* 10: 337-343.
- GOTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRATHEN, K.A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUISAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PARTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K. & ZOBEL, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.

- HARLEY, R.M. 1995. Introdução. In: Standard, B.L. (ed). Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina, Bahia-Brazil. Royal Botanical Garden Kew. p. 43-79.
- HAUSSMANN, N.; MCGEOCH, M. A. & BOELHOUWERS, J. 2010. Contrasting nurse plants and nurse rocks: The spatial distribution of seedlings of two sub-Antarctic species. *Acta Oecologica* 36: 299-305.
- HOLLAND, P.G. & STEYN, D.G. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* 2: 179-183.
- HOOPER, D.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; DIAZ, S.; GESSNER, M.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F.; VAN PEER, L.; ROY, J.; SYMSTAD, A.; SOLAN, M. & SPEHN, E. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystems functioning: a current synthesis*, 195-208.
- HOPKINS, B. 1992. Ecological process at the forest-savanna boundary. In: Furley, P.A.; Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds.). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. London: Chapman and Hall. p. 21-33.
- HUBBELL S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 396p.
- HULOT, F.D.; LACROIX, G.; LESCHER-MOUTOUE, F. O. & LOREAU, M. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405: 340-344.
- JOLY, A.B. 1970. *Conheça a vegetação brasileira*. São Paulo: Editora Polígono. 181p.
- JUNG, V.; ALBERT, C.H.; VIOLLE, C.; KUNSTLER, G.; LOUCOUGARAY, G. & SPIEGELBERGER, T. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* 102: 45-53.
- JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L. & MULLER, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134-1140.
- KANG, S.; MA, W.; LI, F.Y.; ZHANG, Q.; NIU, J.; DING, Y; HAN, F. & SUN, X. 2015. Functional Redundancy Instead of Species Redundancy Determines Community Stability in a Typical Steppe of Inner Mongolia. *Plos one* 10 (12): e0145605.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal Vegetation Science* 3: 157-164.
- KRAFT, N.J.B.; VALENCIA, R. & ACKERLY, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 322: 580-582.

- 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.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J. & FORBES, D. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474-478.
- LEIGH, E.G.JR. 2007. Neutral theory: a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2075-2091.
- LEMOES, H.L.; PINTO, J.R.R.; MEWS, H.A. & LENZA, E. 2013. Structure and floristic relationships between Cerrado sensu stricto sites on two types of substrate in northern Cerrado, Brazil. *Biota Neotropica* (13) 4.
- LENZA, E.; PINTO, J.R.R.; PINTO, A.S.; MARACAHIPES, L. & BRUZIGUESSI E.P. 2011. Comparação da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de cerrado rupestre na Chapada dos Veadeiros, Goiás, e áreas de cerrado sentido restrito do Bioma Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 34: 247-259.
- LENZA, E.; SANTOS, J.O. & MARACAHIPES, L. 2015. Species composition, diversity, and vegetation structure in a gallery forest-cerrado sensu stricto transition zone in eastern Mato Grosso, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 29 (3): 327-338.
- LEPS, J. 1990. Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? In: *Spatial processes in plant communities* (eds F. Krahulec, A. D. Q. Agnew, S. Agnew and J. H. Willems). SPB Academic Publishing, The Hague. p.1-11.
- LEPS, J.; DE BELLO, F.; LAVOREL, S. & BERMAN, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501.
- LI, Y.; SHIPLEY, B.; PRICE, J.; DANTAS, V.; TAMME, R.; WESTOBY, M.; SIEFERT, A.; SCHAMP, B.; SPASOJEVIC, M.; JUNG, V.; LAUGHLIN, D.; RICHARDSON, S.; LE BAGOUSSE-PINGUET, Y.; SCHÖB, C.; GAZOL, A.; PRENTICE, H.; GROSS, N.; OVERTON, J.; CIANCIARUSO, M. & BATALHA, MARCO. 2017. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology*. 106. 10.1111/1365-2745.12802.
- LIMA, C.A. 2008. Identificação de áreas de cerrado rupestre do estado de Goiás em imagens landsat etm+. Dissertação de mestrado em ciências florestais, departamento de engenharia florestal, Universidade de Brasília, DF.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.

- MAJOR, J. 1951. A functional factorial approach to plant ecology. *Ecology* 32: 392-412.
- MARACAHIPES, L.; CIANCIARUSO, C.V.; LENZA, E.; PINTO, J.R.R.; MARIMON, B.S. & SANTOS, T.R.R. 2012. *Tibouchina papyrus* (Pohl) Toledo, 1952 (Melastomataceae): Distribution extension to the northern part of Brazilian Cerrado. *Check List* 8 (4): 765-767.
- MARACAHIPES, L.; LENZA, E.; MARIMON, B.S.; OLIVEIRA, E.A.; PINTO J.R.R. & MARIMON-JUNIOR B.H. 2011. Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado- Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica* 11 (1): 133-141.
- MASON, N.W.H.; MACGILLIVRAY, K.; STEEL J.B. & WILSON J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- MASON, N.W.H.; MOUILLOT, D.; LEE, W.G. & WILSON, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- MEWS, H.A. 2014. O Cerrado sentido restrito sobre dois substratos no Brasil Central: padrões da flora lenhosa e correlações com variáveis geodafoclimáticas. Tese de Doutorado em Ciências Florestais. Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, Universidade de Brasília, Brasília-DF, 78 p.
- MEWS, H.A.; PINTO, J.R.R.; EISENLOHR, P.V. & LENZA, E. 2014. Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. *Biodiversity and Conservation* 23: 1119-1131.
- MEWS, H.A.; PINTO, J.R.R.; EISENLOHR, P.V. & LENZA, E. 2016. No evidence of intrinsic spatial processes driving Neotropical savanna vegetation on different substrates. *Biotropica* 48: 433-442.
- MIRANDA, H.S.; BUSTAMANTE, M.M.C. & MIRANDA, A.C. 2002. The fire factor. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R J. (eds.). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press. p. 51-68.
- MIRANDA, S.C.; SILVA JÚNIOR, M.C. & SALLES, L.A. 2007. A comunidade lenhosa de cerrado rupestre na Serra Dourada, Goiás. *Heringeriana* 1 (1): 43-53.
- MOURA, I.O. 2010. *Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas*. Tese de doutorado, departamento de ecologia, Universidade de Brasília, DF. 247 p.
- MOURA, I.O.; GOMES-KLEIN, V.L.; FELFILI, J.M. & FERREIRA, H.D. 2007. Fitossociologia de cerrado sentido restrito em afloramentos rochosos no Parque

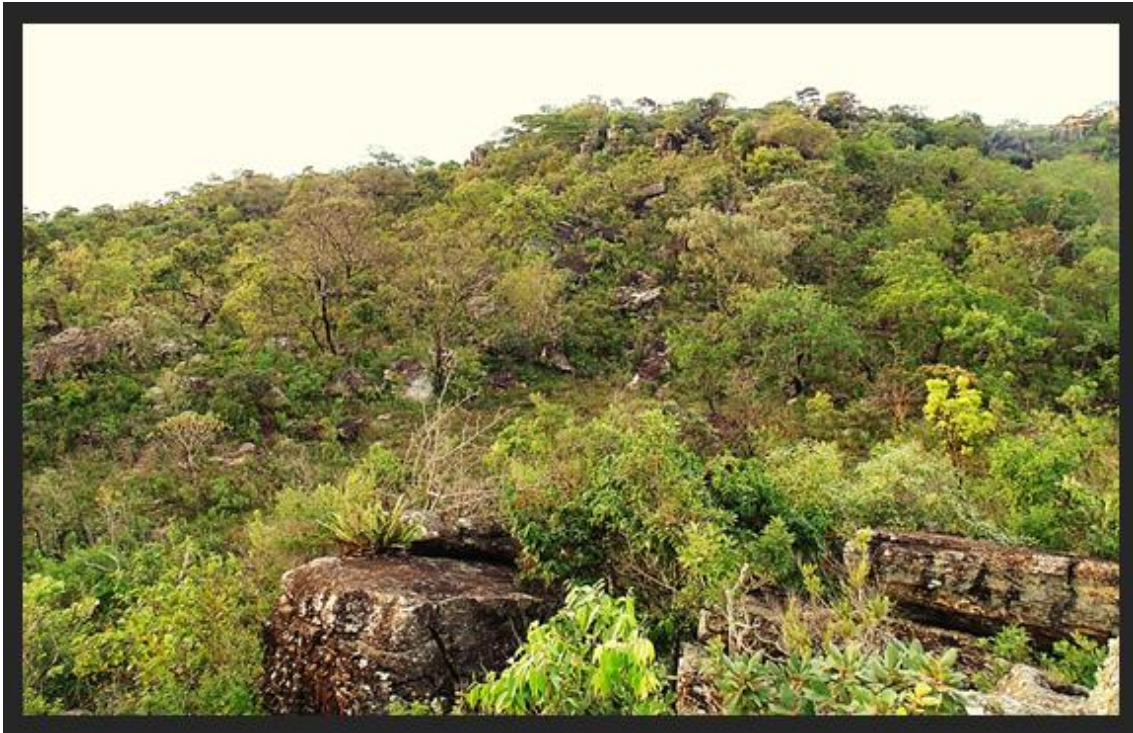
- Estadual dos Pireneus, Pirenópolis, Goiás. Revista Brasileira de Biociências 5: 399-401.
- MOURA, I.O.; KLEIN, V.L.G.; FELFILI, J.F.; FERREIRA, H.D. 2010. Diversidade e estrutura comunitária de cerrado sentido restrito em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pireneus, Goiás. Revista Brasileira de Botânica 33: 55-467.
- MUSCARELLA R. & URIARTE M. 2016. Do community-mean functional traits reflect optimal strategies. Proceedings of the Royal Society B. 283: 2015-2434.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.
- NAEEM, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. Conservation Biology 12: 39-45.
- NIKLAS, K.J.; COBB, E.D.; NIINEMETS, U.; REICH, P.B.; SELLIN, A.; SHIPLEY, B. & WRIGHT, I.J. 2007. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 8891-8896.
- NOBEL, P.S.; MILLER, P.M. & GRAHAM, E.A. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FLUMINHAN-FILHO, M. 1999. Ecologia da vegetação do Parque Florestal Quedas do Rio Bonito. Cerne 5 (2): 51-64.
- PAINE, C.E.T.; BARALOTO, C.; CHAVE, J. & HÉRAULT, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120: 720-727.
- PAVOINE, S.; DUFOUR, A.B. & CHESSEL, D. 2004. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology* 228: 523-537.
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- PILLAR, V.D.; BLANCO, C.C.; MÜLLER, S.C.; SOSINSKI E.E; JONER F. & DUARTE L.D.S 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24 (5): 963-974.
- PINTO, J.R.R.; LENZA, E. & PINTO, A. S. 2009. Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica* 32 (1): 23-32.

- RAO, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- REATTO, A.; CORREIA, J.R.; SPERA, S.T. & MARTINS, E.S. 2008. Solos do Bioma do Cerrado: aspectos pedológicos. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (ed.). *Cerrado: Ecologia e Flora*, Vol. 1. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.109-133.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 2008. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P.; Ribeiro, J.F. (ed.). *Cerrado: Ecologia e Flora*, Vol. 1. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.151-199.
- RICOTTA C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.
- RICOTTA, C. & MORETTI, M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181-188.
- SANTOS, T.R.R.; PINTO, J.R.R. & LENZA, E. 2012a. Floristic relationships of the woody component in rocky outcrops savanna areas in Central Brazil. *Flora* 207 (7): 541-550.
- SANTOS, T.R.R.; PINTO, J.R.R.; LENZA, E. & MEWS, H.A. 2012b. The tree-shrub vegetation in rocky outcrop cerrado areas in Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 35 (3): 281-294.
- SCARANO, F.R.; MATTOS, E.A.; FRANCO, A.C.; CAVALIN, P.O.; ORTHEN, B.; FERNANDES, G.W & LUTTGE, U. 2015. Features of CAM-cycling expressed in the dry season by terrestrial and epiphytic plants of *Clusia arrudae* Planchon & Triana in two rupestrian savannas of southeastern Brazil in comparison to the C3-species *Eremanthus glomerulatus* Less. *Trees* DOI 10.1007/s00468-015-1331-z.
- SHREVE, F. 1915. *Vegetation of a desert mountain range as conditioned by climatic factors*. Carnegie Institution of Washington, Pub. 217.
- SIEFERT, A.; VIOLLE, C.; CHALMANDRIER, L.C.; ALBERT, C.H.; TAUDIERE, A.; FAJARDO, A. *et al.* 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406-1419.
- SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 22: 115-143.
- SONNIER, G.; SHIPLEY, B. & NAVAS, M.L. 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21: 318–331.

- STEFANELLO, D.; BULHÃO, C.F. & MARTINS, S.V. 2009. Síndromes de dispersão de sementes em três trechos de vegetação ciliar (nascente, meio e foz) ao longo do Rio Pindaíba, MT. *Árvore* 33(6): 1051-1061.
- STUBBS, W.J. & WILSON J.B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557-567.
- 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.
- TEODORO, G.S.; BERG, V.D.B.; SANTOS, M.C.N. & COELHO, F.F. 2010. How does a *Psittacanthus robustus* Mart. population structure relate to a *Vochysia thyrsoidea* Pohl. host population? *Flora* 205: 797-801.
- TILMAN, D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 109-121.
- VILLÉGER, S.; MASON, N.W.H. & MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M.L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL I. & GARNIER, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- WALKER, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- WALTER, B.M.T., CARVALHO, A.M. & RIBEIRO, J.F. 2008. O conceito de Savana e de seu componente Cerrado. In: S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p. 19-45.
- WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In: Weiher E, Keddy P (eds). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, p. 251-271.
- ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.

Capítulo 1

4. COMPONENTES FLORÍSTICOS, ATRIBUTOS FUNCIONAIS E MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES EM TRÊS ÁREAS DE INTERFLÚVIO DO PARQUE ESTADUAL DOS PIRENEUS, GO



Vicente Arcela¹

John Du Vall Hay¹

1- Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade de Brasília, Brasil.

4.1. RESUMO

Recentemente, foram encontrados indícios de que, em ampla escala espacial, processos neutros, como dispersão e mortalidade, não sejam bons preditores na estruturação de comunidades lenhosas de cerrado rupestre, e que diferentemente, filtros ambientais devem ser processos determinantes. Este estudo teve como objetivo principal avaliar, dentro de uma escala espacial mais refinada, os mecanismos por trás da estruturação de suas comunidades lenhosas. Para isso efetuamos análises a partir de abordagens florísticas e funcionais, comparando áreas de cerrado rupestre localizados na Serra dos Pirineus com outras dois habitats de interflúvio: cerrado sem afloramentos rochosos (pool savânico) e “cerradão rupestre” (pool rochoso). Instalamos 10 parcelas permanentes de 20 x 20 m em cada um dos habitats. Em cada parcela, amostramos todas as árvores e arbustos com diâmetro (DB_{30}) ≥ 5 cm. Obtivemos atributos funcionais foliares, de tronco e reprodutivos para as espécies mais abundantes de cada habitat (≥ 5 indivíduos). No total, foram amostrados 1.687 indivíduos, pertencentes a 126 espécies, distribuídas em 93 gêneros e 48 famílias. Em relação aos demais habitats, o cerrado rupestre apresentou menor densidade de indivíduos (1.073 ind/ha), menor área basal (10,0 m²/ha) e menor número de espécies (68). Apesar de apresentar menor riqueza, o cerrado rupestre apresentou maior diversidade de Shannon do que o cerrado sem afloramentos rochosos. Floristicamente, o pool savânico apresentou maior dissimilaridade entre habitats que o pool rochoso, demonstrando a importância do solo na variação da composição florística. Entretanto, em relação à funcionalidade, o pool rochoso apresentou mais atributos com diferença significativa entre habitats, sugerindo que variações na exposição à radiação solar podem apresentar efeitos mais relevantes na composição funcional que variações de solo. Avaliando as regras de montagem a partir de uma abordagem florística, percebe-se baixa relevância dos processos neutros e alta relevância da filtragem ambiental na estruturação do cerrado rupestre. Porém, a partir da abordagem funcional, não foram encontrados indícios claros dos efeitos da filtragem ambiental na variação dos atributos considerados, contrariando a expectativa. Estudos futuros considerando atributos fisiológicos e radiculares devem trazer novos *insights* acerca dos processos que regem a estruturação de comunidades de cerrado rupestre.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, “cerradão rupestre”, convergência funcional, exposição à radiação solar, processos neutros, regras de montagem

4.2. INTRODUÇÃO

A partir de derivações da teoria conhecida como regras de montagem (Diamond 1975), entende-se que o conjunto de espécies presentes em determinado local é parte de um pool de espécies (Zobel 1997) que conseguiu chegar até o citado local através da dispersão (filtro geográfico), que atualmente suportam suas condições abióticas (filtro ambiental) e que resistem à competição com as outras espécies nele presentes (filtro biótico) (*sensu* Gotzenberger *et al.* 2012). A importância desses mecanismos varia em escalas espaciais e/ou temporais (Gotzenberger *et al.* 2012). Entretanto, comunidades onde algum dos mecanismos se sobressai em relação aos outros podem apresentar alguns padrões reconhecidos.

Locais em que o ambiente apresenta condições potencialmente rigorosas para o estabelecimento de plantas, como temperaturas extremas, alta frequência de distúrbios (fogo, inundação), clima árido etc, espera-se que estes fatores atuem como filtros ambientais (abióticos), selecionando as espécies que possuam conjuntos de atributos que sejam capazes de suportar tal situação (Keddy 1992). Desse modo, o padrão esperado nos casos de forte filtragem ambiental é a convergência ou redução funcional (Cornwell *et al.* 2006). Por outro lado, quando a competição é o processo mais importante na estruturação de determinada comunidade, espera-se que as espécies ocupem diferentes espaços de nicho (MacArthur & Levins 1967), resultando em padrões de divergência funcional (Stubbs & Wilson 2004, Meszéna *et al.* 2006). Assim, forças potencialmente antagônicas, como filtragem ambiental e competição, podem moldar as comunidades ao longo do tempo.

Considerado como um subtipo de cerrado sentido restrito, o cerrado rupestre é caracterizado pela vegetação savânica com presença de afloramentos rochosos (Ribeiro & Walter 2008). Em geral, o cerrado rupestre ocorre em áreas bastante acidentadas, de relevo ondulado ou montanhoso. Por causa das condições potencialmente severas dos ambientes rochosos, como solos rasos, alta exposição solar, escassez hídrica e nutricional (Kluge & Brulfert 2000, Porembski & Barthlott 2000, Vincent & Meguro 2008, Messias *et al.* 2011), é provável que efeitos relacionados com filtragem ambiental sejam evidentes na vegetação nas áreas de cerrado rupestre.

Há indícios de que processos neutros, como dispersão e mortalidade, não seriam bons preditores na estruturação de comunidades savânicas sobre diferentes substratos (Mews *et al.* 2016). Conforme esse mesmo trabalho, fatores edáficos atuariam como

importantes moduladores das comunidades, sugerindo que sejam primariamente reguladas por filtros ambientais. Os autores ressaltam a ampla escala espacial que foi utilizada no trabalho, e recomendam que novos estudos que queiram testar estas hipóteses sejam realizados em menores escalas. Assim, este estudo teve como objetivos comparar a composição florística e funcional do cerrado rupestre da Serra dos Pireneus com outros dois habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos - pool savânico; e “cerradão rupestre” - pool rochoso), e avaliar, dentro de uma escala espacial refinada, os mecanismos por trás da estruturação de suas comunidades lenhosas.

4.3. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Parque Estadual dos Pireneus (PEP)

O Parque Estadual dos Pireneus é uma unidade de conservação (UC) de proteção integral presente no Brasil Central (Figura 1.1). Localizado na Serra dos Pireneus, o PEP está situado entre os municípios de Pirenópolis, Cocalzinho de Goiás e Corumbá, no estado de Goiás. (Agência Ambiental de Goiás & Nativa 2002). O Parque foi criado pela Lei no 1.321, de 20 de novembro de 1987 e alterado pela Lei no 13.121, de 16 de julho de 1997. O Decreto no 4.830, de 15 de novembro de 1997, estabeleceu seus limites entre os paralelos 15°45'S - 15°50'S e os meridianos 48°45'W - 48°55'W, contemplando aproximadamente 2.833 hectares de extensão. O Parque está situado no domínio da subunidade morfoestrutural identificada como Planalto do Alto Tocantins-Paranaíba, com altitudes variando de 1.100 a 1.395 metros. O tipo de solo predominante na região é o Neossolo Litólico, com grandes afloramentos de quartzitos e quartzomuscovita-xisto orientados na direção leste-oeste (Agência Ambiental de Goiás & Nativa, 2002). O clima da região é do tipo tropical úmido (Aw de Köppen), com pronunciada sazonalidade, caracterizada por invernos secos e verões chuvosos. A precipitação média anual é da ordem de 1.500 mm e a temperatura média anual varia entre 20 e 22°C (Nimer 1989).

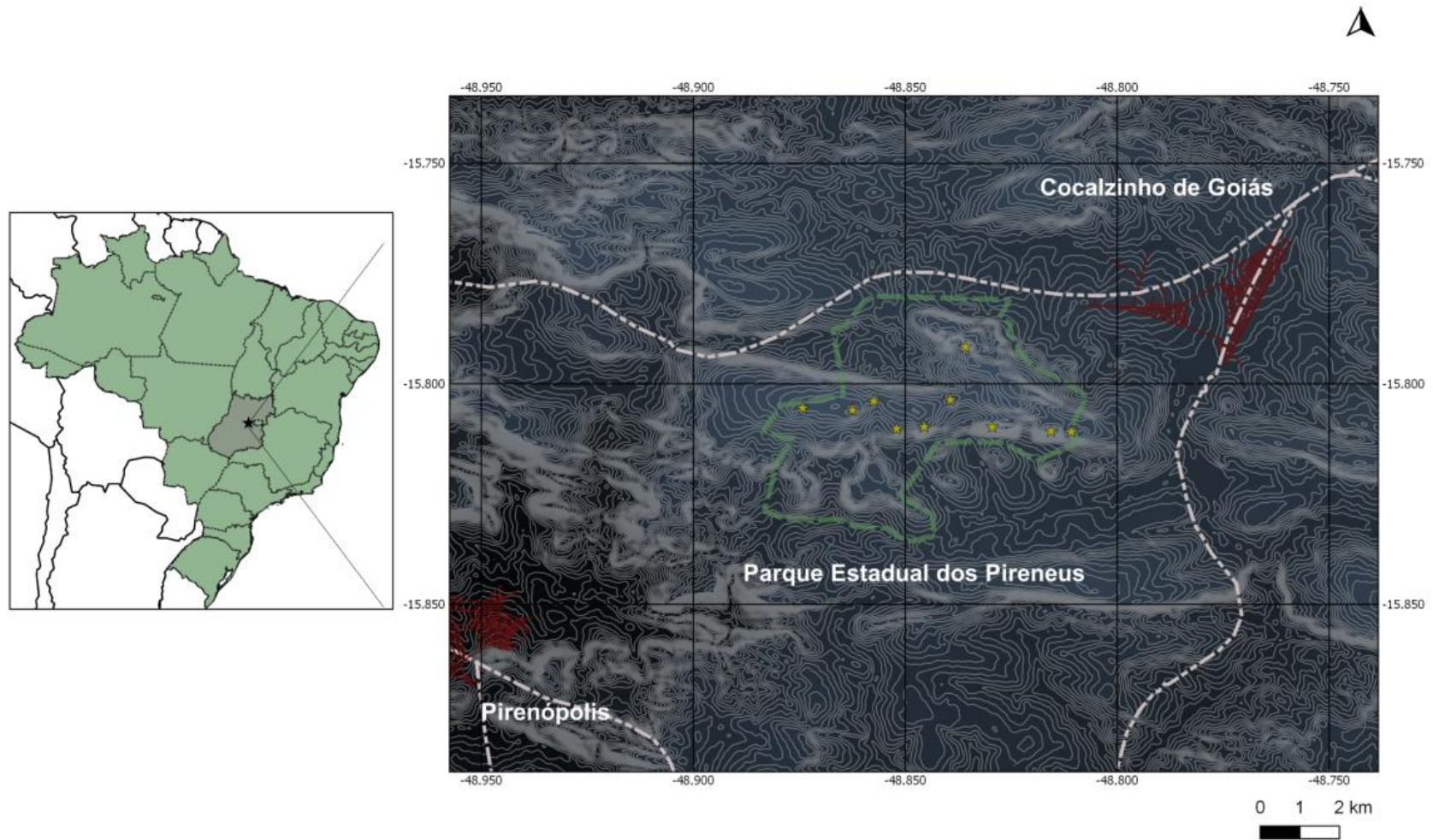


Figura 1.1. Limites do Parque Estadual dos Pireneus (PEP) e os morros rochosos amostrados. Localizado no Estado de Goiás, o Parque Estadual dos Pireneus está situado a 120 km do Distrito Federal. Lado A. Verde claro = Brasil; Verde escuro = Estado de Goiás. Lado B. Linha tracejada verde = limites do PEP. Vermelho = zonas urbanas. Estrelas amarelas = morros rochosos amostrados.

Amostragem da vegetação lenhosa

Selecionamos dez morros rochosos do PEP, onde em cada um deles foi instalada uma parcela permanente na face norte (mais ensolarada) e outra parcela na face sul (mais sombreada). As parcelas foram alocadas preferencialmente em posição mediana, entre o topo e a base das encostas. Amostramos também outras dez parcelas em áreas de cerrado sem afloramentos rochosos (subsequentemente cerrado), que foram instaladas não apenas dentro do Parque, como também nos seus arredores. No total, amostramos 30 parcelas permanentes de 20 × 20 m (400 m² cada), sendo 10 parcelas em cerrado rupestre (vegetação rupestre localizada nas faces norte), 10 parcelas em “cerradão rupestre” (vegetação rupestre localizada nas faces sul) e 10 parcelas em áreas de cerrado, equivalendo a 1,2 hectares de amostragem (Figuras 1.2 e 1.3). Todas as parcelas foram georreferenciadas com o auxílio de GPS.

No interior das parcelas amostramos todas as árvores e arbustos vivos, com diâmetro na base do caule (DB₃₀ = 30 cm do solo) ≥ 5 cm ou com o diâmetro equivalente das ramificações (DQR) ≥ 5 cm, através da seguinte equação:

$$DQR = \sqrt{\sum d^2}$$
, onde d representa o diâmetro de cada ramificação tomado a 30 cm do solo.

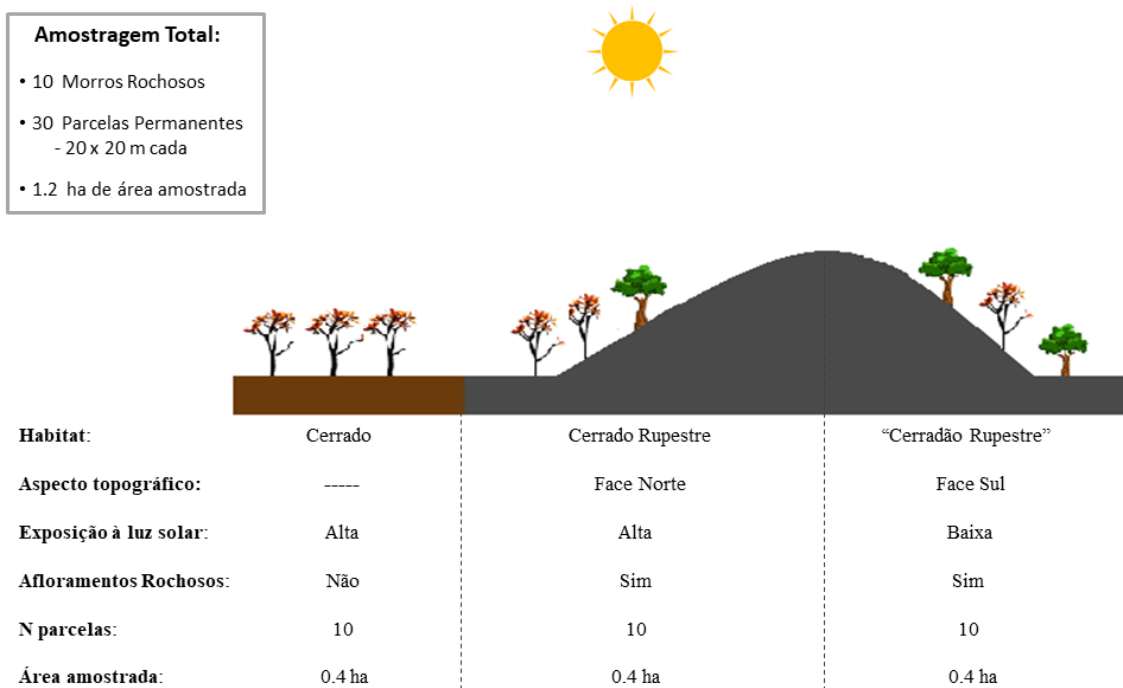


Figura 1.2. Desenho esquemático do esforço amostral realizado em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO.

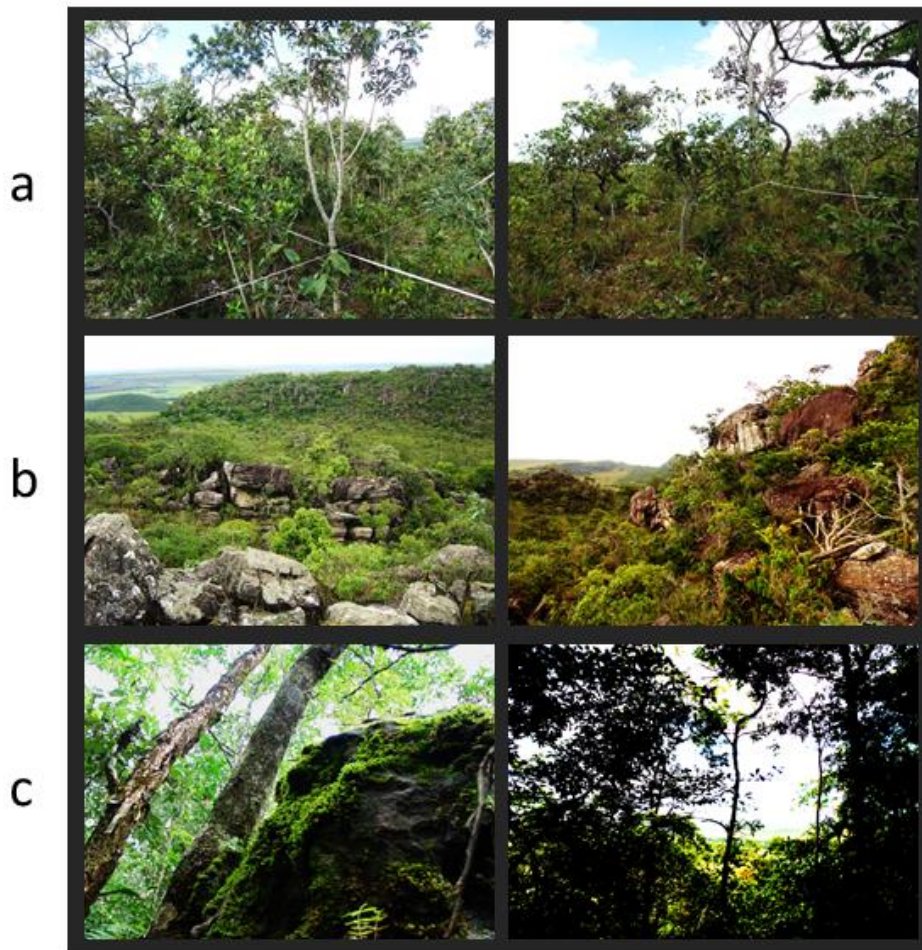


Figura 1.3. Habitats amostrados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. a) cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado); b) cerrado rupestre - faces norte dos morros rochosos; c) “cerradão rupestre” - faces sul dos morros rochosos.

