

GLÁUCIA SOARES TOLENTINO

GRUPOS FUNCIONAIS, USO DOS RECURSOS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE
PLANTAS LENHOSAS NO CERRADO

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2015

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

Tolentino, Gláucia Soares, 1987-

T649g
2015

Grupos funcionais, uso dos recursos e diversidade funcional
de plantas lenhosas no Cerrado / Gláucia Soares Tolentino. –
Viçosa, MG, 2015.

ix, 69f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Plantas lenhosas - Cerrado. 2. Diversidade funcional.
3. Biodiversidade - Cerrado. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação
em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 582.12

GLÁUCIA SOARES TOLENTINO

GRUPOS FUNCIONAIS, USO DOS RECURSOS E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE
PLANTAS LENHOSAS NO CERRADO

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 09 de setembro de 2015.




Luiz Fernando Silva Magnago



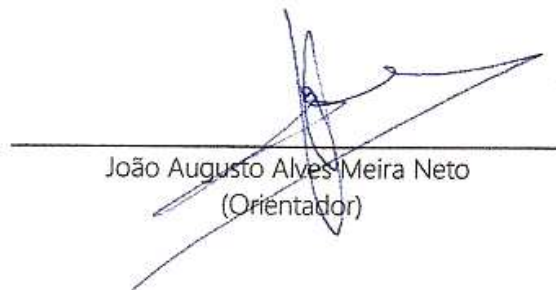
José Henrique Schoereder



Carlos Ernesto Gonçalves Reynaud Schaefer



Markus Gastauer



João Augusto Alves Meira Neto
(Orientador)

Dedico esta tese às minhas fontes de luz e coragem:
meu filho, meus pais, irmãos e amigos de alma.

BIOGRAFIA

Gláucia Soares Tolentino nasceu em 22 de junho de 1987. Cresceu a infância nos limites entre a Bahia e Minas Gerais. Aprendeu sobre xadrez, desenho e poesia e arriscou encontrar conhecimento nas ciências da natureza.

Concluiu o Mestrado em Botânica na Universidade Federal de Viçosa em 2011, quando iniciou o curso de Doutorado. Há um ano começou a aprender sobre cachorros e não faz muito que experimenta a maternidade. Como tudo o que vive, está em evolução.



ÍNDICE

Resumo.....	vi
Abstract.....	viii
Introdução Geral.....	1
Referências bibliográficas.....	3
Functional traits and the role of soil attributes in niche overlap among plant functional groups in the Cerrado.....	6
1. Introduction.....	6
2. Material and methods.....	8
2.1. Study area.....	8
2.2. Vegetation and environmental characterization.....	9
2.3. Functional traits.....	10
2.4. Data analysis.....	11
3. Results.....	12
4. Discussion.....	17
5. References.....	18
6. Supporting information.....	22
Composição isotópica e uso de recursos por grupos funcionais de plantas no Cerrado.....	27
1. Introdução.....	27
2. Material e métodos.....	28
2.1. Área de estudo.....	28
2.2. Amostragem de material vegetal e traços funcionais.....	30
2.3. Análise elementar e isotópica das plantas.....	31
2.4. Caracterização ambiental.....	31
2.5. Análise dos dados.....	32
3. Resultados.....	33
4. Discussão.....	38

5. Referências bibliográficas.....	40
6. Material suplementar.....	45
Como os gradientes ambientais influenciam a diversidade funcional de árvores no Cerrado?	48
1. Introdução	48
2. Material e métodos.....	50
2.1. Área de estudo.....	50
2.2. Estrutura da vegetação e caracterização ambiental	51
2.3. Matriz de traços funcionais	52
2.4. Análise dos dados.....	54
3. Resultados.....	54
3.1. Características ambientais e estruturais	54
3.2. Diversidade e traços funcionais	55
4. Discussão	60
5. Referências bibliográficas.....	63
6. Material suplementar.....	68
Conclusões Gerais.....	69

RESUMO

TOLENTINO, Gláucia Soares, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2015. **Grupos funcionais, uso dos recursos e diversidade funcional de plantas lenhosas no Cerrado.** Orientador: João Augusto Alves Meira-Neto.

A variação fisionômica e na composição de espécies em comunidades de plantas do Cerrado é comumente atribuída às propriedades do solo. Contudo, a influência do solo na seleção de traços funcionais e estratégias ecológicas e seu papel na determinação da diversidade funcional da comunidade são pouco conhecidos. O objetivo deste trabalho é avaliar a influência dos gradientes ambientais na distinção de grupos funcionais, na seleção de estratégias ecológicas e na diversidade funcional de plantas do Cerrado. O trabalho foi desenvolvido em um fragmento de Cerrado com ampla variação de solos, o que o torna um sistema adequado para o estudo de diferentes adaptações no uso dos recursos e na tolerância ao estresse. Foram inventariados 3 ha de vegetação arbustivo-arbórea, a partir dos quais foram selecionadas as espécies mais representativas para (i) mensuração de características funcionais, (ii) definição de grupos funcionais, (iii) avaliação de estratégias de uso dos recursos através da aplicação de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) e (iv) análises da diversidade funcional ao longo dos gradientes de solo e abertura do dossel. Nossos resultados indicam a definição de três grupos funcionais distintos: espécies resistentes ao alumínio, geralmente associadas a solos pobres e ácidos; espécies de cerradão ou floresta seca, que têm abundância expressiva nas manchas de solo de maior fertilidade; e espécies leguminosas fixadoras de N_2 , comuns ao longo de todo o gradiente de solos. Os traços funcionais e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram congruentes ao demonstrar o contraste entre espécies resistentes ao alumínio e as espécies de floresta seca. Solos pobres e estressantes representam um sistema com alta economia de recursos, onde as plantas apresentam menor porte, pequena área foliar específica, alta razão C/N e baixa densidade da madeira, com valores de $\delta^{15}\text{N}$ empobrecidos. Espécies de cerradão e floresta seca apresentam características contrárias que indicam a capacidade de rápido crescimento em um solo nutricionalmente mais favorável, onde as taxas de perda de N são altas e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas são enriquecidos. As análises de diversidade funcional demonstraram que ambientes florestais apresentam menor redundância funcional, com espécies que apresentam traços mais divergentes e especializados. Dessa forma, os ambientes mais

estressantes promoveram redução da diversidade funcional de plantas lenhosas e limitaram os traços funcionais, sendo definidos importantes *thresholds* para a separação de ambientes savânicos e florestais. Demonstramos que as espécies de Cerrado apresentam o *trade-off crescimento-tolerância ao estresse* como principal aspecto de definição de estratégias ecológicas, que se relacionam diretamente à produtividade do ecossistema e revelam a estruturação de comunidades funcionalmente distintas.

ABSTRACT

TOLENTINO, Gláucia Soares, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, September, 2015.
Functional groups, resource use and functional diversity of woody plants in the Cerrado.
Advisor: João Augusto Alves Meira-Neto.

The variation in physiognomy and species composition in plant communities of the Cerrado is commonly attributed to soil properties. However, the influence of soil in the selection of functional traits and ecological strategies and their role in determining the functional diversity of the community are not well known. This study aimed to evaluate the influence of environmental gradients on distinction of plant functional groups, on the strategies of resource use and on functional diversity of woody plants in the Cerrado. Sampling was carried out in a Cerrado fragment with wide range of soils, making it a suitable system for the study of different adaptations in the use of resources and stress tolerance by plants. It was surveyed 3 ha of tree-shrub vegetation, from which the most representative species were selected for (i) measurement of functional traits, (ii) definition of functional groups, (iii) evaluation of strategies of resource use with the application of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and (iv) analyzes of functional diversity over the gradients of soil and canopy openness. Our results indicated the definition of three distinct functional groups: aluminium-resistant species, generally associated with poor and acid soils; species of cerrado woodlands or dry forest, which have significant abundance in the most fertile soil stands; and N_2 -fixing leguminous species, commonly found throughout the soil gradient. The functional traits and values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were congruent to demonstrate the contrast between the aluminum-resistant plants and species from dry forests. Poor and stressful soils represent an ecosystem with low N loss rates, where plants have small size, low specific leaf area, high C/N ratio and low wood density, with $\delta^{15}\text{N}$ impoverished values. Species from cerrado woodlands and dry forests, instead, have characteristics that indicate a capacity of rapid growth in a nutritionally more favorable soil, where N loss rates are high and plants are ^{15}N -enriched. Functional diversity analysis showed that forest environments have less functional redundancy, where species have more divergent and specialized traits. Thus, the most stressful environments limited the functional diversity and functional traits of woody plants, setting important thresholds for the separation between savanna and forest environments. We demonstrate that the Cerrado species show the trade-off *growth/stress*

tolerance as a key aspect of defining ecological strategies, influencing directly the ecosystem productivity and revealing functionally distinct communities.

INTRODUÇÃO GERAL

Entre os ambientes tropicais com maior riqueza taxonômica está o Cerrado, bioma brasileiro que ocupa aproximadamente dois milhões de quilômetros quadrados, cobrindo originalmente cerca de 22% do território (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Sua biodiversidade abrange um total estimado de 7.000 espécies de plantas vasculares e alta taxa de endemismo (Mittermeier et al 2005, Ribeiro e Walter 2008). Apesar de sua importância para a conservação da biodiversidade, o Cerrado sofre constante perda de área pela expansão da agricultura e da pecuária (Klink e Machado 2005). O avanço do desmatamento e as mudanças no uso da terra tornam o Cerrado um dos biomas mais ameaçados do planeta, onde suas espécies são perdidas em uma taxa maior que aquela em que se conhece o seu papel no ecossistema (Mittermeier et al 2005).

O declínio da biodiversidade não se limita ao aumento das taxas de extinção de espécies, mas inclui também perdas da diversidade genética e funcional em populações, comunidades, ecossistemas e paisagens (Naeem et al 1999). Um dos principais desafios para a conservação do Cerrado é demonstrar o papel que a biodiversidade desempenha no funcionamento dos seus ecossistemas, aliando as implicações das mudanças ambientais para o debate “desenvolvimento *versus* conservação” (Klink e Machado 2005).

No Domínio do Cerrado, manchas de vegetação com diferentes densidades de árvores ocorrem sob as mesmas condições climáticas, razão pela qual o controle do gradiente de fisionomias tem sido atribuído às características dos solos (Ruggiero et al 2002, Neri et al 2012). Sua vegetação varia de campos abertos com arbustos dispersos a matas fechadas (Oliveira-Filho e Ratter 2002), em solos antigos, distróficos, ácidos, com alto teor de alumínio trocável (Goodland e Pollard 1973, Furley e Ratter 1988, Motta et al 2002) e variável grau de retenção de água (Assis et al 2011). Este conjunto de características implica na variação da abertura do dossel (Tolentino 2011), de forma que a disponibilidade de luz pode atuar como mais um determinante da distribuição de espécies.

Assim, o Cerrado mostra-se como um ambiente não apenas rico em espécies e endemismos, mas também promissor como modelo de estudo de uma gama de adaptações aos estresses ambientais (Bieras e Sajo 2008, Palhares et al 2010). Os gradientes ambientais podem afetar o status fisiológico e a morfologia das plantas, o que por sua vez

afeta as interações entre os componentes bióticos e abióticos do ecossistema (Schöb et al 2013).

Uma das principais características dos solos do Cerrado é a variação do pH, que determina tanto a disponibilidade de nutrientes quanto a toxicidade por Al^{3+} (Haridasan 2008). Enquanto o alumínio é prejudicial para a maioria das plantas, algumas espécies do Cerrado apresentam resistência fisiológica para a sobrevivência em solos ricos em Al^{3+} , sendo consideradas acumuladoras de alumínio (Haridasan 1982, Jansen et al 2002, Kochian et al 2005). Por outro lado, muitas espécies de florestas secas, comumente associadas a solos com pH superior ocorrem em manchas de solo mais fértil dentro do Cerrado e são intolerantes ao alumínio (Haridasan 1987, Furley e Ratter 1988, Neri et al 2012). Essas espécies, que apresentam perfis ecológicos que diferem quanto à resistência ao Al^{3+} e à preferência por solos férteis, são comumente encontradas próximas no Cerrado. Sua co-ocorrência se dá pela distinção nas preferências ambientais e diferenças no padrão de alocação de recursos, em que o custo energético envolvido nos mecanismos de resistência ao estresse compromete o crescimento e impede que essas espécies suprimam aquelas que ocupam solos nutricionalmente mais favoráveis (Sarmiento et al 1985, Westoby et al 2002). Esta relação conflitiva para a alocação de recursos é denominada *trade-off* e fundamenta a coexistência de espécies ecologicamente antagônicas (Kitajima e Poorter 2008). O entendimento das bases fisiológicas que fundamentam estes *trade-offs* e a promoção da coexistência de espécies é uma das principais questões a serem respondidas pela ecologia atual (Sutherland et al 2013).

As estratégias de uso dos recursos, bem como as características morfológicas, fisiológicas e fenológicas das espécies são intimamente relacionadas às funções ecossistêmicas (Hooper et al 2005), pois correspondem a traços selecionados como adaptação ao ambiente e que determinam a performance do organismo (Grime 2001, Mouillot et al 2013). A avaliação destes traços informa sobre a estrutura funcional da comunidade, e tem se mostrado eficaz para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais (Díaz e Cabido 2001, Mouillot et al 2013). O funcionamento do ecossistema de Cerrado pode estar fortemente relacionado a características do solo, devido ao estresse nutricional e à alta disponibilidade de alumínio para as plantas. Com o intuito de investigar a influência abiótica sobre as estratégias ecológicas e a diversidade funcional de plantas lenhosas, este trabalho foi realizado em um fragmento de Cerrado onde há ampla

variação ambiental, com levantamento da vegetação arbustivo-arbórea que ocorre ao longo de diferentes classes de solo. Características morfológicas e razões isotópicas de C e N das plantas foram utilizadas para a ordenação de grupos funcionais e como indicadores das estratégias de uso dos recursos. Por fim, avaliamos qual o papel da variação ambiental sobre a diversidade funcional da comunidade de plantas lenhosas.

Referências bibliográficas

- ASSIS, A. C. C.; COELHO, R. M.; PINHEIRO, E. S.; DURIGAN, G. 2011. Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. **Plant Ecology**, v.212, p.1135-1147.
- BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. 2008. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, v.23, n.3, p.451-471.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, n.11, p.646-655.
- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v.15, p.97-108.
- GOODLAND, R.; POLLARD, R. 1973. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **The Journal of Ecology**, v.61, n.1, p.219-224.
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. Chichester: John Wiley & Sons, 2nd ed., 2001. 417p.
- HARIDASAN, M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. **Plant and Soil**, v.65, n.2, p.265-273.
- HARIDASAN, M. 1987. Distribution and mineral nutrition of aluminium accumulating species in different plant communities of the cerrado region of central Brazil. p.309-348. *In*: SAN JOS, J.J. MONTES, R. (eds.). **La Capacidad Bioproductiva de Sabanas**. I.V.I.C., Caracas, Venezuela, 545p.
- HARIDASAN, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.3, p.183-195.
- HOOPER, D. U.; CHAPIN III, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDL, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v.75, n.1, p.3-35.
- JANSEN, S.; BROADLEY, M. R.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. 2002. Aluminum hyperaccumulation in Angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **The Botanical Review**, v.68, n.2, p.235-269.

- KITAJIMA, K.; POORTER, L. 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. p. 160-181. *In*: CARSON, W.; SCHNITZER, S. (Eds.). **Tropical forest community ecology**. Wiley Blackwell, 536p.
- KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v.1, n.1, p-147-155.
- KOCHIAN, L. V.; PIÑEROS, M. A.; HOEKENGA, O. A. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant and Soil**, v.274, p.175-195.
- MITTERMEIER, R. A.; GIL, P. R.; HOFFMAN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C. G.; LAMOEUX, J.; FONSECA, G. A. B. **Hotspots Revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Conservation International: The University of Chicago Press, 2005, 392p.
- MOTTA, P. E. F.; CURI, N.; FRANZMEIER, D. P. 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. p.13-32. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil : Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press, 367p.
- MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology and Evolution**, v.28, n.3, p.167-177.
- NAEEM, S.; Chapin III, F. S.; COSTANZA, R.; EHRLICH, P. R.; GOLLEY, F. B.; HOOPER, D. U.; LAWTON, J. H.; NEIL, R. V. O.; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; SYMSTAD, A. J.; TILMAN, D. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. **Issues in Ecology, published by Ecological Society of America**, n.4, p.1-12.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, A. F.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRA-NETO, J. A. A. 2012. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. **Edinburgh Journal of Botany**, v.69, n.1, p.1-27.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. p.91-120. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press, 367p.
- PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v.8, n.2, p.213-220.
- RIBEIRO, J.F.; WALTER, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. p.151-212. *In*: SANO, M. S.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (Eds.) **Cerrado: Ecologia e Flora**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 406p.
- RUGGIERO, P.G.C.; BATALHA, M. A.; PIVELLO, V. R.; MEIRELLES, S. T. 2002. Soil-vegetation relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v.160, p.1-16.
- SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. **Biological Reviews**, v.60, p.315-355.

- SCHÖBE, C.; ARMAS, C.; GULER, M.; PRIETO, I.; PUGNAIRE, F. 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. **Journal of Ecology** v.101, p.753–762
- SUTHERLAND, W. J.; FRECKLETON, R. P.; GODFRAY, H. C. J. et al. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v.101, p.58–67.
- TOLENTINO, G. S. **Composição e partição de nicho em gradientes de solo e luz no Cerrado**. 2011. 80p. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2011.
- WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v.33, p.125-159.

FUNCTIONAL TRAITS AND THE ROLE OF SOIL ATTRIBUTES IN NICHE OVERLAP AMONG PLANT FUNCTIONAL GROUPS IN THE CERRADO

1. Introduction

Differences in species composition from Cerrado plant communities have been primarily associated with soil properties (Goodland and Pollard 1973, Ruggiero et al 2002, Neri et al 2012), which can therefore be key determinants of species density in these ecosystems (Silva et al 2013). However, the linkage between soil attributes and plant characteristics in determining functional groups with distinct ecological strategies in this ecosystem remains unclear.

Cerrado vegetation varies from open grasslands with scattered shrubs to woodlands, mostly on old, dystrophic and acid soils (Goodland 1971, Oliveira-Filho and Ratter 2002). On these soils, high levels of exchangeable aluminium is the main source of stress for plants (Furley and Ratter 1988, Motta et al 2002). However, patches of mesotrophic to eutrophic soils are commonly found within a domain of predominant poor soils, possessing species selected by greater nutrient availability, hence enhancing the number of ecological strategies (Oliveira-Filho and Ratter 2002, Neri et al 2012). Although important for biodiversity conservation, the Cerrado is among the most endangered ecosystems worldwide, whose species have become extinct before science could assess their role in the ecosystem (Mittermeier et al 2005). Due to their environmental characteristics and wide range of plant adaptation to several combined stress (Bieras and Sajo 2008, Palhares et al 2010), it is possible to assume the Cerrado system as a model for understanding how soil characteristics may play a critical role in species distribution and functional traits changes (Carvalho and Batalha 2013, Silva et al 2013).

Given a set of environmental conditions, it is reasonable to assemble species into functional groups by joining those with similar responses as a unique ecological entity (Díaz and Cabido 2001, Lavorel and Garnier 2002). Here we suggest the approach of three functional groups, based on important ecophysiological aspects of plants in response to soils properties from Cerrado. The first is the well-known group of species with mechanisms of resistance to high levels of Al^{3+} in soil, either by exclusion strategies (Jansen et al 2002, Kochian et al 2005) or Al^{3+} immobilization (Haridasan et al 1986). The second group

encompasses leguminous plants, adapted to nutrient-poor Cerrado soils, where its ability to incorporate nitrogen into the system provides a distinct advantage over other plant species, as nitrogen is a key factor for growth and development (Sprent 2007, Ferguson et al 2013). Finally, the transition between Cerrado and seasonally dry forests enhances the representativeness of drought-tolerant species (Oliveira-Filho and Ratter 2002), formed by species growing on patches of more fertile soils, representing the third plant functional group in Cerrado.

Although the concepts involved in classification of these groups could be envisaged as intuitive, the arbitrariness in qualifying differences between species as functionally significant is one of the most important problems associated with assigning groups (Vitousek and Hooper 1993). So, we suggest the functional classification through the use of key functional traits, in order to incorporate metrics and reduce the arbitrariness of the functional diversity approaches (Villéger et al 2008). Functional traits have been widely adopted by ecologists because they reduce the dimensionality intrinsic in species-rich ecosystems, providing a feasible way to make inferences on community dynamics and ecosystem functioning (McGill et al 2006, Carvalho and Batalha 2013). It is fundamental to remind that functional traits may provide different information at different scales (Kang et al 2014), but they only reveal their full significance when set in the context of their variance (Messier et al 2010). Studies at large scale have been suggested that functional traits should be addressed under specific environmental conditions (e.g. Paine et al 2015), which can be critical in ecosystems where there is an abrupt change in soils.

We carried out this work at a reasonable range of soils spread over short distance, where vegetation differences are ascribed to soil attributes once there is no effect of climate nor topography (Neri et al 2012). Within this local community, different ecological strategies can coexist under effect of habitat filtering, which reflects shared ecological tolerances or competition, leading to convergence or ecological differentiation of co-existing species (Kraft et al 2008). The extent to which ecological strategies overlap their niches define how much they are antagonistic or coincident along an environmental gradient (Mouillot et al 2005). We aimed to address the following questions: Do functional groups defined by functional traits match those defined based on taxonomy and ecological strategies of species? How extensive is the niche overlap between these groups? Among biotic and

abiotic variables, what is the main factor in determining abundance and distribution of each one of them?