Obtivemos para cada indivíduo valores de diâmetro e altura total, além da identificação taxonômica ao nível mais exclusivo possível. Mensuramos a altura com o auxílio de régua telescópica e eventualmente por equipamentos de ascensão por corda. Medimos as circunferências dos troncos a partir de fita métrica, e esses valores foram convertidos em valores de diâmetro. Identificamos todos os indivíduos amostrados com placas metálicas, a fim de facilitar próximas remeções. Procedemos à classificação botânica de acordo o sistema “Angiosperm Phylogeny Group” (APG IV 2016).

Coleta de atributos funcionais

Avaliamos os seguintes atributos funcionais: área foliar (mm^2), área foliar específica (SLA - $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), teor de matéria seca das folhas (LDMC - $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$), altura máxima (Hmax - m), peso da semente (g), tamanho da semente (cm) e síndrome de dispersão (anemocórica, autocórica ou zoocórica). Mensuramos atributos funcionais apenas das espécies mais abundantes de cada habitat (ao menos cinco indivíduos), que juntas representam pelo menos 80% da abundância de indivíduos destas comunidades.

Para obter os atributos foliares, coletamos folhas (expostas diretamente à luz solar) de três a cinco indivíduos de cada uma das espécies, conforme recomendado por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). As amostras foram hidratadas em papel toalha e acondicionadas em sacos plásticos selados para evitar dessecação no transporte entre o campo e o laboratório. Área foliar foi obtida através de scanner de mesa (Cannon PIXMA MG2410) e auxílio do software ImageJ (Abràmoff *et al.* 2004). Peso foliar foi obtido com o auxílio de balança analítica (precisão de 0,01 g). Para a mensuração do peso foliar seco, amostras foram desidratadas em estufa de secagem com lâmpadas de 100w até peso constante. Apesar de ser reconhecidamente importante, a variação intraespecífica entre habitats não pôde ser captada. Altura máxima referiu-se à altura do indivíduo mais alto de determinada espécie. Atributos reprodutivos das espécies, tais como peso da semente, tamanho da semente e síndrome de dispersão, foram obtidos na literatura (Lorenzi 1991, Lorenzi 1992, Silva-Júnior 2005a, Silva Júnior & Pereira 2009, Kuhlmann 2012).

Descritores da vegetação

Parâmetros florísticos e estruturais

Para cada habitat, foram avaliadas abundância e área basal; riqueza de espécies e diversidade de Shannon em seus componentes alfa, beta e gama, particionados através do método aditivo (MacArthur 1965); índices de valor de importância das espécies (IVI, baseado nas densidades, dominâncias e frequências relativas; Mueller-Dombois & Ellenberg 2002); e histogramas com distribuições diamétricas e hipsométricas das comunidades. Ainda, foram calculadas as dissimilaridades florísticas entre habitats com base na distância de Jaccard ($\text{Dist. Jaccard} = 100 - \text{índice de Jaccard}$) e na distância Euclidiana, através do pacote *vegan* desenvolvido para o *software* estatístico R Studio, versão 3.0.2 (R Core Team 2013).

Parâmetros funcionais

Para cada habitat, foi calculada a média ponderada da comunidade (CWM) e a dispersão (RAO_Q) de cada atributo, conforme recomendado por Ricotta & Moretti (2011). Ainda, foram calculados também os componentes da diversidade funcional, como sugerido por Villéger *et al.* (2008): riqueza funcional (FR_V), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv). Os componentes da diversidade funcional foram calculados a partir do logaritmo dos atributos funcionais relacionados com o esquema LHS (leaf-height-seed), conforme sugerido por Westoby (1998): SLA, altura máxima e peso da semente. Parâmetros funcionais foram comparadas através do teste de Kruskal Wallis e do teste *post hoc* de Nemenyi. Os parâmetros funcionais das comunidades foram obtidos no R Studio através do pacote *FD* e o teste *post hoc* de Nemenyi através do pacote *PMCMR*.

Avaliação dos mecanismos de coexistência de espécies

Abordagem florística

Foram utilizados modelos lineares para avaliar a relação entre distância geográfica (linear, em metros) e dissimilaridade florística (baseado em distâncias Euclidianas) entre parcelas situadas em condições semelhantes e em condições contrastantes, conforme descrito na tabela 1.1.

Tabela 1.1. Habitats utilizados em modelos lineares na avaliação da relação entre distância geográfica e dissimilaridade florística entre parcelas situadas em condições semelhantes e em condições contrastantes, e seus respectivos pools.

| Pool | Habitats |
|-----------------|---|
| Savânico | |
| | <i>Condições contrastantes</i> cerrado x cerrado rupestre |
| | <i>Condições semelhantes</i> (cerrado x cerrado) + (cerrado rupestre x cerrado rupestre) |
| Rochoso | |
| | <i>Condições contrastantes</i> cerrado rupestre x “cerradão rupestre” |
| | <i>Condições semelhantes</i> (cerrado rupestre x cerrado rupestre) + (“cerradão rupestre” x “cerradão rupestre”) |

Casos em que as distâncias geográficas influenciam claramente as distâncias florísticas podem estar indicando grande relevância dos processos neutros como determinantes na estruturação destas comunidades. Ainda, dissimilaridades entre condições contrastantes superiores às dissimilaridades entre condições semelhantes sugerem que a filtragem ambiental seja um mecanismo importante. Utilizamos os pacote “geosphere” e “vegan”, desenvolvidos para o software R, para obter as distâncias geográficas (m) e as distâncias Euclidianas entre as parcelas.

Abordagem funcional

A partir de modelos nulos, foram obtidos valores esperados de RAOq dos atributos relacionados com o esquema LHS para cada parcela. Os modelos nulos foram baseados nas distâncias de Gowdis, com aleatorização da identidade das espécies (número de repetições = 1000). Para cada parcela, foram calculados os valores de tamanho do efeito (SES – *standard effect size*) do conjunto de atributos e dos atributos separadamente, a partir da seguinte equação:

$$SES = \frac{\text{valor observado} - \text{média dos valores estimados}}{\text{desvio padrão dos valores estimados}}$$

Valores de SES superiores a + 1,96 indicam divergência funcional, enquanto valores inferiores a – 1,96 indicam convergência ou redução funcional (para $\alpha = 0,05$). Divergência funcional é o padrão esperado em comunidades estruturadas primariamente por interações bióticas negativas, como competição. Por outro lado, convergência funcional é um padrão esperado nos casos em as comunidades sejam fortemente influenciadas pela filtragem ambiental. Comparações entre habitats em relação aos valores de SES foram realizadas a partir de ANOVAs e do teste *post hoc* de Tukey.

Fatores abióticos

Em todas as 30 parcelas foram mensurados fatores ambientais topográficos e edáficos, como altitude, declividade e propriedades do solo. A altitude foi mensurada com auxílio de GPS. A declividade foi medida com clinômetro Suunto na porção central de cada parcela, com visada entre balizas distanciadas em 10 m. Para a coleta de solo, foram realizadas amostras compostas. As parcelas foram divididas em quatro subparcelas de 10 x 10 m, onde no centro de cada uma delas o solo foi coletado com

profundidade até 20 cm. O material foi enviado para o Laboratório de Solos da Universidade Federal de Viçosa (UFV) para a obtenção de propriedades como pH, textura, teor de macronutrientes, matéria orgânica e capacidade de troca catiônica. Esses fatores ambientais serão futuramente incorporados em modelos de regressão múltipla para se testar a influência destas variáveis em parâmetros florísticos e funcionais da vegetação. Apesar de não terem sido analisados, uma tabela com valores médios e erro padrão das variáveis ambientais dos três habitats pode ser encontrada na seção *Anexos*.

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Florística e Estrutura

No total, foram amostrados 1.687 indivíduos (Tabela 1.2), pertencentes a 126 espécies, distribuídas em 93 gêneros e 48 famílias (Apêndice 1). 14 espécies (11%) foram representadas por apenas um indivíduo. Em relação às famílias, 26 delas (54%) foram representadas por apenas uma espécie. A família que apresentou maior riqueza foi Fabaceae (14 espécies), seguida por Myrtaceae (9), Melastomataceae (8) e Vochysiaceae (8).

O cerrado foi o habitat que apresentou maior abundância de indivíduos (681), seguido do “cerradão rupestre” (577). Este último, que se encontra nas encostas mais sombreadas (face sul), foi o habitat que apresentou maior área basal (7,95 m²), maior riqueza (84 espécies) e diversidade de espécies (Shannon = 4,01). O cerrado rupestre (face norte) apresentou menor abundância de indivíduos (429), menor área basal (4,0 m²) e menor número de espécies (68) que os outros habitats. Apesar de apresentar menor riqueza, áreas de cerrado rupestre apresentaram maior diversidade de Shannon que áreas de cerrado, o que indica maior equidade de distribuição na abundância de espécies do cerrado rupestre em relação ao cerrado não rochoso. Além disso, o cerrado rupestre foi o habitat que apresentou maior quantidade de espécies raras (aquelas representadas por apenas um indivíduo) (19), seguida pelo “cerradão rupestre” (18) e posteriormente o cerrado (11). Elevados valores de riqueza do componente beta em relação aos do componente alfa sugerem alta variação florística dentro dos habitats, principalmente nas áreas de “cerradão rupestre”.

Tabela 1.2. Abundância de indivíduos, área basal (m²), riqueza de espécies e diversidade Shannon de árvores e arbustos amostrados em áreas de interflúvio localizadas no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Riqueza de espécies e diversidade de Shannon foram particionadas em seus componentes alfa, beta e gama. Em cada habitat foram amostradas dez parcelas de 20 x 20 m. Total da amostragem: 1,2 ha.

| Habitat | Estrutura | | Diversidade florística | | | | | |
|---------------------|------------|------------|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | | alfa | | beta | | gama | |
| | Abundância | Área Basal | Riqueza | Shannon | Riqueza | Shannon | Riqueza | Shannon |
| Cerrado | 681 | 5.09 | 20 | 2.41 | 49 | 1.14 | 69 | 3.55 |
| Cerrado Rupestre | 429 | 4.00 | 17.6 | 2.56 | 50.4 | 1.16 | 68 | 3.72 |
| "Cerradão Rupestre" | 577 | 7.95 | 23.1 | 2.84 | 60.9 | 1.17 | 84 | 4.01 |
| Total | 1687 | 17.04 | 20.2 | 2.60 | 105.8 | 1.74 | 126 | 4.34 |

4.4.1.1. Distribuição diamétrica e hipsométrica

O histograma com as distribuições diamétricas retrata o padrão J-reverso para todos os habitats estudados (Figura 1.4). Isto significa que há alta concentração de indivíduos nas menores classes de diâmetro e redução exponencial para as maiores classes, indicando a importância relativa do estrato regenerante. O cerrado foi o habitat que apresentou maior quantidade de indivíduos nas menores classes de diâmetro, enquanto o “cerradão rupestre” foi o único habitat que apresentou indivíduos com diâmetros superiores a 40 cm.

Em relação às alturas, todos os habitats apresentaram padrão próximo da distribuição normal (Gaussiana). Os três habitats apresentaram seu pico de abundância de indivíduos na classe 2 – 3,5 m de altura. Entretanto, o “cerradão rupestre” apresentou maior quantidade de indivíduos nas maiores classes hipsométricas e foi o único a apresentar indivíduos com alturas superiores a 14 metros.

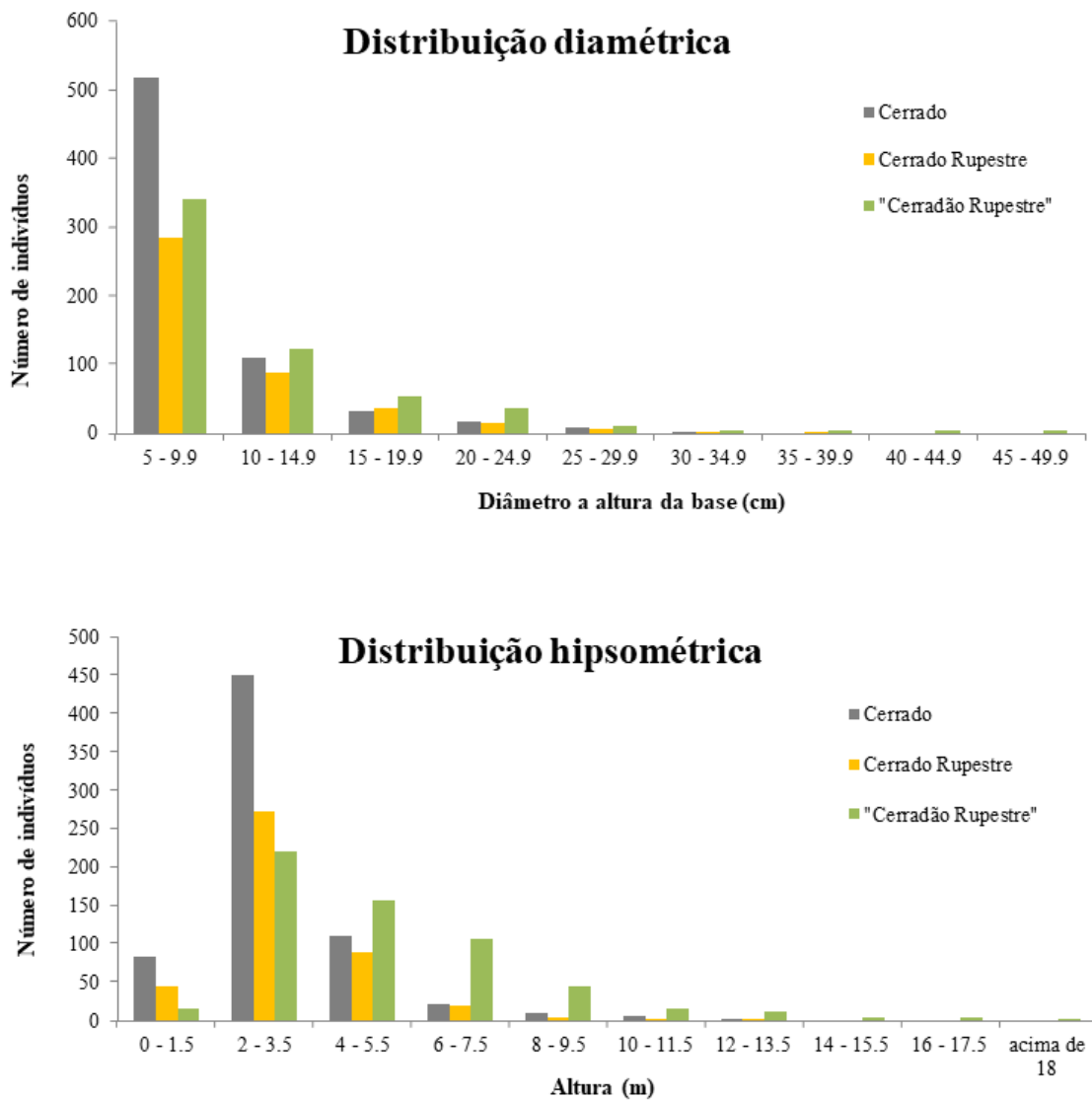


Figura 1.4. Histogramas com as distribuições de diâmetro e altura (hipsométrica) de árvores e arbustos amostrados em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO.

4.4.1.2. Espécies Importantes

Os índices de valor de importância (IVI) indicaram que diferentes espécies se sobressaem nos diferentes habitats amostrados (Figura 1.5; Apêndice 1). No cerrado se destacaram *Tachigali subvelutina* (27,6), *Qualea parviflora* (23,2) e *Roupala montana* (19,6), espécies abundantes nas formações savânicas do Brasil Central. No cerrado rupestre, as espécies que apresentaram os maiores valores de IVI são *Hymenaea stigonocarpa* (21,1), *Schwartzia adamantium* (15,6) e *Myrcia lasiantha* (13,8). Enquanto *H. stigonocarpa* é uma espécie típica de áreas savânicas, *S. adamantium* e *M. lasiantha* são particularmente comuns em áreas rochosas dos Estados de Goiás e Minas

Gerais. *M. lasiantha* foi a espécie de maior densidade de indivíduos do cerrado rupestre (72,5 indiv./ha). Em relação ao “cerradão rupestre”, as espécies mais importantes são *Callisthene major* (28,4), *Siphoneugena densiflora* (11,3) e *Ocotea pomaderroides* (10,1). Entretanto, *C. major* se destacou por sua elevada densidade (92,5 indiv./ha) e acentuada dominância (3,85 m²/ha), obtendo IVI bem superior às outras espécies desse habitat. Enquanto a maioria das espécies que se destacaram no cerrado rupestre é predominantemente de ambientes savânicos, no “cerradão rupestre” a maior parte é considerada de ambientes florestais. *Miconia burchellii* é única que se encontra no conjunto das dez espécies mais importantes em pelo menos dois dos três tipos vegetacionais estudados, e se mostra como uma espécie abundante nos afloramentos rochosos do Parque, independente da exposição solar à qual estão submetidos. No cerrado, as dez primeiras espécies em IVI foram responsáveis por 60% da densidade e 58% da dominância. No cerrado rupestre, as dez primeiras espécies representaram 45% da densidade e 43% da dominância. Já no “cerradão rupestre” os valores foram de 35,9% e 50.1%, respectivamente.

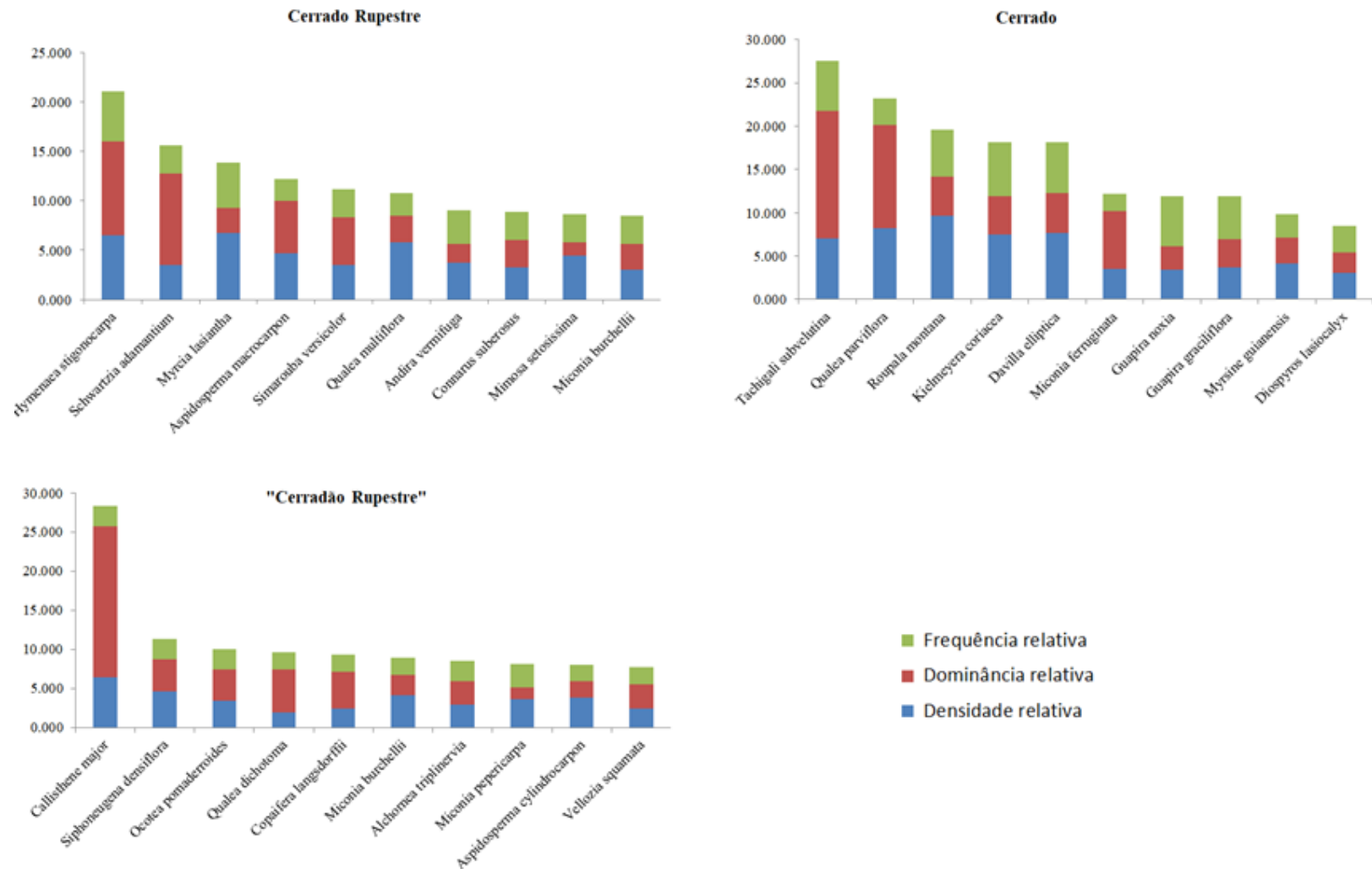


Figura 1.5. Densidades, dominâncias e frequências relativas das dez espécies do estrato arbustivo-arbóreo que mais se destacaram em relação ao Índice de Valor de Importância (IVI) em três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pireneus, GO.

4.4.1.3. Número de espécies exclusivas e compartilhadas

O cerrado rupestre apresentou quantidade menor de espécies exclusivas (5) que os outros habitats (Figura 1.6). O cerrado rupestre compreendeu quase 72% das espécies pertencentes ao pool savânico (cerrado + cerrado rupestre), e 65 % das espécies pertencentes ao pool rochoso (cerrado rupestre + “cerradão rupestre”). O “cerradão rupestre” é o habitat que se destacou por apresentar maior número de espécies exclusivas (31). “Cerradão rupestre” e cerrado compartilharam apenas seis espécies que não foram encontradas em áreas de cerrado rupestre. Das 126 espécies encontradas, 42 espécies são exclusivas dos ambientes savânicos amostrados e 57 são exclusivas de ambientes rochosos. Podendo ser consideradas como generalistas em ambientes de interflúvio, 26 espécies foram encontradas em todos os três habitats.

Valores de dissimilaridade baseados nas distâncias de Jaccard e Euclidiana indicam maior proximidade florística entre cerrado rupestre e “cerradão rupestre” do que entre cerrado rupestre e cerrado, principalmente em relação à distância Euclidiana. Essa métrica considera não apenas a presença das espécies (como Jaccard), mas também suas abundâncias. Cerrado e “cerradão rupestre” apresentaram as maiores dissimilaridades, indicando que áreas de cerrado rupestre se encontram em posição intermediária do gradiente florístico total avaliado nesse estudo. Esse resultado sugere que ao menos parte da flora do cerrado rupestre seja formada por espécies savânicas provenientes do cerrado e espécies florestais advindas das áreas rochosas mais sombreadas

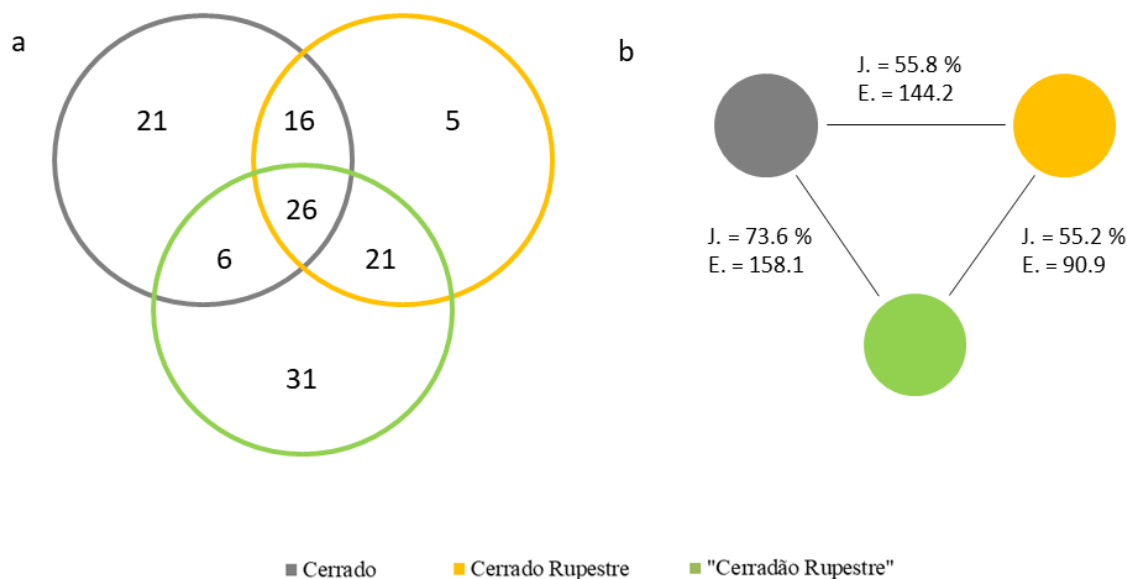


Figura 1.6. a) Diagrama de Venn indicando número de espécies arbustivo-arbóreas compartilhadas e exclusivas de cada um dos três habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) amostrados na Serra dos Pirineus (GO). b) dissimilaridades florísticas entre os habitats amostrados baseados nas distâncias de Jaccard ($J. = 100 - \text{Índice de Jaccard}$) e Euclidiana (E.).

4.4.2. Atributos Funcionais e Diversidade Funcional

4.4.2.1. Quais são as espécies que estão nos extremos dos eixos funcionais?

As espécies que apresentaram os maiores valores de área foliar foram *Pseudobombax longiflorum* (689,6 cm²), *Tabebuia aurea* (571,6), *Stripnodendron adstringens* (332,4) e *Tachigali subvelutina* (312,2) (Apêndice 2), todas tendo como característica em comum as folhas compostas. As espécies com as menores folhas foram *Myrcia lasiantha* (2,5 cm²) e *Eugenia sonderiana* (6,4), ambas da família Myrtaceae. *Dalbergia densiflora*, *Ficus guaranítica* e *Jacaranda puberula* foram as espécies que apresentaram os maiores valores de SLA (144,0, 133,4 e 133,0 cm²/g, respectivamente), enquanto *Callisthene major*, *Copaifera langsdorffii* e *Aspidosperma cylindrocarpon* foram as que registraram as maiores alturas (17, 15 e 13 m, respectivamente). Todas estas seis últimas espécies são consideradas como espécies florestais. Os maiores valores de LDMC foram encontrados em *Diospyros lasyocalix* (641,5 mg/g), *Heteropterys byrsonimifolia* (621,1) e *Hymenaea stigonocarpa* (612,2). As espécies que apresentaram os menores valores de LDMC possuem folhas suculentas (Figura 1.7) (*Schwartzia adamantium* (238,4 mg/g), *Neea theifera* (244,9 mg/g) e *Clusia weddeliana* (281,1 mg/g)). *Andira vermifuga*, *Caryocar brasiliensis* e *Anacardium occidentale*

foram as espécies que apresentaram os maiores valores de peso da semente. (12,5 g, 5,5 g e 4,17 g, respectivamente). As quatro espécies que apresentaram os menores pesos da semente são da família Melastomataceae (*Tibouchina papyrus* (0,0002 g), *Miconia burchellii* (0,0004), *Miconia pepericarpa* (0,0006), e *Miconia ferruginata* (0,0007)). Vale ressaltar que as espécies citadas que apresentaram tanto os menores quanto os maiores valores de peso da semente são zoocóricas. Em relação ao tamanho da semente, as espécies que apresentaram os maiores valores são todas dispersas pelo vento (*Aspidoperma macrocarpon* (9,0 cm), *Kielmeyera latrophyton* (6), *Aspidosperma cylindrocarpon* (5) e *Kielmeyera speciosa* (5)). Espécies que se destacaram por suas sementes diminutas são: *Tibouchina papyrus* (0,06 cm), *Miconia burchellii* (0,08), *Ficus guaranitica* (0,10) e *Vellozia squamata* (0,19).

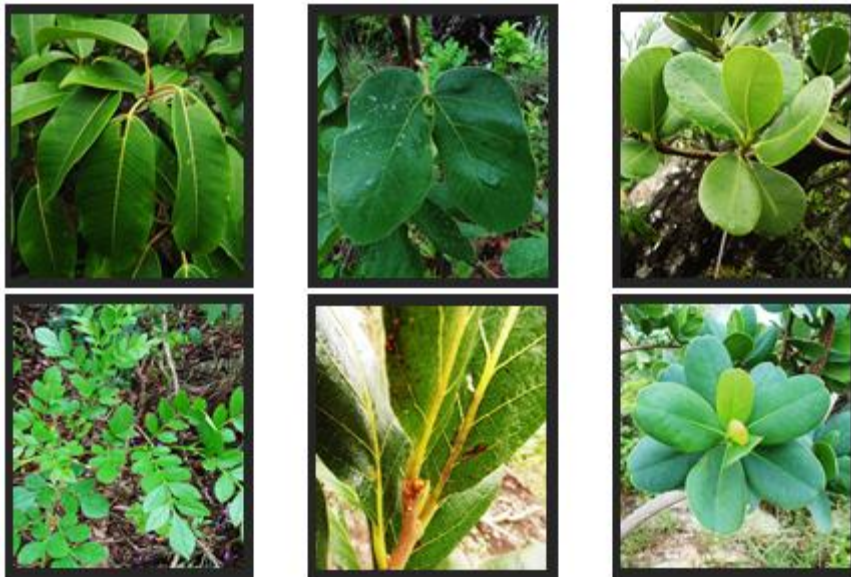


Figura 1.7. Espécies lenhosas do Parque Estadual dos Pirineus que se encontram nos extremos dos eixos de atributos foliares. Lado esquerdo: alta SLA; acima: *Ficus guaranitica*, abaixo: *Jacaranda puberula*. Centro: alto LDMC; acima: *Hymenaea stigonocarpa*; abaixo: *Diospyrus lasiocalyx*. Direita: baixo LDMC; acima: *Clusia weddeliana*; abaixo: *Schwartzia adamantium*.

4.4.2.2. Características funcionais das comunidades

Os valores *p* dos testes estatísticos nas comparações dos valores de CWM, RAOq, e dos componentes da Diversidade Funcional podem ser consultados no Apêndice 3. Valores *p* dos testes estatísticos nas comparações dos valores de SES podem ser consultados no Apêndice 4.

Média ponderada (CWM)

Embora não tenha sido encontrada diferença significativa em relação à área foliar, áreas de cerrado rupestre apresentaram maior SLA quando comparadas com áreas de cerrado (Figura 1.8; Apêndice 5). Considerando o pool rochoso, o cerrado rupestre obteve área foliar maior que “cerradão rupestre”, mas não apresentou diferença significativa em relação à SLA. Não houve diferença em relação aos valores de LDMC entre habitats. O “cerradão rupestre” apresentou maior Hmax que o cerrado rupestre, indicando a necessidade das plantas em investirem em altura nas encostas mais sombreadas. O peso das sementes foi maior em áreas de cerrado rupestre, sugerindo que este habitat de solo raso e de alta exposição solar oferece condições mais rigorosas para o estabelecimento de plântulas do que os outros habitats. O tamanho das sementes não diferiu entre ambientes. Assim, em relação ao cerrado (pool savânico), o cerrado rupestre apresentou maiores valores de SLA e peso das sementes, enquanto que em relação ao “cerradão rupestre” (pool rochoso), o cerrado rupestre apresentou maior área foliar, menor altura e maior peso das sementes.

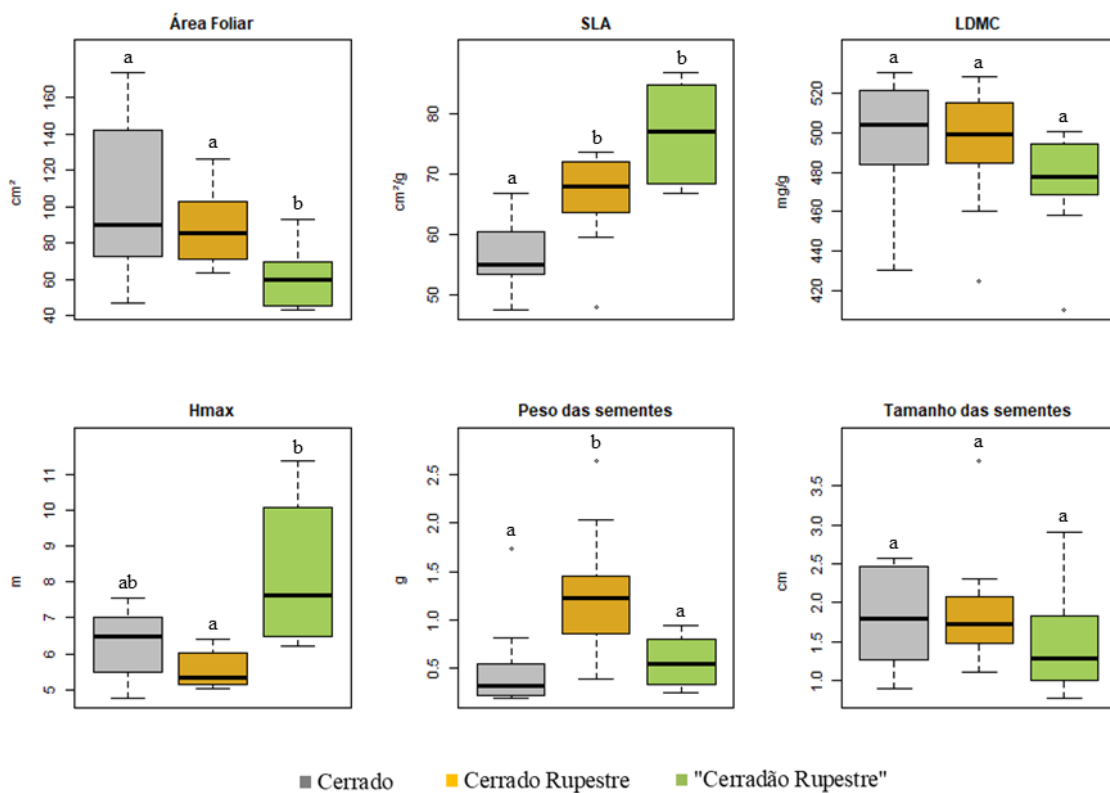


Figura 1.8. Médias ponderadas (CWM) de atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em três habitats de interflúvio localizados na Serra dos Pireneus, GO. SLA = área foliar específica, LDMC = teor de matéria seca foliar, Hmax = altura máxima. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$).

Dispersão (RAOq)

Comparado ao cerrado, áreas de cerrado rupestre apresentaram maior dispersão de peso das sementes (Figura 1.9; Apêndice 6), a única diferença significativa em termos de valores de RAOq dentro do pool savânico. No contexto do pool rochoso, o cerrado rupestre apresentou maior dispersão de área foliar e de peso das sementes que o “cerradão rupestre”, e, por outro lado, menor dispersão de Hmax. Peso das sementes foi o único atributo que diferenciou significativamente o cerrado rupestre dos outros dois habitats de interflúvio.

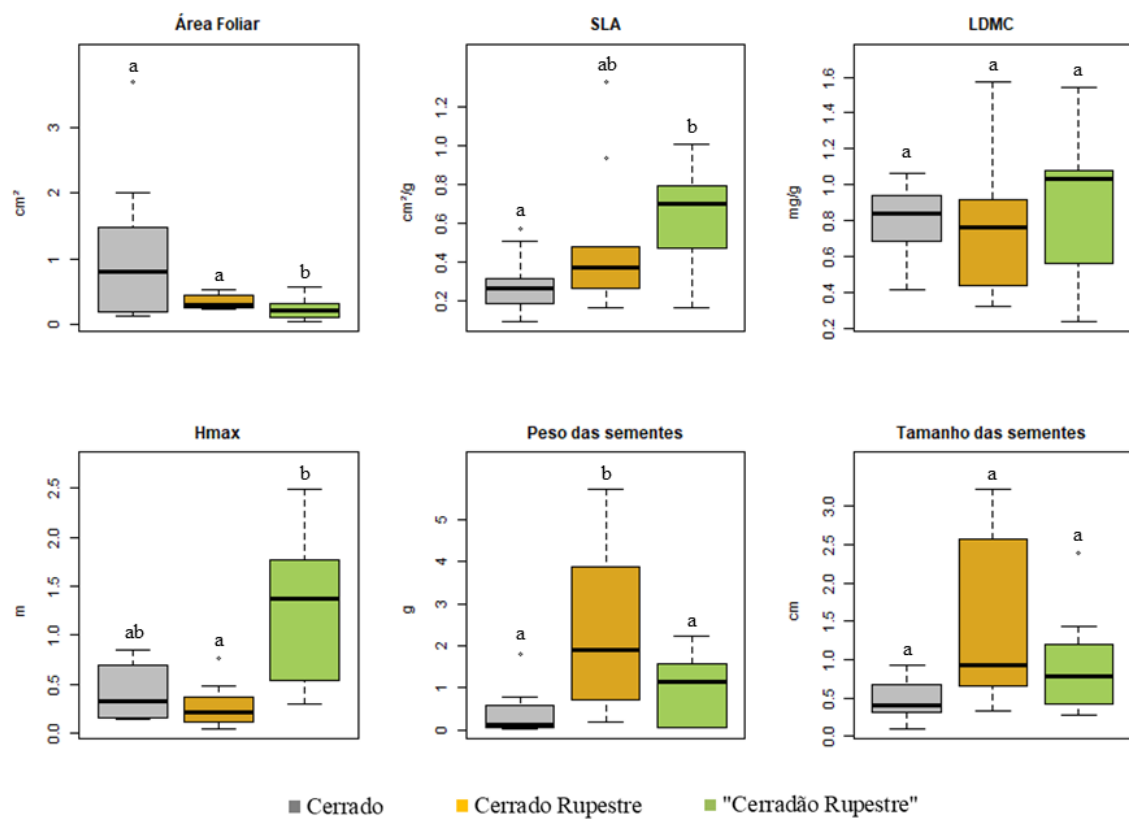


Figura 1.9. Dispersão (RAOq) de atributos funcionais de plantas lenhosas amostradas em 30 parcelas distribuídas em três habitats de interflúvio localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$).

Componentes da Diversidade Funcional

A partir do espaço funcional obtido através dos eixos LHS (SLA, Hmax e peso das sementes), nota-se que no pool rochoso, a menor incidência de luz solar influenciou positivamente não apenas a riqueza florística, como também a riqueza funcional (Figura 1.10; Apêndice 7). Em relação ao pool savânico, apesar de não haver um aumento na riqueza funcional, a presença de afloramentos rochosos direcionou a um aumento em equabilidade funcional. Não foi encontrada diferença em termos de divergência funcional entre os habitats estudados. Vetores dos atributos funcionais em eixos de PCA apresentaram direções divergentes (Apêndice 8), reforçando a ideia de que os atributos LHS sugeridos por Westoby (1998) incorporam diferentes *trade-offs* ecológicos.

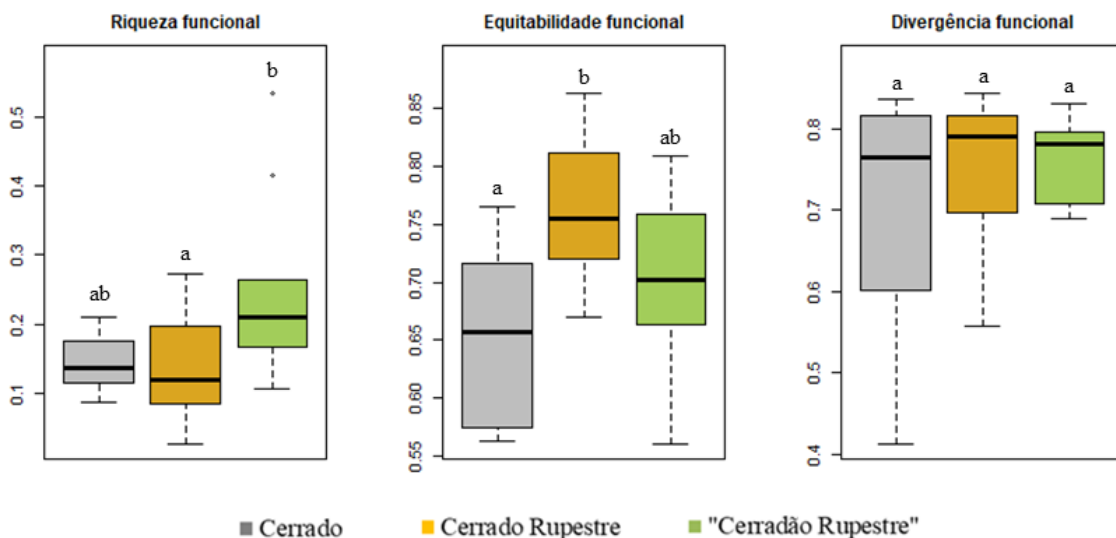


Figura 1.10. Componentes da diversidade funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional e divergência funcional) baseados nos logaritmos dos atributos relacionados com o esquema LHS (área foliar específica, altura máxima e peso da semente) de árvores e arbustos encontrados em áreas de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados na Serra dos Pirineus, GO. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Nemenyi ($\alpha = 0,05$).

4.4.3. Avaliando regras de montagem: processos neutros e filtragem ambiental

Mecanismos de coexistência de espécies - abordagem florística

O pool savânico é composto pelo cerrado e cerrado rupestre, dois habitats de interflúvio que têm como notável diferença o tipo de substrato (rochoso ou não rochoso), e dentro destes habitats savânicos os processos neutros parecem ser

importantes (regressão; valor p marginalmente significativo = 0.0569) (Figura 1.11). Assim, áreas de cerrado ou áreas de cerrado rupestre, quando próximas umas as outras, apresentaram maiores similaridades florísticas. Mas quando a comparação é feita entre habitats, as distâncias florísticas não são explicadas pelas distâncias geográficas, mas pelas condições contrastantes que os diferentes habitats apresentam (regressão; valor p = 0.0003), indicando a relevância da filtragem ambiental na estruturação dessas comunidades. No caso do cerrado rupestre, fatores como a fina camada superficial de solo associada à alta exposição à radiação solar devem filtrar (retirar) as espécies que não apresentam atributos funcionais adaptados às condições.

O pool rochoso é composto pelo cerrado rupestre (face norte) e “cerradão rupestre” (face sul), dois tipos de vegetação que ocorrem sobre afloramentos rochosos e que têm como notável diferença a exposição à radiação solar (maior e menor). No caso do pool rochoso, não foram encontradas evidências da importância dos processos neutros na estruturação dessas comunidades. Distâncias geográficas entre parcelas sob condições semelhantes ou entre parcelas sob condições contrastantes não apresentaram efeito significativo nas distâncias florísticas (regressão; valor p = 0,5028 e 0,5198, respectivamente). Entretanto, distâncias florísticas entre condições contrastantes de radiação solar (faces opostas) foram superiores às aquelas entre condições semelhantes (mesma face) (regressão; valor p 0,0005), evidenciando novamente o papel da filtragem ambiental na estruturação dessas comunidades.

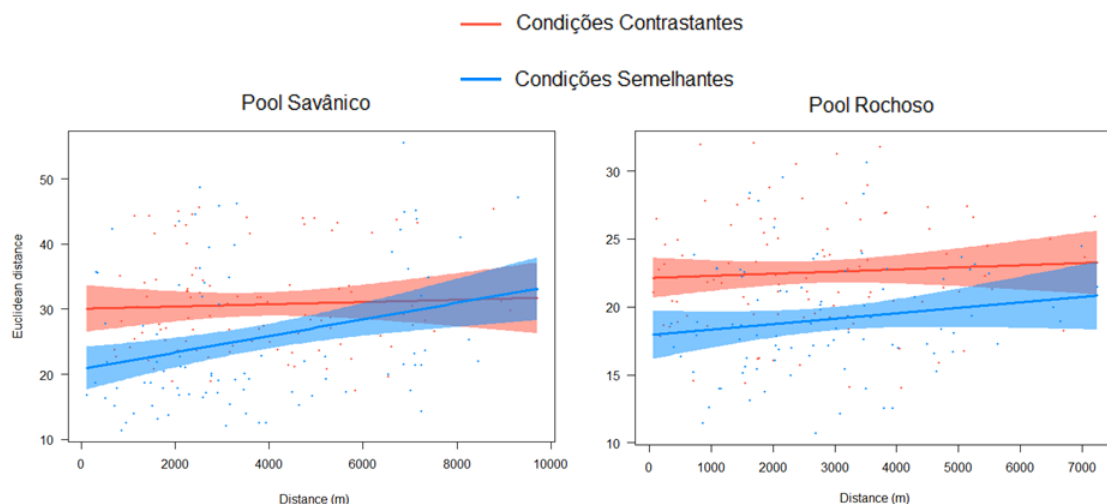


Figura 1.11. Relação entre distância geográfica e distância florística entre parcelas amostradas em áreas de vegetação savânica (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado) x cerrado rupestre - pool savânico) e em áreas de vegetação rupestre (cerrado rupestre x “cerradão rupestre” - pool rochoso) presentes no Parque Estadual dos Pireneus (GO). Distância florística foi calculada com base na distância Euclidiana. R^2 ajustado dos modelos e valor p das variáveis podem ser consultados nas Tabelas 1.3 e 1.4.

Tabela 1.3. Coeficiente estimado, erro padrão e valor p de “distância geográfica (m)” e de “tipo de substrato (rochoso ou não rochoso)” como variáveis preditoras na variação das distâncias Euclidianas entre parcelas localizadas em áreas savânicas da Serra dos Pirineus, GO.

| Distância Euclidiana ~ Distância Geog. * Tipo de Substrato | Estimado | Erro padrão | valor p |
|--|----------|-------------|-----------|
| Intercepto (substratos diferentes) | 30,0651 | 1,8505 | < 2 e-16 |
| Distância Geográfica | 0,0002 | 0,0004 | 0,6924 |
| Mesmo substrato | -9,2631 | 2,506 | 0,0003 |
| Distância Geográfica : mesmo substrato | 0,0011 | 0,0006 | 0,0569 |

R^2 ajustado = 0,1132; valor p = 1,281 e-05

Tabela 1.4. Coeficiente estimado, erro padrão e valor p de “distância geográfica (m)” e de “condição de radiação solar (face norte e face sul)” como variáveis preditoras na variação das distâncias Euclidianas entre parcelas localizadas em morros rochosos do Parque Estadual dos Pirineus, GO.

| Distância Euclidiana ~ Distância Geog. * Condição de radiação | Estimado | Erro padrão | valor p |
|---|----------|-------------|-----------|
| Intercepto (condições divergentes de radiação) | 22,1318 | 0,7593 | < 2 e-16 |
| Distância Geográfica | 0,0002 | 0,0002 | 0,5198 |
| Condições similares de radiação | -4,2127 | 1,1814 | 0,0005 |
| Distância Geográfica : condições similares de radiação | 0,0002 | 0,0004 | 0,5028 |

R^2 ajustado = 0,1488; valor p = 3,185 e-07

Mecanismos de coexistência de espécies – abordagem funcional

A partir dos atributos considerados neste estudo, não foi constatada convergência funcional para o cerrado rupestre. Valores de SES para o esquema LHS, ou para seus atributos separadamente, não foram inferiores a -1,96, limite estabelecido para caracterizar uma redução funcional significativa ($\alpha = 0,05$). Assim, a abordagem funcional não indicou claros efeitos de filtragem ambiental, como ocorreu pela abordagem florística. Entretanto, comparar os valores de SES entre habitats pode trazer *insights* sobre alguns padrões que podem estar ocorrendo (Figura 1.12).

Diferentemente do esperado, áreas de cerrado apresentaram menor variação no esquema LHS quando comparada com os outros habitats ($p = 0,003$). Talvez isto seja um indício de que ambientes rochosos não apresentem condições tão rigorosas a ponto de reduzir a amplitude destes eixos funcionais. Ao analisar os valores de SES dos

atributos separadamente, nota-se diferenças significativas entre o cerrado rupestre e os outros dois habitats. Em relação ao “cerradão rupestre” (pool rochoso), áreas de cerrado rupestre apresentaram menor variação (tendência à convergência funcional) em altura máxima (Hmax) ($p < 0,001$), sugerindo fitragem ambiental para este atributo. Desse modo, os resultados podem estar indicando que espécies florestais estabelecidas em áreas de cerrado rupestre apresentam altura reduzida. Ao considerar tanto o pool savânico quanto o pool rochoso, áreas de cerrado rupestre foram as que apresentaram maior variação nos valores de peso de semente ($p < 0,001$), um sinal de uma possível divergência funcional ao invés da convergência, padrão que seria esperado nos casos de filtragem ambiental. Assim, divergência em peso da semente poderia ser um sinal de que interações bióticas negativas, como competição interespecífica, podem ser considerados como mecanismos importantes na montagem das comunidades de cerrado rupestre, aumentando a amplitude desse eixo funcional e, possivelmente, limitando a similaridade entre espécies.

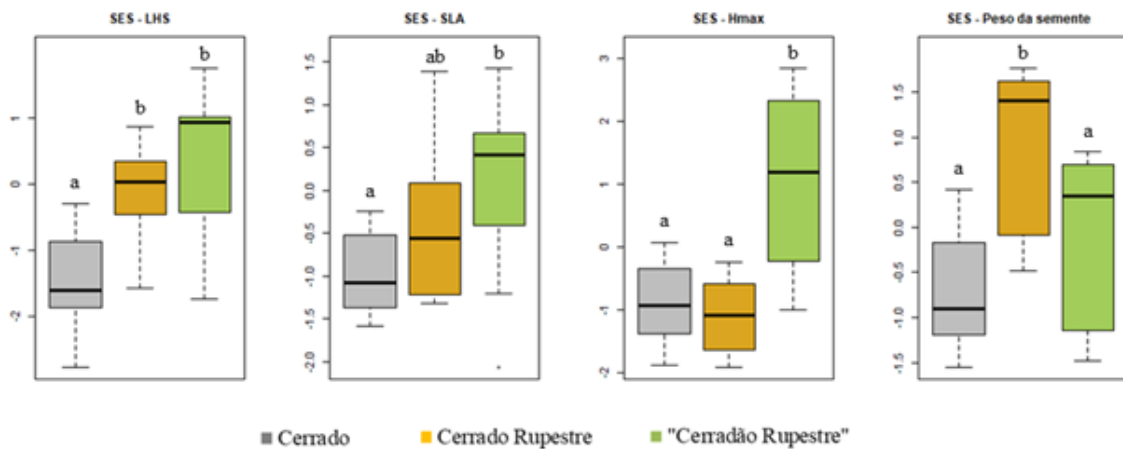


Figura 1.12. Valores de SES (*standard effect size*), que representam as diferenças entre os valores observados e aqueles esperados aos acaso (estimados via modelos nulos; 1000 repetições), relacionados com atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em áreas de interflúvio no Parque Estadual dos Pireneus. *Pool* regional = cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado) + cerrado rupestre + “cerradão rupestre”. LHS = esquema *leaf-height-seed*, SLA = área foliar específica, Hmax= altura máxima. Letras diferentes significam diferenças significativas segundo teste *post hoc* de Tukey ($\alpha = 0,05$).

4.5. DISCUSSÃO

Cerrado

Apesar de estarem dentro do intervalo normalmente encontrado para formações savânicas do Brasil Central, áreas de cerrado sem afloramentos rochosos da Serra dos Pireneus apresentaram valores relativamente altos de densidade de indivíduos (1.702 ind./ha) e área basal (12,73 m²/ha) (Tabela 1.5). Mesmo com menor intensidade amostral (0,40 ha), áreas de cerrado da Serra dos Pireneus apresentaram riqueza de espécies e diversidade de Shannon compatíveis com as encontradas por outros estudos de área amostral equivalente a 1,00 ha. Isto sugere que áreas de cerrado amostrado no presente estudo podem apresentar riqueza semelhante ou até superior às áreas elevada diversidade, como as amostradas no Estado do Mato Grosso por Felfili *et al.* (2002) e Marimon Jr & Haridasan (2005).

Tabela 1.5. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S) e diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de cerrado *sensu stricto* presentes no Brasil Central. Todos os estudos utilizaram como limite de inclusão DB₃₀ ≥ 5 cm. Com exceção do presente estudo, todos os demais amostraram área equivalente a 10.000 m².

| Local | DA | AB | S | H' | Referência |
|---------------------------------------|-------|-------|----|------|-----------------------------|
| Serra dos Pireneus, GO | 1.702 | 12,73 | 69 | 3,55 | Presente estudo # |
| Silvania, GO | 1.348 | 11,30 | 68 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |
| Parque Nacional de Brasília, DF | 1.036 | 8,32 | 55 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |
| Estação Ecológica Águas Emendadas, DF | 1.396 | 10,76 | 72 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |
| APA Gama-Cabeça de Veado, DF | 1.394 | 10,64 | 66 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |
| APA do Paranoá, DF | 882 | 9,53 | 54 | 3,41 | Assunção & Felfili 2004 |
| Água Boa, MT | 995 | 7,50 | 80 | 3,69 | Felfili <i>et al</i> 2002 |
| Nova Xavantina, MT | 1.890 | 14,94 | 77 | 3,78 | Marimon Jr & Haridasan 2005 |
| Paracatu, MG | 664 | 5,79 | 60 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |
| Patrocínio, MG | 981 | 5,89 | 68 | --- | Felfili & Silva Jr 1993 |

4.000 m² de amostragem

Cerrado Rupestre

A flora do cerrado rupestre do PEP é composta por 63% de espécies savânicas, 24% de espécies florestais e 13% de espécies típicas de ambientes rochosos. O cerrado rupestre do PEP apresentou densidade, área basal e diversidade de espécies dentro dos normalmente obtidos em outras áreas de cerrado rupestre do Brasil Central (Tabela 1.6). Mesmo com menor intensidade amostral, áreas de cerrado rupestre inventariadas neste estudo (encostas voltadas para o norte de morros rochosos) apresentaram maior riqueza de espécies e diversidade de Shannon que outros estudos fitossociológicos que ocorreram no Parque. É provável que algumas das parcelas de cerrado rupestre destes outros estudos tenham sido instaladas em locais de fácil acessibilidade ou em pequenos aglomeramentos de blocos rochosos. No PEP é perceptível que zonas de maior dificuldade de acesso possuem maiores *status* de conservação, e, portanto, podem conter maior riqueza de espécies. Ainda, locais com poucos afloramentos ou afloramentos de pequeno porte podem representar menor variabilidade de microhabitats. Assim, é possível que quanto maior a complexidade do ambiente rochoso, maior a probabilidade de espécies com diferentes demandas coexistirem, aumentando a diversidade.

Tabela 1.6. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S) e diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de cerrado rupestre presentes no Brasil Central. Todos os estudos utilizaram como limite de inclusão $DB_{30} \geq 5$ cm. Com exceção do presente estudo, todos os demais amostraram área equivalente a 10.000 m².

| Local | DA | AB | S | H' | Referência |
|---|-------|-------|----|------|----------------------------|
| Parque Estadual dos Pirineus, GO | 1.073 | 10,00 | 68 | 3,72 | Presente estudo # |
| Parque Estadual dos Pirineus, GO ¹ | 1.105 | 11,03 | 65 | 3,65 | Moura 2010 |
| Parque Estadual dos Pirineus, GO ² | 593 | 5,05 | 67 | 3,39 | Arcela 2009 |
| Parque Estadual dos Pirineus, GO ³ | 507 | 3,91 | 56 | 3,33 | Moura 2007 |
| Fazenda Cabana dos Pirineus, GO | 674 | 5,67 | 65 | 3,45 | Pinto <i>et al.</i> 2009 |
| Chapada dos Veadeiros, GO | 1.977 | 11,25 | 71 | 2,81 | Lenza <i>et al.</i> 2011 ¥ |
| Serra Dourada, GO | 1137 | 7,09 | 54 | 3,13 | Miranda <i>et al.</i> 2007 |
| Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO | 1.357 | 12,39 | 66 | 3,33 | Lima <i>et al.</i> 2010 |
| Fazenda Sucupira (Embrapa), DF | 607 | 3,59 | 51 | 3,01 | Amaral <i>et al.</i> 2006 |
| Arraias, TO | 1.366 | 14,16 | 71 | * | Lemos 2017 |
| Natividade, TO | 979 | 9,65 | 54 | * | Lemos 2017 |

1- portal de entrada; 2- frente do Morro do Cabeludo; 3- três picos;
4.000 m² de amostragem; ¥ inclui Arecaceae.

“Cerradão Rupestre”

A vegetação lenhosa presente nas encostas voltadas para o norte (ensolarada) dos morros rochosos amostrados corresponde à vegetação descrita por Santos *et al.* (2012) para os cerrados rupestres do Estado de Goiás. Entretanto, a vegetação associada aos afloramentos rochosos nas encostas voltadas para o sul (sombreadas) não se enquadram nessa fitofisionomia. Enquanto as faces norte apresentaram aproximadamente 24% de espécies florestais, as faces voltadas para o sul continham 52% dessas espécies em sua flora. De fato, com uma estrutura mais florestal, as manchas de vegetação das encostas dos morros rochosos voltadas para o sul são mais exuberantes que as de face norte, e por ser um habitat aparentemente raro, não está entre os tipos vegetacionais descritos para o bioma Cerrado. Dentre as fitofisionomias florestais propostas por Ribeiro e Walter (2008), estão apenas mata seca (floresta estacional), mata de galeria e cerradão.

Comparando com estudos realizados nas diferentes fitofisionomias florestais do bioma Cerrado, o “cerradão rupestre” possui estrutura (densidade e área basal) semelhante à do cerradão (Tabela 1.7). Matas de galeria parecem possuir área basal bem superior à encontrada em áreas de “cerradão rupestre”. Por outro lado, a mata de galeria do Taquara (Silva-Júnior 2005b) foi a que apresentou maior número de espécies compartilhadas (27) e maior similaridade de Jaccard (16,2) com o “cerradão rupestre” dentre os estudos que foram utilizados na comparação da composição florística (Figura 1.13). As matas secas consideradas na Tabela 1.7 apresentaram menores densidades e riqueza de espécies que as outras fitofisionomias, com exceção do estudo realizado por Encinas *et al.* (2007) em Pirenópolis, cidade localizada no limite oeste da Serra dos Pireneus.

Encinas *et al.* (2007) amostraram (mesma intensidade amostral do presente estudo) áreas de mata seca (floresta estacional) em uma localidade próxima a do presente estudo (distância aproximada de 25 km, em linha reta). Os resultados indicam semelhanças em relação à área basal e à riqueza de espécies entre esta mata seca e o “cerradão rupestre” do PEP. Entretanto, ao compararmos a composição florística entre as duas áreas, constata-se a baixa similaridade existente (15 espécies compartilhadas, similaridade de Jaccard = 9,9). Apesar da dissimilaridade florística, a espécie que mais se destacou no “cerradão rupestre”, *Callisthene major*, foi também uma das mais

representativas no estudo realizado por Encinas *et al.* (2007), sugerindo que seja uma espécie generalista em áreas de interflúvio com relevo acidentado.

Importante ressaltar que a variação na intensidade amostral existente entre os estudos das Tabelas 1.5, 1.6 e 1.7 possui influência direta na riqueza e diversidade de espécies (relação espécie-área, Palmer & White 1994). Assim, deve-se ter cautela ao comparar diretamente a riqueza e a diversidade de espécies de estudos que possuem intensidades amostrais diferentes. Apesar dos estudos variarem em relação aos métodos, como tamanho de parcela e intensidade amostral, densidade e área basal podem ser comparados diretamente.

Tabela 1.7. Densidade de indivíduos (DA, ind/ha), área basal (AB, m²/ha), riqueza de espécies (S), diversidade de Shannon (H') encontradas em áreas de "cerradão rupestre", cerradão, mata de galeria e mata seca (*sensu* Ribeiro & Walter 2008) presentes no Centro-Oeste. Estudos variam em relação à área amostral e tamanho das parcelas

| Local | DA | AB | S | H' | Área (ha) Parcela (m) | Referência |
|---|-------|------|-----|------|--------------------------|-------------------------------|
| "Cerradão Rupestre" | | | | | | |
| Parque Estadual dos Pireneus, GO | 1.443 | 19,9 | 84 | 4.01 | 0,40 (20 x 20) | Presente estudo (face sul) |
| Cerradão | | | | | | |
| Parque Ecológico dos Pequizeiros, DF | 1.495 | 26,3 | 103 | 3,67 | 1,00 (20 x 50) | Casella 2014 |
| REBIO do Cerradão, DF | 1.583 | 20,0 | 107 | 3,85 | 1,00 (20 x 50) | Silva & Felfili 2012 |
| ARIE Cerradão, DF | 1.493 | 20,1 | 106 | 3,85 | 1,00 (20 x 50) | Solórzano <i>et al.</i> 2012 |
| Paracatu, MG | 1.398 | 22,8 | 109 | 3,85 | 1,00 (20 x 50) | Solórzano <i>et al.</i> 2012 |
| Reserva Mário Viana, MT | 1.884 | 21,4 | 77 | 3,67 | 0,50 (10 x 10) | Marimon Jr & Haridasan 2005 |
| Mata de Galeria | | | | | | |
| Parque Canjerana, DF | 1.475 | 31,3 | 68 | 3,70 | 0,28 (20 x 10) | Dietzsch <i>et al.</i> 2006 # |
| Reserva Ecológica do IBGE, DF ¹ | 1.971 | 38,2 | 99 | 3,86 | 0,625 (5 x 5) | Silva-Júnior 2005b* |
| Reserva Ecológica do IBGE, DF ² | 1.573 | 38,5 | 110 | 4,25 | 0,625 (5 x 5) | Silva-Júnior 2004* |
| Fazenda Sucupira (Embrapa), DF ³ | 1.159 | 34,4 | 148 | --- | 1,58 (10 x 20) | Sampaio <i>et al.</i> 2002 |
| Reserva Mário Viana, MT | 1.023 | 20,4 | 74 | 3,84 | 0,47 (10 x 10) | Marimon <i>et al.</i> 2002 ¥§ |
| Mata Seca | | | | | | |
| Pirenópolis, GO | 1.855 | 20,1 | 83 | 3,80 | 0,40 (20 x 20) | Encinas <i>et al.</i> 2007 |
| Monte Alegre, GO | 633 | 19,4 | 52 | --- | 1,00 (20 x 20) | Nascimento <i>et al.</i> 2004 |
| Fazenda São Domingos, GO | 591 | 23,2 | 44 | 2,98 | 1,00 (20 x 20) | Scariot & Sevilha 2000 |
| Fazenda Flor Ermo, GO | 674 | 24,5 | 48 | 3,03 | 1,00 (20 x 20) | Scariot & Sevilha 2000 |
| Fazenda Traçadal, GO | 688 | 28,3 | 48 | 2,99 | 1,00 (20 x 20) | Scariot & Sevilha 2000 |

1- Mata do Pitoco; 2- Mata do Taquara; 3- Riacho Fundo (trechos não inudáveis); * método dos pontos quadrantes

fragmento de solo bem drenado; ¥ fragmento de cima; § inclui lianas

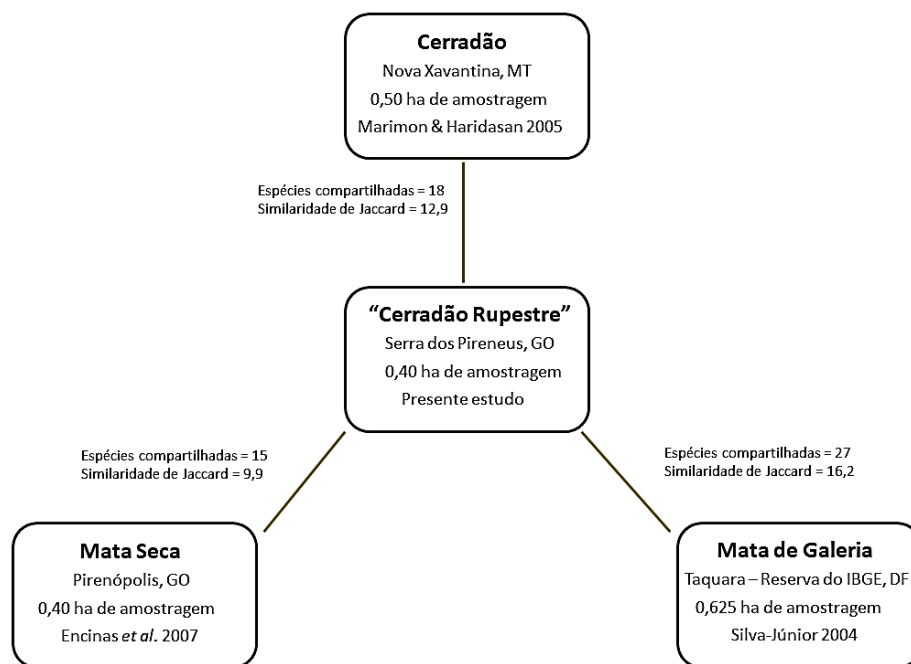


Figura 1.13. Número de espécies compartilhadas e índice de Similaridade de Jaccard entre “cerradão rupestre” e outras três formações florestais localizadas no Centro-Oeste.