2. Material and methods

2.1. Study area

This study was carried out at Paraopeba Reserve, Minas Gerais (19°20'S, 44°20'W), which covers an area of 200 ha (Figure 1). Paraopeba Reserve is a Sustainable Use Conservation Unit, according to the Brazilian System of Conservation Units (SNUC 2000), which ensures the multiple uses of forest resources and scientific research, focusing on methods for sustainable exploitation of native forests. The climate of this region is classified as Aw (tropical humid) by the Köppen system (IBGE, 2007), with a rainy summer from October to March and a dry season from April to September. The annual mean temperature and the total annual rainfall are 20.9°C and 1328 mm, respectively. According to Silva-Júnior (1984) and personal statements from former employees, the Paraopeba Reserve vegetation regenerated after clear-cutting in 1952. There are records of fires in 1960 and 1963 but, after that, this area as a whole has been protected from fire. For this reason, as did by Neri et al (2012), we did not include fire influence in our analysis.

The soils are classified as dystrophic, Haplic Cambisol, Yellow Latosol, Red-Yellow Latosol and Red Latosol, the latter being phased as eutrophic or dystrophic (EMBRAPA 2006 Neri 2007). Along this gradient, redder is the soil greater is the biomass and density of vegetation. Both eutrophic and dystrophic red soils are influenced by colluvial materials from weathered limestone or in situ alteration of such calcareous rocks. Instead, the savannic cerrados are related to either shallow or deep yellowish soils (Cambisols/Latosols) developed from slate, a pelitic Al-rich, nutrient-poor, metamorphic rocky (Neri et al 2012). Since there is a wide range of soil characteristics in a short area, this fragment of Cerrado arises as a suitable system to improve knowledge on plant functional groups with different strategies for resources use and stress tolerance.

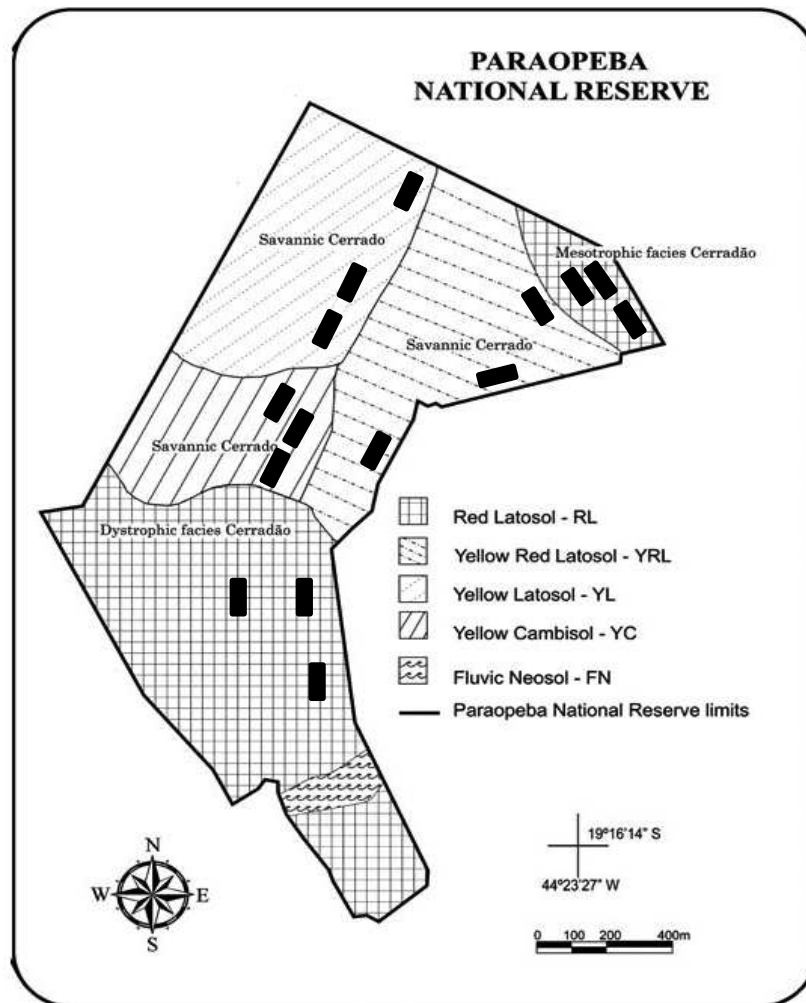


Figure 1. Paraopeba Reserve, MG: soil types and plots in different physiognomies of Cerrado. Adapted from Neri et al (2012).

2.2. Vegetation and environmental characterization

The structure of the tree-shrub layer was taken by placing 75 plots of 20 x 20 m equally distributed along the soil gradient mentioned. As Cerrado vegetation at Paraopeba Reserve is spread into five categories of soil, each one have been represented by 15 plots grouped into three transects (Figure 1). From July 2011 to September 2012 we recorded all woody individuals with stem circumference equal to or larger than 10 cm at ground level. The classification of species into families followed APG III (APG III 2009), with nomenclature of species and abbreviations in agreement with Brazilian Flora Checklist (floradobrasil.jbr.gov.br).

Soil samples were collected from all 20 x 20 m plots, each one assembling 10 subsamples from 0–10 cm depth. These subsamples were collected on the edge of a circle

with a 5 m radius centred in the plot. Soil samples taken for chemical analysis were air-dried and sieved. Since Cerrado soils generally show low nutrient status and fertility have been shown to influence its vegetation, we used cation exchange capacity (CEC), inorganic N and pH as proxy for soil fertility. Furthermore, as pH determines the Al^{3+} availability, it was also considered as a source of stress. The pH values were obtained at aqueous solution and inorganic N was gathered from the sum of nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_3). For the NO_3^- and NH_3 measurements, colorimetric analyses were used. All these variables were determined in the Soil Laboratory at the Federal University of Viçosa, following methods described by Embrapa (1997).

As a proxy for light availability, canopy openness was described by taking hemispherical photographs (Breshears and Ludwig 2010). At 300 subplots of 10 x 10 m, images were taken by a digital camera Nikon Coolpix 5700 with extender Nikon UR-E12 and fisheye lens Nikon FC-E9, supported 1.5 m height by a tripod. Sampling was carried out in perfectly overcast conditions or in the last hours of the day, with no direct light (Jonckheere et al 2004), between the middle and the end of the rainy season (February 2012), when the canopy cover was maximum and the light could act as a limiting factor for plants. Pictures were taken on three different exposures (-1.3, 0.0, +1.3), which made us able to pick that one with higher contrast and better representation of the canopy cover. Photos were analysed on Gap Light Analyzer® (GLA) software (Frazer et al 1999). For each plot of 20 x 20 m, canopy openness values were obtained by averaging four 10 x 10 m subplots.

2.3. Functional traits

Despite the broad floristic richness of Cerrado, usually just a few species encompass most of the basal area and abundance of the community. So, we assigned that only those species which collectively made up 75% of the local abundance were responsible for changes in functional diversity, as suggested by Cornelissen et al (2003) and Pérez-Harguindeguy et al (2013). Thus, we evaluated functional traits on 34 species, accounting for 74.06% of the cumulative relative abundance in Cerrado of Paraopeba Reserve. For each species, five individuals were selected for traits measurement at that environment where it was more abundant.

Trait-based community analysis requires the selection of traits that are critical to the community processes of interest (Kraft et al 2008). We used five plant traits (Table 1) that are key features of ecological strategies, being related to the competitive vigor, resources use

and stress tolerance (Cianciaruso et al 2012, Pérez-Harguindeguy et al 2013). All traits, except wood density, were measured according to the protocols proposed by Cornelissen et al (2003) and Pérez-Harguindeguy et al (2013). We determined wood density using data available on The Global Wood Density (GWD) database, subsection Tropical South America (Chave et al 2009). Although we have adopted relative abundance of species as criteria to choose species for traits measurement, our sampling is plot-specific, which allowed us to focus on environmental effects (Cianciaruso et al 2009). So, we assembled functional traits measured on individuals of a plot as a measure of functional traits of this plot. Because data on wood density was obtained from the online database, there was no variability for it.

Table 1. Plant traits used to analyze functional groups of a Cerrado community at Paraopeba, Minas Gerais. (*) indicates a trait that was not directly used for data analysis, but which is part of a rate.

Trait	Unit	Functional significance
1. Specific leaf area (SLA)	mm ² .mg ⁻¹	Correlated with physiological aspects related to resource uptake and use efficiency
2. Maximum height (Hmax)*	m	Competitive vigour and ability to persist after disturbances
3. Maximum diameter (Dmax)*	cm	
4. Hmax/Dmax	-	Potential to explain competitiveness taking into account vertical-horizontal growth strategies
5. Carbon-nitrogen ratio (C/N)	-	Indicates nitrogen limitation
6. Bark thickness	mm	As key feature of oligotrophic scleromorfism, it suggests if species is adapted to poor soils. The thicker the bark poorer the soil
7. Wood density	mg.mm ⁻³	Key trait for trade-off between growth rate and defense against disturbance

2.4. Data analysis

We constructed a numerical matrix with averaged values of SLA, Hmax/Dmax, C/N, bark thickness and woody density for 34 species, from which we were able to check the consistency of three functional groups previously labeled: Al-resistants, dry and legumes. All traits were filled with continuous values, which supported us to use Principal Component Analysis followed by a PERMANOVA, both performed on software PAST 3.06.

To evaluate how much the distribution of these groups is overlapped, we calculated the niche overlap index (NO_k) proposed by Mouillot et al (2005). We used separately pH, CEC, inorganic N and canopy openness as environmental gradients along which individuals of groups were found. The index is based on kernel density function and therefore can be

applied to any data distribution. In addition to the index generated by pairwise combinations, it also reports an average value of niche overlap in the community.

To further investigate relationships between abiotic effects and abundance of these three functional groups, we created generalized linear models (GLMs) applying abundance of each group as response variable and cation exchange capacity (CEC), pH, inorganic N, canopy openness and abundance of another two groups as explanatory variables. GLMs were carried out using the `glm.nb` function from the MASS package. We used negative binomial errors distribution for count data, as data showed a great overdispersion. Through dredge function from the MuMIn package we tested all possible combinations of variables included in full model. To identify which of these factors were most conclusive for changes in abundance of functional groups we used the Akaike's Information Criteria of Second Order (AICc), which is suitable for small samples and where the best model is indicated by the lower value of AICc (Burnham et al 2011). All these analysis were performed within the R environment (R Development Core Team 2015).

3. Results

We found 14,671 individuals from tree-shrub layer in 3ha of Cerrado vegetation, spread into 174 species and 51 families. Among them, 10,866 individuals belongs to those 34 species which made up 74,06% of the total abundance of community. PERMANOVA ($p=0.0002$) and PCA based on functional traits showed that this community has three distinguishable functional groups (Table 2, Figure. 2). For detailed functional traits values of species and their respective classification in functional groups, please check Appendix S1. Appendix S2 lists all information about abundance of groups as well environmental characteristics from plots used in this analysis.

Table 2. p-values from PERMANOVA for three distinguishable plant functional groups from Cerrado at Paraopeba Reserve, Minas Gerais. (* indicates $p \leq 0,05$).

	Al-resistant	Dry	Legumes
Al-resistant	1	0.037*	0.0004*
Dry	0.037*	1	0.0063*
Legumes	0.0004*	0.0063*	1

Niche overlap analysis demonstrated that environmental factors may affect the distribution and overlap between plant functional groups. As shown in Table 3, each group pair had highest overlap at a specific habitat condition or resource. Al-resistants and dry species were more overlapped at an inorganic N gradient, whereas cation exchange capacity was the gradient along which Al-resistants strongly overlapped with legumes. On the other hand, legumes and dry species had greater niche overlap at a canopy openness gradient. Figures illustrating the niche overlapping between all combinations are available on Appendix S3.

Table 3. Niche overlap values (NO_k) between pairs of three functional groups of Cerrado vegetation at Paraopeba Reserve, Minas Gerais. pH, CEC (cation exchange capacity), inorganic N and canopy openness are environmental axis along which individuals of groups were found.

	Al-resistant vs. Dry	Al-resistant vs. Legumes	Legumes vs. Dry	Community
pH	0.568	0.743	0.627	0.534
CEC	0.484	0.859	0.611	0.484
Inorganic N	0.823	0.681	0.698	0.606
Canopy openness	0.479	0.618	0.818	0.479

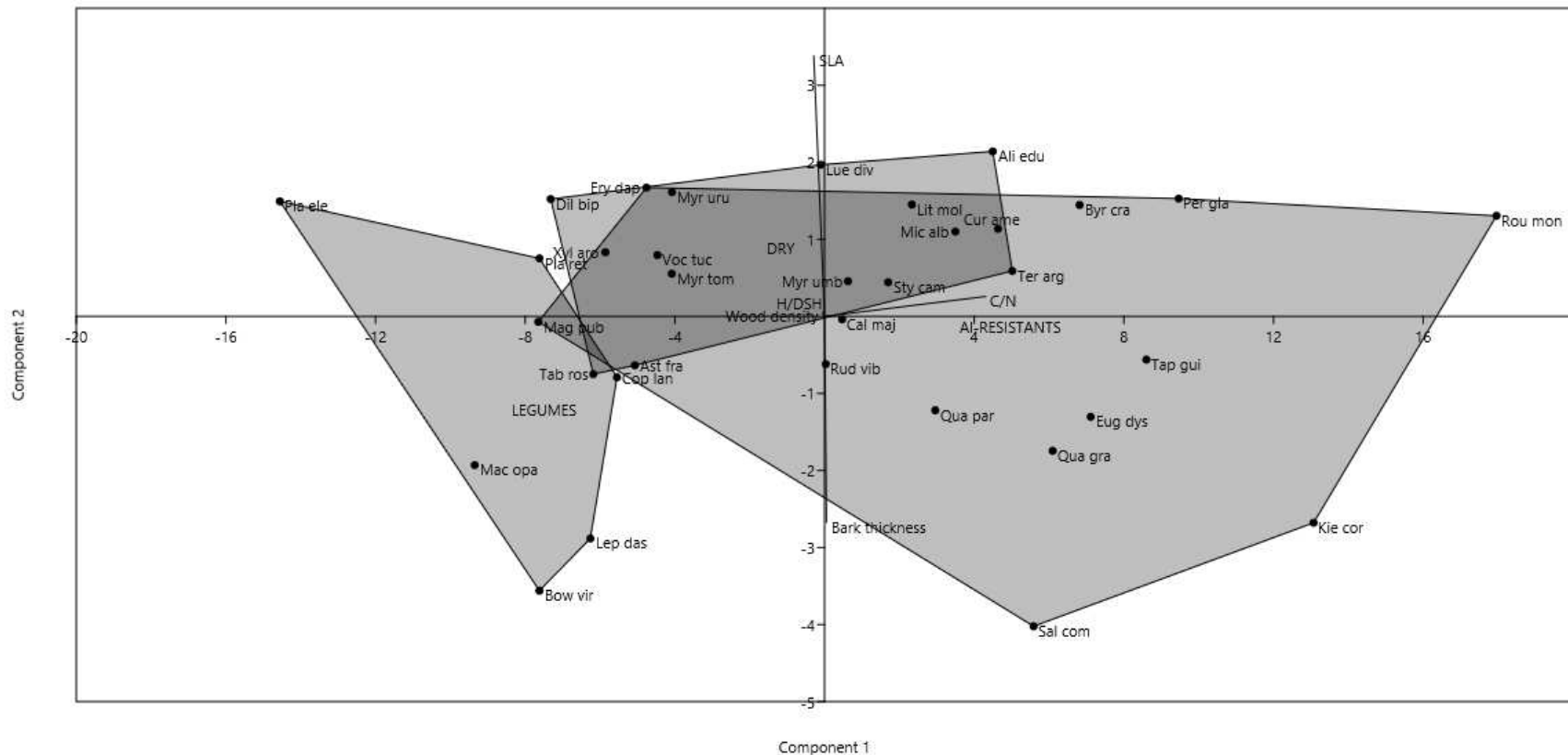


Figure 2. Ordination of 34 most representative plant species for Cerrado community of Paraopeba, Minas Gerais, along two main axes of PCA. (SLA = specific leaf area, C/N = carbon and nitrogen ratio, H/DSH = maximum height and maximum diameter ratio, Wood density = wood density as cited by Chave et al (2009), Bark thickness = width of bark in stems of third order, AL-RESISTANTS = functional group comprising aluminium-resistant species, LEGUMES = functional group of legume species, DRY = functional group which assembly species from tropical dry forests. Full name of species is available on Appendix S1.

The best model according to AICc for Al-resistants indicated that only CEC and inorganic N amount are important to define the abundance of this group (Figure 3, Table 4). Abundance of species from tropical dry forests was defined by pH and canopy openness, as well by the abundance of Al-resistant species (Figure 4, Table 4). The canopy openness and dry species' abundance are the factors that best explain variation in abundance of legumes (Figure 5, Table 4).

Table 4. Results from GLMs for effects of environment and distinct functional groups on abundance of plant functional groups. (pH = pH, CEC = cation exchange capacity ($\text{cmol}_c\text{dm}^{-3}$), InorgN = inorganic nitrogen (mg.kg^{-1}), CpyOpen = % canopy openness, Al-resistants = number of individuals of functional group which assemble aluminium-resistant species, Dry = number of individuals of species from tropical dry forests, Legumes = number of individuals of legume species). Only the best model is showed for each group. Values indicate coefficient estimates and standard errors.

	pH	CEC	InorgN	CpyOpen	Al-resistants	Dry	Legumes	AICc	weight
Al-resistants		-0.197 (0.045)***	-0.002 (0.0006)***					249.7	0.258
Dry	0.655 (0.118)***			-0.115 (0.010)***	0.007 (0.001)***			193.3	0.58
Legumes				-0.073 (0.018)***		-0.014 (0.004)***		174.7	0.179

P-values: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '*' 0.05 '.'

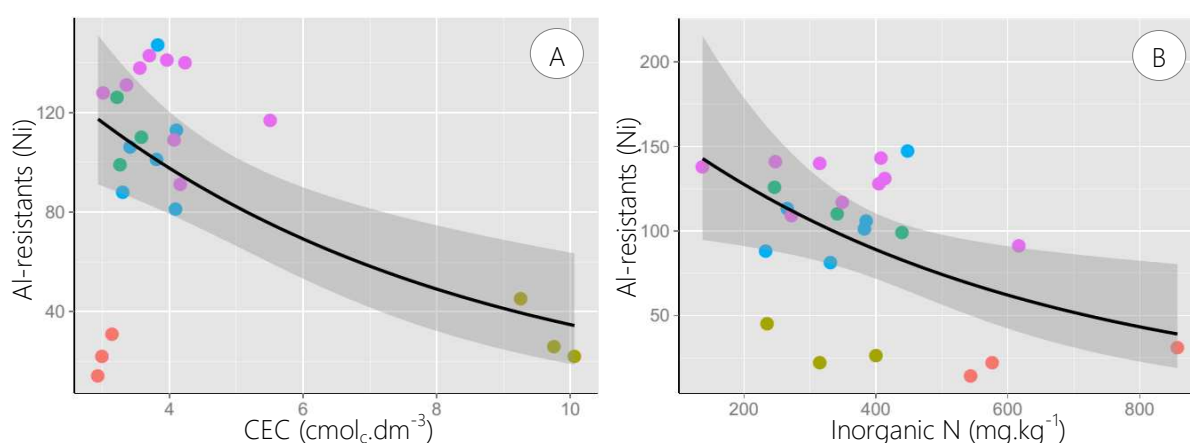


Figure 3. Graphs of the best model for abundance of Al-resistant functional group at Cerrado of Paraopeba Reserve.

● Dystrophic woodland ● Mesotrophic woodland, ● Savanna on dystrophic Cambisol, ● Savanna on Yellow Latosol and ● Savanna on Red Yellow Latosol.

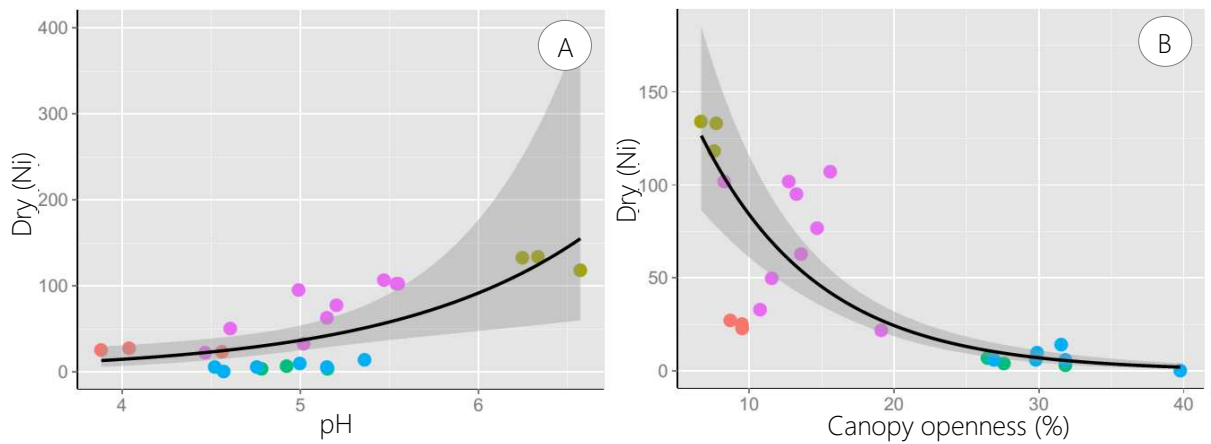


Figure 4. Graphs of the best model for abundance of species from tropical dry forests in relation to environment and abundance of another functional groups at Cerrado of Paraopeba Reserve.