A partir da comparação com outras formações florestais, percebe-se que a vegetação lenhosa presente nas faces sombreadas dos morros rochosos do PEP possui densidade de indivíduos e área basal semelhantes aos do cerradão. Ainda, a altura de dossel também é compatível com a desta fitofisionomia (entre 7 e 15 m, Ribeiro & Walter 2008). Ademais, assim como o cerradão, esse “novo” tipo vegetacional agrega elementos de formações savânicas e florestais. Foi constatado que a flora da vegetação presente nas faces sul é representada majoritariamente por espécies florestais (52%), seguidas por de espécies savânicas (39%). Apesar disso, espécies típicas de ambientes rochosos (8%), como *Vellozia squamata*, também foram importantes, demonstrando a relevância do substrato rochoso na composição de espécies. Assim, apesar das semelhanças, o cerradão, em geral, se desenvolve sobre solos mesotróficos profundos (Ratter *et al.* 1977) enquanto os solos entre os afloramentos são rasos e distróficos (Ribeiro & Walter 2008). Logo, conclui-se que o termo “cerradão rupestre” parece ser apropriado para denominar estas manchas florestais que ocorrem em ambientes mais sombreados dos afloramentos rochosos.

Influência dos afloramentos rochosos na expansão das florestas

As florestas estão expandindo sobre diversas formações savânicas e campestres dispostas ao redor do globo, como nas savanas australianas (Bowman *et al.* 2001, 2010), nas savanas brasileiras (Marimon *et al.* 2006, Silva *et al.* 2008, Hofmann *et al.* 2009, Passos *et al.* 2018), nas savanas da África Central (Mitchard *et al.* 2009), nas pradarias da América do Norte (Knight *et al.* 1994), nos campos do Sul do Brasil (Silva *et al.* 2009, Silva & Anand 2011) entre outras. Estudos apontam que o avanço das florestas sobre as savanas possui uma relação com a redução dos efeitos do fogo (Durigan & Ratter 2006, Hofmann *et al.* 2009, Geiger *et al.* 2011). Entretanto, Veenendaal *et al.* (2015) destacaram a importância de fatores edáficos e climáticos na localização relativa de florestas e savanas tropicais, resultados que não corroboram a hipótese do fogo como principal responsável pela distribuição desses dois tipos vegetacionais. Lloyd *et al.* (2015) também enfatizam a importância das propriedades do solo, e indicam o potássio como determinante modulador da estrutura e da função da vegetação.

Avaliando os mecanismos envolvidos no avanço das florestas, Duarte *et al.* (2006) apontam para o fato de que árvores isoladas em áreas campestres podem servir como plantas bersário, abrigando espécies florestais, facilitando o processo de expansão. Não apenas árvores, mas também rochas podem apresentar essa função nucleadora. Carlucci *et al.* (2011) reporta que mesmo pequenos afloramentos rochosos podem promover a expansão florestal, atuando como poleiros para animais dispersores de sementes e protegendo espécies florestais dos efeitos do fogo e da pastagem.

Este estudo sugere que as faces mais sombreadas dos afloramentos rochosos forneçam condições microclimáticas mais favoráveis ao estabelecimento de espécies florestais que as faces mais expostas à radiação solar. Assim, possivelmente estas espécies florestais vão colonizando os morros rochosos preferencialmente pelas faces voltadas para o sul, e posteriormente vão se dispersando e se estabelecendo nos microhabitats mais sombreados das encostas voltadas para o norte. Desta forma, os morros rochosos podem estar servindo como *stepping stones* para essas espécies florestais, abrigando-as do fogo, auxiliando na dispersão e contribuindo com a expansão das florestas na larga escala de tempo.

O padrão florístico encontrado neste estudo coincide com o que foi reportado por Pillar (2003). Segundo esse autor, observações aéreas nas partes mais altas do planalto sulbrasileiro, onde predominam Campos, indicam que há mais cobertura

florestal natural nas encostas de escarpas rochosas voltadas sul do que voltadas para o norte, e reforça que essa tendência é facilmente reconhecida em outras regiões. O autor também especula que a expansão florestal ocorra prioritariamente no lado sul do que no lado norte, atribuindo esse efeito à diferença no balanço de radiação entre faces opostas.

Regras de Montagem

Abordagem florística

Apesar das distâncias geográficas não terem influenciado significativamente as distâncias florísticas entre condições contrastantes, não quer dizer que processos estocásticos, como a dispersão, não sejam importantes. Ao contrário, a superação da barreira geográfica faz parte do início do processo de montagem das comunidades (Gotzenberger *et al.* 2012). Assim, ambos os mecanismos (processos neutros e filtragem ambiental) devem ser importantes na estruturação de comunidades lenhosas do cerrado rupestre. Enquanto indivíduos de espécies já adaptadas aos afloramentos devem depender primariamente da dispersão para se estabelecer e colonizar novos afloramentos, indivíduos de espécies de outros habitats precisam não apenas chegar ao novo local, como também encontrar condições microclimáticas adequadas. Avaliando as distâncias dos interceptos dos modelos (Tabelas 1.3 e 1.4), a presença de afloramentos rochosos das áreas de cerrado rupestre em relação à ausência de afloramentos no cerrado (*pool* savânico) representa aparentemente um filtro ambiental mais severo do que a maior exposição solar das faces voltadas para o norte em relação às faces voltadas para o sul (*pool* rochoso). O fato do *pool* savânico ter apresentado relação marginalmente significativa ($p = 0,0569$) entre distância geográfica e distância florística nas comparações feitas entre condições semelhantes sugere que espécies savânicas circulam de modo relativamente abrangente. Por outro lado, uma vez que *pool* rochoso não apresentou relação significativa entre distância geográfica e distância florística nas comparações feitas entre condições semelhantes, espécies florestais, comuns no “cerradão rupestre” devem apresentar maior restrição na colonização de novos morros rochosos. Provavelmente, espécies florestais advindas do “cerradão rupestre” (face sul) ou de outras formações florestais da Serra dos Pireneus, por serem mais exigentes quanto à oferta hídrica, possuem maior dificuldade em se estabelecer nas áreas de cerrado rupestre (face norte) do que as espécies savânicas. Entretanto, se

propágulos dessas espécies se transportarem até micro-habitats mais sombreados do cerrado rupestre, como nas faces voltadas para o sul dos blocos rochosos, a probabilidade de sucesso dessas plântulas nesse novo local deve ser maior.

Abordagem funcional

De acordo com a abordagem funcional, áreas de cerrado rupestre não apresentaram sinais claros de filtragem ambiental. Não foi encontrado padrão de convergência funcional para o esquema LHS em áreas de cerrado rupestre. Ainda, mesmo quando os atributos foram comparados individualmente, apenas altura (Hmax) apresentou algum tipo de redução funcional. Entretanto, uma vez que a abordagem florística indicou indícios de filtragem ambiental para as comunidades e a abordagem funcional não, pode ser que o conjunto de atributos analisados (LHS) não esteja sendo influenciado por esse mecanismo. Atributos funcionais fisiológicos ou relacionados com o sistema radicular, apesar de não serem tão simples de serem obtidos como os do esquema LHS, podem trazer novos *insights* acerca dos processos que regem a estruturação de comunidades de cerrado rupestre.

4.6. CONCLUSÕES

O cerrado rupestre apresentou diferenças florísticas e funcionais importantes em relação aos outros habitats de interflúvio. Contudo, quais condições trazem maior dissimilaridade na vegetação? Substratos divergentes ou aspectos topográficos divergentes? Floristicamente, o pool savânico apresentou maior dissimilaridade entre habitats, sugerindo que o solo seja mais importante na variação da composição florística. Entretanto, em relação à funcionalidade, o pool rochoso apresentou maior quantidade de atributos com diferença significativa entre habitats, sugerindo que variações na exposição à radiação solar podem apresentar efeitos mais relevantes na composição funcional das comunidades que variações de solo.

Os resultados da abordagem florística deste trabalho sugerem baixa relevância dos processos neutros e alta relevância da filtragem ambiental na estruturação de áreas de cerrado rupestre. Por outro lado, segundo a abordagem funcional, este padrão não foi confirmado. Atributos relacionados ao esquema LHS (área foliar específica e peso da semente) não apresentaram convergência funcional, padrão comum quando a filtragem ambiental é esperada. Estudos futuros considerando atributos fisiológicos (p.e. eficiência do uso da água) e relacionados com o sistema radicular (p.e. comprimento específico das raízes) das plantas devem trazer informações importantes dentro do contexto da filtragem abiótica em áreas de vegetação rupestre.

4.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGÊNCIA AMBIENTAL DE GOIÁS & NATIVA. 2002. Parque Estadual dos Pireneus – Relatório Inicial: contextualização do parque, Goiânia.
- AMARAL, A.G.; PEREIRA, F.F.O. & MUNHOZ, C.B.R. 2006. Fitossociologia de uma área de cerrado rupestre na Fazenda Sucupira, Brasília-DF. *Cerne* 12: 350-359.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG IV). 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- ARCELA, V. 2009. Dinâmica da vegetação arbustivo-arbórea em uma área de cerrado rupestre no Parque Estadual dos Pireneus, Goiás. Monografia, Dep. Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, DF. 60p.
- ASSUNÇÃO, S.L. & FELFILI, J.M. 2004. Fitossociologia de um fragmento de cerrado sensu stricto na APA do Paranoá, DF, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 18(4):903-909.
- BOWMAN, D.M.; MURPHY, B.P. & BANFAI, D.S. 2010. Has global environmental change caused monsoon rainforests to expand in the Australian monsoon tropics? *Landscape Ecology* 25: 1247-1260.
- BOWMAN, D.M.; WALSH, A. & MILNE, D.J. 2001. Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. *Global Ecology and Biogeography* 10: 535-548.
- CASELLA, F.M. 2014. O cerradão e o cerrado sentido restrito no Parque Ecológico dos Pequizeiros, Distrito Federal. Dissertação de Mestrado em Botânica, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, Brasília-DF, 147 p.
- CARLUCCI, M. B., DUARTE, L. D. & PILLAR, V. D. 2011. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22: 111-119.
- CORNWELL, W.K.; SCHWILK, D.W. & ACKERLY, D.D. 2006. A traitbased test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities.. In M.L. Cody & J.M. Diamond (ed). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. p.342-444.
- DIETZSCH, L.; REZENDE, A.V.; PINTO, J.R.R. & PEREIRA, B.A.S. 2006. Caracterização da flora arbórea de dois fragmentos de mata de galeria do Parque Canjerana, DF. *Cerne* 12: 201-210.

- DUARTE, L.D.S.; DOS SANTOS, M.M.G., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. 2006. Role of nurse plants in Araucaria forest expansion over grasslands in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- DURIGAN, G.; RATTER, J.A. 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962–2000. *Edinburg Journal of Botany* 63: 119-130.
- ENCINAS, J.I.; MACEDO, L.A. & PAULA, J.E. 2007. Florística e fitossociologia de um trecho da Floresta Estacional Semidecidual na área do Ecomuseu do Cerrado, em Pirenópolis-Goiás. *Cerne* 13(3): 308-320.
- FELFILI J.M. & SILVA JÚNIOR. M.C. 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 277-289.
- FELFILI, J.M., P.E. NOGUEIRA, M.C. SILVA JÚNIOR, B.S. MARIMON & W.B.C. DELITTI. 2002. Composição florística e fitossociologia do cerrado sentido restrito no município de Água Boa, MT. *Acta Botanica Brasilica* 16: 103-112.
- GEIGER, E.L.; GOTSCH, S.G.; DAMASCO, G.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A.C. & HOFFMANN, W.A. 2011. Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science* 22:312-321.
- GOTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRATHEN, K.A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUISAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PARTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K. & ZOBEL, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- GRÖGER, A. & HUBER, O. 2007. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. *Revista Brasileira de Botânica* 30 (4): 99-609.
- HOFFMANN, W.A.; ADASME, R.; HARIDASAN, M.; T. DE CARVALHO, M.; GEIGER, E.L.; PEREIRA, M.A.B.; GOTSCH, S.G. & FRANCO, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90: 1326-1337.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal Vegetation Science* 3: 157-164.
- KLUGE, M. & BRULFERT, J. 2000. In press. Ecophysiology of vascular plants on inselbergs. In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds), *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, Berlin.

- KNIGHT, C.L.; BRIGGS, J.M. & NELLIS, M.D. 1994. Expansion of gallery forest on Konza Prairie Research Natural Area, Kansas, USA. *Landscape Ecology* 9:117–125.
- KUHLMANN, M. 2012. Frutos e sementes do cerrado atrativos para fauna: guia de campo. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado. 360 p.
- LEMOS, H.L. 2017. Padrões fitogeográficos da vegetação arbustivo-arbórea em áreas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre no estado de Tocantins. Tese de doutorado. Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, 105 p.
- LENZA, E.; PINTO, J.R.R.; PINTO, A.S.; MARACAHIPES, L. & BRUZIGUESSI E.P. 2011. Comparação da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de cerrado rupestre na Chapada dos Veadeiros, Goiás, e áreas de cerrado sentido restrito do Bioma Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 34: 247-259.
- LIMA, T.A.; PINTO, J.R.R.; LENZA, E. & PINTO, A.S. 2010. Floristic and structure of woody vegetation of a “cerrado rupestre” area in Serra de Caldas Novas State Park, Goiás. *Biota Neotropica* 10: 159-166.
- LLOYD, J.; DOMINGUES, T.F.; SCHRODT, F.; ISHIDA, F.Y.; FELDPAUSCH, T.R.; SAIZ, G.; QUESADA, C.A.; SCHWARZ, M.; TORELLO-RAVENTOS, M.; GILPIN, M. *et al.* 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest–savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences* 12: 6529-6571.
- LORENZI, H. 1991. Árvores Brasileiras. Vol 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 352 p.
- LORENZI, H. 1992. Árvores Brasileiras. Vol 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 360 p.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- MACARTHUR, R.H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510-533.
- MARIMON, B.; DE LIMA, E.; DUARTE, T.; CHIEREGATTO, L. & RATTER, J. 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. *Edinburg Journal of Botany* 63: 323-341.
- MARIMON, B.S.; FELFILI, J.M.; LIMA, E.S. 2002. Floristic and phytosociology of the gallery forest of the Bacaba stream, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 59(2): 303-318.

- MARIMON-JUNIOR, B.H. & HARIDASAN, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado stricto sensu em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 19(4): 913-926.
- MESSIAS, M.C.T.B.; LEITE, M.G.P.; MEIRA-NETO, J.A.A. & KOZOVITS, A.R. 2011. Life-form spectra of quartzite and itabirite rocky outcrop sites, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotrop.* 11(2):
- MESZÉNA, G.; GYLLENBERG, M.; PÁSZTOR, L. & METZ, J.A.J. 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory. *Theoretical Population Biology* 69: 68–87.
- MEWS, H.A.; PINTO, J.R.R.; EISENLOHR, P.V. & LENZA, E. 2016. No evidence of intrinsic spatial processes driving Neotropical savanna vegetation on different substrates. *Biotropica* 48: 433-442.
- MIRANDA, S.C.; SILVA JÚNIOR, M.C. & SALLES, L.A. 2007. A comunidade lenhosa de cerrado rupestre na Serra Dourada, Goiás. *Heringeriana* 1 (1): 43-53.
- MITCHARD, E.; SAATCHI, S.; GERARD, F.; LEWIS, S. & MEIR, P. 2009. Measuring woody encroachment along a forest-savanna boundary in Central Africa, *Earth Interactions* 13: 1-29.
- MOURA, I.O. 2010. *Fitogeografia do cerrado rupestre: relações florístico-estruturais e ecológicas de espécies lenhosas*. Tese de doutorado, departamento de ecologia, Universidade de Brasília, DF. 247 p.
- MOURA, I.O.; GOMES-KLEIN, V.L.; FELFILI, J.M. & FERREIRA, H.D. 2007. Fitossociologia de cerrado sentido restrito em afloramentos rochosos no Parque Estadual dos Pireneus, Pirenópolis, Goiás. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 399-401.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLEMBERG, H. 2002. *Alms and methods of vegetation ecology*. New York: Blackburn Press. 547 p
- NASCIMENTO, A.R.T.; FELFILI, J.M. & MEIRELLES, E.M. 2004. Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de Floresta Estacional Decidual de encosta, município de MonteAlegre, GO, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 18(3):. 663-674.
- NIMER, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- PALMER, M.W. & WHITE, P. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *American Naturalist* 144: 717-740.

- PASSOS, F.B.; MARIMON, B.S.; PHILLIPS, O.L.; MORANDI, P.S.; NEVES, E.C.; ELIAS, S.; REIS, S.M.; OIVEIRA, B.; FELDPAUSCH, T.R.; MARIMON-JUNIOR B.H. (2018). Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and “Cerrado” biomes. *Brazilian Journal of Botany* 41:611-619.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H. *et al.* 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.
- PILLAR, V.D. 2003. Dinâmica de expansão florestal em mosaicos de floresta e Campos no sul do Brasil. In: Claudino-Sales, V. (ed.) *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*. Expressão Gráfica, Fortaleza. pp. 209-216.
- PINTO, J.R.R.; LENZA, E. & PINTO, A. S. 2009. Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica* 32 (1): 23-32.
- POREMBSKI, S. & BARTHLOTT, W. 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology* 151 (1): 19-28.
- R CORE TEAM. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RATTER, J.A.; ASKEW, G.P.; MONTGOMERY, R.F. & GIFFORD, D.R. 1977. Observações adicionais sobre o cerradão de solos mesotróficos no Brasil central. In: M.G. Ferri (ed.) *IV Simpósio sobre o Cerrado: bases para a utilização agropecuária*. São Paulo, EDUSP. p. 303-316.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 2008. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P.; Ribeiro, J.F. (ed.). *Cerrado: Ecologia e Flora*, Vol. 1. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.151-199.
- RICOTTA, C. & MORETTI, M. 2011. CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181-188.
- SANTOS, T.R.R.; PINTO, J.R.R. & LENZA, E. 2012. Floristic relationships of the woody component in rocky outcrops savanna areas in Central Brazil. *Flora* 207 (7): 541-550.
- SCARIOT, A.; SEVILHA, A.C. 2000. Diversidade, estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias de conservação. In: CAVALCANTI, T. B. *et al.* (Orgs.). *Tópicos atuais em Botânica*. Brasília, DF: Sociedade Botânica do Brasil/Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, p. 183-188.

- SILVA, J.S. & FELFILI, J.M. 2012. Distribuição de diâmetros de um cerrado distrófico no Distrito Federal (DF), Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 32(72): 463-470.
- SILVA L.C.R. & ANAND, M. 2011. Mechanisms of Araucaria (Atlantic) forest expansion into southern Brazilian grasslands. *Ecosystems* 14: 1354-1371.
- SILVA, L.C.R.; ANAND, M.; OLIVEIRA, J.M. & PILLAR, V.D. 2009. Past century changes in Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biology* 15: 2387-2396.
- SILVA, L.C.R.; STERNBERG, L.S.L.; HARIDASAN, M.; HOFFMANN, W.A.; MIRALLES-WILHELM, F.; & FRANCO, A.C. 2008. Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14: 1-11
- SILVA-JÚNIOR, M.C. 2004. Fitossociologia e estrutura diamétrica da Mata de Galeria do Taquara, na Reserva Ecológica do IBGE, DF. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v. 28, n. 3, p. 419-428, 2004.
- SILVA-JÚNIOR, M. C. 2005a. 100 árvores do cerrado. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado. 278 p.
- SILVA-JÚNIOR, M.C. 2005b. Fitossociologia e estrutura diamétrica da Mata de Galeria do Pitoco, na Reserva Ecológica do IBGE, DF. *Cerne*, Lavras-MG, v. 11, n. 2, p. 147-158, 2005.
- SOLÓRZANO, A.; PINTO, J.R.; FELFILI, J.M. & HAY, J.D. 2012. Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerrado ao longo do bioma Cerrado. *Acta bot. Brás.* 26(2): 328-341
- STUBBS, W.J. & WILSON J.B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557-567.
- VEENENDAAL, E.M.; TORELLO-RAVENTOS, M.; FELDPAUSCH, T.R. *et al.* 2015. Structural, physiognomic and above-ground biomass variation in savanna-forest transition zones on three continents—how different are co-occurring savanna and forest formations? *Biogeosciences* 12: 2927-2951.
- VILLÉGER, S.; MASON, N.W.H. & MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- VINCENT, R.C. & MEGURO, M.M. 2008. Influence of soil properties on the abundance of plants species in ferruginous rocky soils vegetation, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 377-388.

WESTOBY, MARK. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.

ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.

4.8. APÊNDICE

Apêndice 1. Densidade absoluta (DA – número de indivíduos/4.000 m²), área basal (AB – cm²), frequência (F – número de parcelas em que determinada espécie foi encontrada, em um total de 10 parcelas) e índice de valor de importância (IVI) de espécies lenhosas (incluindo indivíduos de Velloziaceae) amostradas em áreas de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos, cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) presentes no Parque Estadual dos Pireneus, Goiás.

| Família/ Espécie | Cerrado sem afloramentos rochosos | | | | Cerrado Rupestre | | | | Cerradão Rupestre | | | |
|------------------------------------|-----------------------------------|-------|-----|-------|------------------|--------|-----|--------|-------------------|--------|-----|-------|
| | DA | AB | F | VI | DA | AB | F | VI | DA | AB | F | VI |
| Anacardiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anacardium occidentale</i> | 6 | 558,2 | 5 | 3,916 | 9 | 1134,0 | 4 | 7,205 | 1 | 121,0 | 1 | 0,758 |
| <i>Astronium fraxinifolium</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 133,8 | 1 | 0,775 |
| Annonaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Annona crassiflora</i> | 2 | 228,1 | 1 | 1,130 | 1 | 81,5 | 1 | 1,005 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cardiopetalum calophyllum</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 2 | 68,8 | 2 | 1,299 |
| <i>Xylopia sericea</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 277,5 | 1 | 1,302 |
| Apocynaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aspidosperma cf subincanum</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 98,8 | 2 | 1,510 |
| <i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 22 | 1692,5 | 5 | 8,107 |
| <i>Aspidosperma macrocarpon</i> | 4 | 308,7 | 2 | 1,969 | 20 | 2124,4 | 4 | 12,245 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Aspidosperma tomentosum</i> | 9 | 534,1 | 6 | 4,697 | 6 | 318,6 | 5 | 5,036 | 11 | 619,4 | 4 | 4,417 |
| <i>Hancornia speciosa</i> | 5 | 260,4 | 3 | 2,409 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Aquifoliaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ilex conocarpa</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 441,7 | 1 | 1,905 | 5 | 1272,5 | 3 | 3,766 |
| Araliaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> | 6 | 506,0 | 5 | 3,814 | 5 | 406,1 | 3 | 3,885 | 3 | 313,5 | 2 | 1,780 |
| Asteraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eremanthus glomerulatus</i> | 4 | 139,8 | 3 | 2,025 | 18 | 707,0 | 3 | 7,668 | 8 | 292,5 | 2 | 2,620 |
| <i>Piptocarpha rotundifolia</i> | 2 | 123,7 | 1 | 0,924 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Wunderlichia mirabilis</i> | --- | --- | --- | --- | 3 | 61,7 | 2 | 1,990 | --- | --- | --- | --- |
| Bignoniaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Handroanthus ochraceus</i> | 1 | 28,7 | 1 | 0,591 | 4 | 358,9 | 2 | 2,966 | 1 | 28,7 | 1 | 0,642 |
| <i>Handroanthus serratifolius</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 2 | 145,8 | 2 | 1,396 |
| <i>Jacaranda puberula</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 10 | 378,1 | 4 | 3,940 |

| | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|-------|-----|--------|-----|-------|
| <i>Tabebuia aurea</i> | 13 | 787,8 | 3 | 4,620 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Calophyllaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Kielmeyera coriacea</i> | 51 | 2267,8 | 16 | 18,148 | 9 | 404,1 | 5 | 5,949 | 2 | 106,7 | 2 | 1,347 |
| <i>Kielmeyera lathrophyton</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 24 | 1230,7 | 4 | 7,439 |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> | 3 | 127,7 | 2 | 1,467 | 11 | 754,6 | 6 | 7,859 | 6 | 506,0 | 4 | 3,408 |
| Caryocaraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Caryocar brasiliense</i> | 19 | 1910,3 | 4 | 8,095 | 3 | 385,1 | 2 | 2,798 | --- | --- | --- | --- |
| Celastraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Plenckia populnea</i> | 5 | 330,8 | 3 | 2,547 | 4 | 623,3 | 2 | 3,627 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Salacia crassifolia</i> | 4 | 732,1 | 3 | 3,189 | 4 | 1040,8 | 4 | 5,807 | --- | --- | --- | --- |
| Chrysobalanaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Licania cf gardneri</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 446,4 | 2 | 1,947 |
| <i>Licania kunthiana</i> | --- | --- | --- | --- | 5 | 335,7 | 2 | 3,141 | 13 | 1656,3 | 3 | 5,636 |
| Clusiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Clusia weddelliana</i> | --- | --- | --- | --- | 2 | 294,4 | 2 | 2,338 | 7 | 2196,3 | 3 | 5,275 |
| Combretaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Terminalia glabrescens</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 602,3 | 1 | 1,364 |
| Connaraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Connarus suberosus</i> | 7 | 291,5 | 3 | 2,764 | 14 | 1107,8 | 5 | 8,873 | 2 | 70,1 | 1 | 0,868 |
| Cunoniaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lamanonia ternata</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 378,9 | 1 | 1,083 |
| Dilleniaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Davilla elliptica</i> | 52 | 2374,1 | 15 | 18,116 | 1 | 25,8 | 1 | 0,866 | 1 | 45,3 | 1 | 0,663 |
| Ebenaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Diospyros lasiocalyx</i> | 21 | 1169,1 | 8 | 8,482 | 10 | 333,9 | 5 | 6,007 | 2 | 92,7 | 1 | 0,896 |
| Ericaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Agarista chapadensis</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 435,8 | 1 | 1,890 | 1 | 35,1 | 1 | 0,650 |
| Erythroxylaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Erythroxylum daphnites</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 5 | 244,6 | 4 | 2,906 |
| <i>Erythroxylum deciduum</i> | 7 | 229,3 | 3 | 2,641 | 2 | 150,9 | 2 | 1,980 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Erythroxylum suberosum</i> | 1 | 23,0 | 1 | 0,580 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Erythroxylum tortuosum</i> | 2 | 51,6 | 2 | 1,170 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Euphorbiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Alchornea triplinervia</i> | --- | --- | --- | --- | 5 | 1263,1 | 4 | 6,595 | 17 | 2360,4 | 6 | 8,513 |

| | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|
| <i>Maprounea guianensis</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 35,1 | 1 | 0,889 | 6 | 553,4 | 4 | 3,468 |
| Fabaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Andira vermifuga</i> | 2 | 143,8 | 2 | 1,351 | 16 | 751,7 | 6 | 9,018 | 8 | 1861,1 | 6 | 6,325 |
| <i>Bowdichia virgilioides</i> | 2 | 229,2 | 2 | 1,519 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Chamaecrista orbiculata</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 189,7 | 2 | 1,624 |
| <i>Chamaecrista paniculata</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 25,8 | 1 | 0,866 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Copaifera langsdorffii</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 14 | 3774,7 | 5 | 9,340 |
| <i>Dalbergia densiflora</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 8 | 1180,5 | 4 | 4,603 |
| <i>Dalbergia miscolobium</i> | 1 | 535,1 | 1 | 1,586 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Dimorphandra mollis</i> | 10 | 485,0 | 1 | 2,809 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Enterolobium gummiferum</i> | 2 | 95,6 | 2 | 1,257 | 1 | 71,6 | 1 | 0,980 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Hymenaea stigonocarpa</i> | 3 | 179,9 | 2 | 1,569 | 28 | 3793,8 | 9 | 21,123 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Hymenolobium heringeranum</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 1145,9 | 1 | 2,048 |
| <i>Leptolobium dasycarpum</i> | 2 | 165,4 | 1 | 1,006 | 6 | 695,3 | 1 | 3,705 | 1 | 114,9 | 1 | 0,751 |
| <i>Machaerium acutifolium</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 62,4 | 1 | 0,957 | 1 | 42,1 | 1 | 0,659 |
| <i>Machaerium opacum</i> | 4 | 225,5 | 3 | 2,193 | 3 | 92,4 | 1 | 1,498 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Mimosa setosissima</i> | --- | --- | --- | --- | 19 | 550,1 | 5 | 8,645 | 11 | 372,4 | 4 | 4,107 |
| <i>Stryphnodendron adstringens</i> | 8 | 817,0 | 3 | 3,943 | 2 | 55,5 | 1 | 1,173 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Tachigali subvelutina</i> | 48 | 7476,5 | 15 | 27,558 | 4 | 555,6 | 2 | 3,458 | --- | --- | --- | --- |
| Hypericaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vismia guianensis</i> | 1 | 26,9 | 1 | 0,587 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Icacinaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Emmotum nitens</i> | 1 | 548,2 | 1 | 1,612 | 1 | 45,8 | 1 | 0,916 | 5 | 2887,8 | 3 | 5,799 |
| Lamiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aegiphila lhotzkiana</i> | 5 | 146,3 | 3 | 2,185 | --- | --- | --- | --- | 1 | 45,8 | 1 | 0,664 |
| <i>Cf Hyptis eriophylla</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 28,7 | 1 | 0,873 | 1 | 35,1 | 1 | 0,650 |
| <i>Vitex polygama</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 120,4 | 2 | 1,537 |
| Lauraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ocotea pomaderroides</i> | --- | --- | --- | --- | 4 | 1366,8 | 2 | 5,485 | 20 | 3201,0 | 6 | 10,091 |
| Loganiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Strychnos pseudoquina</i> | 2 | 195,6 | 1 | 1,066 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Lythraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lafoensia pacari</i> | 2 | 91,3 | 2 | 1,248 | 4 | 503,0 | 2 | 3,326 | 2 | 871,5 | 1 | 1,876 |
| Malpighiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Banisteriopsis latifolia</i> | 2 | 67,2 | 2 | 1,201 | 1 | 20,4 | 1 | 0,852 | --- | --- | --- | --- |

| | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|
| <i>Byrsonima coccolobifolia</i> | 1 | 28,7 | 1 | 0,591 | 9 | 751,9 | 6 | 7,386 | 12 | 969,4 | 6 | 5,897 |
| <i>Byrsonima laxiflora</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 4 | 174,2 | 2 | 1,778 |
| <i>Byrsonima pachyphylla</i> | 2 | 197,5 | 2 | 1,457 | 1 | 191,1 | 1 | 1,279 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Byrsonima verbascifolia</i> | 2 | 59,9 | 2 | 1,187 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Heteropterys byrsonimifolia</i> | 2 | 215,4 | 2 | 1,492 | 5 | 261,6 | 2 | 2,956 | --- | --- | --- | --- |
| Malvaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eriotheca pubescens</i> | 3 | 943,3 | 3 | 3,457 | 1 | 522,1 | 1 | 2,106 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Pseudobombax longiflorum</i> | 5 | 292,2 | 3 | 2,471 | 3 | 425,5 | 1 | 2,331 | 1 | 336,2 | 1 | 1,029 |
| Marcgraviaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Schwartzia adamantium</i> | --- | --- | --- | --- | 15 | 3707,0 | 5 | 15,603 | 5 | 1059,9 | 3 | 3,499 |
| Melastomataceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Macairea radula</i> | --- | --- | --- | --- | 2 | 135,0 | 1 | 1,372 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Miconia burchellii</i> | 16 | 906,9 | 4 | 5,682 | 13 | 1047,3 | 5 | 8,489 | 24 | 2083,2 | 5 | 8,945 |
| <i>Miconia ferruginata</i> | 24 | 3397,2 | 5 | 12,140 | --- | --- | --- | --- | 1 | 232,0 | 1 | 0,898 |
| <i>Miconia pepericarpa</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 21 | 1174,6 | 7 | 8,148 |
| <i>Miconia sellowiana</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 4 | 193,1 | 3 | 2,235 |
| <i>Mouriri glazioviana</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 4 | 690,9 | 2 | 2,428 |
| <i>Pleroma stenocarpum</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | 118,4 | 2 | 1,535 |
| <i>Tibouchina papyrus</i> | --- | --- | --- | --- | 10 | 426,9 | 3 | 5,103 | --- | --- | --- | --- |
| Moraceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ficus cf guaranitica</i> | --- | --- | --- | --- | 3 | 146,5 | 1 | 1,634 | 8 | 606,2 | 3 | 3,448 |
| Myristicaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Viola sebifera</i> | --- | --- | --- | --- | 5 | 288,6 | 2 | 3,023 | 11 | 910,6 | 4 | 4,784 |
| Myrtaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Campomanesia eugenioides</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 103,1 | 1 | 0,736 |
| <i>Eugenia sonderiana</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 7 | 690,0 | 2 | 2,947 |
| <i>Myrcia fenizliana</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 71,6 | 1 | 0,980 | 14 | 1090,2 | 3 | 5,097 |
| <i>Myrcia lasiantha</i> | 14 | 575,3 | 4 | 4,737 | 29 | 1015,5 | 8 | 13,844 | 11 | 370,0 | 5 | 4,536 |
| <i>Myrcia splendens</i> | 1 | 122,2 | 1 | 0,775 | --- | --- | --- | --- | 5 | 240,6 | 1 | 1,602 |
| <i>Myrcia tomentosa</i> | 4 | 510,3 | 2 | 2,366 | 2 | 63,7 | 2 | 1,762 | 15 | 740,1 | 4 | 5,262 |
| <i>Psidium laruotteanum</i> | 3 | 125,7 | 2 | 1,463 | 2 | 70,1 | 1 | 1,210 | 4 | 173,3 | 2 | 1,777 |
| <i>Psidium myrsinites</i> | 10 | 474,2 | 4 | 3,951 | 16 | 773,3 | 4 | 7,935 | 6 | 274,9 | 1 | 1,819 |
| <i>Siphoneugena densiflora</i> | --- | --- | --- | --- | 8 | 913,6 | 3 | 5,853 | 27 | 3215,2 | 6 | 11,322 |
| Nyctaginaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Guapira cf areolata</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 6 | 329,6 | 2 | 2,320 |

| | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|--------|-----|-------|
| <i>Guapira graciliflora</i> | 25 | 1647,0 | 13 | 11,947 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Guapira noxia</i> | 23 | 1403,8 | 15 | 11,951 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Neea theifera</i> | 9 | 518,0 | 5 | 4,278 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Ochnaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ouratea castaneifolia</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 7 | 305,5 | 5 | 3,762 |
| <i>Ouratea hexasperma</i> | 8 | 442,2 | 5 | 3,982 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Olacaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Heisteria ovata</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 418,3 | 1 | 1,847 | 4 | 265,1 | 3 | 2,325 |
| Primulaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Myrsine guianensis</i> | 28 | 1538,0 | 7 | 9,848 | 2 | 52,2 | 2 | 1,733 | 7 | 816,5 | 3 | 3,539 |
| Proteaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Roupala montana</i> | 66 | 2277,2 | 14 | 19,594 | --- | --- | --- | --- | 4 | 472,7 | 2 | 2,154 |
| Rubiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chomelia ribesioides</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 49,7 | 1 | 0,926 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Cordia elliptica</i> | 1 | 33,8 | 1 | 0,601 | --- | --- | --- | --- | 3 | 112,2 | 3 | 1,960 |
| <i>Faramea cyanea</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 6 | 631,0 | 3 | 3,132 |
| <i>Ferdinandusa elliptica</i> | 3 | 83,2 | 1 | 0,992 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Palicourea rigida</i> | 6 | 153,1 | 3 | 2,345 | 2 | 82,8 | 2 | 1,809 | 1 | 21,7 | 1 | 0,633 |
| <i>Rudgea viburnoides</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 92,0 | 1 | 0,722 |
| Salicaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Casearia arborea</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 2 | 66,3 | 1 | 0,863 |
| <i>Casearia cf decandra</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 2 | 68,5 | 1 | 0,866 |
| Sapindaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Matayba guianensis</i> | --- | --- | --- | --- | 2 | 463,5 | 2 | 2,761 | 12 | 540,7 | 4 | 4,492 |
| Sapotaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Micropholis venulosa</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1 | 1767,0 | 1 | 2,829 |
| <i>Pouteria ramiflora</i> | 7 | 907,0 | 3 | 3,974 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Pouteria torta</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 269,9 | 1 | 1,476 | 2 | 705,8 | 2 | 2,100 |
| Simaroubaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Simarouba versicolor</i> | --- | --- | --- | --- | 15 | 1932,1 | 5 | 11,167 | 11 | 657,6 | 5 | 4,898 |
| Styracaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Styrax ferrugineus</i> | 12 | 551,7 | 5 | 4,784 | 1 | 164,7 | 1 | 1,213 | 9 | 1295,5 | 4 | 4,921 |
| Symplocaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Symplocos rhamnifolia</i> | 1 | 92,0 | 1 | 0,715 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Velloziaceae | | | | | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|----------------|------------|--------------|
| <i>Vellozia squamata</i> | 1 | 84,1 | 1 | 0,700 | 16 | 1176,5 | 2 | 7,807 | 14 | 2510,4 | 5 | 7,749 |
| Vochysiaceae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Callisthene major</i> | --- | --- | --- | --- | 2 | 1495,3 | 1 | 4,772 | 37 | 15377,0 | 6 | 28,356 |
| <i>Qualea dichotoma</i> | --- | --- | --- | --- | 1 | 25,8 | 1 | 0,866 | 11 | 4450,4 | 5 | 9,670 |
| <i>Qualea grandiflora</i> | 6 | 951,8 | 2 | 3,527 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Qualea multiflora</i> | 2 | 54,9 | 1 | 0,789 | 25 | 1065,1 | 4 | 10,762 | 4 | 802,4 | 3 | 3,001 |
| <i>Qualea parviflora</i> | 56 | 6060,4 | 8 | 23,236 | 4 | 557,5 | 4 | 4,599 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Vochysia elliptica</i> | 1 | 23,0 | 1 | 0,580 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Vochysia rufa</i> | 12 | 614,3 | 3 | 4,132 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Vochysia thyrsoidea</i> | 8 | 1181,1 | 2 | 4,272 | --- | --- | --- | --- | 3 | 937,5 | 1 | 2,132 |
| Total Geral | 681 | 50876,5 | --- | 300,0 | 429 | 40008,1 | --- | 300,0 | 577 | 79482,6 | --- | 300,0 |

Apêndice 2. Atributos funcionais das espécies de árvores e arbustos mais abundantes em habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos, cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Foram consideradas abundantes aquelas espécies que apresentaram cinco ou mais indivíduos em ao menos um dos três habitats considerados. SLA = área foliar específica; LDMC = teor de matéria seca foliar; Hmax = altura máxima; Cbmax = circunferência máxima tomada a 30 cm do solo.

| Espécies | Folhas | | | Tronco | | Semente | | Dispersão |
|------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|----------------|-------------|---------------|-------------|-----------------|-------------|
| | Área foliar (cm ²) | SLA (cm ² /g) | LDMC (mg/g) | Hmax (m) | Dbmax (cm) | Peso (g) | Tamanho (cm) | |
| <i>Aegiphylla lhotzkiana</i> | 55,7 | 80,5 | 385,8 | 4 | 24 | 0,3400 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Alchornea triplinervia</i> | 28,8 | 90,2 | 521,0 | 9 | 74 | 0,0540 | 0,60 | zoocórica |
| <i>Anacardium occidentale</i> | 133,0 | 59,6 | 479,5 | 5 | 55,5 | 4,1700 | 2,00 | zoocórica |
| <i>Andira vermifuga</i> | 174,1 | 77,6 | 524,8 | 6 | 68 | 12,5000 | 4,00 | zoocórica |
| <i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> | 43,9 | 73,2 | 446,0 | 13 | 68 | 0,1389 | 5,00 | anemocórica |
| <i>Aspidosperma macrocarpon</i> | 214,1 | 43,1 | 485,0 | 6 | 65 | 1,4000 | 9,00 | anemocórica |
| <i>Aspidosperma tomentosa</i> | 139,1 | 74,2 | 462,7 | 5,5 | 43 | 0,4800 | 4,00 | anemocórica |
| <i>Byrsonima coccolobifolia</i> | 56,6 | 73,1 | 543,8 | 6,5 | 57 | 0,1000 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Callisthene major</i> | 8,2 | 78,4 | 520,2 | 17 | 139 | 0,5880 | 0,80 | anemocórica |
| <i>Caryocar brasiliense</i> | 225,0 | 60,1 | 544,3 | 7,5 | 88,5 | 5,5500 | 4,00 | zoocórica |
| <i>Clusia weddeliana</i> | 77,6 | 27,8 | 281,1 | 10 | 102 | 0,1000 | 0,35 | zoocórica |
| <i>Connarus suberosus</i> | 136,3 | 56,6 | 563,1 | 5 | 48 | 0,2500 | 1,30 | zoocórica |
| <i>Copaifera langsdorffii</i> | 106,5 | 95,1 | 579,0 | 15 | 125 | 0,4750 | 1,50 | zoocórica |
| <i>Dalbergia densiflora</i> | 63,1 | 144,0 | 535,2 | 6 | 44 | 0,0935 | 2,00 | anemocórica |
| <i>Davilla elliptica</i> | 35,3 | 69,6 | 596,4 | 5 | 64,5 | 0,0500 | 1,00 | zoocórica |
| <i>Dimorphandra mollis</i> | 30,2 | 90,8 | 533,3 | 4 | 38 | 0,2700 | 2,00 | zoocórica |
| <i>Diospyros lasiocalyx</i> | 95,0 | 34,8 | 641,5 | 3,5 | 48,5 | 0,9100 | 2,00 | zoocórica |
| <i>Emmotum nitens</i> | 44,6 | 59,1 | 527,0 | 8,5 | 138 | 1,6000 | 1,60 | zoocórica |
| <i>Eremanthus glomerulatus</i> | 59,8 | 63,7 | 471,7 | 4,5 | 26 | 0,0025 | 0,30 | anemocórica |
| <i>Erythroxylum daphnites</i> | 18,7 | 116,1 | 517,5 | 4 | 42 | 0,0580 | 1,00 | zoocórica |

| | | | | | | | | |
|------------------------------------|-------|-------|-------|------|------|--------|------|-------------|
| <i>Erythroxylum deciduum</i> | 16,8 | 64,9 | 574,3 | 4 | 40,5 | 0,0500 | 1,00 | zoocórica |
| <i>Eugenia sonderiana</i> | 6,4 | 110,7 | 442,6 | 7,5 | 57 | 0,0920 | 0,70 | zoocórica |
| <i>Faramea cyanea</i> | 64,0 | 97,8 | 428,1 | 5,5 | 36 | 0,3000 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Ficus cf guaranitica</i> | 32,0 | 133,4 | 352,9 | 11,5 | 42 | 0,0015 | 0,10 | zoocórica |
| <i>Guapira cf areolata</i> | 76,4 | 92,3 | 388,3 | 8,5 | 31 | 0,1430 | 0,95 | zoocórica |
| <i>Guapira graciliflora</i> | 33,4 | 65,8 | 536,0 | 5 | 75 | 0,1400 | 0,45 | zoocórica |
| <i>Guapira noxia</i> | 118,9 | 54,4 | 404,8 | 5,5 | 60 | 0,1400 | 0,80 | zoocórica |
| <i>Hancornia speciosa</i> | 43,9 | 70,9 | 452,2 | 3 | 32 | 0,1600 | 1,00 | zoocórica |
| <i>Heteropterys byrsonimifolia</i> | 27,5 | 68,3 | 621,1 | 6 | 49,5 | 0,2000 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Hymenaea stigonocarpa</i> | 134,2 | 58,2 | 612,2 | 6,5 | 78 | 4,0000 | 2,50 | zoocórica |
| <i>Ilex conocarpa</i> | 22,1 | 43,2 | 557,5 | 6,5 | 74,5 | 0,0025 | 0,20 | zoocórica |
| <i>Jacaranda puberula</i> | 175,1 | 133,0 | 500,0 | 4,5 | 26,5 | 0,0060 | 1,50 | anemocórica |
| <i>Kielmeyera coriacea</i> | 93,5 | 50,1 | 352,8 | 6 | 43,5 | 0,1300 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Kielmeyera lathrophyton</i> | 71,5 | 90,2 | 352,7 | 9 | 49 | 0,0340 | 6,00 | anemocórica |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> | 85,3 | 73,8 | 338,6 | 4,5 | 59,5 | 0,1550 | 5,00 | anemocórica |
| <i>Leptolobium dasycarpum</i> | 142,0 | 66,8 | 565,8 | 4,5 | 43 | 0,0430 | 0,50 | anemocórica |
| <i>Licania kunthiana</i> | 23,1 | 88,7 | 506,5 | 13 | 82 | 4,1660 | 1,20 | zoocórica |
| <i>Maprounea guianensis</i> | 17,6 | 104,4 | 519,3 | 10,5 | 49 | 0,1250 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Matayba guianensis</i> | 236,2 | 91,0 | 461,6 | 8 | 65 | 0,4500 | 1,00 | zoocórica |
| <i>Miconia burchellii</i> | 34,7 | 63,4 | 521,8 | 6 | 87 | 0,0004 | 0,08 | zoocórica |
| <i>Miconia ferruginata</i> | 70,0 | 36,0 | 545,7 | 6,5 | 104 | 0,0007 | 0,20 | zoocórica |
| <i>Miconia pepericarpa</i> | 26,3 | 64,7 | 559,5 | 5 | 34,5 | 0,0006 | 0,20 | zoocórica |
| <i>Mimosa setosissima</i> | 38,9 | 30,8 | 525,7 | 5 | 31 | 0,0317 | 1,00 | autocórica |
| <i>Myrcia fenzliana</i> | 83,5 | 57,5 | 496,3 | 8 | 52 | 0,0555 | 0,40 | zoocórica |
| <i>Myrcia lasiantha</i> | 2,6 | 82,7 | 452,4 | 4 | 31 | 0,2500 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Myrcia splendens</i> | 16,8 | 74,2 | 426,3 | 11 | 57,0 | 0,2500 | 0,50 | zoocórica |

| | | | | | | | | |
|-----------------------------------|-------|-------|-------|-----|------|--------|------|-------------|
| <i>Myrcia tomentosa</i> | 44,3 | 73,3 | 534,9 | 7 | 50,5 | 0,2380 | 0,40 | zoocórica |
| <i>Myrsine guianensis</i> | 26,7 | 59,2 | 469,5 | 6 | 70,5 | 0,0260 | 0,20 | zoocórica |
| <i>Neea theifera</i> | 44,2 | 80,7 | 244,9 | 4 | 41 | 0,3030 | 1,50 | zoocórica |
| <i>Ocotea pomaderroides</i> | 34,1 | 61,5 | 529,5 | 6,5 | 95,5 | 1,2500 | 2,30 | zoocórica |
| <i>Ouratea castaneifolia</i> | 62,6 | 66,9 | 515,8 | 5,5 | 33 | 0,1315 | 0,90 | zoocórica |
| <i>Ouratea hexasperma</i> | 62,5 | 65,3 | 508,7 | 4 | 38 | 0,1400 | 0,70 | zoocórica |
| <i>Palicourea rigida</i> | 211,1 | 44,9 | 370,7 | 2 | 28 | 0,0200 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Plenckia populnea</i> | 26,6 | 73,6 | 569,5 | 6,5 | 62 | 0,0950 | 2,50 | anemocórica |
| <i>Pouteria ramiflora</i> | 115,8 | 55,0 | 510,1 | 4,5 | 73,5 | 2,5000 | 2,30 | zoocórica |
| <i>Pseudobombax longiflorum</i> | 689,7 | 116,1 | 322,4 | 6 | 65 | 0,0500 | 0,70 | anemocórica |
| <i>Psidium myrsinites</i> | 20,5 | 57,3 | 553,4 | 4,5 | 40 | 0,0200 | 0,50 | zoocórica |
| <i>Qualea dichotoma</i> | 46,9 | 73,5 | 552,9 | 11 | 145 | 0,1920 | 2,00 | anemocórica |
| <i>Qualea grandiflora</i> | 81,4 | 57,0 | 484,5 | 5 | 52 | 0,1900 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Qualea multiflora</i> | 33,7 | 67,5 | 520,8 | 5 | 37 | 0,0900 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Qualea parviflora</i> | 33,5 | 51,4 | 469,5 | 7,5 | 74 | 0,0900 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Roupala montana</i> | 21,6 | 44,4 | 577,4 | 7,5 | 51 | 0,0143 | 2,50 | anemocórica |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> | 81,1 | 33,0 | 548,9 | 7,5 | 52 | 0,0580 | 0,70 | zoocórica |
| <i>Schwartzia adamantium</i> | 162,1 | 100,4 | 238,4 | 5,5 | 90 | 0,0300 | 0,30 | zoocórica |
| <i>Simarouba versicolor</i> | 268,7 | 66,4 | 506,8 | 7,5 | 81,5 | 1,5150 | 1,20 | zoocórica |
| <i>Siphoneugena densiflora</i> | 23,2 | 64,9 | 538,3 | 9 | 79 | 0,2700 | 0,60 | zoocórica |
| <i>Stripnodendron adstringens</i> | 332,4 | 80,7 | 581,1 | 7 | 60 | 0,1800 | 0,80 | zoocórica |
| <i>Styrax ferrugineous</i> | 46,6 | 71,3 | 531,4 | 6 | 63 | 0,1900 | 0,90 | zoocórica |
| <i>Tabebuia aurea</i> | 571,6 | 55,2 | 411,1 | 5 | 46,5 | 0,2300 | 5,00 | anemocórica |
| <i>Tachigali subvelutina</i> | 312,2 | 46,3 | 577,9 | 11 | 92 | 0,8700 | 1,00 | anemocórica |
| <i>Tibouchina papyrus</i> | 34,8 | 119,6 | 391,2 | 4 | 29 | 0,0002 | 0,06 | anemocórica |
| <i>Vellozia squamata</i> | 45,5 | 65,6 | 356,2 | 4 | 59,5 | 0,0019 | 0,19 | autocórica |

| | | | | | | | | |
|----------------------------|-------|------|-------|-----|----|--------|------|-------------|
| <i>Viola sebifera</i> | 107,8 | 67,1 | 463,7 | 7 | 46 | 0,5500 | 1,50 | zoocórica |
| <i>Vochysia rufa</i> | 64,8 | 50,1 | 434,5 | 3 | 35 | 0,1785 | 3,00 | anemocórica |
| <i>Vochysia thyrsoidea</i> | 83,2 | 33,6 | 432,3 | 8,5 | 71 | 0,1560 | 3,00 | anemocórica |

Apêndice 3. Resultados dos testes Kruskal Wallis e *post hoc* de Nemenyi na comparação de parâmetros funcionais entre habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. CWM = média ponderada da comunidade. FD = componentes da diversidade funcional. Fric = riqueza funcional. Feve = equitabilidade funcional. Fdiv = divergência funcional. Hmax = altura máxima. LDMC = teor de matéria seca foliar. RAOq = entropia quadrática de RAO. SLA = área foliar específica.

| Parâmetro Funcional | | Kruskal Wallis | Nemenyi |
|----------------------------|--|-----------------------|----------------|
| Habitats comparados | | valor <i>p</i> | valor <i>p</i> |
| CWM | Área foliar | 0,0051 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,8796 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0298 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0071 |
| CWM | SLA | 0,0002 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,0419 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,1950 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0001 |
| CWM | LDMC | 0,0776 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,958 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,168 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,093 |
| CWM | Hmax | 0,0005 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,1267 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0003 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,1168 |
| CWM | Peso da semente | 0,0019 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,0016 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0419 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,5507 |
| CWM | Tamanho da semente | 0,305 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 1,00 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,36 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,39 |
| RAOq | Área foliar | 0,0051 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,8796 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0298 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0071 |
| RAOq | SLA | 0,0140 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,3293 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,2916 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0098 |
| RAOq | LDMC | 0,687 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,97 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,68 |
| | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,81 |
| RAOq | Hmax | 0,0023 | ---- |
| | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,4876 |
| | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0018 |

| | | | | |
|-------------|---------------------------|--|----------|--------|
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0578 |
| RAOq | Peso da semente | | 0,0019 | ---- |
| | | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,0016 |
| | | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,0419 |
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,5507 |
| RAOq | Tamanho da semente | | 0,305 | ---- |
| | | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 1,00 |
| | | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,36 |
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,39 |
| FD | Fric | | 0,0288 | ---- |
| | | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,933 |
| | | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,037 |
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,088 |
| FD | Feve | | 0,007529 | ---- |
| | | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,0051 |
| | | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,2143 |
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,3164 |
| FD | Fdiv | | 0,7735 | ---- |
| | | Cerrado x Cerrado Rupestre | ---- | 0,76 |
| | | Cerrado Rupestre x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,90 |
| | | Cerrado x "Cerradão Rupestre" | ---- | 0,96 |

Apêndice 4. Resultados dos testes ANOVA e *post hoc* de Tukey na comparação de valores de *standard effect size* (SES) entre habitats de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e "cerradão rupestre") localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Valores de SES foram calculados a partir de valores de RAOq gerados através de modelos nulos. Hmax = altura máxima. LHS – esquema *Leaf-Height-Seed* (*sensu* Westoby 1998). SLA = área foliar específica.

| <i>Standard Effect Size</i> | | ANOVA | | Tukey |
|-----------------------------|------------------------|---------|----------|----------|
| Habitats comparados | | valor F | valor p | valor p |
| SES | LHS | 13,81 | < 0,0001 | ---- |
| | | ---- | ---- | 0,0034 |
| | | ---- | ---- | 0,3031 |
| | | ---- | ---- | < 0,0001 |
| SES | SLA | 4,107 | 0,0277 | ---- |
| | | ---- | ---- | 0,2666 |
| | | ---- | ---- | 0,4225 |
| | | ---- | ---- | 0,0213 |
| SES | Hmax | 15,15 | < 0,0001 | ---- |
| | | ---- | ---- | 0,9232 |
| | | ---- | ---- | 0,0001 |
| | | ---- | ---- | 0,0003 |
| SES | Peso da semente | 9,143 | 0,0009 | ---- |
| | | ---- | ---- | 0,0007 |
| | | ---- | ---- | 0,0334 |
| | | ---- | ---- | 0,2777 |

Apêndice 5. Média ponderadas (CWM) de atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em três habitats de interflúvio localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Área foliar (cm²), SLA = área foliar específica (cm²/g), LDMC = teor de matéria seca foliar (mg/g), Hmax = altura máxima (m), Peso da semente (g), Tamanho da semente (cm). Os valores foram calculados em seus termos absolutos para cada habitat.

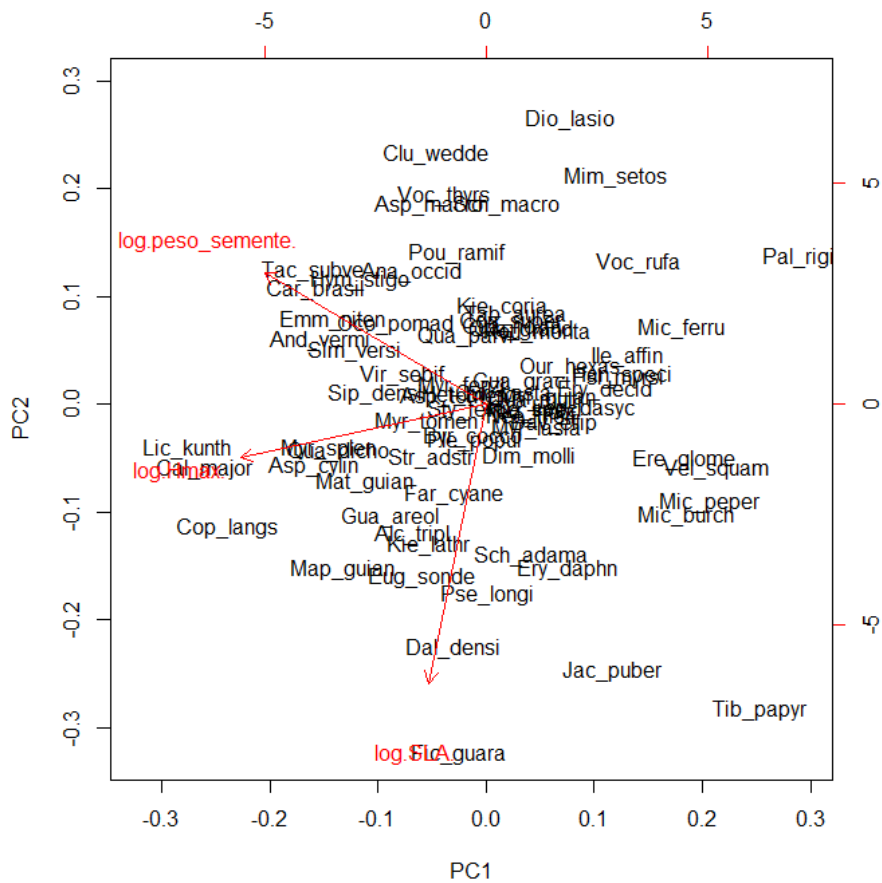
| Habitat | Folha | | | Tronco | Semente | |
|---------------------|-------------|------|-------|--------|---------|---------|
| | Área Foliar | SLA | LDMC | Hmax | Peso | Tamanho |
| Cerrado | 101.3 | 56.4 | 493.8 | 6.2 | 0.43 | 1.76 |
| Cerrado Rupestre | 90.6 | 65.5 | 491.8 | 5.5 | 1.32 | 1.94 |
| "Cerradão Rupestre" | 60.7 | 76.9 | 475.4 | 8.4 | 0.58 | 1.43 |

Apêndice 6. Dispersão (RAOq) de atributos funcionais de plantas lenhosas encontradas em três habitats de interflúvio localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Área foliar (cm²), SLA = área foliar específica (cm²/g), LDMC = teor de matéria seca foliar (mg/g), Hmax = altura máxima (m), Peso da semente (g), Tamanho da semente (cm). Os valores foram calculados em seus termos absolutos para cada habitat.

| Habitat | Folha | | | Tronco | Semente | |
|---------------------|-------------|------|------|--------|---------|---------|
| | Área Foliar | SLA | LDMC | Hmax | Peso | Tamanho |
| Cerrado | 1.17 | 0.34 | 0.98 | 0.49 | 0.37 | 0.58 |
| Cerrado Rupestre | 0.39 | 0.59 | 0.91 | 0.30 | 2.55 | 1.83 |
| "Cerradão Rupestre" | 0.26 | 0.76 | 0.94 | 1.70 | 0.96 | 1.02 |

Apêndice 7. Riqueza funcional (Fric), equitabilidade funcional (Feve) e divergência funcional (Fdiv) do estrato arbustivo-arbóreo amostrado em áreas de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos, cerrado rupestre e "cerradão rupestre") localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Os cálculos foram baseados nos logaritmos dos atributos relacionados com o esquema LHS (área foliar específica, altura máxima e peso da semente). Os valores foram calculados em seus termos absolutos para cada habitat.

| Habitat | Fric | Feve | Fdiv |
|---------------------|------|------|------|
| Cerrado | 0.42 | 0.65 | 0.66 |
| Cerrado Rupestre | 0.41 | 0.72 | 0.73 |
| "Cerradão Rupestre" | 0.64 | 0.70 | 0.76 |



Apêndice 8. Ordenação PCA. Atributos funcionais relacionados com o esquema LHS (altura foliar específica - SLA, altura máxima - Hmax e peso da semente) de espécies lenhosas amostradas em áreas de interflúvio localizadas no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Os valores dos atributos foram logaritmizados, conforme recomendado por Westoby (1998).