● Dystrophic woodland ● Mesotrophic woodland,
 ● Savanna on dystrophic Cambisol, ● Savanna on Yellow Latosol and ● Savanna on Red Yellow Latosol.

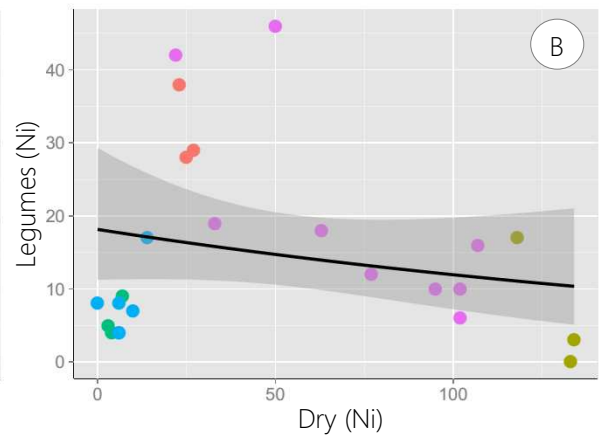
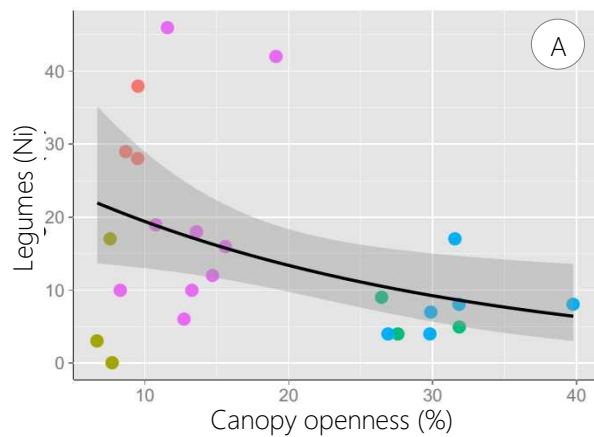
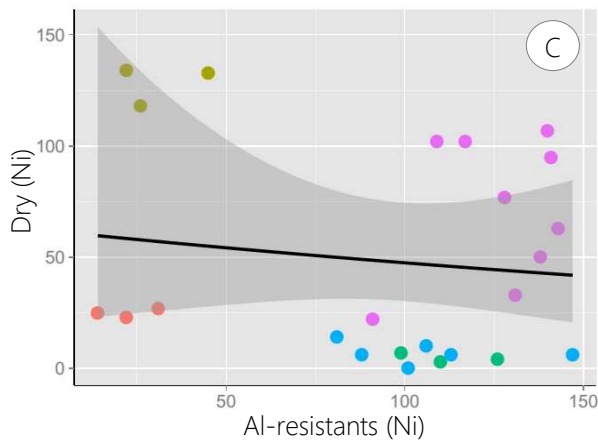


Figure 5. Graphs of the best model for abundance of legume functional group in response to environmental conditions and abundance of another functional groups (al-resistants and dry species).

● Dystrophic woodland ● Mesotrophic woodland, ● Savanna on dystrophic Cambisol, ● Savanna on Yellow Latosol and ● Savanna on Red Yellow Latosol.

4. Discussion

Our results demonstrated that the plant traits used in the analysis of functional groups were consistent for distinction of the three groups suggested a priori. Since these traits are related to main description of Cerrado habitats, where nutrient status of soil imposes strong stress and determines different uses of resources (Pérez-Harguindeguy et al 2013), it appears to be the worthy subject for future functional diversity studies of these communities. Revealing how plant traits vary on habitat gradients and how ecological processes may mediate such variation is important for understanding plant community assembly (Kang et al 2014).

According to niche theory, environmental conditions are the main factor which hinders species without certain traits from occurring in local communities (Lambers et al 2012), so that different habitat characteristics may play a kind of role in selecting different ecological strategies. While dry species were positively related to pH and negatively related to canopy openness, both of them being good indicators of soil fertility, species into Al-resistant group show lower abundance in soils with more cation exchange capacity and high levels of inorganic N than in poor soils (Figure 3), which reinforces the idea about niche partitioning between different ecological strategies along a fertility gradient (Grime 2001). This is probably the oldest idea about community assembly in Cerrado (Goodland and Pollard 1973), but for the first time we demonstrated which environmental variables are critical in distribution of its species from the perspective of functional traits and functional groups. Al-resistant seems to illustrate a good example of trade-off between resistance to stress and competition ability (Grime 2001), once investment in mechanisms of aluminium resistance on poor soils may reduce competition ability onto fertile soils. For this ecological strategy, abiotic factors appear to be more selective than the biotic ones.

However, biotic factors also act as important forces that constrain species distribution, even though the outcome of which depends on abiotic scenario (Thorpe et al 2011). Under conditions of greater soil fertility, competition may play the strongest effect on species abundance (Pugnaire and Luque 2001). Legumes and dry species were negatively related, and Al-resistant decreased with increasing cation exchange capacity, a proxy for soil fertility (Carvalho and Batalha 2013), which reinforces the high competitive ability of dry species.

Except for the inorganic N gradient, in which N₂ fixation makes legumes independent, the highest niche overlap indices along environmental gradients (pH, cation exchange capacity and canopy openness) were found for the pairs involving legumes. Also, legumes suffered the less evident influence of environmental characteristics and had the highest range of distribution, while resistant aluminum were related to poor and acid soils and dry species were more prevalent on soils with higher pH and lower light availability. So, our results show an antagonism between Al-resistants and dry species, while suggesting legumes as group with greater plasticity among these three ones. Of course, biotic factors which may affect the degree to which the distribution of the groups are overlapped (e.g. competition) should be directly evaluated, but we have now showed from the perspective of resource availability and stress tolerance what are the environmental preferences of each functional group of Cerrado plants.

Although species from different functional groups may be matched in isolated aspects of their environmental adaptation strategies (like aluminium resistance shared by Al-resistants and legumes or shade tolerance shared by dry and legumes), the distinctness of functional groups reveals a more consistent pattern of plant response to environmental variations (Lavorel and Garnier 2002), adding evidence of functional traits as supporters of important mechanisms for coexistence of different ecological strategies (Ratnam et al 2008, Souza et al 2011) in Cerrado.

5. References

- A.P.G. [= Angiosperm Phylogeny Group] III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, 161: 105-121.
- BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. 2008. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, v.23, n.3, p.451-471.
- BRESHEARS, D. D.; LUDWIG, J. A. 2010. Near-ground solar radiation along the grassland–forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. **Austral Ecology**, v.35, p.31-40.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.65, p.23–35.
- CARVALHO, G. H.; BATALHA, M. A. 2013. The drivers of woody species richness and density in a Neotropical savannah. **Biology Letters**, DOI: 10.1098/rsbl.2013.0412

- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v.12, p.351-366.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de Comunidades. **Biota Neotropica**, v.9, n.3, p.93-101.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.14, p.205-216.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; ter STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; van der HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.335-380.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, n.11, p.646-655.
- FERGUSON, B. J.; LIN, M. H.; GRESSHOFF, P. M. 2013. Regulation of legume nodulation by acidic growth conditions. **Plant Signaling & Behavior**, v.8, n.3, e23426, DOI: 10.4161/psb.23426.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999. 36p.
- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v.15, p.97-108.
- GOODLAND, R.; POLLARD, R. 1973. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **The Journal of Ecology**, v.61, n.1, p.219-224.
- GOODLAND, R.; POLLARD, R. 1973. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **The Journal of Ecology**, v.61, n.1, p.219-224.
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. Chichester: John Wiley & Sons, 2nd ed., 2001. 417p.
- HARIDASAN, M.; PAVIANI, T. I.; SCHIAVINI, I. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. **Plant and Soil**, v.94, p.435-437.
- JANSEN, S.; BROADLEY, M.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. 2002. Aluminium hyperaccumulation in angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **Botanical Review**, v.68, p.235-269.
- KANG, M.; CHANG, S. X.; YAN, E.; WANG, X. 2014. Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. **Journal of Vegetation Science**, v.25, p.703-714.
- KOCHIAN, L. V.; PIÑEROS, M. A.; HOEKENGA, O. A. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant and Soil**, v.274, p.175-195.

- KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. O. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v.322, p.580-582.
- LAMBERS, J. H. R.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; LEVINE, J. M.; MAYFIELD, M. M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics**, v.43, p.227–248.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v.16, p.545-556.
- MAGNAGO, L. F. S.; EDWARDS, D. P.; EDWARDS, F. A.; MAGRACH, A.; MARTINS, S. V.; LAURANCE, W. F. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v.102, p.475–485.
- McGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; EIHER, E.; WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v.21, n.4, p.178-185.
- MESSIER, J.; MCGILL, B. J.; LECHOWICZ, M. J. 2011. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology Letters**, v13, p838–848.
- MITTERMEIER, R. A.; GIL, P. R.; HOFFMAN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C. G.; LAMOEUX, J.; FONSECA, G. A. B. **Hotspots Revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Conservation International: The University of Chicago Press, 2005, 392p.
- MOUILLOT, D.; STUBBS, W.; FAURE, M.; DUMAY, O.; TOMASINI, A.; WILSON, J. B.; DO CHI, T. 2005. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. **Oecologia**, v.145, p.345–353.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, A. F.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRA-NETO, J. A. A. 2012. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. **Edinburgh Journal of Botany**, v.69, n.1, p.1-27.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; JARENKOW, J. A.; RODAL, M. J. N. 2006. Floristic relationships of Seasonally Dry Forests of Eastern South America based on tree species distribution patterns. p.151-184. *In*: PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A.; LEWIS, G. P. (Eds.). **Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation**. The Systematics Association Special volume Series 69, CRC Press – Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida, USA, 504p.
- PAINE, C. E. T. et al. 2015. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. **Journal of Ecology**, v.103, n.4, p.978-989.
- PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v.8, n.2, p.213-220.

- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; SÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E. J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; de VOS, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPESON, K.; MORGAN, H. D.; ter STEEGE, H.; van der HEIDJEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, L.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAYER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v.61, n.3, p.167-234.
- PUGNAIRE, F. I.; LUQUE, M. T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, v.93, n.1. p.42-49.
- R Development Core Team. 2015. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.
- RATNAM, J., SANKARAN, M.; HANAN, N. P.; GRANT, R. C.; ZAMBATIS, N. 2008. Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: variation and functional significance. *Oecologia*, v.157, n.1, p.141-151.
- RUGGIERO, P.G.C.; BATALHA, M. A.; PIVELLO, V. R.; MEIRELLES, S. T. 2002. Soil-vegetation relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, v.160, p.1-16.
- SILVA JUNIOR, M. C. **Composição florística, estrutura e parâmetros fitossociológicos do cerrado e sua relação com solo na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba, MG**. 1984. 130p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 1984.
- SILVA, D. M.; BATALHA, M. A.; CIANCIARUSO, M. V. Influence of fire history and soil properties on plant species richness and functional diversity in a neotropical savanna. *Acta Botanica Brasilica*, v.27, n.3, p.490-497.
- SOUZA, J. P.; PRADO, C. H. B. A.; ALBINO, A. L. S.; DAMASCOS, M. A.; SOUZA, G. M. 2011. Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species. *Plant Ecology*, v.212, p.11-19.
- THORPE, A. S.; ASCHEHOUG, E. T.; ATWATER, D. Z.; CALLAWAY, R. M. 2011. Interactions among plants and evolution. *Journal of Ecology*, v.,99, p.729-740.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, v.89, n.8, p.2290-2301.
- VITOUSEK, P. M.; HOOPER, D. U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. p.3-14. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (Eds.). **Biodiversity and ecosystem function**. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

6. Supporting information

Appendix S1. Functional traits values of 34 species averaged from five individuals at Cerrado at Paraopeba, Minas Gerais. (Al-resistants = functional group which assemble aluminium-resistant species, Dry = species from tropical dry forests, Legumes = legume species, SLA = specific leaf area ($\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$), Hmax/Dmax = maximum height/maximum diameter ratio, C/N = carbon : nitrogen ratio, Bark = bark thickness (mm), Wood = wood density ($\text{mg}.\text{mm}^{-3}$), NiTotal = individuals of species at whole community, %abund = relative abundance of the species). Wood density is the only trait not averaged, once it was gathered from an online database (Chave et al 2009).

Code	Species	Family	Functional group	SLA	Hmax/Dmax	C/N	Bark	Wood	NiTotal	%abund
Ali edu	<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	dry	7.41	0.43	32.54	0.86	0.76	1981	0.1350
Ast fra	<i>Astronium fraxinifolium</i>	Anacardiaceae	dry	5.25	0.97	22.81	1.68	0.82	159	0.0108
Bow vir	<i>Bowdichia virgilioides</i>	Leguminosae	legumes	3.01	0.54	20.08	3.30	0.79	163	0.0111
Byr cra	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	Al-resistants	7.21	0.27	34.84	1.94	0.58	370	0.0252
Cal maj	<i>Callisthene major</i>	Vochysiaceae	Al-resistants	5.41	0.47	28.37	1.44	0.73	195	0.0133
Cop lan	<i>Copaifera langsdorffii</i>	Leguminosae	legumes	4.91	0.48	22.30	1.44	0.60	128	0.0087
Cur ame	<i>Curatella americana</i>	Dilleniaceae	Al-resistants	6.96	0.39	32.64	1.91	0.65	139	0.0095
Dil bip	<i>Dilodendron bipinnatum</i>	Sapindaceae	dry	8.38	0.79	20.76	1.94	0.69	101	0.0069
Ery dap	<i>Erythroxylum daphnites</i>	Erythroxylaceae	Al-resistants	7.80	0.35	23.29	1.21	0.71	449	0.0306
Eug dys	<i>Eugenia dysenterica</i>	Myrtaceae	Al-resistants	5.27	0.35	34.99	3.95	0.73	378	0.0258
Kie cor	<i>Kielmeyera coriacea</i>	Clusiaceae	Al-resistants	3.52	0.47	40.83	4.52	0.29	269	0.0183
Lep das	<i>Leptolobium dasycarpum</i>	Leguminosae	legumes	4.96	0.58	21.55	4.81	0.78	197	0.0134
Lit mol	<i>Lithraea molleoides</i>	Anacardiaceae	dry	7.00	0.55	30.34	1.24	0.51	111	0.0076
Lue div	<i>Luehea divaricata</i>	Malvaceae	dry	9.05	0.76	28.03	2.78	0.56	461	0.0314
Mac opa	<i>Machaerium opacum</i>	Leguminosae	legumes	5.01	0.54	18.48	3.04	0.80	109	0.0074
Mag pub	<i>Magonia pubescens</i>	Sapindaceae	Al-resistants	6.70	1.06	20.31	2.36	0.77	251	0.0171
Mic alb	<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	Al-resistants	6.01	0.40	31.45	0.66	0.61	948	0.0646

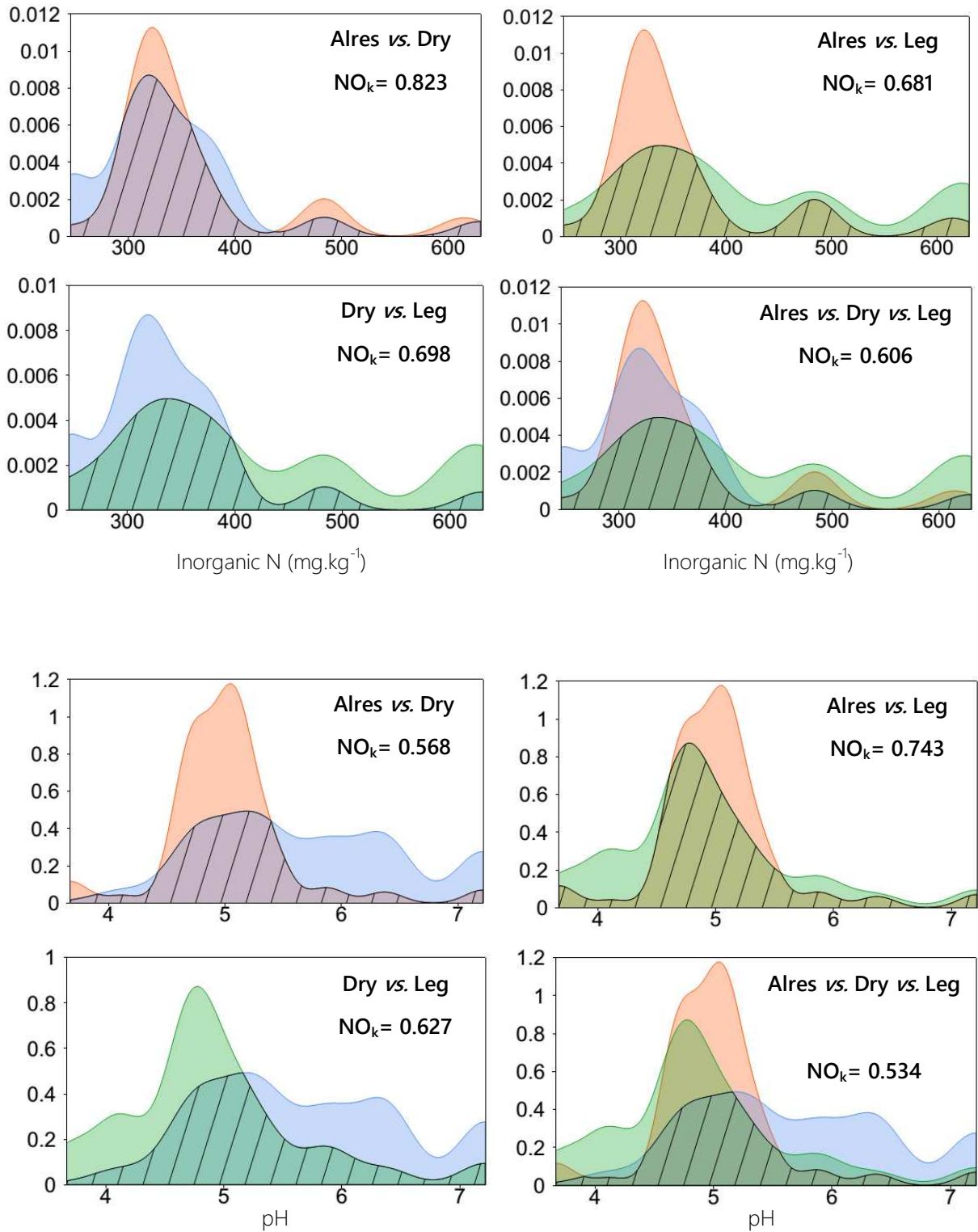
Appendix S1, cont.

Code	Species	Family	Functional group	SLA	Hmax/Dmax	C/N	Bark	Wood	NiTotal	%abund
Myr uru	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Anacardiaceae	dry	8.13	0.50	23.99	1.80	1.00	207	0.0141
Myr tom	<i>Myrcia tomentosa</i>	Myrtaceae	dry	6.36	0.84	23.88	1.26	0.80	203	0.0138
Myr umb	<i>Myrsine umbellata</i>	Primulaceae	Al-resistants	6.11	0.59	28.57	1.55	0.49	372	0.0254
Per gla	<i>Pera glabrata</i>	Peraceae	Al-resistants	6.09	0.52	37.44	0.65	0.67	559	0.0381
Pla ret	<i>Plathyenia reticulata</i>	Leguminosae	legumes	7.72	0.60	20.40	2.32	0.49	67	0.0046
Pla ele	<i>Platypodium elegans</i>	Leguminosae	legumes	8.59	0.49	13.51	1.55	0.75	452	0.0308
Qua gra	<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	Al-resistants	4.52	0.46	33.92	3.61	0.63	405	0.0276
Qua par	<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	Al-resistants	5.83	0.33	30.86	4.12	0.63	372	0.0254
Rou mon	<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	Al-resistants	5.95	0.48	45.93	1.66	0.73	227	0.0155
Rud vib	<i>Rudgea viburnoides</i>	Rubiaceae	Al-resistants	4.98	0.45	27.90	1.79	0.64	244	0.0166
Sal com	<i>Salvertia convallariodora</i>	Vochysiaceae	Al-resistants	3.58	0.20	33.32	6.03	0.65	37	0.0025
Sty cam	<i>Styrax camporum</i>	Styracaceae	Al-resistants	5.97	0.36	29.63	1.49	0.34	241	0.0164
Tab ros	<i>Tabebuia roseo-alba</i>	Bignoniaceae	dry	5.82	0.83	21.72	2.47	0.78	65	0.0044
Tap gui	<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	Al-resistants	3.90	0.39	36.42	1.15	0.46	368	0.0251
Ter arg	<i>Terminalia argentea</i>	Combretaceae	dry	5.88	0.54	32.96	1.47	0.81	232	0.0158
Voc tuc	<i>Vochysia tucanorum</i>	Vochysiaceae	Al-resistants	6.79	0.39	23.51	1.37	0.48	101	0.0069
Xyl aro	<i>Xylopia aromatica</i>	Annonaceae	Al-resistants	7.31	0.52	22.15	1.83	0.56	305	0.0208
Total										0.7406

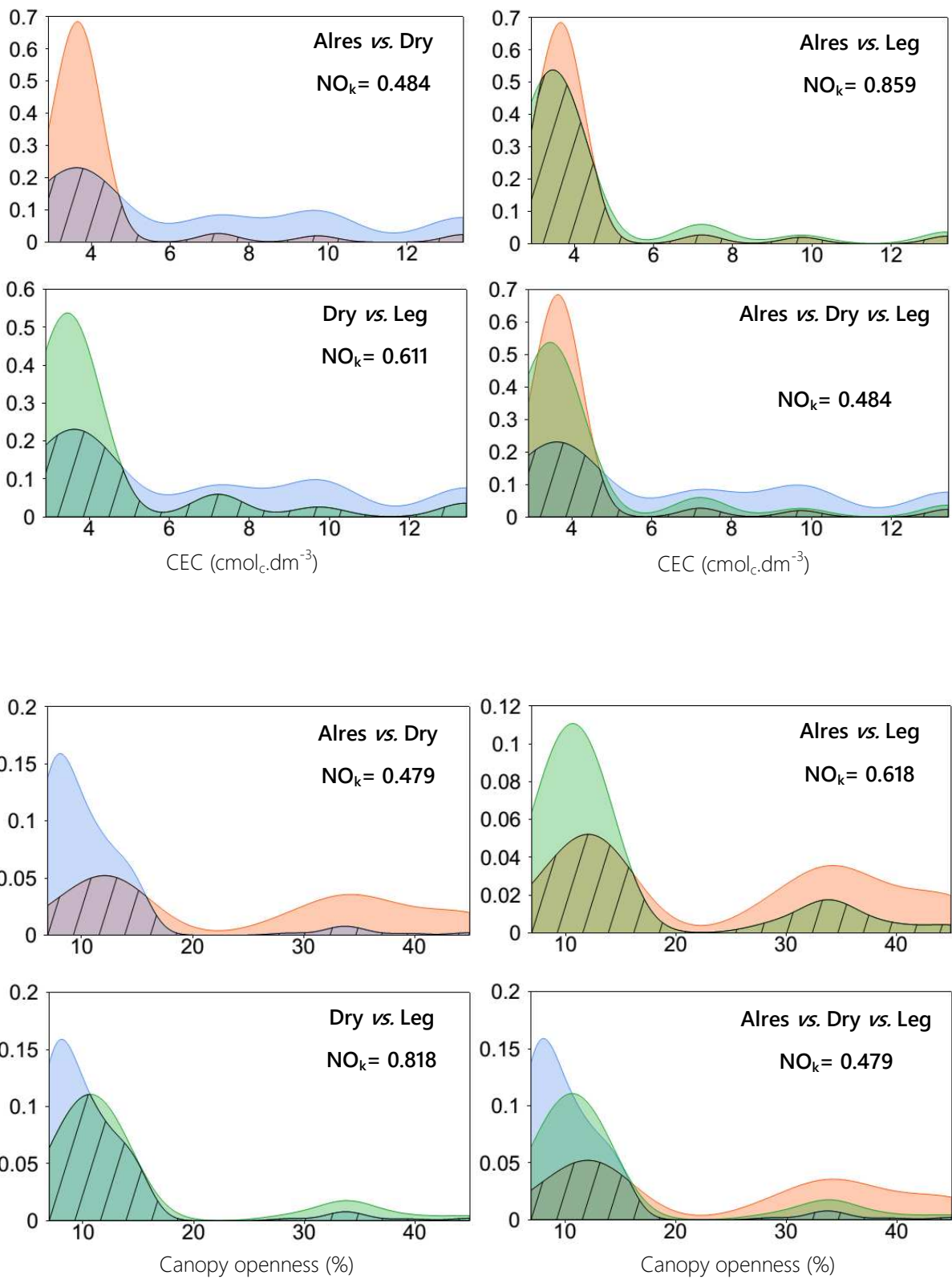
Appendix S2. Abundance of three plant functional groups and environmental variables from 24 plots at Cerrado at Paraopeba, Minas Gerais. (pH = pH, CEC = cation exchange capacity ($\text{cmol}_c\text{dm}^{-3}$), InorgN = inorganic nitrogen (mg.kg^{-1}), CpyOpen = % canopy openness, Al-resistants = functional group which assemble aluminium-resistant species, Dry = species from tropical dry forests, Legumes = legume species, Ni = number of individuals, %abund = relative abundance).

Plot	Habitat	Al-resistants		Dry		Legumes		pH	CEC	InorgN	CpyOpen
		Ni	%abund	Ni	%abund	Ni	%abund				
p6	CD	14	0.209	25	0.373	28	0.418	3.88	2.93	543.959	9.51
p8	CD	22	0.265	23	0.277	38	0.458	4.56	2.99	576.509	9.54
p10	CD	31	0.356	27	0.310	29	0.333	4.04	3.14	856.966	8.70
p21	CM	26	0.161	118	0.733	17	0.106	6.57	9.75	400.415	7.60
p23	CM	45	0.253	133	0.747	0	0.000	6.25	9.26	235.142	7.74
p25	CM	22	0.138	134	0.843	3	0.019	6.33	10.06	315.307	6.69
p36	Cxb	110	0.932	3	0.025	5	0.042	5.15	3.58	341.675	31.85
p38	Cxb	99	0.861	7	0.061	9	0.078	4.92	3.26	439.940	26.47
p40	Cxb	126	0.940	4	0.030	4	0.030	4.78	3.21	246.615	27.60
p46	LA	147	0.936	6	0.038	4	0.025	4.52	3.82	448.287	26.91
p48	LA	113	0.890	6	0.047	8	0.063	4.76	4.1	265.729	31.84
p50	LA	101	0.927	0	0.000	8	0.073	4.57	3.81	382.916	39.76
p51	LA	81	0.723	14	0.125	17	0.152	5.36	4.09	331.429	31.56
p53	LA	88	0.898	6	0.061	4	0.041	5.15	3.3	233.073	29.81
p55	LA	106	0.862	10	0.081	7	0.057	5.00	3.41	385.352	29.87
p61	LVA	131	0.716	33	0.180	19	0.104	5.02	3.36	413.875	10.77
p63	LVA	138	0.590	50	0.214	46	0.197	4.61	3.56	137.218	11.58
p65	LVA	91	0.587	22	0.142	42	0.271	4.47	4.16	617.045	19.12
p66	LVA	117	0.520	102	0.453	6	0.027	5.55	5.51	349.211	12.74
p68	LVA	140	0.532	107	0.407	16	0.061	5.47	4.23	314.867	15.60
p70	LVA	128	0.590	77	0.355	12	0.055	5.20	3.01	404.840	14.71
p71	LVA	109	0.493	102	0.462	10	0.045	5.54	4.07	271.947	8.30
p73	LVA	143	0.638	63	0.281	18	0.080	5.15	3.7	407.728	13.60
p75	LVA	141	0.573	95	0.386	10	0.041	4.99	3.96	247.818	13.28

Appendix S3. Niche overlap (NO_k) between plant functional groups at Cerrado of Paraopeba Reserve. Graphs illustrates abundance of functional groups on environmental gradients along which plants were found. NO_k is based on kernel density function. (pH = pH, CEC = cation exchange capacity ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$), InorgN = inorganic nitrogen ($\text{mg}.\text{kg}^{-1}$), CpyOpen = % canopy openness, Alres = functional group which assemble aluminium-resistant species, Dry = species from tropical dry forests, Leg = leguminous species).



Appendix S3, cont.



COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA E USO DE RECURSOS POR GRUPOS FUNCIONAIS DE PLANTAS NO CERRADO

1. Introdução

A compreensão dos fatores que determinam a distribuição das espécies de florestas e savanas tem importantes implicações para o manejo destes ecossistemas, especialmente sob a perspectiva da sua resposta a distúrbios naturais e antrópicos e alterações no clima (Hoffmann et al 2012). Embora a ocorrência de formações florestais e savânicas em escala global seja associada a padrões climáticos, no Cerrado manchas de vegetação com diferentes densidades de árvores ocorrem sob as mesmas condições de sazonalidade na temperatura e precipitação (Neri et al 2012, Dantas et al 2013). Assim, o entendimento deste gradiente de fisionomias, que varia de campos com arbustos dispersos a matas fechadas (Goodland 1971, Castro e Kauffman 1998, Oliveira-Filho e Ratter 2002), deve considerar fatores ambientais atuantes em escala regional e local.

A vegetação nos ecossistemas de Cerrado pode ser resultante da atuação do fogo (Dantas et al 2013) e das características químicas e físicas do solo (Goodland e Pollard 1973, Assis et al 2011, Neri et al 2012), onde a composição de espécies é resultado da atuação destes fatores em diferentes escalas espaciais e temporais (Mouillot et al 2013). Sua vegetação se estabelece tipicamente em solos antigos, distróficos, com baixo pH, alto teor de alumínio (Goodland e Pollard 1973, Furley e Ratter 1988, Motta et al 2002) e variável grau de retenção de água (Bustamante et al 2004, Assis et al 2011). Considerando esta variação ambiental, é suposto indicar grupos funcionais pela junção de espécies com respostas ecológicas similares (Díaz e Cabido 2001, Lavorel e Garnier 2002). Neste trabalho, sugerimos a abordagem de três grupos principais, baseados em aspectos ecofisiológicos relacionados às características dos solos: (i) espécies resistentes ao alumínio, que apresentam mecanismos de resistência ao alto teor de Al^{3+} (Haridasan et al 1986, Jansen et al 2002), (ii) espécies leguminosas, devido à sua capacidade de incorporar nitrogênio através de fixação simbiótica (Ferguson et al 2013), e (iii) espécies características de floresta seca com tolerância ao estresse hídrico, que têm grande representatividade nas manchas de solo fértil dentro do ecossistema de Cerrado (Oliveira-Filho e Ratter 2002).

A coexistência entre estas espécies é possível pelos fatores da história de vida que possibilitam a partição de recursos e as diferentes estratégias de sobrevivência (Goodland e Ferri 1979, Jackson et al 1999, Palhares et al 2010). Entre espécies que coexistem, a partição tem sido demonstrada através do uso de isótopos estáveis (Stratton et al 2000, Franco et al 2005, Codron et al 2013). A razão deste uso é que os processos de transferência e transformação dos elementos ao longo dos ciclos biogeoquímicos discriminam os átomos mais pesados, criando diferenças na assinatura isotópica ($\delta\text{‰}$) em cada fase destes processos (Farquhar et al 1989, Martinelli et al 2009). Quando se conhece a assinatura isotópica de dois componentes do ciclo, é possível concluir o quanto a fonte e o dreno do recurso estão relacionadas (Martinelli et al 2009). Recentemente a abordagem de grupos funcionais baseada em isótopos estáveis demonstrou ser um método eficiente para a análise do funcionamento de plantas em nível de comunidade (Werner et al 2012). O $\delta^{13}\text{C}$ mostrou-se uma forte ferramenta na distinção de grupos funcionais de plantas, integrando características estruturais, fenológicas e fisiológicas (Werner e Máguas 2010). Além disso, a aplicação de $\delta^{15}\text{N}$ em comunidades de Cerrado indicou que as espécies compartilham o mesmo habitat utilizando diferentes fontes de nitrogênio (Bustamante et al 2004).

O objetivo deste trabalho foi avaliar como o $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C/N variam entre grupos funcionais de plantas, a fim de detectar o potencial destas variáveis como indicadores de estratégias ecológicas distintas. Assim, analisamos sua relação com (i) traços morfológicos e fisiológicos que subsidiam a definição dos grupos e com (ii) os principais fatores abióticos em diferentes ecossistemas de Cerrado.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional (FLONA) de Paraopeba, Minas Gerais ($19^{\circ}20'\text{S}$, $44^{\circ}20'\text{W}$), que ocupa uma área de 200 ha (Figura 1). De acordo com o Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC 2000), a FLONA é uma Unidade de Conservação para Uso Sustentável que visa garantir o uso múltiplo dos recursos da floresta e a pesquisa científica, com foco principal aos métodos de exploração sustentável das espécies nativas.

O clima da região é do tipo Aw (tropical úmido) segundo Koeppen (IBGE 2007), com verão chuvoso de outubro a março e estação seca de abril a setembro. A temperatura

média anual e a precipitação acumulada anualmente são de 20,9°C e 1328mm, aproximadamente. De acordo com Silva-Júnior (1984) e informações obtidas com antigos funcionários, a vegetação da FLONA de Paraopeba está em regeneração desde o corte raso que sofreu em 1952. Há registros de fogo nos anos de 1960 e 1963, mas, desde então, a área tem sido completamente protegida de queimadas. Por esta razão a influência do fogo não foi incluída em nossas análises (Neri et al 2012).

Os solos são classificados como Cambissolo Amarelo, Latossolo Amarelo, Latossolo Vermelho Amarelo e Latossolo Vermelho, sendo este último em fases distrófica e eutrófica (Embrapa 2006, Neri 2007). Ao longo deste gradiente, quanto mais vermelho e escuro é o solo maior é a biomassa e a densidade da vegetação (Neri et al 2012). Tanto a fase distrófica quanto a eutrófica dos solos vermelhos são influenciadas por material coluvial calcário ou pela alteração *in situ* das rochas calcárias (Neri et al 2012). Os cerrados savânicos, por sua vez, são relacionados a solos amarelos rasos ou profundos (Cambissolo/Latossolo) desenvolvidos de ardósia, uma rocha metamórfica pelítica rica em alumínio e pobre em nutrientes (Neri et al 2012). A forte distinção de características ambientais na área da FLONA de Paraopeba torna este fragmento um sistema adequado para o estudo da relação entre o ambiente e as estratégias de aquisição e uso de recursos por plantas de Cerrado.

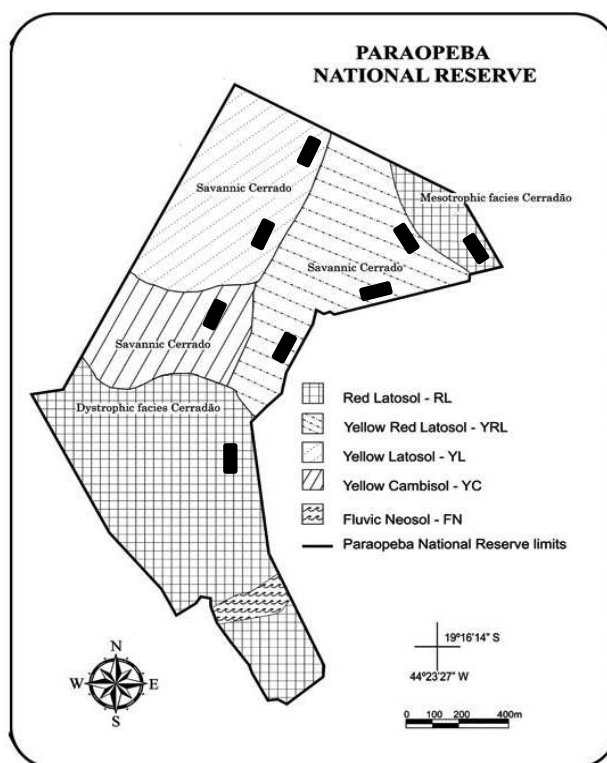


Figura 1. FLONA de Paraopeba, MG: tipos de solo e parcelas em diferentes fisionomias de Cerrado. Adaptado de Neri et al (2012).

2.2. Amostragem de material vegetal e traços funcionais

Estudos anteriores nos indicaram as espécies mais representativas da vegetação do Cerrado de Paraopeba (Ver Capítulo I). Neste artigo deu-se ênfase às 34 espécies que respondem por 74,06% da abundância relativa da comunidade, considerando que são potencialmente capazes de indicar diferenças no uso dos recursos entre os três grupos funcionais propostos: (i) espécies resistentes ao Al^{3+} , (ii) espécies leguminosas e (iii) espécies características de floresta seca. Cada uma das espécies foi representada por cinco indivíduos, selecionados no ambiente em que a espécie apresentou abundância mais expressiva, assegurando-se que não fosse amostrado mais que um indivíduo da mesma espécie numa mesma parcela.

Ramos de indivíduos em boas condições fitossanitárias e estágio de maturidade fisiológica equivalente foram coletados em Março de 2013, durante a estação chuvosa (Cornelissen et al 2003). Consideramos quatro traços funcionais críticos para as estratégias ecológicas em questão, relacionados ao vigor competitivo, uso dos recursos e tolerância ao estresse (Cianciaruso et al 2012, Pérez-Harguindeguy et al 2013) (Tabela 1). Com exceção da densidade da madeira, todos os traços foram mensurados de acordo com os protocolos propostos por Cornelissen et al (2003) e Pérez-Harguindeguy et al (2013). Os valores de densidade da madeira foram obtidos através do The Global Wood Density (GWD) database, subseção Tropical South America (Chave et al 2009).

Tabela 1. Traços funcionais avaliados para espécies de plantas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (*) indica um traço que não foi diretamente aplicado, mas que subsidia o cálculo de uma razão empregada nas análises estatísticas.

Traço	Unidade	Significado funcional
1. Área foliar específica (SLA)	$mm^2 \cdot mg^{-1}$	Relacionado a vários aspectos fisiológicos ligados à aquisição e eficiência no uso dos recursos.
2. Altura máxima (Hmax)*	m	Vigor competitivo e capacidade de persistir no ambiente após distúrbios
3. Diâmetro máximo (Dmax)*	cm	
4. Hmax/Dmax	-	Indica a competitividade considerando o potencial de crescimento horizontal e vertical
5. Espessura da casca	mm	Como característica chave do escleromorfismo oligotrófico, sugere a adaptação da espécie a solos pobres. Quanto mais espessa a casca mais pobre é o solo
6. Densidade da madeira	$mg \cdot mm^{-3}$	Característica chave do trade-off entre a taxa de crescimento e a defesa contra distúrbios

2.3. Análise elementar e isotópica das plantas

Cinco folhas de cada indivíduo foram coletadas durante a estação chuvosa (Março de 2013) e secas em estufa a 70-80°C, com exclusão do pecíolo e das nervuras evidentes. O material seco foi triturado em moinho de esferas para redução a partículas de, no máximo, 40 µm. Para a análise elementar do C e N, 5 µg de amostra foram pesados em balança de precisão (XM 1000 P, Sartorius) e depositadas em cápsulas 5x9 de estanho (EuroVector, Milano).

A razão C/N e a razão dos isótopos estáveis $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ foram determinadas por espectrometria de massa de razão de isótopos estáveis em modo de fluxo contínuo (CF- IRMS), num espectrômetro de massas Isoprime (GV, Reino Unido), acoplado a um Analisador Elementar EuroEA (EuroVector, Itália), que efetua a preparação automática das amostras por combustão de Dumas. Para o C, foram utilizados os materiais de referência IAEA-CH6 e IAEA-CH7. Já para o N foram usados os materiais de referência IAEA-CN1 e USGS-35. A combustão foi feita em excesso de oxigênio ($\text{H}_2\text{O} < 3\text{ppm}$, $\text{C}_n\text{H}_m < 0.5\text{ ppm}$) (Airliquide, Portugal) e gás cromatográfico carregado com hélio (He) ($\text{H}_2\text{O} < 3\text{ppm}$, $\text{O}_2 < 2\text{ppm}$, $\text{C}_n\text{H}_m < 0.5\text{ ppm}$) (Airliquide, Portugal).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ apresentam-se na escala determinada pelo PeeDee Belemnite (PDB), enquanto os valores de $\delta^{15}\text{N}$ se reportam ao ar atmosférico. Todos os valores de δ foram determinados segundo a equação seguinte:

$$\delta^{xx} E = \left(\frac{R_{amostra}}{R_{padrão}} - 1 \right) \times 1000$$

onde xx é a massa atômica do isótopo mais pesado da razão e R expressa a relação entre o isótopo raro e o isótopo mais abundante na amostra e na fonte do elemento de interesse (E). Os valores de R têm notação em delta por mil ($\delta\text{‰}$) (Farquhar et al 1989). As análises foram realizadas no SIIAF (Stable Isotopes and Instrumental Analysis Facility), do Centro de Biologia Ambiental da Faculdade de Ciências de Lisboa, Portugal.

2.4. Caracterização ambiental

Todas as 24 parcelas de 20 x 20m onde foram coletadas amostras de plantas foram caracterizadas quanto à natureza química do solo e da abertura do dossel. As amostras de solo foram coletadas pela homogeneização de 10 subamostras coletadas na borda de um

círculo com raio de 5 m centralizado na parcela, em profundidade de 0-10 cm. Para análise química, as amostras foram secas ao ar e peneiradas. Avaliamos características pedológicas indicativas de fertilidade (capacidade de troca catiônica e quantidade de nitrogênio total) e estresse para as plantas. O nitrogênio inorgânico foi obtido pela soma de nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_3), determinados por análise colorimétrica. A disponibilidade de Al^{3+} no solo, considerada uma efetiva fonte de estresse para as plantas (Haridasan 2008), foi determinada por extração em KCl 1,0 mol/L. Todas as variáveis foram determinadas no Laboratório de Solos da Universidade Federal de Viçosa, segundo os métodos descritos pela Embrapa (1997).

A abertura do dossel foi determinada por meio de fotografias hemisféricas (Anderson 1964, Breshears e Ludwig 2010). Em subparcelas de 10 x 10m, as imagens foram obtidas por uma câmera digital Nikon Coolpix 5700 com extensor Nikon UR-E12 e objetiva olho-de-peixe Nikon FC-E9, apoiada a 1,5m do chão por um tripé. As fotografias foram realizadas em condições de céu encoberto ou nas últimas horas do dia, com ausência de luz direta (Jonckheere et al 2004), entre o meio e o fim da estação chuvosa, quando a cobertura das copas é máxima e a luz pode se tornar um fator limitante para as plantas. Para cada parcela foram tomadas imagens com três exposições diferentes (-1.3, 0.0, +1.3), para escolha daquela com maior contraste e melhor representação da estrutura do dossel. As imagens foram analisadas com o software Gap Light Analyzer® (GLA) (Frazer et al 1999). Para cada parcela de 20 x 20m, a abertura do dossel foi obtida pela média entre quatro subparcelas de 10 x 10 m.