4.9. ANEXOS

Anexo 1. Variáveis topográficas e propriedades do solo encontradas em três áreas de interflúvio (cerrado sem afloramentos rochosos (cerrado), cerrado rupestre e “cerradão rupestre”) localizadas no Parque Estadual dos Pireneus (GO). Parâmetros por habitat: média \pm erro padrão.

| Fator ambiental | Cerrado | Cerrado Rupestre | "Cerradão Rupestre" |
|----------------------------------|-------------------|-------------------------|----------------------------|
| Altitude (m) | 1.211 \pm 15 | 1.287 \pm 7 | 1.272 \pm 15 |
| Declividade ($^{\circ}$) | 7,9 \pm 1,9 | 17,9 \pm 2,6 | 24,4 \pm 2,4 |
| Areia Grossa | 0,361 \pm 0,023 | 0,592 \pm 0,026 | 0,598 \pm 0,015 |
| Areia Fina | 0,318 \pm 0,028 | 0,247 \pm 0,016 | 0,234 \pm 0,012 |
| Silte | 0,037 \pm 0,009 | 0,030 \pm 0,004 | 0,026 \pm 0,005 |
| Argila | 0,283 \pm 0,037 | 0,132 \pm 0,014 | 0,142 \pm 0,009 |
| pH H ₂ O | 4,6 \pm 0,06 | 4,2 \pm 0,07 | 3,9 \pm 0,05 |
| Fóforo (P) | 2,32 \pm 0,39 | 5,08 \pm 1,35 | 13,22 \pm 9,99 |
| Potássio (K) | 43, 0 \pm 7,8 | 27,4 \pm 3,2 | 34,0 \pm 3,0 |
| Cálcio (Ca ²⁺) | 0,716 \pm 0,133 | 0,868 \pm 0,229 | 0,375 \pm 0,077 |
| Magnésio (Mg ²⁺) | 0,172 \pm 0,024 | 0,112 \pm 0,027 | 0,097 \pm 0,023 |
| Alumínio (Al ³⁺) | 0,872 \pm 0,159 | 1,646 \pm 0,155 | 2,626 \pm 0,184 |
| Soma das Bases Trocáveis | 1,00 \pm 0,16 | 1,05 \pm 0,26 | 0,56 \pm 0,10 |
| CTC | 8,2 \pm 0,6 | 10,9 \pm 0,8 | 14,3 \pm 1,5 |
| CTC efetiva | 1,9 \pm 0,2 | 2,7 \pm 0,2 | 3,2 \pm 0,2 |
| Índice de Saturação por Bases | 11,87 \pm 1,70 | 9,62 \pm 2,19 | 3,94 \pm 0,62 |
| Índice de Saturação por Alumínio | 47,28 \pm 5,40 | 63,51 \pm 6,30 | 82,76 \pm 2,58 |
| Matéria Orgânica | 4,25 \pm 0,39 | 5,19 \pm 0,50 | 6,85 \pm 0,66 |
| Fósforo Remanescente | 23,12 \pm 2,68 | 34,25 \pm 2,94 | 31,27 \pm 2,80 |

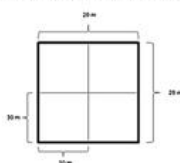
Parque Estadual dos Pireneus, GO

Habitats de interflúvio:

- 1 – cerrado
- 2 – cerrado rupestre
- 3 – “cerradão rupestre”

Amostragem:

- Árvores e arbustos
- Diâmetro (DB_{10}) ≥ 5 cm
- 10 parcelas em cada habitat



| Habitat: | Cerrado | Cerrado Rupestre | “Cerradão Rupestre” |
|--|---------|------------------|---------------------|
| Densidade de indivíduos (ind/ha): | 1.702 | 1.073 | 1.443 |
| Área basal (m^2/ha): | 12,7 | 10,0 | 19,9 |
| Riqueza de espécies: | 69 | 68 | 84 |
| Diversidade de Shannon (nats/ind): | 3,55 | 3,72 | 4,01 |
| CWM área foliar específica (cm^2/g): | 56,4 | 65,5 | 76,9 |
| CWM teor de matéria seca foliar (mg/g): | 493,8 | 491,8 | 475,4 |
| CWM altura máxima (m): | 6,2 | 5,5 | 8,4 |
| CWM peso das sementes (g): | 0,43 | 1,32 | 0,58 |

Anexo 2. Quadro-resumo com parâmetros estruturais, florísticos e funcionais de comunidades lenhosas ($DB_{30} \geq 5$ cm) encontradas em habitats de interflúvio localizados no Parque Estadual dos Pireneus, GO. Em cada habitat foram amostradas dez parcelas de 20 x 20 m, totalizando 1,2 ha de amostragem (0,4 ha em cada habitat). CWM = média ponderada da comunidade.

5. EVIDENCE FOR SLOPE ASPECT EFFECTS ON VEGETATION IN THE TROPICS*



Art by Munir Koosah

Vicente Arcela¹

John Du Vall Hay¹

Marcos Bergmann Carlucci²

Pille Gerhold^{3,1}

1- Department of Ecology, Institute of Biological Science, University of Brasília, Brazil

2- Laboratory of Functional Community Ecology (LABEF), Department of Botany, Federal University of Paraná, Brazil

3- Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Estonia

* *Manuscrito submetido para Journal of Vegetation Science (JVS) com o título:*

South-facing slopes of rocky hills in Central Brazil act as refuges for forest species and may contribute to forest expansion in the Cerrado hotspot

5.1. RESUMO

Objetivo

Identificar possíveis efeitos significativos na vegetação relacionados aos aspectos topográficos (*slope aspect effects*) em uma região tropical, e investigar como estão distribuídas as espécies florestais nos ambientes rochosos. A hipótese testada foi que encostas mais sombreadas (voltadas para o sul) apresentariam maior presença de espécies florestais do que encostas mais ensolaradas (voltadas para o norte).

Área de estudo

Parque Estadual dos Pirineus, Brasil Central (15°48'S, 48°50'W).

Material e Métodos

Foram amostradas 20 parcelas (20 x 20 m cada) em dez morros rochosos (uma parcela na encosta norte e uma parcela na encosta sul de cada morro rochoso). Em cada parcela foram amostradas todas as plantas com diâmetro (DB₃₀) ≥ 5 cm. As espécies foram categorizadas de acordo com seu habitat predominante (savânico, florestal, rochoso).

Resultados

Foram registrados 1.006 indivíduos pertencentes a 105 espécies. As encostas sul (sombreadas) apresentaram maior riqueza de espécies, além de maior abundância e riqueza de espécies florestais que as encostas norte, confirmando a hipótese. As espécies florestais corresponderam a 52% da flora das encostas sul e 23% da flora das encostas norte, revelando o contraste dos microhabitats existentes entre encostas opostas.

Conclusões

Afloramentos rochosos podem servir como refúgio para espécies florestais, que, por sua vez, se estabelecem prioritariamente nas encostas mais sombreadas. Os resultados indicam a importância de se considerar o aspecto topográfico em estudos ecológicos realizados mesmo em baixas latitudes. Devido à presença expressiva de espécies florestais, concluímos que morros rochosos podem estar contribuindo com a expansão das florestas na larga escala de tempo.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, cerrado rupestre, efeito berçário, espécies florestais, expansão das florestas, exposição à radiação solar, microhabitats

5.2. ABSTRACT

Aim

The aim of this study was to identify possible significant slope aspect effects on the vegetation in a tropical region, and to investigate how forest species are distributed in rocky environments. Our hypothesis was that south (shaded) slopes of these rocky hills would show higher presence of forest species than north (sunny) slopes.

Location

Pireneus State Park, Central Brazil (15°48'S, 48°50'W).

Methods

We sampled 20 plots (20 x 20 m each) on ten rocky hills (one plot on the north-facing slope and one plot on the south-facing slope of each rocky hill). In each plot we surveyed all the woody plants (diameter at base height – $DB_{30} \geq 5$ cm) and categorized the species according to their predominant habitat (savanna, forest, rocky).

Results

We recorded a total of 1,006 individuals belonging to 105 species. South (shaded) slopes showed significantly higher woody species richness, forest species abundance and forest species richness than north slopes, confirming our hypothesis. North slopes had 23% of forest species in its species composition, which is an expected value for a Brazilian rocky savanna. On the other hand, forest species correspond to 52% of south slopes' flora, revealing their contrasting microhabitats.

Conclusions

Rocky outcrops in Central Brazil can serve as refuges for forest species, which, in turn, are established primarily on the more shaded slopes. The results indicate the importance of considering the slope aspect in ecological studies carried out even in low latitudes. Due to the expressive presence of forest species, we conclude that rocky hills may be contributing to forest expansion on a large time scale.

Keywords: *cerrado rupestre*, forest expansion, forest species, microhabitats, nurse effects, rock outcrops, rocky savanna, solar radiation exposure.

5.3. INTRODUCTION

Slope aspect effects have been widely studied in extratropical regions (Armesto & Martínez 1978, Kutiel *et al.* 1998, Badano *et al.* 2005, Sönmez *et al.* 2014, Carlucci *et al.* 2015), but their effect is poorly known in the tropics. Holland & Steyn (1975) estimated that the aspect effects should be greatest at 45° latitude. Although the variation of solar radiation between opposing slopes is not as expressive in tropical region, some slope exposure effects were also found in the tropics. Higher tree density and tree diameter were found in the north-facing bottom locations of Mexican hills (19° N), which are characterized by the lowest values of solar radiation interception (Galiccia *et al.* 1999). Also in Mexico, Balvanera *et al.* (2002) reported that 42% of the deviance in beta diversity values within the sampled transects was explained by variations in insolation. In Fiji Islands (15-20° S), forests are usually found on the wetter SE slopes, and either grassland or open shrubby vegetation grows on the drier NW slopes (Smith 1951).

The influences of slope aspect on vegetation occur because opposing slopes of mountains and hills have different exposures to the sun and have long been described by plant ecologists (Shreve 1915, Major 1951). In the Southern Hemisphere, north-facing slopes receive more solar radiation, and consequently, their vegetation is more likely to suffer the effects of extreme environmental factors, such as high temperatures or water shortages. Conversely, in the Northern Hemisphere the south-facing slopes are more exposed to the sun and exhibit a pattern similar to that of north-facing slopes of the Southern Hemisphere. Since excessive exposure to the sunlight can reduce water availability, it may represent an environmental filter to be overcome by plants (Carlucci *et al.* 2015). Slope aspect effects on plants can be compared to the effects of the altitude. Shreve (1915) reported that north- and south-facing slopes can present similar environmental factors, although the altitude can vary from 150 to 450 meters between opposing slopes.

Some rocky savannas in Central Brazil offer an excellent opportunity to study slope effects in the tropics. Also named as *cerrado rupestre* (i.e. rocky cerrado), this type of vegetation mainly occurs over quartzite or sandstone rocky hills (Ribeiro & Walter 2008) where sedimentary and metamorphic rock outcrops are covered by savanna vegetation. As a general pattern, shrubs and trees are found in the cracks between the rocks or in the areas of greater volume of soil. Most of the underground

biomass is in superficial layers of the soil, decreasing sharply with depth (Abdala *et al.* 1998). Regarding woody species composition, the Brazilian rocky savannas are mainly composed by typical Brazilian savanna species (approx. 75%), while exclusively rocky-habitat species usually represent less than 5% of its flora (Santos *et al.* 2012). Additionally, forest species are also important and represent around 20% of the *cerrado rupestre* flora. Apparently, shaded areas of the rock outcrops show more forest species, which are typically found in gallery forests, in the valleys close to rivers.

Species composition may vary widely in rock outcrops because of nursery function of rocks. In African grasslands, for example, rocks facilitate the establishment of woody species, since they offer better microclimatic conditions, besides serving as nests for fruit dispersers, such as birds (Fujita & Mizuno 2015). Moreover, rocks may also serve as a physical barrier to the seeds of anemocoric species, increasing the density of seedlings in their surroundings (Hausmann *et al.* 2010). Even small rocks can show nurse effects. Shitzer *et al.* (2008) evaluated the importance of small rock outcrops as refuges for Mediterranean grazing-susceptible plant species and reported that the contribution of rock refuges to species richness at the landscape scale is much greater than their proportion of the area. Besides, propagules dispersion from refuges can initiate expansion into the landscape when grazing pressure is lowered.

As observed, rocky habitats can favor plant agglomerates, and part of this nursing function should be related to hydric conditions. Nobel *et al.* (1992) found higher number of lateral roots of desert succulent plants under and along-side rocks than in rock-free regions, and related this to the higher soil water potential under rocks. It was reported that rock fragments can cause deeper penetration of the rainfall (van Wesemael *et al.* 1995) and reduce water and soil losses (Cèrda 2001). Katra *et al.* (2008) evaluated the effects of rock fragments size and position in soil moisture and found that topsoil moisture content under rock fragments is higher over time than that of bare soil areas. In addition, large rock fragments and ‘partially embedded’ ones are favorable micro-environments for retaining rainwater.

In Central Brazil, east-west oriented quartzite rocky hills seem to provide some well-shaded south-facing slopes. As a result, this may favor vegetation differences between opposing slopes, with higher species diversity on the south-facing slopes. Therefore, the aim of this study was to evaluate possible significant slope aspect effects on vegetation composition and structure in this tropical region. Furthermore, we hypothesized that south (shaded) slopes of these rocky environments show higher

presence of forest species than north (sunny) slopes, highlighting their contrasting microhabitats.

5.4. MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was conducted in sites of rock vegetation located in the Pirineus State Park (PEP), a protected area in Central Brazil (figure 2.1), a tropical region in Southern Hemisphere. The Park was created in 1987 and contains approximately 2,833 hectares (between the parallels 15° 45' S - 15° 50' S and the meridians 48° 45' W - 48° 55' W). PEP is located in the domain of the morphostructural subunit identified as Plateau of Alto Tocantins-Paranaíba, with altitudes varying from 1,100 to 1,395 meters. The predominant soil type of the region is the Litholic Neosol (Agência ambiental do Goiás & Nativa 2002), with large east-west oriented quartzite outcrops (figure 2.2). The climate of the region is the tropical wet-dry (Aw), also known as tropical savanna climate, with a pronounced seasonality marked by dry winters and rainy summers. The mean annual rainfall is 1,500 mm and the average annual temperature varies between 20 and 22°C (Nimer 1989).

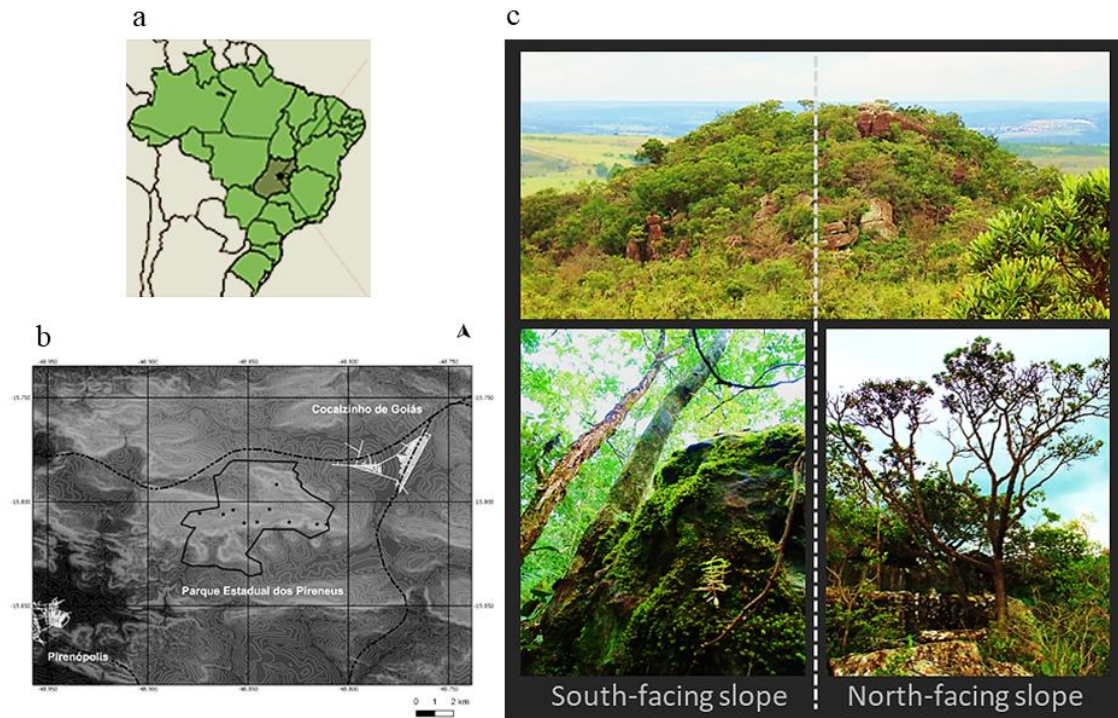


Figure 2.1. The location of Pireneus State Park (PEP) in the State of Goiás (Central Brazil), 120 km west of Federal District. a- green = Brazil, dark green = State of Goiás; b- Black line = PEP limits, black dashed line = roads, black stars = surveyed rocky hills (n=10), white areas = urban zones; c- north- and south-facing slopes of a rocky hill situated in the PEP.



Figure 2.2. *Morro do Cabeludo*. East-west alignment of a quartzite rocky hill located in Pireneus State Park (Central Brazil). The image shows the north-facing slope.

Data collection

Twenty permanent plots of 400 m² (20 x 20 m) each were installed on 10 rocky hills, one located on the north-facing (more sun) slopes and another on the south-facing (more shade) slopes of each rocky hill, representing a total of 0.8 hectares of sampling. Plots were preferably set between the top and the bottom of the slopes. Sampled plot locations were recorded with a GPS. The altitude of plots ranged from 1,180 m to 1,329 (1,279 mean \pm 8 m standard error).

In each plot, all woody individuals (shrubs and trees) with a diameter at base height (DB₃₀ - 30 cm from the ground) \geq 5 cm or with quadratic diameter of branches (DQR) \geq 5 cm were sampled, according to the methodology adopted by Pinto *et al.* (2009). Individuals of Velloziaceae, although not properly woody, were also sampled when their DB₃₀ was \geq 5. In addition to the taxonomic identification, species were classified in relation to their predominant habitat ("savanna", "forest" or "rocky") based on Silva Junior *et al.* (1998), on local plant guide books (Lorenzi 1991, Lorenzi 1992, Silva Junior 2005, Silva Júnior & Pereira 2009, Kuhlmann 2012), on Flora do Brasil 2020 (<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br>), and on the SpeciesLink database (<http://www.splink.org.br>). All botanical collections were deposited in the herbarium of the Brasília Botanical Garden (JBB) and the botanical classification followed the "Angiosperm Phylogeny Group IV" system (APG IV, 2016).

Data analyses

The following floristic and diversity parameters were obtained to compare the woody plant communities of these opposing slopes: family richness, species richness and abundance of individuals. We also evaluated the diversity profiles of the opposing slopes, calculated from Hill numbers, as suggested by Kindt *et al.* (2006). The diversity profiles vary in order q , where q represents diversity indices with different emphasis on the rare species (higher weight to rare species when q is closer to 0): $q = 0$ = species richness; 1 = Shannon diversity; and 2 = Simpson diversity. Diversity profiles were performed in iNEXT (Chao *et al.* 2016), using abundance data, 999 bootstrap iterations and 0.95 level of confidence interval.

Woody species abundance and richness, as well as forest species abundance and forest species richness were assessed for each plot. Differences between opposing slopes were evaluated by Wilcoxon matched pairs signed rank test (nonparametric paired test; $\alpha = 0.05$), which does not require normal distributions, and suits small

sample sizes and the presence of outliers. We performed two-dimensional Non-Metric Multi-Dimensional Scaling (NMDS) based on Bray-Curtis distance to represent floristic variability between opposing slopes, and 100 as the maximum number of iterations. NMDS were calculated using the *vegan* package developed to the statistical software R Studio, version 3.0.2 (R Core Team 2013).

5.5. RESULTS

We recorded a total of 1,006 individuals belonging to 105 species of 45 families (Appendix S1). South (shaded) slopes comprised 57% of the individuals, 80% of the species and 95% of all families founded in this study (Table 2.1). Combretaceae, Cunoniaceae, Nyctaginaceae, Ochnaceae, Proteaceae and Salicaceae were exclusively found on the south slopes. Moreover, families with higher number of species found on south slopes were Myrtaceae (9 species), Fabaceae (8) and Melastomataceae (6). North-facing slopes comprised 43% of the individuals, 65% of the species and 87% of all families recorded. On the north slopes, the families that stood out as the richest in species were Fabaceae (10 species), Myrtaceae, (6), Malpighiaceae (4) and Vochysiaceae (4). Caryocaraceae and Celastraceae were exclusively found on the north slopes. The diversity profiles show higher species diversity on south slopes (Figure 2.3) even for indices that consider different weights for rare species.

Table 2.1. Family richness, species richness and abundance of woody plant species found on north- and south-facing slopes (ten 20 m x 20 m plots in each slope) of ten quartzite rocky hills in Pireneus State Park, Central Brazil. Parameters per plot: mean \pm standard error

| Slope aspect | family richness | species richness | woody abundance | species per plot | abundance per plot |
|--------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|--------------------|
| North slopes | 39 | 68 | 429 | 17.6 \pm 1.2 | 42.9 \pm 2.5 |
| South slopes | 43 | 84 | 577 | 23.1 \pm 1.3 | 57.7 \pm 5.8 |

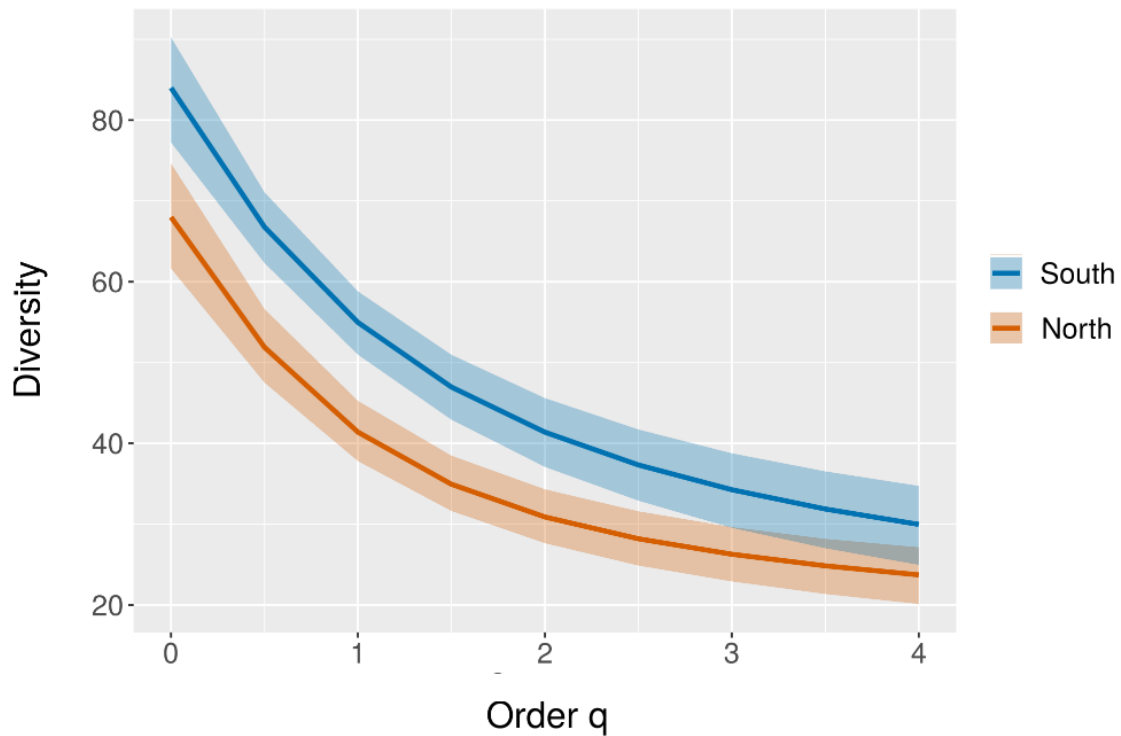


Figure 2.3. Diversity profiles of woody plant communities established on opposing slopes (north- and south-facing) of quartzite rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil. The diversity profiles vary in order q , where q represent diversity indices with different emphasis on the rare species (higher weight to rare species when q is closer to 0). Order q : 0 = species richness; 1 = Shannon diversity; 2 = Simpson diversity.

Abundance of individuals, despite the trend, was not significantly higher on the south-facing slopes (Wilcoxon, $df = 9$, $p = 0.074$) (figure 2.4). However, opposing slopes of the rocky hills showed markedly differences regarding species composition. South slopes showed higher woody species richness (Wilcoxon, $df = 9$, $p = 0.037$), higher forest species abundance (Wilcoxon, $df = 9$, $p = 0.006$) and higher forest species richness (Wilcoxon, $df = 9$, $p = 0.006$) than north slopes, confirming our hypothesis. South slopes supported 28 exclusive forest species (figure 2.5), mainly species of Fabaceae (3 spp) and Myrtaceae (3 spp). No exclusive forest species was recorded on the north slopes. As expected, there was greater amount of exclusive savanna species on the north slopes. South slopes's flora was composed mainly by forest species (52.4%), followed by savanna species (39.3%), while north slopes' flora was mainly composed by savanna species (63.2%), followed by forest species (23.5%). Rocky species represented 8.3% and 13.2% of the floristic richness on south- and north-facing slopes, respectively.

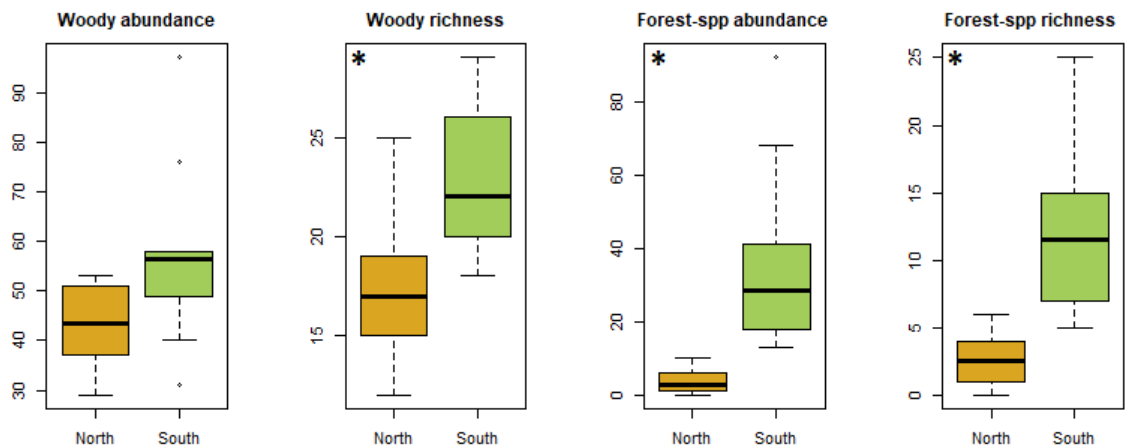


Figure 2.4. Woody species abundance, woody species richness, forest species abundance and forest species richness found on plots of 20 m x 20 m set on opposing slopes (north- and south-facing) of ten quartzite rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$).

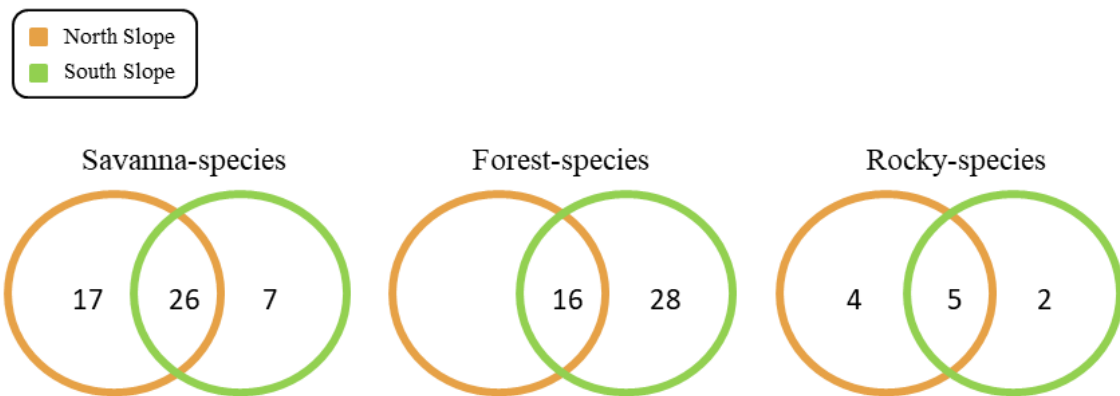


Figure 2.5. Species richness of predominant habitat categories of woody species sampled on opposing slopes (north- and south-facing) of ten rocky hills located in the Pireneus State Park, Central Brazil.

The NMDS analysis confirmed that these two woody communities with contrasting solar radiation exposure are floristically different (figure 2.6). Plots of north-facing slopes are located to the left in NMDS graph, while plots of the south-facing slopes are on the right side of the floristic gradient. This division suggests that a slope of a particular rocky hill is more floristically similar to another slope on another rocky hill with the same facing direction than its opposing slope of the same rocky hill. Although being less diverse, NMDS demonstrated that north slopes' flora is not a subset of the south slopes. Most pair of plots varied over the NMDS1 axis, however, plots 10 and 20 varied over the the NMDS2 axis. Probably this difference occurred because this last surveyed rocky hill was perhaps smaller, without steep slopes, specially the north-facing one. Also, this is also one of the most accessible rocky hills, which potentially affects its conservation status.

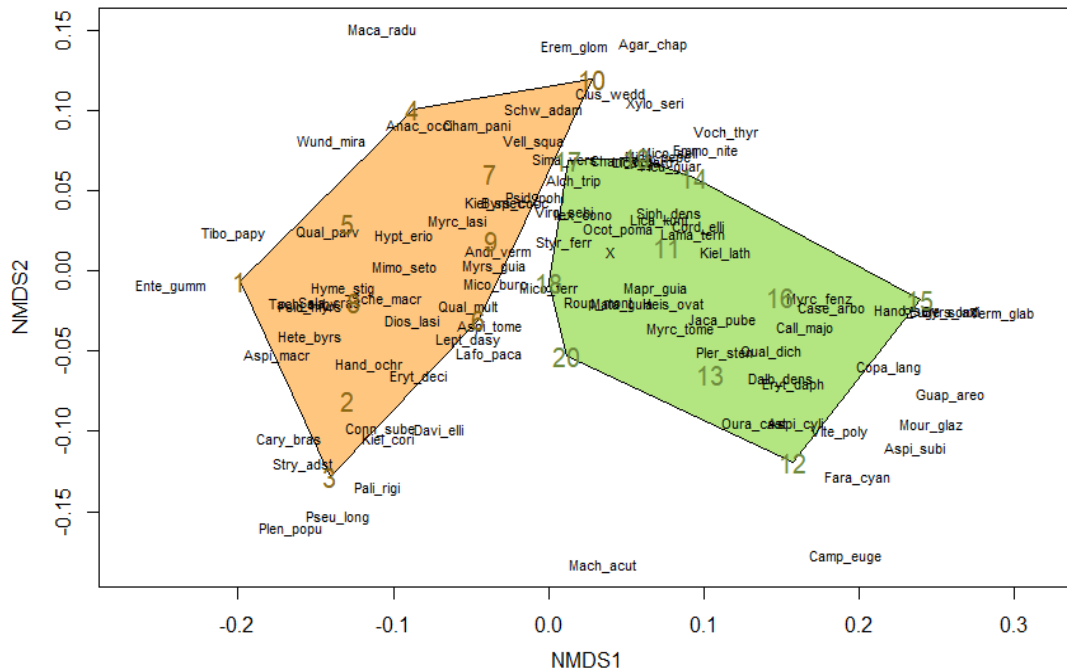


Figure 2.6. Non-Metric Dimensional Scaling (NMDS) of 20 plots installed on opposing slopes of rock hills in Central Brazil, considering woody species abundance. The graph reveals floristic gradient according to the sun radiation exposure. Orange = north-facing plots (01 to 10). Green = south-facing plots (11 to 20). Stress = 0.18.

5.6. DISCUSSION

Slope aspect effects in the tropics

There is wide recognition that slope aspect effects are strong in extratropical zones (Armesto & Martínez 1978, Kutiel *et al.* 1998, Badano *et al.* 2005, Sönmez *et al.* 2014, Carlucci *et al.* 2015). In this study, we found evidence for pronounced effects of slope aspect within the tropics, corroborating the conclusion also obtained in Mexico by Gallardo Cruz *et al.* (2009). Opposing slopes of *Serra dos Pireneus* rocky hills (15° S) showed marked differences in diversity and species composition. Forest species in Central Brazil usually develop in humid and shaded conditions, like the ones present in valleys, close to streams and rivers. Shaded south slopes not only showed higher woody species diversity, but also higher presence of forest species. North slopes had a percentage of forest species similar to that expected for Brazilian rocky savannas located in Central Brazil (Santos *et al.* 2012).

Slope aspect effects in the tropics also might be more relevant when associated with other variables. The present study was conducted on east-west oriented quartzite rocky hills. Hills and mountain ranges with east-west alignment may not occur very

often but they are expected to offer a better sunlight barrier to the slopes facing the closest pole. Çataldağ, a mountain located in the northwestern Turkey, has an east-west orientation and has a striking vegetation contrast between the north and the south slopes (Sönmez *et al.* 2014). On the other hand, hills with different orientation may not show such relevant differences between opposing slopes because they might not receive significantly different amount of solar radiation along the year.