2.5. Análise dos dados

Foram criados GLMs (Generalized Linear Models, família de erros Gaussian) para avaliar a diferença dos valores de C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre os grupos funcionais e a relação entre estas variáveis. Após análises exploratórias os valores da espécie *Roupala montana* foram excluídos devido à forma como sua discrepância tendenciou os demais resultados, especialmente no que se refere ao $\delta^{15}\text{N}$. Até o momento sugerimos que seja mais adequado tratar esta espécie como um grupo funcional à parte, uma vez que sua assinatura de ^{15}N indica o uso de uma fonte distinta de nitrogênio.

Utilizamos a seleção de modelos para indicar quais traços funcionais estão relacionados à C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, bem como para investigar qual o efeito de fatores abióticos sobre a C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das plantas. Para o primeiro caso foram construídos GLMs (família

de distribuição de erros Gaussian), com o SLA, densidade da madeira, razão altura:diâmetro e espessura da casca. Para o segundo caso foram construídos GLMMs (Generalized Linear Mixed Models) com a capacidade de troca catiônica (CEC, cation exchange capacity), pH, nitrogênio total, nitrogênio inorgânico, abertura do dossel e grupo funcional como variáveis preditoras. Os GLMMs foram criados utilizando a função lmer do pacote lme4, com distribuição de erros Gaussian (24 parcelas, n=100 observações), com as variáveis citadas como efeito fixo e as parcelas como efeito aleatório. Através da função dredge do pacote MuMIn foram testadas todas as combinações possíveis das variáveis incluídas no modelo global, onde os fatores mais decisivos para a C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram identificados através da abordagem teórica AICc (Akaike's Information Criteria of Second Order), que aponta o melhor modelo pelo menor valor de AICc (Burnham et al 2011). Todas as análises foram realizadas na plataforma R versão 3.1.2 (R Development Core Team 2015).

3. Resultados

Os resultados indicam diferenças consistentes na C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos grupos funcionais. Cada um dos grupos apresenta uma C/N distinta, enquanto a $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ distingue as espécies resistentes ao Al^{3+} daquelas que são características de floresta seca e das leguminosas, que não diferem entre si (Figura 2). A amplitude de valores de $\delta^{13}\text{C}$ do primeiro grupo sugere que as plantas resistentes ao estresse causado pelo Al^{3+} têm a habilidade de se estabelecer em condições ambientais mais heterogêneas que as espécies dos outros dois grupos, com a capacidade de realizar fotossíntese em condições favoráveis, quando há maior discriminação de ^{13}C e empobrecimento das plantas (valores mais negativos), ou sob limitação da fotossíntese imposta por algum fator ambiental, o que gera enriquecimento das plantas e valores mais positivos de $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 2B). As espécies leguminosas e tolerantes à seca apresentaram valores mais enriquecidos em ^{13}C , o que demonstra que estes grupos são mais conservativos no uso da água que as espécies resistentes ao Al^{3+} (Figura 2B). A amplitude de valores de $\delta^{15}\text{N}$ sugere que as espécies de floresta seca são as que exploram a maior diversidade de fontes de nitrogênio nos ecossistemas de Cerrado (Figura 2C).

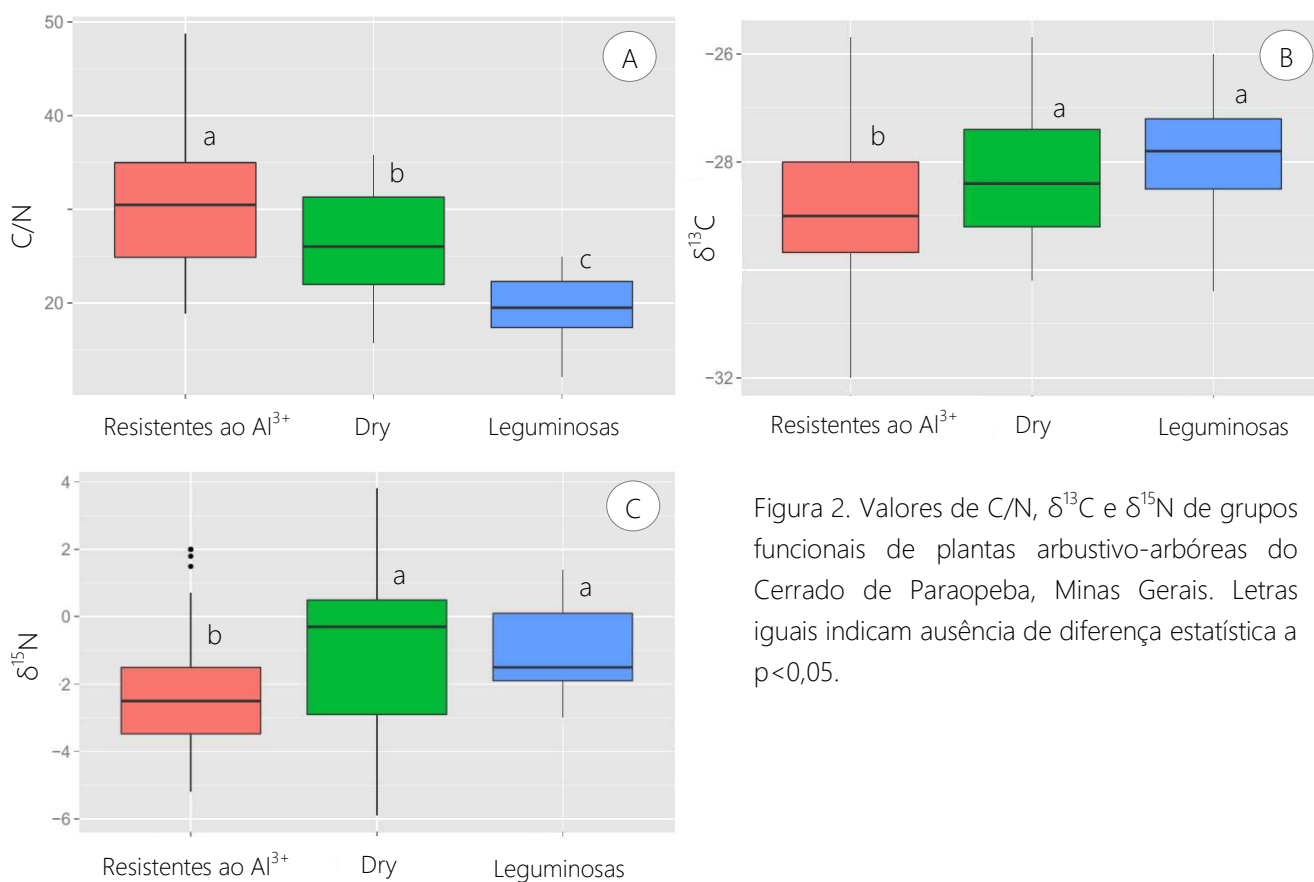


Figura 2. Valores de C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de grupos funcionais de plantas arbustivo-arbóreas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. Letras iguais indicam ausência de diferença estatística a $p < 0,05$.

Houve relação significativa entre o $\delta^{13}\text{C}$ e o $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 3A). A menor proporção de ^{13}C indica que plantas que utilizam uma fonte de nitrogênio empobrecida em ^{15}N estão em condições mais favoráveis à fotossíntese, ao passo que as espécies que se encontram em circunstâncias de limitação à fotossíntese (i.e. maior proporção de ^{13}C) utilizam o nitrogênio enriquecido em ^{15}N que já sofreu altas taxas de fracionamento no ecossistema (Figura 3A). Este padrão demonstra um antagonismo entre as espécies resistentes ao Al^{3+} e as plantas de floresta seca, e sugere que os mecanismos de resistência não comprometem a produtividade das espécies capazes de tolerar o Al^{3+} do solo. As leguminosas encontram-se em condições fotossintéticas intermediárias e com valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre -3‰ e 1,4‰, o que indica que a fixação de N_2 atmosférico é um dos processos de incorporação de nitrogênio ao sistema. A C/N apresentou influência negativa sobre o $\delta^{13}\text{C}$ e o $\delta^{15}\text{N}$, de forma que quanto maior a proporção de carbono para nitrogênio no tecido foliar mais as plantas são empobrecidas em ^{13}C e ^{15}N (Figuras 3B e 3C).

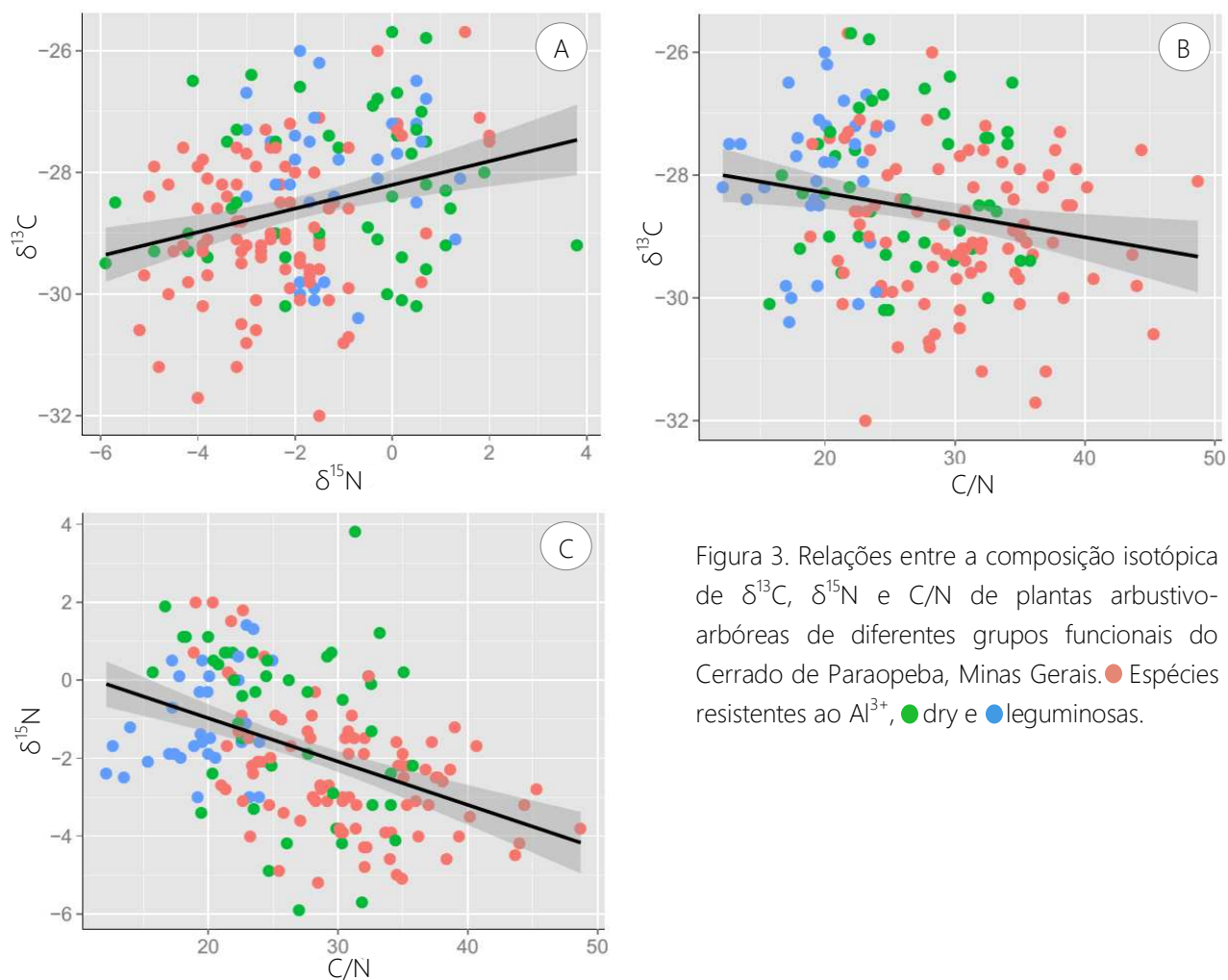


Figura 3. Relações entre a composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C/N de plantas arbustivo-arbóreas de diferentes grupos funcionais do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. ● Espécies resistentes ao Al^{3+} , ● dry e ● leguminosas.

A C/N relacionou-se à área foliar específica (SLA), densidade da madeira e razão altura:diâmetro (Tabela 2, Figura 4), sendo também influenciada pelo grupo funcional (Tabela 2, Figura 2A). O SLA aumenta do grupo das espécies resistentes ao Al^{3+} para as espécies tolerantes à seca, onde as leguminosas apresentam valores de SLA entre estes dois extremos (Figura 4A). Assim como o SLA, a densidade da madeira e a razão altura:diâmetro relacionam-se negativamente à razão C/N (Figura 4B e 4C). Espécies resistentes ao Al^{3+} apresentam maiores valores de C/N e menores valores de SLA, densidade da madeira e razão altura:diâmetro. Ao mesmo tempo, espécies tolerantes à seca possuem características opostas, o que reafirma o antagonismo entre estes dois grupos. As espécies leguminosas demonstraram uma condição intermediária quanto a todos os traços funcionais avaliados.

Dentre os traços funcionais considerados neste trabalho, a densidade da madeira foi o único determinante do $\delta^{13}\text{C}$ e do $\delta^{15}\text{N}$, de forma que plantas que apresentam maior densidade da madeira (em geral as tolerantes à seca e as leguminosas) de alguma forma

estão sob condições de limitação à fotossíntese (portanto, enriquecidas em ^{13}C) (Figura 5) e utilizam uma fonte de nitrogênio enriquecida em ^{15}N (Figura 6). Os valores de C/N, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e de traços funcionais para as espécies deste estudo encontram-se detalhados no Apêndice S1.

Tabela 2. Resultado dos GLMs para a relação entre os traços e grupos funcionais e a C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de plantas arbustivo-arbóreas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. Somente o melhor modelo selecionado pelo valor de AICc é apresentado. Os valores indicam o coeficiente da relação e o erro padrão.

	SLA	Densidade da madeira	Altura : Diâmetro	Espessura da casca	Grupo	AICc	weight
C/N	-1,527 (0,478)**	-10,03 (5,113),	-13,72(4,133)**		+	193,6	0,507
$\delta^{13}\text{C}$		2,075(1,002)*				87,9	0,135
$\delta^{15}\text{N}$		3,697(1,840).	2,35 (1,417)ns			125,8	0,170

Valores de significância: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' ns 'não significativo'

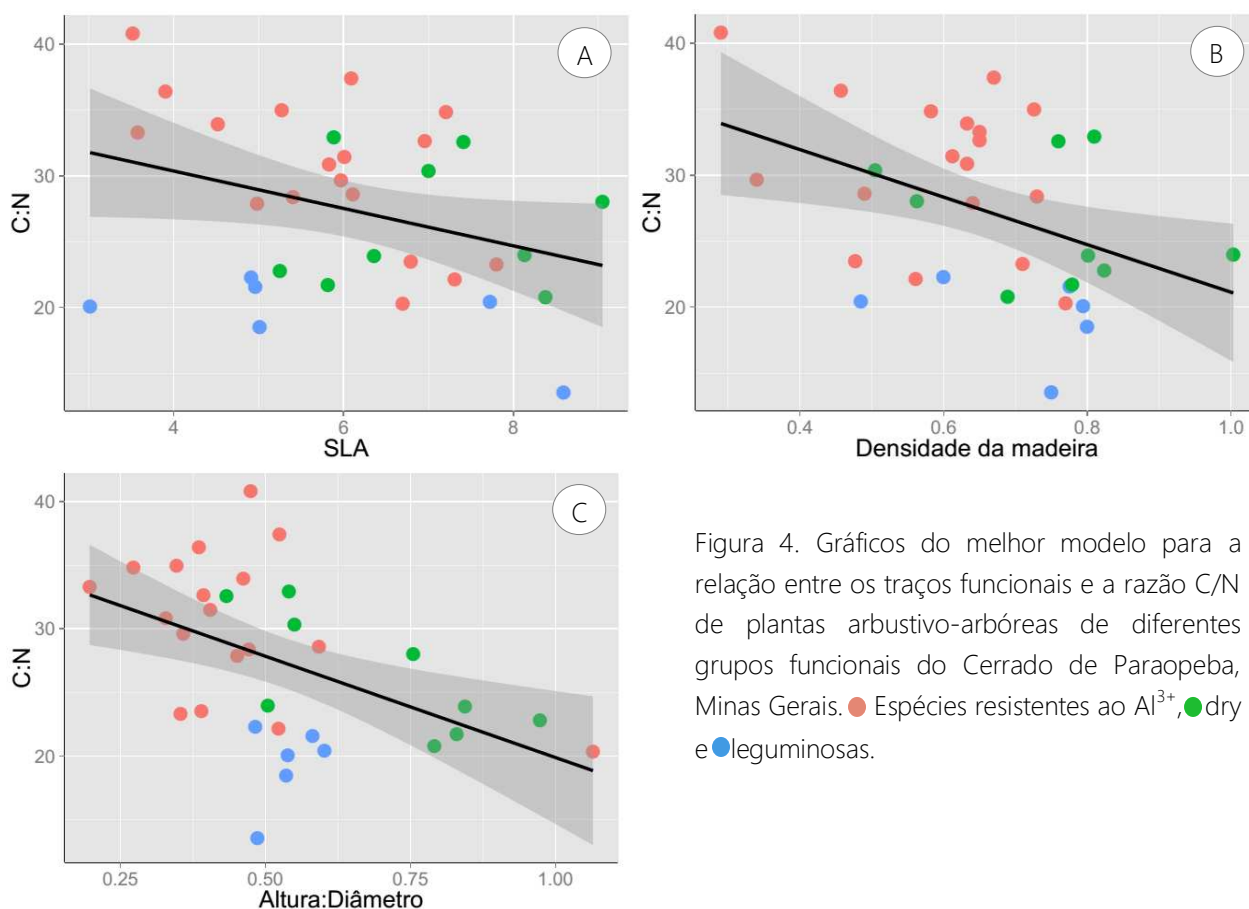


Figura 4. Gráficos do melhor modelo para a relação entre os traços funcionais e a razão C/N de plantas arbustivo-arbóreas de diferentes grupos funcionais do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. ● Espécies resistentes ao Al^{3+} , ● dry e ● leguminosas.

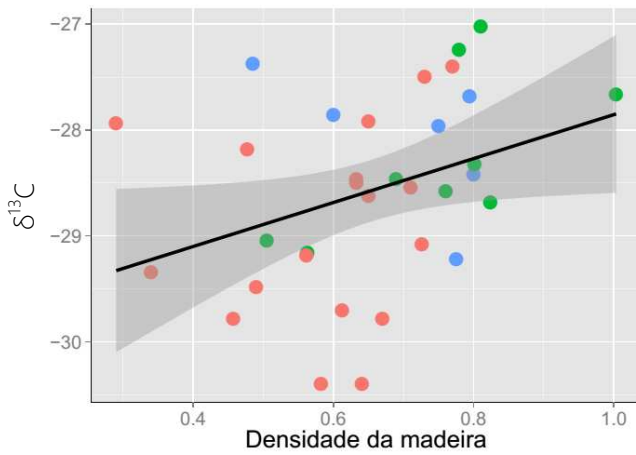


Figura 5. Gráfico do melhor modelo para a relação entre os traços funcionais e o $\delta^{13}\text{C}$ de plantas arbustivo-arbóreas de diferentes grupos funcionais do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. ● Espécies resistentes ao Al^{3+} , ● dry e ● leguminosas.

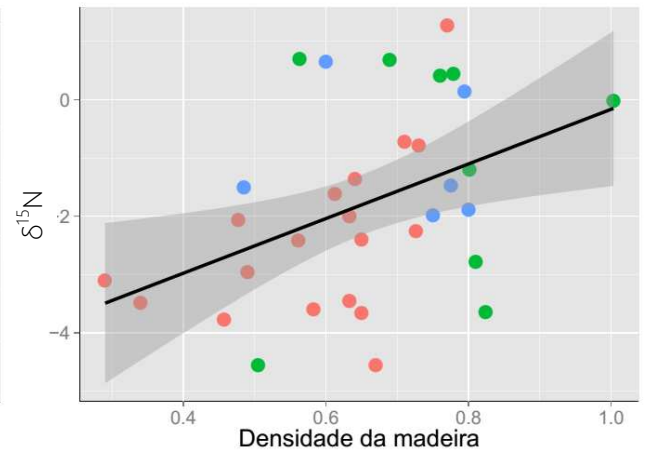


Figura 6. Gráfico do melhor modelo para a relação entre os traços funcionais e o $\delta^{15}\text{N}$ de plantas arbustivo-arbóreas de diferentes grupos funcionais do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. ● Espécies resistentes ao Al^{3+} , ● dry e ● leguminosas.

As condições do habitat influenciaram significativamente a relação C/N e a composição isotópica das plantas de Cerrado (Tabela 3). A razão C/N sofreu influência negativa do pH e foi positivamente relacionada à abertura do dossel. A abertura do dossel também influenciou o $\delta^{15}\text{N}$, sendo observado empobrecimento das plantas em condições de maior disponibilidade de luz. Melhores condições de fertilidade do solo (indicadas pela capacidade de troca catiônica e N inorgânico) causaram enriquecimento em ^{15}N às plantas. Embora o ambiente tenha exercido papel importante para a C/N e o $\delta^{15}\text{N}$, apenas o grupo funcional foi determinante para o $\delta^{13}\text{C}$ das espécies de Cerrado (Tabela 3). Detalhes sobre as variáveis abióticas consideradas neste estudo estão disponíveis no Apêndice S2.

Tabela 3. Resultado dos GLMMs para os efeitos do ambiente e dos grupos funcionais sobre a relação C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de plantas arbustivo-arbóreas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. Somente o melhor modelo selecionado pelo valor de AICc é apresentado. Os valores indicam o coeficiente da relação e o erro padrão.

	CTC	pH	Ntotal	Ninorg	Abertura do dossel	Grupo	AICc	weight
C/N		-1,292 (0,775)*			2,356 (0,641)**	+	638,0	0,181
$\delta^{13}\text{C}$						+	307,5	0,132
$\delta^{15}\text{N}$	1,216 (0,197)***		0,391 (0,154)*		-0,500 (0,168)**	+	347,1	0,310

Valores de significância: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' ns 'não significativo'

4. Discussão

Nossos resultados indicam que o uso dos isótopos estáveis foi eficiente para a distinção dos grupos funcionais (Figura 2). A caracterização de diferentes estratégias através destes parâmetros é uma importante ferramenta para a ecologia de plantas, uma vez que torna possível reconhecer o papel das espécies no ecossistema através da integração de traços estruturais e funcionais (Dawson et al 2002, Werner e Máguas 2010).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ foliar das espécies resistentes ao Al^{3+} podem refletir sua adaptação a um microclima mais estável, onde é possível manter alta capacidade fotossintética e a discriminação do C mais pesado (Coletta et al 2009). As espécies tolerantes à seca e as leguminosas, por outro lado, estão em condições menos favoráveis à fotossíntese. Para as plantas de floresta seca, as condições ambientais que admitem a máxima produtividade se restringem à estação chuvosa (Murphy e Lugo 1986). Neste sistema, o estresse deve ocorrer pela alta competição por água, o que minimiza a condutividade hidráulica, reduz a assimilação de carbono e favorece espécies com alta eficiência no uso da água (Franco et al 2005). Assim, os valores enriquecidos em ^{13}C das espécies tolerantes à seca (Figura 2B) indicam que este grupo utiliza a água de modo mais conservativo que as espécies resistentes ao Al^{3+} (Ometto et al 2006).

Enquanto as espécies tolerantes à seca sofrem perda de folhas e têm sua produtividade restrita à estação chuvosa, as espécies savânicas são em sua maioria sempre-verdes ou brevidecíduas, apresentando copa com folhas longevas e que sofre turnover ao longo de todo o ano (Hoffmann et al 2005, Palhares et al 2010). A coexistência de fenologias contrastantes indica diferenças na profundidade dos sistemas radiculares. Lloyd et al (2009) demonstraram que há variações expressivas entre a razão raiz : parte aérea de espécies florestais e de Cerrado. Espécies florestais tolerantes à seca possuem raízes mais superficiais e uma estreita regulação estomática da transpiração, enquanto as árvores sempre-verdes de raízes profundas têm suprimento de água suficiente para manter alta taxa de transpiração e alta assimilação de CO_2 (Sarmiento et al 1985, Goldstein et al 1989), o que reduz o seu sinal de $\delta^{13}\text{C}$.

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ de plantas que habitam sistemas limitados em nitrogênio são mais baixos que os de plantas que habitam sistemas ricos. Os ambientes savânicos tendem a reter este nutriente no sistema com baixas taxas de mineralização e nitrificação, o que reduz as perdas e o fracionamento. Assim, o substrato não sofre enriquecimento e as

plantas são empobrecidas em ^{15}N (e.g. resistentes ao Al^{3+} , Figura 2C) (Martinelli et al 2009). Além disso, os cerrados savânicos e os florestais apresentam uma capacidade de reabsorção de nutrientes altamente variável ao longo do gradiente de fertilidade e textura do solo (Vourlitis et al 2014). Nos ambientes savânicos, onde a limitação por nitrogênio é acentuada, grande quantidade de nitrogênio é translocada antes da perda das folhas, o que gera uma serapilheira extremamente pobre em N (Ratnam et al 2008). As espécies leguminosas apresentam pequena amplitude de variação do $\delta^{15}\text{N}$ (-3‰ e 1,4‰), pois são resguardadas pela sua capacidade de fixação do N_2 atmosférico. Contudo, não é possível afirmar que esta é a única fonte de nitrogênio utilizada por este grupo, uma vez que espécies não fixadoras apresentaram valores próximos (Robinson 2001).

As relações entre o $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C/N integram informações sobre a capacidade fotossintética dos grupos funcionais e como eles se distribuem ao longo do gradiente de fertilidade do solo (Figura 3). Presentes nos solos com maior proporção de N, as espécies tolerantes à seca apresentam altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ porque este sistema sofre altas taxas de perda e enriquecimento do substrato em ^{15}N . Contudo, sofrem limitação competitiva e mantêm alta eficiência do uso da água, o que gera um sinal de $\delta^{13}\text{C}$ enriquecido. Espécies resistentes ao Al^{3+} , por outro lado, exploram uma fonte empobrecida em um sistema com perdas mínimas de nitrogênio, apresentando baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$. Ao mesmo tempo, parecem ter a capacidade de manter constante o potencial hídrico de suas folhas, com alta fixação de CO_2 e redução do seu sinal de $\delta^{13}\text{C}$ (Bucci et al 2005, Palhares et al 2010).

Habitando solos férteis e com produtividade restrita à estação chuvosa, as espécies tolerantes à seca possuem baixa C/N, alta densidade da madeira e rápido investimento em tecidos fotossintéticos, combinando a alta eficiência no uso da água a um elevado valor de SLA (Figura 4) (Franco et al 2005). A limitação nutricional a que as espécies do cerrado savânico estão submetidas gera uma alta C/N, com baixa densidade da madeira e baixa razão altura : diâmetro. Estas espécies tendem a produzir grandes quantidades de compostos secundários ricos em carbono (e.g. taninos e ligninas), além de possuir espessas cascas que contabilizam tamanho em área basal mas são pobres em nitrogênio (Pérez-Harguindeguy et al 2013). Além disso, devido à ausência de competição por luz na savana, não houve pressão seletiva para o aumento das árvores em altura além do ponto em que pudessem simultaneamente sobrepor o estrato herbáceo e proteger sua biomassa aérea da altura normalmente alcançada pelo fogo (Sarmiento et al 1985).

Para compreender o significado ecológico da assinatura isotópica de plantas deve-se considerar o máximo de informações referentes aos ciclos biogeoquímicos e à disponibilidade de nutrientes no sistema (Martinelli et al 2009). Assim, considerando que o $\delta^{15}\text{N}$ aumenta com a CEC e com a quantidade de nitrogênio inorgânico, indicativos de bom status nutricional do solo, concluímos que as espécies tolerantes à seca estão inseridas em um sistema mais aberto e com menor economia de nitrogênio que as espécies resistentes ao Al^{3+} .

Os mecanismos de aquisição e uso dos recursos em comunidades de Cerrado, bem como o papel das espécies nos ecossistemas ainda são pouco compreendidos. As funções ecossistêmicas são intimamente relacionadas às características morfológicas, fisiológicas e fenológicas das espécies (Hooper et al 2005), traços selecionados como adaptação ao ambiente que determinam a performance do organismo (Grime 2001, Mouillot et al 2013). Diferentes estruturas foliares podem afetar a condutividade do mesófilo e, assim, interferir no uso da água e na produtividade primária do ecossistema (Werner et al 2012). Da mesma forma, a capacidade de fixação de nitrogênio provê uma vantagem adaptativa para as plantas em ambientes pobres (Ferguson et al 2013) e os ciclos biogeoquímicos determinam a disponibilidade dos recursos mais importantes para a função, crescimento e distribuição das espécies (Dawson et al 2002).

Com este trabalho, sugerimos que a diferenciação de estratégias de uso dos recursos entre os grupos funcionais, como evidenciado pelo C/N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, deve ser um dos mecanismos que justificam a manutenção de uma alta diversidade de espécies no Cerrado, um ambiente marcado pela forte limitação nutricional e estresse hídrico.

5. Referências bibliográficas

- ANDERSON, M. C. 1964. Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. **The Journal of Ecology**, v.52, n.1, p.27-41.
- ASSIS, A. C. C.; COELHO, R. M.; PINHEIRO, E. S.; DURIGAN, G. 2011. Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. **Plant Ecology**, v.212, p.1135-1147.
- BRESHEARS, D. D.; LUDWIG, J. A. 2010. Near-ground solar radiation along the grassland–forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. **Austral Ecology**, v.35, p.31-40.
- BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; CAMPANELLO, P.; SCHOLZ, F. G. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn

- disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*, v.19, p.296-304.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v.65, p.23–35.
- BUSTAMANTE, M. M. C.; MARTINELLI, L. A.; SILVA, D. A.; CAMARGO, P. B.; KLINK, C. A.; DOMINGUES, T. F.; SANTOS, R. V. 2004. ^{15}N natural abundance in woody plants and soils of Central Brazilian Savannas (Cerrado). *Ecological applications*, v.14, n.4, p.S200-S213.
- CASTRO, E. A.; KAUFFMAN, J. B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology*, v.14, n.3, p.263-283.
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, v.12, p.351-366.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v.14, p.205-216.
- CODRON, J.; LEE-THORP, J. A.; SPONHEIMER, M.; CODRON, D. 2013. Plant stable isotope composition across habitat gradients in a semi-arid savanna: implications for environmental reconstruction. *Journal of Quaternary Science*, v.28, n.3, p.301-310.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; ter STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; van der HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v.51, p.335-380.
- DANTAS, V. L.; BATALHA, M. A.; PAUSAS, J. G. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. *Ecology*, v.94, n.11, p.2454–2463.
- DAWSON, T. E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A. H. TEMPLER, P. H. TU, K. P. 2002. Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.33, p. 507-559.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, v.16, n.11, p.646-655.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997. 212p.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 2ª edição, Rio de Janeiro. 2006. 306p.
- FARQUHAR, G. D.; EHLERINGER, J. R.; HUBICK, K. T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review on Plant Physiology and Plant Molecular Biology*.v.40, p.503-537.

- FERGUSON, B. J.; LIN, M. H.; GRESSHOFF, P. M. 2013. Regulation of legume nodulation by acidic growth conditions. **Plant Signaling & Behavior**, v.8, n.3, e23426, DOI: 10.4161/psb.23426.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L. S.; GOLDSTEIN, G., MEINZER, F. C., KOZOVITS, A. R., RUNDEL, P.; CORADIN, V. T. R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees Structure and Function**, v.19, p.326–335.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999. 36p.
- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v.15, p.97-108.
- GOLDSTEIN, G.; RADA, F.; RUNDELL, P.; AZOCAR, A.; OROZCO, A. 1989. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. **Annales des Sciences Forestières**, v.46, Suppl:448s–453s.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the Cerrado vegetation of Central Brazil. **The Journal of Ecology**, v.59, n.2, p.411-419.
- GOODLAND, R.; POLLARD, R. 1973. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **The Journal of Ecology**, v.61, n.1, p.219-224.
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. Chichester: John Wiley & Sons, 2nd ed., 2001. 417p.
- HARIDASAN, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.3, p.183-195.
- HARIDASAN, M.; PAVIANI, T. I.; SCHIAVINI, I. 1986. Localization of aluminium in the leaves of some aluminium-accumulating species. **Plant and Soil**, v.94, p.435-437.
- HOFFMANN, W. A.; GEIGER, E. L.; GOTSCH, S. G.; ROSSATTO, D. R.; SILVA, L. C. R.; LAU, O. L.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A. C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v.15, p.759-768.
- HOOPER, D. U.; CHAPIN III, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDL, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v.75, n.1, p.3–35.
- JACKSON, P. C.; MEINZER, F. C.; BUSTAMANTE, M. M. GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A. C.; RUNDEL, P. W.; CALDAS, L. IGLER, E.; CAUSIN, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. **Tree Physiology**, v.19, p.717-724.

- JANSEN, S.; BROADLEY, M. R.; ROBBRECHT, E.; SMETS, E. 2002. Aluminum hyperaccumulation in Angiosperms: a review of its phylogenetic significance. **The Botanical Review**, v.68, n.2, p.235-269.
- JONCKHEERE, I., FLECK, S., NACKAERTS, K., MUYS, B., COPPIN, P., WEISS, M.; BARET, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.121, p.19-35.
- KOCHIAN, L. V.; PIÑEROS, M. A.; HOEKENGA, O. A. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. **Plant and Soil**, v.274, p.175-195.
- LLOYD, J.; GOULDEN, M. L.; OMETTO, J. P.; PATIÑO, S.; FYLLAS, N. M.; QUESADA, C. A. 2009. Ecophysiology of forest and savanna vegetation. **Geophysical Monograph Series, American Geophysical Union**, v.186, p.463-484.
- MARTINELLI, L. A.; OMETTO, J. P. H. B.; FERRAZ, E. S.; VICTORIA, R. L.; CAMARGO, P. B.; MOREIRA, M. Z. **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**, São Paulo : Oficina de Textos, 2009, 144p.
- MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology and Evolution**, v.28, n.3, p.167-177.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, A. F.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRA-NETO, J. A. A. 2012. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. **Edinburgh Journal of Botany**, v.69, n.1, p.1-27.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. p.91-120. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Columbia University Press, 367p.
- OMETTO, J. P. H. B.; EHLERINGER, J. R.; DOMINGUES, T. F.; BERRY, J. A.; ISHIDA, F. Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L. B.; NARDOTO, G. B.; MARTINELLI, L. A. 2006. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil, **Biogeochemistry**, 79, 251-274.
- PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v.8, n.2, p.213-220.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; SÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E. J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; de VOS, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPESON, K.; MORGAN, H. D.; ter STEEGE, H.; van der HEIDJEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, L.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAVER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.61, n.3, p.167-234.

- R Development Core Team. 2015. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.
- RATNAM, J., SANKARAN, M.; HANAN, N. P.; GRANT, R. C.; ZAMBATIS, N. 2008. Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: variation and functional significance. **Oecologia**, v.157, n.1, p.141-151.
- RATTER, J. A.; ASKEW, G. P.; MONTGOMERY, R. F.; GIFFORD, D. R. 1978. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso II. Forests and soils of the Rio Suiá-Missu area. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.203, p.191-208.
- ROBINSON, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, n.3, p.153-162.
- STRATTON, L. C.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C. 2000. Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. **Oecologia**, v.124, p.309-317.
- TILMAN, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities**. Monographs in Population Biology, Princeton University Press, 1988. 360p.
- VOURLITIS, G. L.; LOBO, F. A.; LAWRENCE, S.; HOLT, K.; ZAPPIA, A.; PINTO-JR, O. B.; NOGUEIRA, J. S. 2014. Nutrient resorption in tropical savanna forests and woodlands of central Brazil. **Plant Ecology**, v.215, n.9, p.963-975.
- WERNER, C.; MÁGUAS, C. 2010. Carbon isotope discrimination as a tracer of functional traits in a Mediterranean macchia plant community. **Functional Plant Biology**, v.37, p.467-477.
- WERNER, C.; SCHNYDER, H.; CUNTZ, M.; KEITEL, C.; ZEEMAN, M. J.; DAWSON, T. E.; BADECK, F.-W.; BRUGNOLI, E.; GHASHGHAIE, J.; GRAMS, T. E. E.; KAYLER, Z. E.; LAKATOS, M.; LEE, X.; MÁGUAS, C.; OGÉE, J.; RASCHER, K. G.; SIEGWOLF, R. T. W.; UNGER, S.; WELKER, J.; WINGATE, L.; GESSLER, A. 2012. Progress and challenges in using stable isotopes to trace plant carbon and water relations across scales. **Biogeosciences**, v.9, p.3083-3111.

6. Material suplementar

Apêndice S1. Valores de traços funcionais e composição isotópica de 34 espécies arbustivo-arbóreas (média de cinco indivíduos) do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (Resistentes ao Al³⁺ = grupo funcional que reúne espécies com resistência ao alumínio trocável do solo, Dry = espécies características de floresta tropical seca, Leguminosas = espécies fixadoras de N₂, SLA = specific leaf area (mm².mg⁻¹), Hmax/Dmax = altura máxima/diâmetro máximo, C/N = carbono:nitrogênio, EspCasca = espessura da casca (mm), DensMadeira = densidade da madeira (mg.mm⁻³). Os valores de densidade da madeira foram obtidos através do The Global Wood Density (GWD) database, na seção Tropical South America (Chave et al 2009).

Espécie	Família	Grupo funcional	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	C/N	SLA	Hmax/Dmax	EspCasca	DensMadeira
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	dry	-28,58	0,42	32,54	7,41	0,43	0,86	0,76
<i>Astronium fraxinifolium</i>	Anacardiaceae	dry	-28,68	-3,64	22,81	5,25	0,97	1,68	0,82
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Leguminosae	leguminosas	-27,68	0,14	20,08	3,01	0,54	3,30	0,79
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-30,4	-3,6	34,84	7,21	0,27	1,94	0,58
<i>Callisthene major</i>	Vochysiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-27,5	-0,78	28,37	5,41	0,47	1,44	0,73
<i>Copaifera langsdorffii</i>	Leguminosae	leguminosas	-27,86	0,66	22,30	4,91	0,48	1,44	0,60
<i>Curatella americana</i>	Dilleniaceae	resistentes ao Al ³⁺	-27,92	-3,66	32,64	6,96	0,39	1,91	0,65
<i>Dilodendron bipinnatum</i>	Sapindaceae	dry	-28,46	0,68	20,76	8,38	0,79	1,94	0,69
<i>Erythroxylum daphnites</i>	Erythroxylaceae	resistentes ao Al ³⁺	-28,54	-0,72	23,29	7,80	0,35	1,21	0,71
<i>Eugenia dysenterica</i>	Myrtaceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,08	-2,26	34,99	5,27	0,35	3,95	0,73
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Clusiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-27,94	-3,1	40,83	3,52	0,47	4,52	0,29
<i>Leptolobium dasycarpum</i>	Leguminosae	leguminosas	-29,22	-1,48	21,55	4,96	0,58	4,81	0,78
<i>Lithraea molleoides</i>	Anacardiaceae	dry	-29,04	-4,56	30,34	7,00	0,55	1,24	0,51
<i>Luehea divaricata</i>	Malvaceae	dry	-29,16	0,7	28,03	9,05	0,76	2,78	0,56
<i>Machaerium opacum</i>	Leguminosae	leguminosas	-28,42	-1,88	18,48	5,01	0,54	3,04	0,80
<i>Magonia pubescens</i>	Sapindaceae	resistentes ao Al ³⁺	-27,4	1,28	20,31	6,70	1,06	2,36	0,77
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,7	-1,62	31,45	6,01	0,40	0,66	0,61

Apêndice S1, continuação.

Espécie	Família	Grupo funcional	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C/N	SLA	Hmax/Dmax	EspCasca	DensMadeira
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Anacardiaceae	dry	-27,66	-0,02	23,99	8,13	0,50	1,80	1,00
<i>Myrcia tomentosa</i>	Myrtaceae	dry	-28,32	-1,2	23,88	6,36	0,84	1,26	0,80
<i>Myrsine umbellata</i>	Primulaceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,48	-2,96	28,57	6,11	0,59	1,55	0,49
<i>Pera glabrata</i>	Peraceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,78	-4,56	37,44	6,09	0,52	0,65	0,67
<i>Plathymenia reticulata</i>	Leguminosae	leguminosas	-27,38	-1,5	20,40	7,72	0,60	2,32	0,49
<i>Platypodium elegans</i>	Leguminosae	leguminosas	-27,96	-1,98	13,51	8,59	0,49	1,55	0,75
<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-28,46	-3,46	33,92	4,52	0,46	3,61	0,63
<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-28,5	-2	30,86	5,83	0,33	4,12	0,63
<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	resistentes ao Al ³⁺	-31,52	4,68	45,93	5,95	0,48	1,66	0,73
<i>Rudgea viburnoides</i>	Rubiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-30,4	-1,36	27,90	4,98	0,45	1,79	0,64
<i>Salvertia convallariodora</i>	Vochysiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-28,62	-2,4	33,32	3,58	0,20	6,03	0,65
<i>Styrax camporum</i>	Styracaceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,34	-3,48	29,63	5,97	0,36	1,49	0,34
<i>Tabebuia roseo-alba</i>	Bignoniaceae	dry	-27,24	0,44	21,72	5,82	0,83	2,47	0,78
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,78	-3,78	36,42	3,90	0,39	1,15	0,46
<i>Terminalia argentea</i>	Combretaceae	dry	-27,02	-2,78	32,96	5,88	0,54	1,47	0,81
<i>Vochysia tucanorum</i>	Vochysiaceae	resistentes ao Al ³⁺	-28,18	-2,06	23,51	6,79	0,39	1,37	0,48
<i>Xylopia aromatica</i>	Annonaceae	resistentes ao Al ³⁺	-29,18	-2,42	22,15	7,31	0,52	1,83	0,56

Apêndice S2. Variáveis ambientais para 24 parcelas de amostragem da vegetação arbustivo-arbórea do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (CD = cerradão distrófico, CM = cerradão mesotrófico, CXB = cerrado *sensu stricto* sobre Cambissolo, LA = cerrado *sensu stricto* sobre Latossolo Amarelo, LVA = cerrado denso sobre Latossolo Vermelho Amarelo; CTC = capacidade de troca catiônica ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$), Abertura do dossel (%), Ntotal = nitrogênio total (%), Ninorg = nitrogênio inorgânico (mg.kg^{-1})).