Another variable that we consider important to the relevance of slope exposure effects in the tropical region is climate. The sampled area is located in a seasonally dry region in the Southern Hemisphere and precipitation fluctuation may increase the slope exposure effects. Considering the seasonally dry regions of tropical latitudes of the Northern Hemisphere (opposite pattern), Gallardo Cruz *et al.* (2009) argued that these regions are expected to show differences in floristic composition between slopes, with a better developed vegetation on the north-facing slopes. This is expected because the longest exposure of the south-facing slopes to the direct solar radiation usually coincides with the unfavorable period of low precipitation, and these factors together represent a large water stress to plants. Differently, north-facing slopes may be more suitable for plant growth because the season of higher energy for photosynthesis is synchronic with the period of positive water balance of the year. A seasonally dry climate has also been shown to be important in extra-tropical regions. Kutiel (1999) found the most significant differences in soil and vegetation properties between north- and south-facing slopes in the Mediterranean zone, while in the semiarid, arid and extreme-arid zones the differences were generally negligible.

Rock outcrops as refuges for forest species

Rock outcrops are known as plant refuges in different parts of the globe (Burke *et al.* 1998, Oliveira & Godoy 2007, Shitzer *et al.* 2008, Silva & Germano 2013, Speziale & Ezcurra 2014). In this study we showed that rock outcrops can act as refuges for forest species in seasonally-dry regions of the tropics. Forest species colonize the hills preferentially by the pole-facing slopes, forming potential forest propagule sources. Thus, our results suggest these rocky hills might be contributing to forest expansion over large time scales, being used as stepping stones by forest species. In Southern Brazil, rocky habitats markedly influence forest expansion, possibly by serving as perches to dispersers, which increases seed rain in these environments, promoting better conditions for establishment of forest plants and protecting plants sensitive to grazing

and fire (Carlucci *et al.* 2011).

The expressive presence of forest species on the south slopes confirmed our hypothesis, suggesting that the quartzite rocky hills located in Central Brazil show great capacity of plant nursing, offering at least the minimal conditions required for these more demanding species. Even though being characterized by shallow soils, the sampled rocky habitats seem to show increased plant available soil water content and a milder microclimate on its more shaded slopes.

5.7. CONCLUSIONS

We found evidences for slope aspect effects in a tropical zone. South (shaded) slopes of quartzite rocky hills in Central Brazil showed higher species richness and higher presence of forest species than north slopes, highlighting the contrasting microhabitats that occur between opposing slopes. The sampled region is characterized by peculiar conditions that potentially favor such effects within the tropics, as the east-west alignment of the rocky hills and the climate, which is marked by a strong seasonality in precipitation. Rock outcrops in Central Brazil can serve as refuges for forest species, which are especially distributed on the south-facing slopes. The results indicate the importance of considering the slope aspect in ecological studies carried out even in low latitudes. Because of the expressive presence of forest species on the rocky hills, we concluded that they might be contributing to forest expansion over large time scales.

5.8. REFERENCES

- Abdala, G. C., Caldas, L. S., Haridasan, M. & Eiten, G. (1998). Above and belowground organic matter and root: shoot ratio in a cerrado in Central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology*, 2, 11-23.
- Agência Ambiental de Goiás & Nativa. (2002). Parque Estadual dos Pirineus – Relatório Inicial: contextualização do parque, Goiânia.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20.
- Armesto, J. J. & Martinez, J. A. (1978). Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology*, 66, 881-889.
- Badano, E. I., Cavieres, L. A., Molina-Montenegro, M. A. & Quiroz, C. L. (2005). Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environment*, 62, 93-108.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. & Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13, 145-158.
- Burke, A., Jürgens, N. & Selly, M. K. (1998). Floristics affinities of an inselberg archipelago in the southern Namib desert - relic of the past, centre of endemism or nothing special? *Journal of Biogeography*, 25, 311-317.
- Carlucci, M. B., Duarte, L. D. & Pillar, V. D. (2011). Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22, 111-119.
- Carlucci, M. B., Bastazini, V. A. G., Hofmann, G. S., Macedo, J. H., Iob, G., Duarte, L. D. S., Hartz, S. M. & Muller, S. C. (2015). Taxonomic and functional diversity of woody plant communities on opposing slopes of inselbergs in southern Brazil. *Plant Ecology and Diversity*, 8, 187-197.
- Cèrda, A. (2001). Effects of rock fragment cover on soil infiltration, interrill runoff and erosion. *European Journal of Soil Science*, 52, 59-68.
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Fujita, T. & Mizuno, K. (2015). Role of nurse rocks on woody plant establishment in a South African grassland. *Tropics*, 24, 57-64.
- Gallardo-Cruz, J. A., Pérez-García, E. A. & Meave, J. A. (2009). β -diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24, 473-482.

- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A. E., Filips, V. & García-Oliva, F. (1999). The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena*, 36, 153-164.
- Hausmann, N. S., Mcgeoch, M. A. & Boelhouwers, J. C. (2010). Contrasting nurse plants and nurse rocks: The spatial distribution of seedlings of two sub-Antarctic species. *Acta Oecologica*, 36, 299-305.
- Holland, P. G. & Steyn, D. G. (1975). Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography*, 2, 179-183.
- Katra, I., Lavee, H. & Sarah, P. (2008). The effect of rock fragment size and position on topsoil moisture on arid and semi-arid hillslopes. *Catena*, 72, 49-55.
- Kindt, R., Van Damme, P. & Simons, A. J. (2006). Tree diversity in western Kenya: Using profiles to characterise richness and evenness. *Biodiversity and Conservation* 15: 1253-1270
- Kuhlmann, M. (2012). Frutos e sementes do cerrado atrativos para fauna: guia de campo. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado. 360 p.
- Kutiel, P., Lavee, H. & Ackermann, O. (1998). Spatial distribution of soil surface coverage on north and south facing hill slopes along a climatic transect, Israel. *Geomorphology*, 23, 245-256.
- Kutiel, P. & Lavee, H. (1999). Effect of slope aspect on soil and vegetation properties along an aridity transect. *Israel Journal of Plant Sciences*, 47, 169-178.
- Lorenzi, H. (1991). Árvores Brasileiras. Vol 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 352 p.
- Lorenzi, H. (1992). Árvores Brasileiras. Vol 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 360 p.
- Major, J. (1951). A functional factorial approach to plant ecology. *Ecology*, 32, 392-412.
- Nimer, E. (1989). Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Nobel, P. S., Miller, P. M. & Graham, E. A. (1992). Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, 92, 90-96.
- Oliveira, R. B. & Godoy, S. A. P. (2007). Composição florística dos afloramentos rochosos do Morro do Forno, São Paulo. *Biota Neotropica* 7 (2): 37-48.
- Pinto, J. R. R., Lenza, E. & Pinto, A. S. (2009). Composição florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em um cerrado rupestre, Cocalzinho de Goiás, Goiás. *Revista Brasileira de Botânica* 32(1): 23-32.
- R Core Team. (2013). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (2008). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S.P.; Ribeiro, J.F. (ed.). Cerrado: Ecologia e Flora, Vol. 1. Planaltina: Embrapa Cerrados, p.151-199.
- Santos, T. R. R.; Pinto, J. R. R.; Lenza, E. & Mews, H. A. (2012). The tree-shrub vegetation in rocky outcrop cerrado areas in Goiás State, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 35, 281-294.
- Shitzer, D., Noy-Meir, I. & Milchunas, D. G. (2008). The role of geologic grazing refuges in structuring Mediterranean grassland plant communities. *Plant Ecology*, 198, 135-147.
- Shreve, F. (1915). Vegetation of a desert mountain range as conditioned by climatic factors. Carnegie Institution of Washington, Pub. 217.
- Silva, J. B. & Germano, S. R. (2013). Bryophytes on rocky outcrops in the caatinga biome: A conservationist perspective. *Acta Botanica Brasílica*, 27, 827-835.
- Silva-Júnior, M. C., Silva, P. E. N. & Felfili, J. M. (1998). Flora lenhosa das Matas de Galeria do Brasil Central. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer, Brasília, v.2: 57-75.
- Silva-Júnior, M. C. (2005). 100 árvores do cerrado. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado. 278 p.
- Silva-Júnior, M. C. & Pereira, B. A. S. (2009). + 100 árvores do cerrado: mata de galeria. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado. 288 p.
- Smith, A. C. (1951). The vegetation and flora of Fiji. *Scient. Mon.* 73: 3-15.
- Speziale, K. L & Ezcurra, C. (2014). Rock outcrops as potential biodiversity refugia under climate change in North Patagonia. *Plant Ecology and Diversity*, 8, 353-361.
- Sönmez, S., Macar, N. & Demirözer, A.I. (2014). The influence of aspect on the vegetation in Çataldağ. *Procedia*, 120, 566-575
- Van Wesemael, B., Poesen, J. & de Figueiredo, T. (1995). Effects of rock fragments on physical degradation of cultivated soils by rainfall. *Soil and Tillage Research*, 33, 229-250.

5.9. SUPPORTING INFORMATION

Supporting information to the paper

Arcela, V. *et al.* Evidence for slope aspect effects on vegetation in the tropics. *Journal of Vegetation Science*.

Appendix S1. Families and species, predominant habitats and densities (individuals/4,000 m²) of the woody plant species (diameter at base height \geq 5 cm) sampled in ten quartzite rocky hills (one 20 m x 20 m plot on north-facing (more sun) and on south-facing slopes (more shade) in each rocky hill) in the Pireneus State Park, Central Brazil. Plant list follows APG IV system. Predominant habitat based on: Silva Junior *et al.* 1998, Lorenzi 1991, Lorenzi 1992, Silva Junior 2005, Silva Júnior & Pereira 2009, Kuhlmann 2012, Flora do Brasil 2020 database, SpeciesLink database.

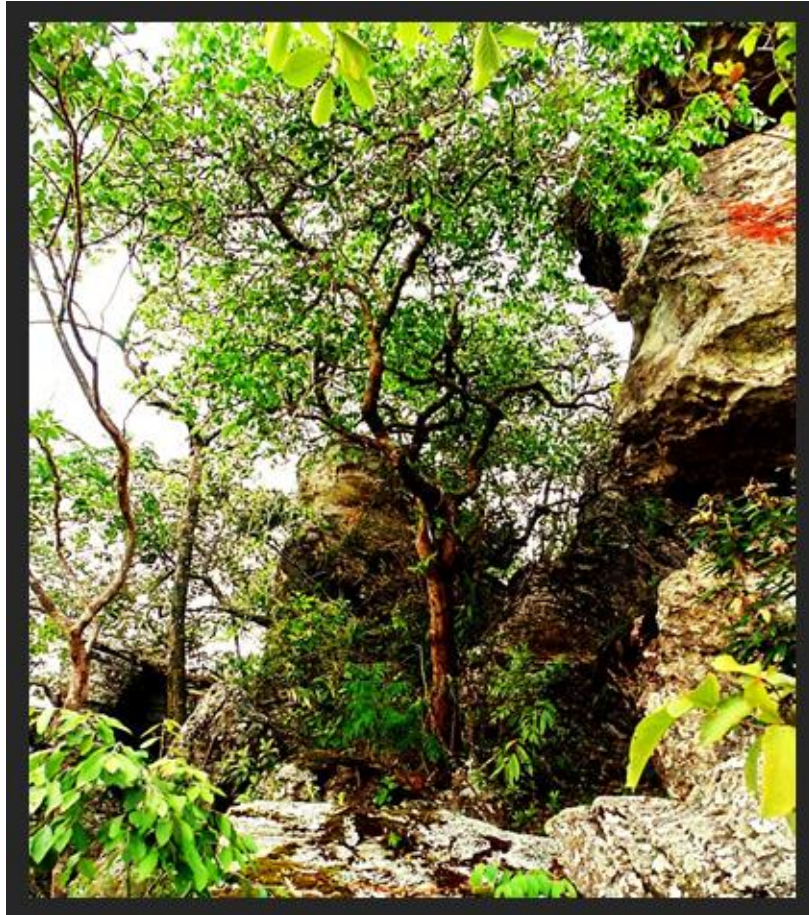
| Family/ Species | Predominant habitat | North slopes | South slopes |
|---|------------------------|-----------------|-----------------|
| Anacardiaceae | | | |
| <i>Anacardium occidentale</i> L. | savanna | 9 | 1 |
| <i>Astronium fraxinifolium</i> Schott | forest | --- | 1 |
| Annonaceae | | | |
| <i>Annona crassiflora</i> Mart. | savanna | 1 | --- |
| <i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schlttdl. | forest | --- | 2 |
| <i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil. | forest | --- | 3 |
| Apocynaceae | | | |
| <i>Aspidosperma</i> cf. <i>subincanum</i> Mart. | forest | --- | 3 |
| <i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg. | forest | --- | 22 |
| <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. & Zucc. | savanna | 20 | --- |
| <i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. | savanna | 6 | 11 |
| Aquifoliaceae | | | |
| <i>Ilex conocarpa</i> Reissek | forest | 1 | 5 |
| Araliaceae | | | |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schlttdl.) Frodin | savanna | 5 | 3 |
| Asteraceae | | | |
| <i>Eremanthus glomerulatus</i> Less. | savanna | 18 | 8 |
| <i>Wunderlichia mirabilis</i> Riedel Ex Baker | rocky | 3 | --- |
| Bignoniaceae | | | |
| <i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos | savanna | 4 | 1 |
| <i>Handroanthus serratifolius</i> Vahl (S).Grose | savanna | --- | 2 |
| <i>Jacaranda puberula</i> Cham. | forest | --- | 10 |
| Calophyllaceae | | | |
| <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc. | savanna | 9 | 2 |
| <i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saddi | forest | --- | 24 |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> A.St.-Hil. | savanna | 11 | 6 |
| Caryocaraceae | | | |
| <i>Caryocar brasiliense</i> Cambess. | savanna | 3 | --- |
| Celastraceae | | | |
| <i>Plenckia populnea</i> Reissek | savanna | 4 | --- |
| <i>Salacia crassifolia</i> (Mart. ex Schult.) G.Don | savanna | 4 | --- |

| | | | |
|---|---------|-----|-----|
| Chrysobalanaceae | | | |
| <i>Licania cf. gardneri</i> (Hook.f.) Fritsch | forest | --- | 3 |
| <i>Licania kunthiana</i> Hook.f. | forest | 5 | 13 |
| Clusiaceae | | | |
| <i>Clusia weddelliana</i> Planch. & Triana | forest | 2 | 7 |
| Combretaceae | | | |
| <i>Terminalia glabrescens</i> Mart. | forest | --- | 1 |
| Connaraceae | | | |
| <i>Connarus suberosus</i> Planch. | savanna | 14 | 2 |
| Cunoniaceae | | | |
| <i>Lamanonia ternata</i> Vell. | forest | --- | 1 |
| Dilleniaceae | | | |
| <i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil. | savanna | 1 | 1 |
| Ebenaceae | | | |
| <i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln. | savanna | 10 | 2 |
| Ericaceae | | | |
| <i>Agarista chapadensis</i> (Kin.-Gouv.) Judd | rocky | 1 | 1 |
| Erythroxylaceae | | | |
| <i>Erythroxylum daphnites</i> Mart. | forest | --- | 5 |
| <i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil. | savanna | 2 | --- |
| Euphorbiaceae | | | |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. | forest | 5 | 17 |
| <i>Maprounea guianensis</i> Aubl. | forest | 1 | 6 |
| Fabaceae | | | |
| <i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth. | savanna | 16 | 8 |
| <i>Chamaecrista orbiculata</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby | rocky | --- | 3 |
| <i>Chamaecrista paniculata</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby | rocky | 1 | --- |
| <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. | forest | --- | 14 |
| <i>Dalbergia densiflora</i> Benth. | forest | --- | 8 |
| <i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr. | savanna | 1 | --- |
| <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne | savanna | 28 | --- |
| <i>Hymenolobium heringeranum</i> Rizzini | forest | --- | 1 |
| <i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel | savanna | 6 | 1 |
| <i>Machaerium acutifolium</i> Vogel | savanna | 1 | 1 |
| <i>Machaerium opacum</i> Vogel | savanna | 3 | --- |
| <i>Mimosa setosissima</i> Taub. | rocky | 19 | 11 |
| <i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville | savanna | 2 | --- |
| <i>Tachigali subvelutina</i> (Benth.) Oliveira-Filho | savanna | 4 | --- |
| Icacinaceae | | | |
| <i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers | forest | 1 | 5 |
| Lamiaceae | | | |
| <i>Aegiphila lhotzkiana</i> Cham. | savanna | --- | 1 |
| Cf <i>Hyptis eriophylla</i> Pohl ex Benth. | savanna | 1 | 1 |
| <i>Vitex polygama</i> Cham. | forest | --- | 3 |
| Lauraceae | | | |
| <i>Ocotea pomaderroides</i> (Meisn.) Mez | forest | 4 | 20 |

| | | | | |
|---|---------|-----|-----|--|
| Lythraceae | | | | |
| <i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil. | savanna | 4 | 2 | |
| Malpighiaceae | | | | |
| <i>Banisteriopsis latifolia</i> (A.Juss.) B.Gates | savanna | 1 | --- | |
| <i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth | savanna | 9 | 12 | |
| <i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb. | forest | --- | 4 | |
| <i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss. | savanna | 1 | --- | |
| <i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss. | savanna | 5 | --- | |
| Malvaceae | | | | |
| <i>Eriotheca pubescens</i> (Mart. & Zucc.) Schott & Endl. | savanna | 1 | --- | |
| <i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart.) A.Robyns | savanna | 3 | 1 | |
| Marcgraviaceae | | | | |
| <i>Schwartzia adamantium</i> (Cambess.) Bedell ex Gir.-Cañas | rocky | 15 | 5 | |
| Melastomataceae | | | | |
| <i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC. | rocky | 2 | --- | |
| <i>Miconia burchellii</i> Triana | savanna | 13 | 24 | |
| <i>Miconia ferruginata</i> DC. | savanna | --- | 1 | |
| <i>Miconia pepericarpa</i> DC. | rocky | --- | 21 | |
| <i>Miconia sellowiana</i> Naudin | forest | --- | 4 | |
| <i>Mouriri glazioviana</i> Cogn. | forest | --- | 4 | |
| <i>Pleroma stenocarpum</i> (Schrank et Mart. ex DC.) Triana | savanna | --- | 3 | |
| <i>Tibouchina papyrus</i> (Pohl) Toledo | rocky | 10 | --- | |
| Moraceae | | | | |
| <i>Ficus</i> cf <i>guaranitica</i> Chodat | forest | 3 | 8 | |
| Myristicaceae | | | | |
| <i>Virola sebifera</i> Aubl. | forest | 5 | 11 | |
| Myrtaceae | | | | |
| <i>Campomanesia eugenioides</i> (Cambess.) D.Legrand ex Landrum | forest | --- | 1 | |
| <i>Eugenia sonderiana</i> O.Berg | forest | --- | 7 | |
| <i>Myrcia fenziiana</i> O.Berg | forest | 1 | 14 | |
| <i>Myrcia lasiantha</i> DC. | rocky | 29 | 11 | |
| <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. | forest | --- | 5 | |
| <i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC. | forest | 2 | 15 | |
| <i>Psidium myrsinites</i> DC. | savanna | 16 | 6 | |
| <i>Psidium pohlianum</i> O.Berg | savanna | 2 | 4 | |
| <i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg | forest | 8 | 27 | |
| Nyctaginaceae | | | | |
| <i>Guapira</i> cf <i>areolata</i> (Heimerl) Lundell | forest | --- | 6 | |
| Ochnaceae | | | | |
| <i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl. | forest | --- | 7 | |
| Olacaceae | | | | |
| <i>Heisteria ovata</i> Benth. | forest | 1 | 4 | |
| Primulaceae | | | | |
| <i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze | savanna | 2 | 7 | |
| Proteaceae | | | | |
| <i>Roupala montana</i> Aubl. | savanna | --- | 4 | |

| | | | | |
|--|---------|------------|-----|------------|
| Rubiaceae | | | | |
| <i>Chomelia ribesioides</i> Benth. ex A.Gray | savanna | 1 | --- | |
| <i>Cordia elliptica</i> (Cham.) Kuntze | savanna | --- | | 3 |
| <i>Faramea cyanea</i> Müll.Arg. | forest | --- | | 6 |
| <i>Palicourea rigida</i> Kunth | savanna | 2 | | 1 |
| <i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth. | forest | --- | | 1 |
| Salicaceae | | | | |
| <i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb. | forest | --- | | 2 |
| <i>Casearia</i> cf <i>decandra</i> Jacq. | forest | --- | | 2 |
| Sapindaceae | | | | |
| <i>Matayba guianensis</i> Aubl. | forest | 2 | | 12 |
| Sapotaceae | | | | |
| <i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre | forest | --- | | 1 |
| <i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk. | savanna | 1 | | 2 |
| Simaroubaceae | | | | |
| <i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil. | savanna | 15 | | 11 |
| Styracaceae | | | | |
| <i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart. | savanna | 1 | | 9 |
| Velloziaceae | | | | |
| <i>Vellozia squamata</i> Pohl | rocky | 16 | | 14 |
| Vochysiaceae | | | | |
| <i>Callisthene major</i> Mart. | forest | 2 | | 37 |
| <i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm. | forest | 1 | | 11 |
| <i>Qualea multiflora</i> Mart. | savanna | 25 | | 4 |
| <i>Qualea parviflora</i> Mart. | savanna | 4 | | --- |
| <i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl | savanna | --- | | 3 |
| TOTAL | | 429 | | 577 |

6. LEAF-HEIGHT-SEED SCHEME INDICATES CONTRASTING FUNCTIONAL STRATEGIES BETWEEN OPPOSING SLOPES OF ROCKY HILLS IN CENTRAL BRAZIL*



Vicente Arcela¹

John Du Vall Hay¹

Marcos Bergmann Carlucci²

Pille Gerhold^{3,1}

1- Department of Ecology, Institute of Biology, University of Brasília, Brazil

2- Laboratory of Functional Community Ecology (LABEF), Department of Botany, Federal University of Paraná, Brazil

3- Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Estonia

* *Periódicos cogitados na submissão desse manuscrito: Plant Ecology, Annals of Botany, Functional Ecology*

6.1. RESUMO

A abordagem de atributos funcionais traz informações importantes sobre as estratégias ecológicas das plantas a diferentes condições de habitat. Recentemente, reportamos que, apesar de estarem inseridos nos trópicos, morros rochosos de alinhamento leste-oeste presentes do Brasil Central mostraram diferenças florísticas marcantes entre encostas opostas. As encostas voltadas para o sul (mais sombreadas) apresentaram maior riqueza de espécies lenhosas e maior presença de espécies florestais do que encostas voltadas para o norte (mais ensolaradas). Neste estudo, avaliamos se estas divergências na exposição à radiação solar também promovem diferenças nas características funcionais. Dez morros rochosos foram amostrados, cada um com uma parcela de 20 x 20 na encosta norte e outra na encosta sul. Atributos do esquema LHS foram mensurados para as espécies mais abundantes (pelo menos cinco indivíduos) de cada um dos aspectos topográficos: área foliar específica (SLA), altura máxima e peso da semente, além da síndrome de dispersão. Embora a diferença não tenha sido significativa, encostas sul mostraram tendência a apresentar maior área foliar específica que as encostas norte. Como o hipotetizado, encontramos plantas mais altas nas encostas sul, evidenciando a relevância do investimento em altura em ambientes mais sombreados. O peso das sementes foi maior nas encostas norte, sugerindo que as condições propensas à seca das encostas norte são mais severas para o estabelecimento de plântulas do que as densas sombras das encostas sul. Encostas opostas não variaram quanto à anemocoria. No entanto, encostas sul apresentaram maior riqueza de espécies zoocóricas, o que sugere maior presença de dispersores de sementes nos habitats mais sombreados. Particularidades funcionais das comunidades encontradas nas encostas sul (plantas mais altas e sementes mais leves) são fatores que potencialmente aumentam à distância de dispersão de seus propágulos. Volumes convex hull baseados nos valores de CWM mostraram que as comunidades lenhosas em encostas opostas destes morros rochosos ocupam diferentes espaços funcionais. Atributos relacionados ao esquema LHS foram úteis na comparação de estratégias ecológicas utilizadas pelas comunidades para lidar com a alta exposição à radiação solar vs condições sombreadas.

Palavras-chave: aspecto topográfico, atributos funcionais, estratégias ecológicas, médias ponderadas da comunidade, microhabitats, região tropical, savanas rochosas

6.2. ABSTRACT

The functional traits approach brings key information about plant ecological strategies to different habitat conditions. Recently we found that, despite embedded in the tropics, east-west oriented quartzite hills in Central Brazil show striking floristic differences between opposing slopes. South (shaded) slopes showed higher woody species richness and higher presence of forest species than north (sunny) slopes. In this study we asked if these divergent sun exposures also promote differences in functional traits. Ten rocky hills were surveyed, each had a 20 x 20 m plot on the north-facing slope and another on the south-facing slope. Leaf-height-seed (LHS) scheme traits were evaluated for the most abundant woody species (at least five individuals) of each slope: specific leaf area, plant height and seed mass. The species dispersal mode was also included. Community weighted mean (CWM) values of each trait were used to compare opposing slopes. Although not significant, south slopes showed a trend of higher specific leaf area than north slopes. As hypothesized, we found greater plant height on the south slopes, evidencing the role of plant height investment in light-foraging strategy of woody plants located on them. Seed mass was higher on the north slopes, suggesting that north slopes' drought-prone conditions are more severe to seedlings establishment than the south slopes' dense shades. Opposing slopes did not vary in relation to anemochory. Nevertheless, south slopes had a higher zoochoric species richness, which proposes higher presence of seed dispersers on the more shaded microhabitats. Functional particularities found on the communities of the south slopes (high plant height and low seed mass) are expected to increase the dispersal distance, suggesting that south-facing plants' seeds may disperse for longer distances than north-facing plants' seeds. Convex hull volumes based on CWM values showed that woody communities on opposing slopes of these rocky hills occupy different functional spaces. LHS-scheme approach was useful to compare strategies of communities in opposing slopes to deal with high sun radiation exposure *vs* shady conditions.

Key-words: ecological strategies, community weighted means, functional traits, microhabitats, rocky savanna, slope aspect effects, tropical region

6.3. INTRODUCTION

Opposing slopes of mountains and hills can be exposed to different levels of solar radiation. As a general rule, pole-facing slopes are less exposed than the equator-facing slopes. This fact can cause evident environmental differences between opposing slopes, driving to biotic effects as well (Shreve 1915, Major 1951, Holland and Steyn 1975). Pole-facing slopes of hills located in high latitudes, for example, may suffer from extreme cold temperatures, frosting and water shortage, conditions that many species cannot overcome. On the other hand, equator-facing slopes of hills located in mid latitudes, particularly in seasonally dry regions, are expected to suffer from high temperatures and periodic droughts (Gallardo Cruz *et al.* 2009). Plants subjected to such relevant slope aspect effects can show different values of functional traits, when compared to plants established on its opposing slope (Ackerly *et al.* 2002, Carlucci *et al.* 2015).

The LHS (leaf-height-seed) scheme presented by Westoby (1998) distributes plant species along three ecological spectra: specific leaf area, plant height and seed weight. By integrating LHS traits, plant communities can be functionally described and compared, and so, responses to environmental conditions can be evaluated. Each of these axes reflects well-established trade-offs, besides being characterized as easy-to-measure (easy traits). Specific leaf area (SLA) represents a trade-off between net photosynthesis and leaf life-span (Reich *et al.* 1992, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). SLA is expected to be higher on plants of shaded habitats when compared to sunny ones (Hofmann 2005, Rossato *et al.* 2013). Lower values of SLA are expected in regions under higher temperatures (Ninemets 2001), where plants should invest in survival. Plant height (H) represents the plant investment in the search for the sunlight (King 1990). Therefore, height values are expected to be greater in shaded conditions.

Expectations about seed mass variations across different sun radiation conditions are not well-established yet. Salisbury (1942) reported that seedlings established in shade show heavier seeds than those whose germination occurs in full light. He concluded that large seeds are especially advantageous in closed communities since the colonizing individual must be capable of growing above the surrounding vegetation. Baker (1972) reviewed Salisbury's generalization, analyzing the relationship between seed mass and exposure to drought, and found a very marked tendency for increase in

seed weight with increase in the likelihood of the seedling being exposed to drought after germination, which requires a fast root-system development. Foster & Jason (1985) compared seed mass of tropical forest tree species and reported that species that become established beneath a closed canopy or in small gaps were found to have higher mean seed mass than the species that require large gaps, corroborating Salisbury's conclusions. As a matter of fact, heavier seed species have been shown to survive better under a variety of harsh conditions, including drought, removal of cotyledons, and dense shade below the photosynthetic compensation point (Westoby 1998).

Regarding the savannas, which are habitats composed by potentially harsh conditions to seedlings, studies indicate that plant communities have large seeds. Lahoreau et al. (2006) reported the pattern of large seeds in savannas across Australia, Brazil and Africa, and suggest that seed size has evolved under similar selective pressures, related to fire and drought constraints. In addition, seed mass influence seed tolerance to heat shock. According to Ribeiro *et al.* (2015), larger seeds have higher survival when subjected to heat shock, and seeds of savanna species are more tolerant to high levels of heat shock than seeds of forest species.

Seed mass has been also related to dispersal mode. Hammond & Brown (1995) found that dispersal mode in Neotropical forests explained 43% of seed mass variation. They reported that seeds dispersed by mammals were heavier than seeds dispersed by birds, which were heavier than seeds dispersed by wind. According to Moles *et al.* (2007), seed mass is hypothesized to be positively influenced by the abundance of vertebrate seed dispersers. Recently, Zheng *et al.* (2017) evaluated 1265 woody plants in China and corroborated the pattern of zoochoric species showing higher seed mass than anemochoric species.

Slope aspect effects may be more noticeable in the extratropical region, since the solar radiation angle is orthogonal over the Equator. However, we recently found that south (shaded) slopes of east-west oriented rocky hills in Central Brazil showed higher woody species richness and higher presence of forest species than north (sunny) slopes, evidencing relevant slope aspect effects in the tropics. In this study we evaluated if these divergent sun exposures mean also differences in woody plant functional traits.

Since north-facing slopes of rocky hills located in the Pireneus State Park (Central Brazil) are more exposed to the sunlight than the south-facing slopes, we expected woody plants on north slopes to invest in higher leaf life span, which might decrease their leaf area per dry mass ratio (SLA). We expected higher plants (Hmax) on

the south slopes, as they need to search for the sunlight more than plants on the north slopes. Since rocks may serve as physical barriers to the seeds of anemochoric species, and the predominant local wind direction is NE (Pirenópolis weather station; inmet.gov.br), we expected higher occurrence of anemochoric species on north slopes than on south slopes. Moreover, as the south slopes offer more mild microhabitats, we expected them to be more frequented by seed dispersers, like birds and rodents, increasing their zoochoric species occurrence.

It has been reported that zoochoric seeds are heavier than anemochoric seeds (Hammond & Brown 1995, Zheng *et al.* 2017), which could make us expect higher seed mass on south slopes (according to our dispersal mode expectations). Additionally, shaded habitats usually drive to high seed mass values, as seedlings should have energy to overcome possible dense shade condition (Salisbury 1942, Foster & Jason 1985, Leishman & Westoby 1994, Metcalfe & Grubb 1995). However, as north slopes are more susceptible to water shortages, and their seedlings are more exposed to drought after germination, we consider that this condition might be the major constraint in seed mass local variation. Thus, we hypothesized that plant communities on north slopes should show higher seed mass than south slopes.