Ambiente	Parcela	pH	CTC	Abertura do dossel	Ntotal	Ninorg
CD	6	3,88	2,93	9,51	0,148	543,96
CD	8	4,56	2,99	9,54	0,185	576,51
CD	10	4,04	3,14	8,70	0,164	856,97
CM	21	6,57	9,75	7,60	0,179	400,42
CM	23	6,25	9,26	7,74	0,151	235,14
CM	25	6,33	10,06	6,69	0,166	315,31
CXB	36	5,15	3,58	31,85	0,144	341,67
CXB	38	4,92	3,26	26,47	0,153	439,94
CXB	40	4,78	3,22	27,60	0,150	246,61
LA	46	4,52	3,83	26,91	0,152	448,29
LA	48	4,76	4,11	31,84	0,222	265,73
LA	50	4,57	3,81	39,76	0,152	382,92
LA	51	5,36	4,09	31,56	0,149	331,43
LA	53	5,15	3,30	29,81	0,177	233,07
LA	55	5,00	3,41	29,87	0,178	385,35
LVA	61	5,02	3,36	10,77	0,186	413,87
LVA	63	4,61	3,56	11,58	0,212	137,22
LVA	65	4,47	4,16	19,12	0,136	617,04
LVA	66	5,55	5,51	12,74	0,155	349,21
LVA	68	5,47	4,24	15,60	0,176	314,87
LVA	70	5,20	3,01	14,71	0,151	404,84
LVA	71	5,54	4,07	8,30	0,188	271,95
LVA	73	5,15	3,70	13,60	0,199	407,73
LVA	75	4,99	3,96	13,28	0,178	247,82

COMO OS GRADIENTES AMBIENTAIS INFLUENCIAM A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ÁRVORES NO CERRADO?

1. Introdução

A diversidade funcional tem sido proposta como uma importante característica das comunidades biológicas, permitindo quantificar uma gama de traços funcionais no espaço multidimensional do nicho (Mason et al 2005, Villéger et al 2008). Enquanto as medidas tradicionais de diversidade levam em conta apenas o número de espécies e suas contribuições relativas (Cianciaruso et al 2009), as medidas de diversidade que incorporam informações sobre traços funcionais conectam expressões fenotípicas às propriedades ecossistêmicas (Petchey e Gaston 2002, Hooper et al 2005). Estes traços são relacionados a características dos organismos que permitem o desempenho de funções distintas no ecossistema, comumente associados à descrição morfológica e fisiológica das espécies (Díaz e Cabido 2001).

As variações ambientais provocam mudanças nas comunidades de plantas alterando sua composição de espécies e de indivíduos através do ajuste do seu perfil ecofisiológico (Dwyer et al 2014). Essas respostas podem ser identificadas pela mensuração de traços funcionais críticos para os processos ecológicos ao longo do gradiente ambiental de interesse (Kraft et al 2008). No Domínio do Cerrado, manchas de vegetação com diferentes densidades de árvores ocorrem sob as mesmas condições climáticas (Dantas et al 2013), razão pela qual o controle do gradiente de fisionomias é atribuído às características dos solos. Sua vegetação varia de campos abertos com arbustos dispersos a matas fechadas (Goodland 1971, Castro e Kauffman 1998, Oliveira-Filho e Ratter 2002), em solos antigos, distróficos, com baixo pH, alto teor de alumínio (Goodland e Pollard 1973, Furley e Ratter 1988, Motta et al 2002) e variável grau de retenção de água (Bustamante et al 2004, Assis et al 2011). O gradiente de fisionomias implica na variabilidade na cobertura do dossel (Tolentino 2011), que pode configurar a disponibilidade de luz como outro determinante da distribuição de espécies. Assim, a alternância das fisionomias na paisagem se dá pela influência dos fatores de estresse e disponibilidade de recursos em graus variáveis, sendo a composição de espécies resultado destas combinações atuando em diferentes escalas (Murphy e Bowman 2012).

A heterogeneidade ambiental do Cerrado torna-o promissor como modelo de estudo de uma vasta gama de adaptações aos estresses sazonais (Palhares et al 2010). Os diferentes padrões de fenologia foliar são resultado da heterogeneidade na distribuição da água e dos nutrientes no solo, bem como da capacidade das plantas em acessar estes recursos (Méndez-Alonso et al 2013). Estes padrões de produção de folhas e atividade fotossintética são os determinantes principais das funções e influenciam fortemente a produtividade primária e o balanço de água e energia do ecossistema (Rossato et al 2009). Diversos trabalhos têm demonstrado a influência dos fatores abióticos sobre as características funcionais de espécies savânicas e florestais dentro do Cerrado (Hoffmann et al 2012, Dantas et al 2013), o que o torna um ecossistema adequado para o estudo das mudanças funcionais ao longo do gradiente de condições abióticas (Dantas et al 2013). Contudo, pouco se sabe sobre a interferência do ambiente sobre a diversidade funcional de sua comunidade de plantas.

A diversidade funcional pode ser avaliada através da análise de componentes ortogonais - riqueza funcional, equabilidade funcional, divergência funcional e especialização funcional (Villéger et al 2008, Mouillot et al 2013). A riqueza funcional indica quanto dos recursos potencialmente disponíveis estão sendo utilizados; a equabilidade funcional representa a regularidade da distribuição e a abundância relativa das espécies no espaço funcional; a divergência funcional é a proporção da abundância total atribuída a espécies com os traços mais extremos; e a especialização funcional é definida como a distância média de uma espécie ao restante do pool de espécies no espaço funcional (Mason et al 2005, Villéger et al 2008, Mouillot et al 2013).

Por incorporarem uma escala contínua às medidas de diversidade, estes índices têm se mostrado estimativas mais preditivas da estrutura e do funcionamento das comunidades (Villéger et al 2008, Cianciaruso et al 2009, Mouillot et al 2013). Dessa forma, o objetivo deste trabalho é avaliar (i) qual a influência dos gradientes ambientais na diversidade funcional de plantas do Cerrado, (ii) avaliando se a heterogeneidade florística e estrutural implica em *thresholds* que justificam a separação de ambientes funcionalmente distintos dentro deste ecossistema.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional (FLONA) de Paraopeba, Minas Gerais (19°20'S, 44°20'W), que ocupa uma área de 200 ha (Figura 1). De acordo com o Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC 2000), a FLONA é uma Unidade de Conservação para Uso Sustentável que visa garantir o uso múltiplo dos recursos da floresta e a pesquisa científica, com foco principal aos métodos de exploração sustentável das espécies nativas.

O clima da região é do tipo Aw (tropical úmido) segundo Koeppen (IBGE 2007), com verão chuvoso de outubro a março e estação seca de abril a setembro. A temperatura média anual e a precipitação acumulada anualmente são de 20,9°C e 1328mm, aproximadamente. De acordo com Silva-Júnior (1984) e informações obtidas com antigos funcionários, a vegetação da FLONA de Paraopeba está em regeneração desde o corte raso que sofreu em 1952. Há registros de fogo nos anos de 1960 e 1963, mas, desde então, a área tem sido completamente protegida de queimadas. Por essa razão a influência do fogo não foi incluída em nossas análises (Neri et al 2012).

Os solos são classificados como Cambissolo distrófico típico, Latossolo Amarelo, Latossolo Vermelho Amarelo e Latossolo Vermelho, sendo este último em fases distrófica e eutrófica (Embrapa 2006, Neri 2007). Ao longo deste gradiente, quanto mais vermelho e escuro é o solo maior é a biomassa e a densidade da vegetação. Tanto a fase distrófica quanto a eutrófica dos solos vermelhos são influenciadas por material coluvial calcário ou pela alteração *in situ* das rochas calcárias (Neri et al 2012). Os cerrados savânicos, por sua vez, são relacionados a solos amarelos rasos ou profundos (Cambissolo/Latossolo) desenvolvidos de ardósia, uma rocha metamórfica pelítica rica em alumínio e pobre em nutrientes (Neri et al 2012). Devido à ampla variação de características do solo em uma pequena área, este fragmento de Cerrado mostra-se um sistema adequado para o estudo da influência do ambiente sobre a diversidade funcional e características ecológicas das espécies de Cerrado.

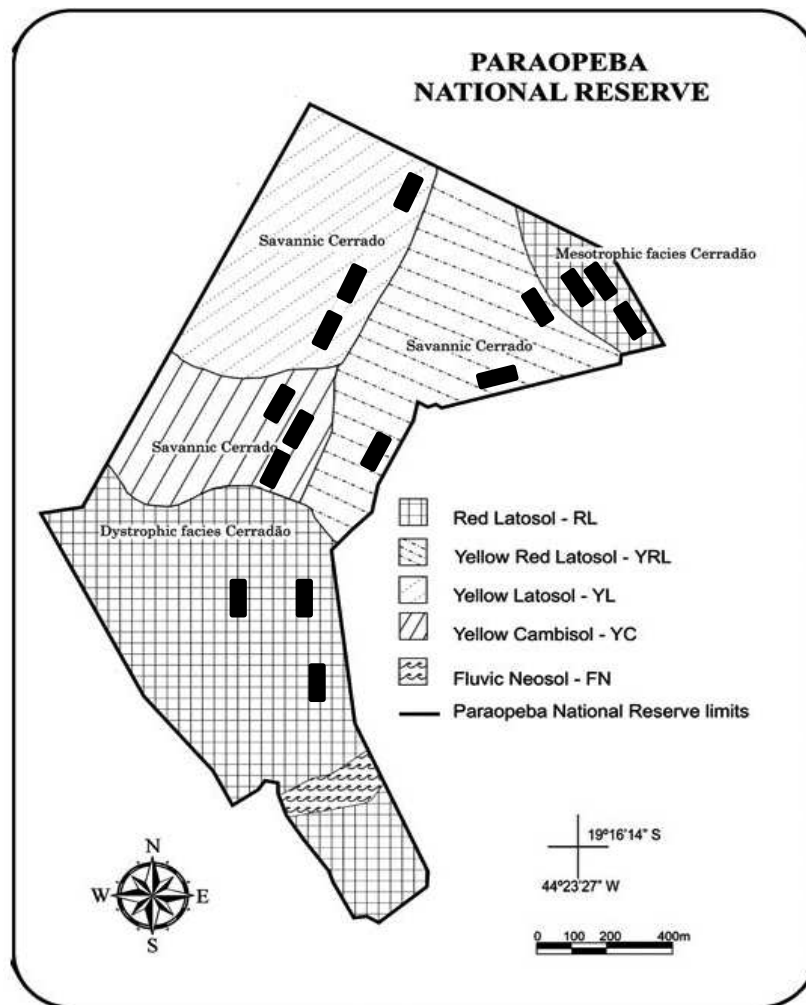


Figura 1. FLONA de Paraopeba, MG: tipos de solo e parcelas em diferentes fisionomias de Cerrado. Adaptado de Neri et al (2012).

2.2. Estrutura da vegetação e caracterização ambiental

A estrutura do estrato arbustivo-arbóreo foi inventariada em 45 parcelas de 20 x 20m, igualmente distribuídas ao longo do gradiente pedológico existente na FLONA. Assim, em cada uma das cinco categorias de solo foram alocadas nove parcelas agrupadas em três transectos (Fig. 1). No período entre julho de 2011 e setembro de 2012 foram registrados todos os indivíduos lenhosos com circunferência à altura do solo igual ou superior a 10 cm. A classificação das espécies em famílias foi feita de acordo com o APG III (APG III 2009), seguindo a nomenclatura das espécies e abreviações da Flora do Brasil (floradobrasil.jbr.gov.br).

As amostras de solo foram coletadas em todas as parcelas de 20 x 20m, pela homogeneização de 10 subamostras coletadas na borda de um círculo com raio de 5 m centralizado na parcela, em profundidade de 0-10 cm. Para análise química, as amostras

foram secas ao ar e peneiradas. Avaliamos a capacidade de troca catiônica (CTC) e a quantidade de nitrogênio total como indicativos da disponibilidade de nutrientes no solo. O nitrogênio inorgânico foi obtido pela soma de nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_3), determinados por análise colorimétrica. A disponibilidade de Al^{3+} no solo, considerada uma efetiva fonte de estresse para as plantas (Haridasan 2008), foi determinada por extração em KCl 1,0 mol/L. Todas as variáveis foram determinadas no Laboratório de Solos da Universidade Federal de Viçosa, segundo os métodos descritos pela Embrapa (1997).

A abertura do dossel foi determinada por meio de fotografias hemisféricas (Anderson 1964, Breshears e Ludwig 2010). Em 300 subparcelas de 10 x 10m, as imagens foram obtidas por uma câmera digital Nikon Coolpix 5700 com extensor Nikon UR-E12 e objetiva olho-de-peixe Nikon FC-E9, apoiada a 1,5m do chão por um tripé. As fotografias foram realizadas em condições de céu encoberto ou nas últimas horas do dia, com ausência de luz direta (Jonckheere et al 2004), entre o meio e o fim da estação chuvosa, quando a cobertura das copas é máxima e a luz pode se tornar um fator limitante para as plantas. Para cada parcela foram tomadas imagens com três exposições diferentes (-1.3, 0.0, +1.3), para escolha daquela com maior contraste e melhor representação da estrutura do dossel. As imagens foram analisadas com o software Gap Light Analyzer® (GLA) (Frazer et al 1999). Para cada parcela de 20 x 20m, a abertura do dossel foi obtida pela média entre quatro subparcelas de 10 x 10 m.

2.3. Matriz de traços funcionais

Apesar da grande riqueza florística do Cerrado, é comum que apenas poucas espécies contribuam com a área basal e abundância totais da comunidade (Apêndice S1). Assumimos que somente as espécies que somam 75% da abundância local seriam responsáveis pelas mudanças na diversidade funcional, como sugerido por Cornelissen et al (2003) e Pérez-Harguindeguy et al (2013). Dessa forma, avaliamos os traços funcionais de 34 espécies que respondem por 74.06% da abundância relativa acumulada no Cerrado de Paraopeba. Para a mensuração dos traços, cinco indivíduos de cada espécie foram selecionados no ambiente onde a espécie apresentou abundância mais expressiva. Valores médios dos traços por espécie foram calculados utilizando as cinco mensurações realizadas. A todos os indivíduos de igual identidade taxonômica foi atribuído o mesmo valor de traço funcional, de forma que nossa abordagem ponderou o valor do traço funcional na parcela pela abundância das espécies que ali ocorreram. Assim, os valores de traços funcionais não

apresentam variabilidade e são específicos por parcela ao considerarem suas espécies e respectivas abundâncias.

Foram utilizados nove traços funcionais críticos para as estratégias ecológicas em questão, relacionados ao vigor competitivo, uso dos recursos e tolerância ao estresse (Cianciaruso et al 2012, Pérez-Harguindeguy et al 2013) (Tabela 1). Com exceção da densidade da madeira, todos os traços contínuos foram mensurados de acordo com os protocolos propostos por Cornelissen et al (2003) e Pérez-Harguindeguy et al (2013). Os valores de densidade da madeira foram obtidos através do The Global Wood Density (GWD) database, subseção Tropical South America (Chave et al 2009). Os traços categóricos foram obtidos através de consulta à literatura (Oliveira-Filho et al 2006, APG III 2009, Silva-Junior e Pereira 2009, Neri et al 2012) e por observações feitas em campo ao longo do período de estudo.

Tabela 1. Traços funcionais avaliados para espécies de plantas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (*) indica um traço que não foi diretamente aplicado, mas subsidia o cálculo de uma razão empregada nas análises.

Traço	Unidade	Significado funcional
1. Área foliar específica (SLA)	mm ² .mg ⁻¹	Relacionado a vários aspectos fisiológicos ligados à aquisição e eficiência no uso dos recursos.
2. Altura máxima (Hmax)*	m	Vigor competitivo e capacidade de persistir no ambiente após distúrbios
3. Diâmetro máximo (Dmax)*	cm	
4. Hmax/Dmax	-	Indica a competitividade considerando o potencial de crescimento horizontal e vertical
5. Razão carbono-nitrogênio (C/N)	-	Indica limitação por nitrogênio
6. Espessura da casca	mm	Como característica chave do escleromorfismo oligotrófico, sugere a adaptação da espécie a solos pobres. Quanto mais espessa a casca mais pobre é o solo
7. Densidade da madeira	mg.mm ⁻³	Característica chave do trade-off entre a taxa de crescimento e a defesa contra distúrbios
8. Resistência ao alumínio	-	A capacidade de tolerar o alumínio atribui às plantas a vantagem de se estabelecer e persistir em solos ácidos
9. Fixação de N ₂	-	A habilidade de fixação de nitrogênio atmosférico indica uma vantagem adaptativa, principalmente em solos pobres
10. Ocorrência típica em florestas secas	-	Indica adaptação a ambientes mais sombreados e com solos mais férteis
11. Fenologia foliar	-	Indica a capacidade de acesso à água e nutrientes do solo

2.4. Análise dos dados

Para analisar a diversidade funcional utilizamos os índices propostos por Villéger et al (2008) e Mouillot et al (2013): riqueza funcional (FRic), equabilidade funcional (FEve), divergência funcional (FDiv) e especialização funcional (FSpe), calculados com os scripts disponibilizados por Bellwood et al (2006) e Villéger et al (2008).

Para investigar qual o efeito de fatores abióticos sobre a abundância, riqueza e diversidade funcional da comunidade de Cerrado foram construídos GLMs (Generalized Linear Models) com a capacidade de troca catiônica (CTC), Al^{3+} , nitrogênio total, nitrogênio inorgânico e abertura do dossel como variáveis preditoras. Os GLMs foram criados utilizando a função `glm.nb` do pacote MASS, com distribuição de erros binomial negativa para os dados de contagem com sobredispersão. Os demais dados apresentaram distribuição normal sem necessidade de transformação, com exceção da riqueza funcional (FRic), cuja validação do modelo indicou melhor ajuste com $\log(FRic)$. Através da função `dredge` do pacote MuMIn foram testadas todas as combinações possíveis das variáveis incluídas no modelo global, onde os fatores mais decisivos para a diversidade funcional foram identificados através da abordagem teórica AICc (Akaike's Information Criteria of Second Order), que aponta o melhor modelo pelo menor valor de AICc (Burnham et al 2011). Para verificar se há valores de variáveis abióticas que determinam uma brusca mudança da abundância, riqueza e diversidade funcional, nós utilizamos a análise de *threshold*, que indica a existência de limiares ecológicos quando um modelo com *breakpoint* explica maior variabilidade que o modelo linear (Dantas et al, 2013), utilizando a função proposta por Nagai (2012). Todas as análises foram realizadas na plataforma R versão 3.1.2 (R Development Core Team 2015).

3. Resultados

3.1. Características ambientais e estruturais

Registramos um total de 8775 indivíduos e 156 espécies, distribuídas em 51 famílias. A restrição da comunidade às 34 espécies que somam aproximadamente 75% da abundância da comunidade contabilizou 6521 indivíduos, de forma que não houve mudança de padrão no incremento da riqueza e da abundância após a seleção de espécies segundo este critério (Apêndice S1, Figuras A e B).

Os solos do Cerrado de Paraopeba apresentaram grande variação de fertilidade (CTC: 2,78 a 14 $\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$ (média: $4,79 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3} \pm 2,83$), N inorgânico: 87,84 a 856,96 $\text{mg}.\text{kg}^{-1}$ (média: $369,07 \text{ mg}.\text{kg}^{-1} \pm 154,25$) e N total: 0,121 a 0,23% (média: $0,16\% \pm 0,02$)). A disponibilidade de Al^{3+} também se mostrou amplamente variável, com valores que indicam desde a ausência deste elemento até $3,47 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$ (média: $1,76 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3} \pm 1,11$). A estrutura da vegetação mostrou-se uma boa expressão da variação dos solos, onde a abertura do dossel variou de 6,6% a 52,13% (média: $20,4\% \pm 13,52$). De fato, a abundância foi negativamente influenciada pela CTC e pela disponibilidade de Al^{3+} (Tabela 2, Figura 2). Considerando somente o melhor modelo com base no valor de AICc, a riqueza não foi influenciada por nenhuma das variáveis ambientais (Tabela 2), o que indica que a substituição de espécies ao longo do gradiente ambiental não implica em mudança no número total de espécies.

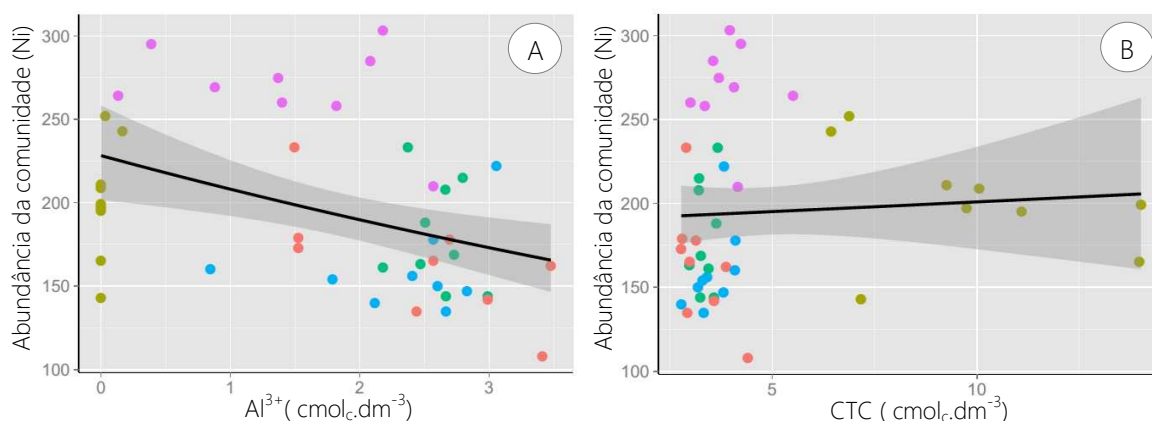


Figura 2. Gráficos do melhor modelo para a abundância de espécies arbustivo-arbóreas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. ● Cerradão distrófico, ● Cerradão mesotrófico, ● Cambissolo distrófico, ● Latossolo Amarelo e ● Latossolo Vermelho Amarelo.