HYPOTHESIS

Compared to the north slopes, south (shaded) slopes show:

- 1. Higher specific leaf area (SLA)**
- 2. Higher plant height (Hmax)**
- 3. Lower seed mass**
- 4. Higher zoochoric species occurrence**
- 5. Lower anemochoric species occurrence**

6.4. MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was conducted in Pireneus State Park, a reserve located in Central Brazil (15°48'S, 48°50'W). The Park is characterized by east-west oriented quartzite hills and peculiar vegetation types. Besides, the Park was created on the upper part of *Serra dos Pireneus* (Pireneus Ranges), protecting several water springs and several rocky-savanna patches. The regional climate is the tropical savanna climate (Aw), with clear precipitation seasonality (dry/wet). The predominant local wind direction is NE.

For more details of the study area, see chapter 2.

Data collection

We sampled ten rocky hills. In each rocky hill we set one plot (20 x 20 m) on the north-facing slope and another plot on the south-facing slope, totalizing 0,8 ha of survey. Opposing slopes of these rocky hills are exposed to different levels of solar radiation, and south slopes are more shaded than north slopes. In each plot, all woody individuals with a diameter at base height (Db - 30 cm from the ground) ≥ 5 cm were sampled.

For more details of the woody vegetation sampling, see chapter 2.

Woody plant functional traits

We measured the functional traits of the most abundant woody species (≥ 5 individuals) of each slope, which represents at least 80% of their individuals' abundance. In this way, we surveyed the functional traits of 11 north slopes exclusive species, 25 south slopes exclusive species and 16 shared species.

Traits related to the leaf-height-seed (LHS) scheme were evaluated, according to Westoby (1998): specific leaf area (SLA - cm^2/g); plant height at maturity (here after "plant height", Hmax - m); seed mass (SM - g). Also, we checked the species dispersal mode (anemochory, autochory or zoochory). These traits are associated to photosynthetic capacity, sunlight capture, seedling longevity and reproductive strategies (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

One fresh mature leaf from at least three individuals of each species (most of them five individuals) were collected and scanned. To obtain the leaf area values,

images were analysed in the software ImageJ (Abràmoff *et al.* 2004). Leaves were dried in an aluminium chamber with light bulbs (100 W) until constant weight. Oven-dried leaves were weighted to 0.01 g on an analytical balance. Plant height was obtained from the highest individual of each analysed species. Seed mass and dispersal mode were obtained in the literature (Lorenzi 1991, Lorenzi 1992, Silva Junior 2005, Silva Júnior & Pereira 2009, Kuhlmann 2012).

Data analysis

For each plot, we calculated the community weighted means (CWM, Garnier *et al.* 2004) of each trait. Plot CWM values of opposing slopes were set in independent boxplots. Differences between north- and south-facing slopes were evaluated by Wilcoxon matched pairs signed rank test (non-parametric paired test; $\alpha = 0.05$). We produced a 3D graph with the plot CWM values in R Studio software (version 3.0.2, R Core Team 2013), using “plot3D”, “rgl” and “geometry” packages. CWM values were calculated using “FD” package. We also verified the abundance and richness of anemochoric and zoochoric species of each plot. Differences in these parameters between opposing slopes were also evaluated by Wilcoxon matched pairs signed rank test ($\alpha = 0.05$).

6.5. RESULTS

Dalbergia densiflora was the species that showed the highest SLA (144.0 cm²/g), followed by *Ficus guaranitica* (133.4) and *Jacaranda puberula* (133.0) (Appendix S1). *Callisthene major* and *Copaifera langsdorffii* stood out for having the greatest plant height values (17 and 15 m, respectively). All the cited species were categorized as forest predominant species (Arcela *et al.*, *in preparation*). *Clusia weddeliana* has thick hard leaves (Appendix S2) and showed the lowest SLA value (27.8 cm²/g). The highest and the lowest seed mass values belonged to zoochoric species. The species with the highest seed mass was *Andira vermifuga* (12.50 g), followed by *Anacardium occidentale* (4.17 g) and *Licania kunthiana* (4.16 g). *Tibouchina papyrus* was the species with lowest seed mass (0.0002 g), followed by *Miconia burchellii* (0.0004 g) and *Miconia pepericarpa* (0.0006 g), and all three species belong to Melastomataceae. Fabaceae is the family which showed the highest variation in all considered traits (SLA varying from 30.76 to 143.98 cm²/g; plant height varying from

4.5 to 15.0 m; seed mass varying from 0.032 to 12.500 g).

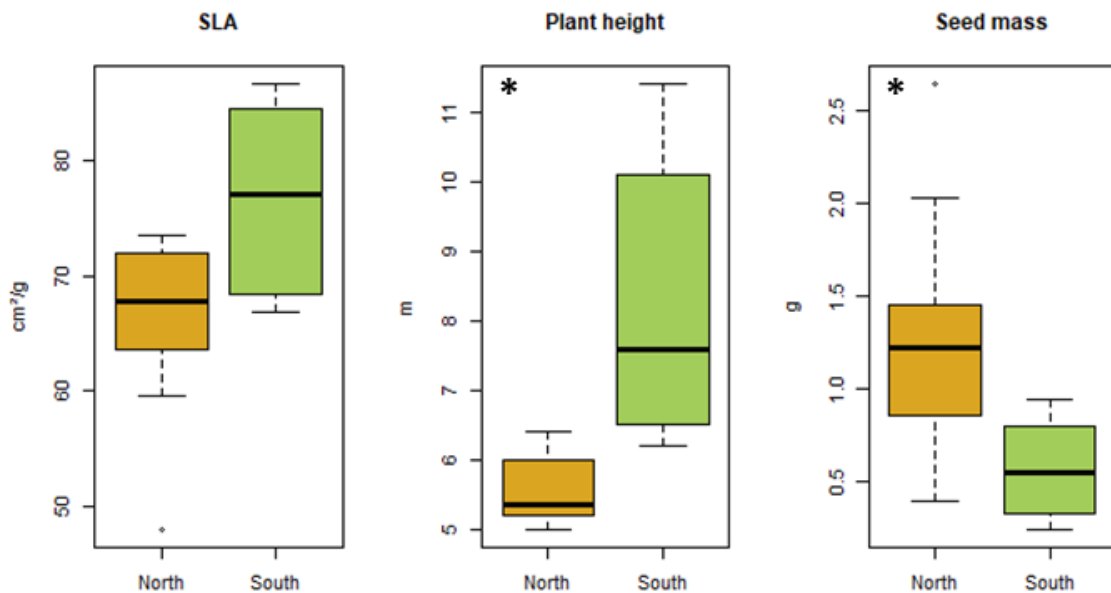


Figure 3.1. Plot community weighted mean (CWM) values of specific leaf area (SLA, cm²/g), plant height (m) and seed mass (g) of woody plants sampled in twenty 20m x 20m plots located on opposing slopes (10 north- and 10 south-facing) of east-west oriented quartzite hills in Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$).

Although plant communities on south slopes have reached higher values in the SLA spectrum than communities on north slopes (Figure 3.1), the difference between opposing slopes were not significant (Wilcoxon paired test, $p = 0.083$). As hypothesized, south slopes showed higher CWM values of plant height (Wilcoxon paired test, $p = 0.008$), an indication of the light-foraging strategy used by plants established on these more shaded slopes. Seed mass, however, was higher on the north slopes (Wilcoxon paired test, $p = 0.008$), which suggests that their seedlings are more subjected to harsh conditions than seedlings on south slopes.

Mean functional spaces occupied by the opposing woody communities do not overlap (Figure 3.2). North slopes showed a great range of seed mass while south slopes showed a great range of heights. SLA did not express such a relevant variation. The visual representation indicates that woody communities established on opposing slopes rely on different strategies.

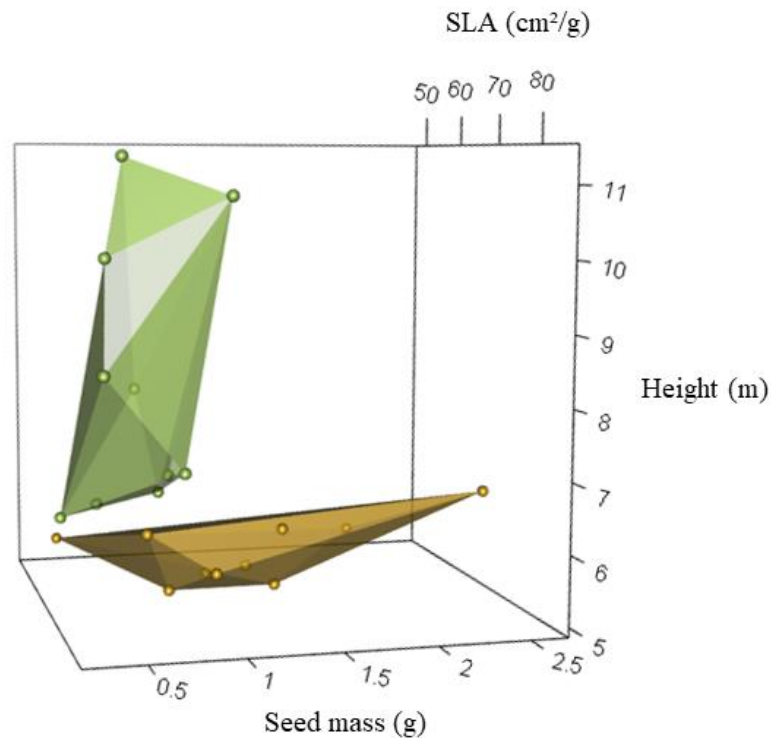


Figure 3.2. Mean functional space occupied by the woody communities established on north- and south-facing slopes (ten 20 x 20 m plots on each slope) of quartzite hills in Central Brazil. Functional space composed by the community means (CWM) of the LHS scheme traits (SLA, plant height and seed mass) calculated per plot. Orange = north-facing slopes, green = south-facing slopes.

There is no difference in anemochoric species occurrence between opposing slopes (Figure 3.3). However, south-facing slopes showed higher zoochoric species richness (Wilcoxon paired test, $p = 0.024$) and marginally higher zoochoric species abundance (Wilcoxon paired test, $p = 0.053$).

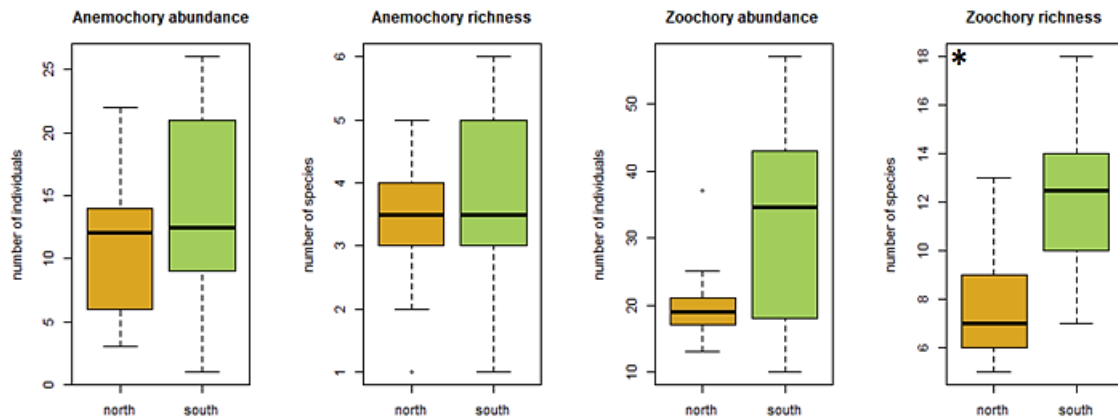


Figure 3.3. Anemochoric species abundance, anemochoric species richness, zoochoric species abundance and zoochoric species richness found on plots (20 x 20 m) established on opposing slopes (north- and south-facing) of quartzite hills in Central Brazil. * Significant difference (Wilcoxon matched pairs signed rank test, $\alpha = 0.05$).

6.6. DISCUSSION

Adaptive strategies

Based on traits mean values, there is no functional overlap between opposing slopes of rocky hills located in Central Brazil. On the contrary, plants established in divergent conditions of solar radiations showed different ecological strategies regarding survival and growth. Woody plants have to show improved fitness in relation to the peculiarities of opposing slopes, enabling them to tolerate drought conditions on north slopes, or increasing their performance in net photosynthesis and primary productivity on south slopes. The results found in this study for rocky savannas differ from what was found in Mexico for tropical dry forests (Méndez-Toribio *et al.* 2017), where the slope aspect did not explain the dominance of functional strategies.

The trend of lower SLA values on north slopes might be associated with leaf texture (Edwards *et al.* 2000). Plants on the north slopes tend to have more coriaceous leaves, while plants on south slopes tend to have more membranaceous leaves. Woody communities located on south slopes were taller and presented lower seed mass than woody communities on north slopes. The integration of these characteristics potentially increases the dispersal distance of south-facing plants' propagules (Greene & Johnson 1993, Dorp *et al.* 1996, Vittoz & Engler 2007, Thomson *et al.* 2011).

Dispersal mode

Since rocks can serve as barriers to the wind, aggregating anemochoric species along them (Hausmann *et al.* 2010), and since the predominant local wind direction is NE, the lack of difference on anemochoric species occurrence between opposing slopes was unexpected. On the other hand, south slopes showed higher zoochoric species richness, an indication that these more shaded habitats might be more suitable for birds and rodents to nest, which consequently increases the presence of zoochoric species, as suggested by Moles *et al.* (2007). In this study we found only two autochoric species: *Mimosa setosissima* and *Vellozia squamata*. Both of them are capable to form large agglomerates of individuals (*Appendix S3*).

Outstanding species

Considering the plant height, *Callisthene major*, *Copaifera langsdorfii*, *Licania kunthiana* and *Aspidosperma cylindrocarpon* are all abundant species on south slopes that should be highlighted (*Appendix S1*). These species have an extraordinary importance for the greater plant height of the south slopes. *Callisthene major* is both the most abundant species of the south slopes and also the species with the greatest plant height value found in this study. These facts show the disparate importance that *C. major* has in the CWM height values of the south-facing slopes, indicating that it represents a unique species in the local community height context. In relation to the seed mass, there are three abundant species on north slopes that have seeds disproportionately heavier than the others (*Andira vermifuga*, *Anacardium occidentale* and *Hymenaea stigonocarpa*). However, *Andira vermifuga*, in particular, has seed mass three times higher than *Anacardium occidentale*, the second heaviest seed species, evidencing the inherent importance *A. vermifuga* has to the local seed mass context.

Drought-prone vs dense shade

We have mentioned the complexity involved in seed mass variations across different sun radiation exposures. Under low radiation seedlings might need to search for the sunlight (plant height investment), while under high radiation seedlings might need to search for water (deep-root investment). According to Westoby (1998), expectations are that both conditions drive to seed mass increasing. In our study area, north- and south-facing slopes are subjected to different solar radiation conditions. North slopes are sunnier and thus more subjected to water stress. South slopes are more

shaded and thus seedlings might be subjected to dense shade below the photosynthetic compensation point. Therefore, both situations, somehow, are expected to drive to heavy seeds, as they can represent harsh conditions for seedlings to tolerate. Nevertheless, we found higher seed mass on the north slopes, confirming our expectation and suggesting that these slopes offer more severe conditions for seedling establishment than south slopes. Plant communities on north-facing slopes should show seeds with higher nutrient content in order to overcome the seasonal droughts. Our results concur with Baker (1972), Lahoreau et al. (2006) and Ribeiro *et al.* 2015, which positively relates seed mass with the likelihood of the seedling being exposed to drought or fire after germination.

6.7. CONCLUSIONS

Woody species established in divergent conditions of solar radiation showed different ecological strategies. Plants on south (shaded) slopes invest in height in order to capture the light while plants on north (sunny) slopes invest in seed mass in order to help seedlings to tolerate these drought-prone slopes. Taller plants and lighter seeds on the south slopes are expected to drive to high propagule-dispersion distance. Further, higher zoochoric species richness on south slopes suggests higher presence of seed-dispersers in the more shaded habitats. Including a set of traits that varies among different solar radiation exposure, LHS scheme was useful to compare the plant strategies to the north- and south-facing slopes of the sampled rocky hills. Our results highlight that slope aspect effects can be important also in the tropics, affecting the occupation of functional spaces of plant communities in opposing slopes.

6.8. REFERENCES

- ABRÀMOFF, M.D.; MAGALHÃES, P. & RAM, S. 2004. Image processing with imageJ. - *Biophotonics Int.* 11: 36–42.
- ACKERLY, D.D.; KNIGHT, C.A.; WEISS, S.B.; BARTON, K.; STARMER, K.P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449-457.
- BAKER, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- CARLUCCI, M.B.; BASTAZINI, V.A.G.; HOFMANN, G.S.; MACEDO, J.H.; IOB, G.; DUARTE, L.D.S.; HARTZ, S.M.; MULLER, S.C. 2015. Taxonomic and functional diversity of woody plant communities on opposing slopes of inselbergs in southern Brazil. *Plant Ecology and Diversity* 8: 187-197.
- DORP, D.V.; VANDENHOEK, W.P.M.; DALEBOUDT, C. 1996. Seed dispersal capacity of six perennial grassland species measured in a wind tunnel at varying wind speed and height. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 74: 1956-1963.
- EDWARDS, C.; READ, J.; SANSON, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123:158-167.
- FOSTER, S.A.; JANSON, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- GALLARDO-CRUZ, J.A.; PÉREZ-GARCÍA, E.A.; MEAVE, J.A. 2009. β -diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24: 473-482.
- GARNIER, E.; CORTEZ, J.; BILLES, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C.; TOUSSAINT, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- GREENE, D.F.; JOHNSON, E.A. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* 67: 69-74.
- HAMMOND, D.S.; BROWN, V.K. 1995. Seed size of woody plants tropical in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* 76: 2544-2561.
- HAUSSMANN, N.; MCGEOCH, M.A. & BOELHOUWERS, J. 2010. Contrasting nurse plants and nurse rocks: The spatial distribution of seedlings of two sub-Antarctic species. *Acta Oecologica* 36: 299-305.

- HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C.; MOREIRA, M.Z.; HARIDASAN, M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19:932-940.
- HOLLAND, P.G.; STEYN, D.G. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* 2: 179-183.
- JANSON, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- KING, D. A. 1990. The adaptive significance of tree height. *The American Naturalist* 135: 809-828.
- KUHLMANN, M. 2012. Frutos e sementes do cerrado atrativos para fauna: guia de campo. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado. 360 p.
- LAHOREAU, G.; BAROT, S.; GIGNOUX, J.; HOFFMANN, W.A. SETTEFIELD, S.A. & WILLIAMS, P.R. 2006. Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of Tropical Ecology* 22: 719-722.
- LORENZI, H. 1991. Árvores Brasileiras. Vol 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 352 p.
- LORENZI, H. 1992. Árvores Brasileiras. Vol 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa. 360 p.
- MAJOR, J. 1951. A functional factorial approach to plant ecology. *Ecology* 32: 392-412.
- MENDEZ-TORIBIO, M.; IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; NAVARRETE-SEGUEDA, A.; PAZ, H. 2017. Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. *Environmental Research Letters* 12: 085002.
- METCALFE, D.J.; GRUBB, P.J. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany* 73(6): 817-826.
- MOLES, A.T.; WESTOBY, M.; ERIKSSON, O. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113: 91-105.
- NINEMETS, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf day mass per area, density, and thickness in tree and shrubs. *Ecology* 82:453-69.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H. *et al.* 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.

- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- RIBEIRO, L.C.; BARBOSA, E.R.M.; VAN LANGEVELDE, F. & BORGHETTI, F. 2015. The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science* 26: 1102-1111.
- ROSSATTO, D.R.; HOFFMANN, W.A.; SILVA, L.D.C.R.; HARIDASAN, M.; STERNBERG, L.S.; FRANCO, A.C. 2013. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees* 27: 1139-1150.
- SALISBURY, E.J. 1942. *The reproductive capacity of plants*. London: Bell and Sons.
- SHREVE, F. 1915. *Vegetation of a desert mountain range as conditioned by climatic factors*. Carnegie Institution of Washington, Pub. 217.
- SILVA-JUNIOR, M.C. 2005. *100 árvores do cerrado*. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado. 278 p.
- SILVA-JUNIOR, M.C.; PEREIRA, B.A.S. 2009. *+ 100 árvores do cerrado: mata de galeria*. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado. 288 p.
- SIMON, M.F.; HAY, J.D. 2003. Comparison of a common and rare species of *Mimosa* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology* 28: 315-326.
- THOMSON, F.J.; MOLES, A.T.; AULD, T.D.; KINGSFORD, R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299-1307.
- VITTOZ, P.; ENGLER, R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117: 109-124.
- WESTOBY, MARK. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- WILLSON, M.F.; IRVINE, A.K.; WALSH, N.G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica* 21: 133-147.
- ZHENG, J.; GUO, Z.; WANG, X. 2017. Seed mass of angiosperm woody plants better explained by life history traits than climate across China. *Scientific Reports* 7. 2741.

6.9. SUPPORTING INFORMATION

Appendix S1. Functional traits and abundance (individuals/4000 m²) of the woody plant species (diameter at base height ≥ 5 cm) sampled in ten quartzite rocky hills (one 20 m x 20 m plot on north-facing (more sun) and on south-facing slopes (more shade) in each rocky hill) in the Pireneus State Park, Central Brazil. Plant list follows APG IV system. Functional traits based on LHS (leaf-height-seed) strategy scheme (Westoby 1998). L = specific leaf area (SLA, cm²/g), H = plant height (m), S = seed mass (g). Functional traits were only evaluated to the most abundant species (≥ 5 individuals) of each slope. Seed mass and dispersal syndrome based on: Lorenzi 1991, Lorenzi 1992, Silva Junior 2005, Silva Júnior & Pereira 2009, Kuhlmann 2012.

| Family/ Species | L | H | S | Dispersal Syndrome | Abundance | |
|---|--------|------|---------|-----------------------|-----------|-------|
| | | | | | North | South |
| Anacardiaceae | | | | | | |
| <i>Anacardium occidentale</i> L. | 59.55 | 5 | 4.1700 | zoochory | 9 | --- |
| Apocynaceae | | | | | | |
| <i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg. | 73.22 | 13 | 0.1389 | anemochory | --- | 22 |
| <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. & Zucc. | 43.06 | 6 | 1.4000 | anemochory | 20 | --- |
| <i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. | 74.17 | 5.5 | 0.4800 | anemochory | 6 | 11 |
| Aquifoliaceae | | | | | | |
| <i>Ilex conocarpa</i> Reissek | 43.20 | 6.5 | 0.0025 | zoochory | --- | 5 |
| Araliaceae | | | | | | |
| <i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schtdl.) Frodin | 32.95 | 7.5 | 0.0580 | zoochory | 5 | --- |
| Asteraceae | | | | | | |
| <i>Eremanthus glomerulatus</i> Less. | 63.69 | 4.5 | 0.0025 | anemochory | 18 | 8 |
| Bignoniaceae | | | | | | |
| <i>Jacaranda puberula</i> Cham. | 133.00 | 4.5 | 0.0060 | anemochory | --- | 10 |
| Calophyllaceae | | | | | | |
| <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc. | 50.05 | 6 | 0.1300 | anemochory | 9 | --- |
| <i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saddi | 90.18 | 9 | 0.0340 | anemochory | --- | 24 |
| <i>Kielmeyera speciosa</i> A.St.-Hil. | 73.85 | 4.5 | 0.1550 | anemochory | 11 | 6 |
| Chrysobalanaceae | | | | | | |
| <i>Licania kunthiana</i> Hook.f. | 88.68 | 13 | 4.1660 | zoochory | 5 | 13 |
| Clusiaceae | | | | | | |
| <i>Clusia weddelliana</i> Planch. & Triana | 27.80 | 10 | 0.1000 | zoochory | --- | 7 |
| Connaraceae | | | | | | |
| <i>Connarus suberosus</i> Planch. | 56.60 | 5 | 0.2500 | zoochory | 14 | --- |
| Ebenaceae | | | | | | |
| <i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln. | 34.83 | 3.5 | 0.9100 | zoochory | 10 | --- |
| Erythroxylaceae | | | | | | |
| <i>Erythroxylum daphnites</i> Mart. | 116.09 | 4 | 0.0580 | zoochory | --- | 5 |
| Euphorbiaceae | | | | | | |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. | 90.17 | 9 | 0.0540 | zoochory | 5 | 17 |
| <i>Maprounea guianensis</i> Aubl. | 104.38 | 10.5 | 0.1250 | zoochory | --- | 6 |
| Fabaceae | | | | | | |
| <i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth. | 77.64 | 6 | 12.5000 | zoochory | 16 | 8 |
| <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. | 95.06 | 15 | 0.4750 | zoochory | --- | 14 |
| <i>Dalbergia densiflora</i> Benth. | 143.98 | 6 | 0.0935 | anemochory | --- | 8 |
| <i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne | 58.24 | 6.5 | 4.0000 | zoochory | 28 | --- |
| <i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel | 66.81 | 4.5 | 0.0430 | anemochory | 6 | --- |
| <i>Mimosa setosissima</i> Taub. | 30.76 | 5 | 0.0317 | autochory | 19 | 11 |
| Icacinaceae | | | | | | |
| <i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers | 59.12 | 8.5 | 1.6000 | zoochory | --- | 5 |
| Lauraceae | | | | | | |
| <i>Ocotea pomaderroides</i> (Meisn.) Mez | 61.48 | 6.5 | 1.2500 | zoochory | --- | 20 |
| Malpighiaceae | | | | | | |
| <i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth | 73.08 | 6.5 | 0.1000 | zoochory | 9 | 12 |
| <i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss. | 68.32 | 6 | 0.2000 | anemochory | 5 | --- |

| | | | | | | | |
|--|--------|------|--------|------------|-----|-----|--|
| Marcgraviaceae | | | | | | | |
| <i>Schwartzia adamantium</i> (Cambess.) Bedell | 100.39 | 5.5 | 0.0300 | zoochory | 15 | 5 | |
| Melastomataceae | | | | | | | |
| <i>Miconia burchellii</i> Triana | 63.39 | 6 | 0.0004 | zoochory | 13 | 24 | |
| <i>Miconia pepericarpa</i> DC. | 64.68 | 5 | 0.0006 | zoochory | --- | 21 | |
| <i>Tibouchina papyrus</i> (Pohl) Toledo | 119.57 | 4 | 0.0002 | anemochory | 10 | --- | |
| Moraceae | | | | | | | |
| <i>Ficus guaranitica</i> Chodat | 133.41 | 11.5 | 0.0015 | zoochory | --- | 8 | |
| Myristicaceae | | | | | | | |
| <i>Virola sebifera</i> Aubl. | 67.13 | 7 | 0.5500 | zoochory | 5 | 11 | |
| Myrtaceae | | | | | | | |
| <i>Eugenia sonderiana</i> O.Berg | 110.72 | 7.5 | 0.0920 | zoochory | --- | 7 | |
| <i>Myrcia fenzliana</i> O.Berg | 57.49 | 8 | 0.0555 | zoochory | --- | 14 | |
| <i>Myrcia lasiantha</i> DC. | 82.75 | 4 | 0.2500 | zoochory | 29 | 11 | |
| <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. | 74.20 | 11 | 0.2500 | zoochory | --- | 5 | |
| <i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC. | 73.31 | 7 | 0.2380 | zoochory | --- | 15 | |
| <i>Psidium myrsinites</i> DC. | 57.29 | 4.5 | 0.0200 | zoochory | 16 | 6 | |
| <i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg | 64.92 | 9 | 0.2700 | zoochory | 8 | 27 | |
| Nyctaginaceae | | | | | | | |
| <i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell | 92.34 | 8.5 | 0.1430 | zoochory | --- | 6 | |
| Ochnaceae | | | | | | | |
| <i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl. | 66.90 | 5.5 | 0.1315 | zoochory | --- | 7 | |
| Primulaceae | | | | | | | |
| <i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze | 59.25 | 6 | 0.0260 | zoochory | --- | 7 | |
| Rubiaceae | | | | | | | |
| <i>Faramea cyanea</i> Müll.Arg. | 97.76 | 5.50 | 0.3000 | zoochory | --- | 6 | |
| Sapindaceae | | | | | | | |
| <i>Matayba guianensis</i> Aubl. | 91.00 | 8 | 0.4500 | zoochory | --- | 12 | |
| Simaroubaceae | | | | | | | |
| <i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil. | 66.44 | 7.5 | 1.5150 | zoochory | 15 | 11 | |
| Styracaceae | | | | | | | |
| <i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart. | 71.32 | 6 | 0.1900 | zoochory | --- | 9 | |
| Velloziaceae | | | | | | | |
| <i>Vellozia squamata</i> Pohl | 65.60 | 4 | 0.0019 | autochory | 16 | 14 | |
| Vochysiaceae | | | | | | | |
| <i>Callisthene major</i> Mart. | 78.41 | 17 | 0.5880 | anemochory | --- | 37 | |
| <i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm. | 73.50 | 11 | 0.1920 | anemochory | --- | 11 | |
| <i>Qualea multiflora</i> Mart. | 67.53 | 5 | 0.0900 | anemochory | 25 | --- | |



Appendix S2. *Clusia weddeliana* is a woody species commonly found in forests and rocky hills of Central Brazil. The species is characterized by thick hard leaves (a), red flowers (b) and animal-dispersed fruits.



Appendix S3. *Mimosa setosissima* is an endemic species to the *Serra dos Pirineus* region (Simon & Hay 2003). Side a: *M. setosissima* fruits (pods release autochoric seeds). Side b: agglomerate of *M. setosissima* individuals in Pirineus State Park (Central Brazil).

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho teve como objetivo responder a três perguntas principais

1) A filtragem ambiental é importante na estruturação das comunidades de cerrado rupestre?

Os resultados sugerem baixa relevância dos processos neutros e alta relevância da filtragem ambiental na composição florística de áreas de cerrado rupestre. Todavia, os atributos considerados (área foliar específica, altura máxima e peso da semente) não apresentaram convergência funcional nas áreas de cerrado rupestre, padrão comum quando a filtragem ambiental é esperada. Assim, pode-se dizer que os resultados deste estudo quanto aos mecanismos que regulam essas comunidades não são conclusivos.

2) Encostas mais sombreadas dos morros rochosos apresentam maior presença de espécies florestais que as mais ensolaradas?

Sim, as encostas mais sombreadas (face sul) de morros rochosos apresentaram maior riqueza de espécies e maior presença de espécies florestais do que encostas mais ensolaradas (face norte). Desse modo, afloramentos rochosos localizados no Brasil Central servem como refúgio para espécies florestais, que são preferencialmente distribuídas nas encostas voltadas para o sul, e devem influenciar positivamente a expansão florestal na larga escala de tempo.

3) Quais são as estratégias ecológicas utilizadas por árvores e arbustos estabelecidos em encostas opostas?

As comunidades vegetais estabelecidas nas encostas mais sombreadas investem em altura para capturar a luz, enquanto as comunidades presentes nas encostas mais ensolaradas investem em peso da semente, possivelmente para permitir que plântulas tolerem condições propensas à seca. Foi encontrada maior riqueza de espécies zoocóricas nas encostas voltadas para o sul, o que sugere maior presença de dispersores de sementes nos habitats mais sombreados.

Por fim, ao relatar variabilidades florísticas e funcionais que ocorrem entre encostas opostas, este trabalho traz informações importantes acerca da heterogeneidade ambiental que os morros rochosos podem apresentar. Assim, dentro do contexto da

conservação de ambientes naturais, ao preservarmos o ambiente rupestre, estaremos preservando também uma série de microhabitats. Ainda, por não serem favoráveis às atividades agropecuárias, áreas rochosas, como as de cerrado rupestre, são mais protegidas dos efeitos do desmatamento, do fogo e das pastagens. Desse modo, afloramentos rochosos presentes no Brasil Central atuam como refúgio para espécies de diferentes grupos ecológicos e podem servir como fonte de seus propágulos no futuro.