3.2. Diversidade e traços funcionais

De acordo com o melhor modelo, a riqueza funcional do estrato arbustivo-arbóreo foi afetada apenas pela abertura do dossel, sendo maior em ambientes com menor disponibilidade de luz (Tabela 2, Figura 3A).

O melhor modelo indicou que a equabilidade funcional é significativamente explicada pela capacidade de troca catiônica e pela disponibilidade de Al^{3+} (Tabela 2). Embora a abertura do dossel esteja incluída neste modelo, ela não apresenta poder de explicação da variável resposta ($\rho=0,18$). Tanto a CTC quanto a disponibilidade de Al^{3+}

exercem efeito negativo e significativo sobre a equabilidade funcional, fazendo com que a abundância das espécies seja mais equitativa entre as funções da comunidade em condições de baixa CTC e Al^{3+} .

A divergência e a especialização funcional foram determinadas pela abertura do dossel e pelo Al^{3+} (Tabela 2). O aumento na abertura do dossel e na disponibilidade de Al^{3+} promoveu diminuição no valor dos índices, de forma que ambientes mais pobres e com maior luminosidade selecionam traços menos divergentes e menos especializados.

As análises de *threshold* indicaram a existência de um *breakpoint* para a riqueza funcional, diversidade funcional e especialização funcional no gradiente de abertura do dossel (Tabela 4, Figura 3).

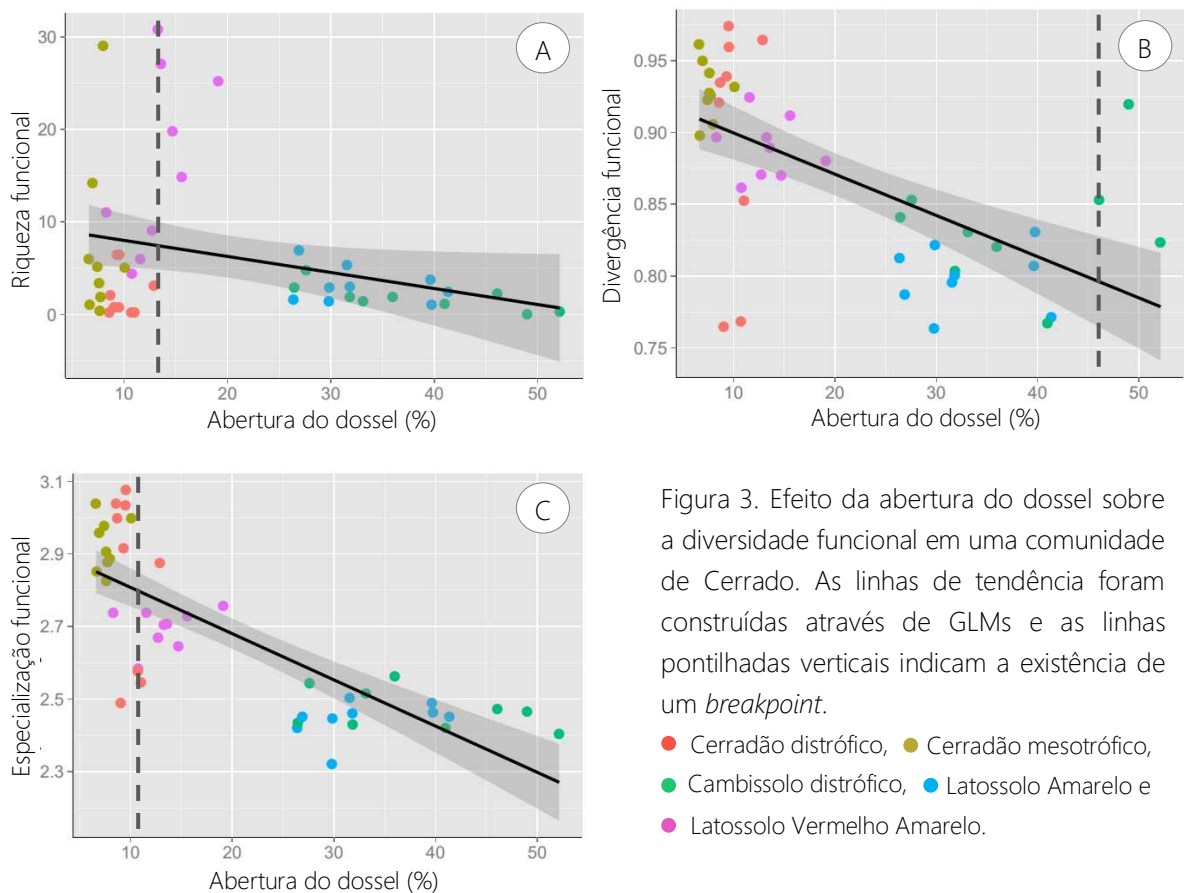


Tabela 2. Resultado dos GLMs para a estrutura, riqueza e diversidade funcional da comunidade arbustivo-arbórea de Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (FRic = riqueza funcional, FEve = equabilidade funcional, FDiv = divergência funcional, FSpe = especialização funcional). Somente o melhor modelo selecionado pelo valor de AICc é apresentado. Os valores indicam o coeficiente da relação e o erro padrão.

	CTC	Al ³⁺	Ntotal	Ninorg	Abertura do dossel	AICc	weight
Abundância	-0,041 (0,016)*	-0,165 (0,041)***				470,2	0,153
Riqueza						304,7	0,19
FRic					-0,039 (0,016)*	168,4	0,135
FEve	-0,014 (0,004)**	-0,031 (0,012)*			-0,001 (0,0007).	-120	0,215
FDiv		-0,018 (0,007)*			-0,002 (0,0006)**	-140,7	0,243
FSpe		-0,068 (0,024)**		2,43E-04 (0,0001)ns	-0,009 (0,001)***	-46,3	0,211

Valores de significância: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 'ns' 'não significativo'

A capacidade de troca catiônica influenciou negativamente todos os grupos funcionais, à exceção das não leguminosas e das decíduas, para os quais não houve significância desta variável (Tabela 3). A abertura do dossel exerceu efeito distinto sobre os grupos funcionais, influenciando positivamente e significativamente as espécies resistentes ao Al³⁺ e aquelas que não são características de floresta seca. As espécies que não apresentam capacidade de resistir ao Al³⁺, as características de floresta seca e as leguminosas estão inversamente relacionadas à disponibilidade de luz no ecossistema de Cerrado. A quantidade de nitrogênio total nos indicou o antagonismo na aquisição e uso de recursos entre dois grupos: enquanto as espécies decíduas exibem relação negativa com o nitrogênio do solo, as espécies que possuem volume de folhas constante ao longo do ano são favorecidas pela disponibilidade deste nutriente (Tabela 3).

Os traços funcionais variaram amplamente ao longo do gradiente ambiental. Em ambientes savânicos, caracterizados por baixa CTC, alta disponibilidade de Al³⁺ e altos valores de abertura do dossel, foram registrados os menores valores de SLA, alta razão C/N, elevada espessura da casca, baixa densidade da madeira e baixa razão Hmax/Dmax. Espécies de ambientes florestais, por outro lado, apresentaram maiores valores de SLA, baixa razão C/N, baixa espessura da casca, alta densidade da madeira e maior razão Hmax/Dmax (Tabela 3). Por ser uma boa integradora dos gradientes de fertilidade e estresse e por ser significativamente determinante de todos os traços funcionais, a abertura

do dossel foi utilizada para a avaliação de *thresholds* envolvendo estes traços. Foram identificados *breakpoints* para todos os traços funcionais (Tabela 4, Figura 4), o que evidencia que espécies savânicas possuem características morfológicas e fisiológicas distintas das espécies florestais. A espessura da casca foi o único traço funcional que não indicou a perfeita separação entre ambientes savânicos e florestais (Figura 4B).

Tabela 3. Resultado dos GLMs para a abundância dos grupos e atributos funcionais da comunidade arbustivo-arbórea de Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. (FTS = Floresta Tropical Seca, SLA = área foliar específica). Somente o melhor modelo selecionado pelo valor de AICc é apresentado. Os valores indicam o coeficiente da relação e o erro padrão. (*) indica $p < 0,05$, ns indica ausência de significância.

	CTC	AI ³⁺	Ntotal	Ninorg	Abertura do dossel	AICc	weight
Resistentes ao AI ³⁺	-0,181 (0,042)***			-0,001 (0,0006)*	0,025 (0,007)**	362,5	0,369
Não resistentes ao AI ³⁺	-0,056 (0,022)*	-0,308 (0,060)***			-0,01 (0,003)**	450,2	0,306
Típicas de FTS	-0,098 (0,031)**	-0,583 (0,086)***			-0,079 (0,006)***	366,9	0,535
Não típicas de FTS	-0,086 (0,031)**				0,017 (0,006)**	469,4	0,227
Leguminosas	-0,13 (0,036)***				-0,056 (0,008)***	307,2	0,397
Não leguminosas	-0,046 (0,026).	-0,235 (0,069)***		-0,001 (0,0003)**		475	0,254
Sempre verdes	-0,079 (0,028)**	-0,159 (0,074)*	7,038 (2,288)**			439,4	0,333
Decíduas		-0,282 (0,056)***	-5,355 (2,557)*	-0,0007 (0,0004).		414	0,189
SLA	0,037 (0,022)ns	-0,238 (0,061)***			-0,016 (0,003)***	25,8	0,264
Espessura da casca			-5,846 (2,200)*		0,009 (0,004)*	41,8	0,188
Hmax/Dmax		-0,053 (0,020)*			-0,005 (0,001)**	-49,8	0,339
C/N				-0,006 (0,001)***	0,137 (0,014)***	156,2	0,296
Densidade da madeira		-0,026 (0,006)***		7,28E-05 (4E-05)ns	-0,001 (0,0005)*	-159,9	0,185

Valores de significância: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' ns 'não significativo'

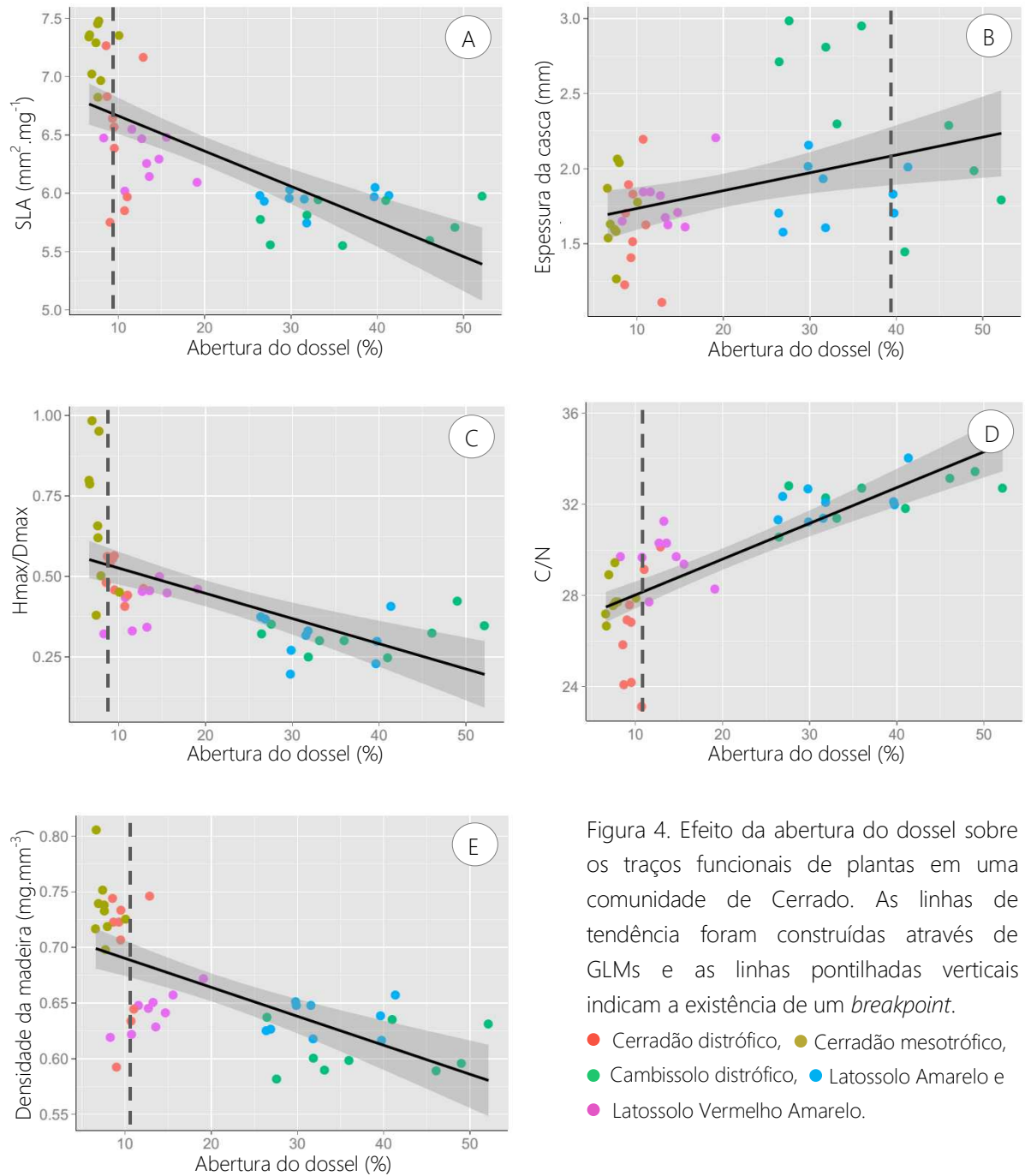


Figura 4. Efeito da abertura do dossel sobre os traços funcionais de plantas em uma comunidade de Cerrado. As linhas de tendência foram construídas através de GLMs e as linhas pontilhadas verticais indicam a existência de um *breakpoint*.

● Cerradão distrófico, ● Cerradão mesotrófico, ● Cambissolo distrófico, ● Latossolo Amarelo e ● Latossolo Vermelho Amarelo.

Tabela 4. Resultados das análises de *threshold* com valores de AICc para os modelos linear e *broken-stick*. (*) valores de AICc que indicam a existência de um *breakpoint* (bp).

	Linear			<i>Broken-stick</i>		
	AICc	Δ AICc	bp	AICc	Δ AICc	bp
Abundância ~ CTC	484,9	1,39	NA	485	1,5	7,16
Riqueza funcional ~ Abertura do dossel	317,1	17,6	NA	310,7 *	11,21	13,27
Equabilidade funcional ~ CTC	-111,1	0,16	NA	-108,9	2,35	4,07
Diversidade funcional ~ Abertura do dossel	-136,6	9,1	NA	-139,7 *	6,05	46,08
Especialização funcional ~ Abertura do dossel	-43,2	14,78	NA	-50,7 *	7,3	10,72
SLA ~ Abertura do dossel	54,58	19,12	NA	36,4 *	1,09	9,04
Espessura da casca ~ Abertura do dossel	46,39	6,76	NA	46,1 *	6,55	39,63
Hmax/Dmax ~ Abertura do dossel	-45,26	23,5	NA	-66 *	2,75	7,98
C/N ~ Abertura do dossel	174,61	21,64	NA	176,2 *	23,29	10,76
Densidade da madeira ~ Abertura do dossel	-150,6	13,36	NA	-163,9 *	0	10,72

4. Discussão

Estudos anteriores demonstraram a importância de fatores ambientais na determinação das fisionomias do domínio do Cerrado, abordando principalmente o papel da disponibilidade de água (Assis et al 2011), da fertilidade do solo (Dantas et al 2015) e do fogo (Hoffmann et al 2012, Dantas et al 2013). Desta forma, nossa contribuição para o conhecimento do Cerrado foi demonstrar que os gradientes de solos e luz são mais fortes em promover alterações na funcionalidade ecossistêmica do que na própria riqueza de espécies. Mostramos também que os ambientes mais estressantes foram promotores da redução da diversidade funcional e limitaram os traços funcionais, definindo importantes pontos de *thresholds* e *trade-offs* na comunidade de plantas.

No Cerrado, as fisionomias savânicas em solos pobres e com alto teor de alumínio apresentaram menor riqueza funcional do estrato arbustivo-arbóreo que os solos mais férteis, o que indica que nestes ambientes o volume do espaço funcional é ocupado por menor quantidade de traços que nos ambientes mais férteis (Mason et al 2005). Como os traços funcionais aqui considerados representam tolerância ao estresse, a menor riqueza funcional pode implicar no comprometimento da resistência do habitat a flutuações ambientais, uma vez que as espécies faltantes poderiam ser aquelas com alguma vantagem no novo cenário de condições ambientais (Tilman 1996).

Além de causar alteração no número de funções, na proporção de abundância de indivíduos desempenhando as mesmas funções e no grau de divergência e especialização,

o gradiente de solos e de luz também foi importante para a substituição dos atributos funcionais no Cerrado, o que nos permitiu interpretar claros padrões de *trade-offs* nesse ecossistema. Enquanto o estresse nutricional e a alta disponibilidade de luz característicos dos ecossistemas savânicos se mostraram capazes de selecionar espécies de plantas com baixo porte, baixo SLA e baixa densidade da madeira, com cascas mais espessadas e alta razão C/N, as espécies florestais estão relacionadas a altos valores de SLA, alta densidade da madeira e cascas pouco evidentes, com baixa razão C/N (veja Sarmiento et al 1985, Westoby et al 2002, Hoffmann et al 2012, Dwyer et al 2014).

Nossos resultados indicam que os dados de abertura do dossel são eficientes na detecção de *thresholds* no funcionamento do ecossistema de Cerrado (veja também Dantas et al 2013). O valor dos *breakpoints* para a maioria dos índices e traços funcionais indica que uma pequena variação na disponibilidade de luz (mudança para valores maiores que 10% - veja as exceções nas figuras 3B e 4B) é capaz de promover uma forte distinção funcional entre os ambientes florestais e savânicos do Cerrado (Hoffmann et al 2012, Dantas et al 2013).

Ambientes florestados representam habitats mais complexos que as formações abertas, pois a estratificação vertical da vegetação gera condições distintas de disponibilidade de luz e torna o microambiente mais heterogêneo (Breshears e Ludwig 2010). Assim, pode sustentar maior volume de funções (Mason et al 2005, Mouillot et al 2013). Nestes ambientes, a limitação por luz impõe às plantas um rápido ritmo de crescimento que é viabilizado pela fertilidade do solo e baixa disponibilidade de Al^{3+} , seja esta devida ao elevado pH ou por imobilização junto à matéria orgânica. O alto SLA das espécies florestais é frequentemente associado à alta capacidade fotossintética e rápido *turnover* de folhas (Westoby et al 2002, Pérez-Harguindeguy et al 2013, Dwyer et al 2014), o que lhes confere uma eficiente resposta à heterogeneidade na distribuição da luz e permite que as espécies alcancem rapidamente o dossel na ausência de distúrbios (Westoby et al 2002). Um habitat com grande fertilidade do solo combinada a diferentes condições de disponibilidade de luz intensifica a competição inter e intraespecífica (Tilman 1982), de forma que as estratégias de aquisição de recursos tornam-se mais eficientes e a coexistência entre as espécies é possível se houver maior divergência e traços funcionais mais especializados (Tilman 1982, Mason et al 2005, Kraft et al 2008). Assim, a abertura do dossel influencia fortemente a divergência e a especialização dos traços funcionais, onde a redundância

funcional também é menor porque as espécies apresentam maior singularidade nas suas estratégias.

Os *trade-offs* entre plantas que ocorrem em ambientes savânicos e florestais podem ser compreendidos sob a perspectiva da disponibilidade de luz e do estresse causado pelo baixo teor e nutrientes do solo. Sistemas nutricionalmente pobres e de baixa cobertura vegetal favorecem espécies com elevada eficiência no uso dos nutrientes, onde a capacidade de translocar nitrogênio antes da abscisão foliar é uma das principais estratégias de economia de recursos (Ratnam et al 2008, Vourlitis et al 2014). Seu SLA é geralmente reduzido pelo alto investimento em componentes estruturais foliares, o que diminui a palatabilidade para os herbívoros e também contribui para a prevenção da perda de nutrientes (Grime 2001, Westoby et al 2002). Além disso, apresentam mecanismos de resistência ao Al^{3+} por vias de imobilização deste elemento em seus tecidos (Haridasan 2008). Estas espécies são geralmente sempre-verdes e mantêm uma densa copa ao longo de todo o ano, reduzindo a mobilização de nutrientes para a produção de novas folhas (Hoffmann et al 2005). Sob intensa radiação solar, também apresentam traços foliares que sustentam taxas inferiores de fotossíntese e respiração, de modo que conservam a água durante os períodos de restrição hídrica (Tomlinson et al 2014). Todos estes mecanismos de tolerância ao estresse nutricional implicam em um reduzido ritmo de crescimento (Sarmiento et al 1985, Rossatto et al 2009). Por outro lado, as espécies florestais exibem capacidade de crescer rapidamente em um ambiente fértil, alcançando grande porte com alta densidade da madeira e sendo comumente decíduas, traços que caracterizam a menor economia de recursos das espécies em solos férteis onde o principal fator limitante é a luz (Tilman 1982, Westoby et al 2002).

Como integradora das características edáficas, nosso estudo indica a abertura do dossel como o principal fator ambiental determinante da distribuição de funções no Cerrado. Neste ecossistema, a composição de espécies reflete a seleção de traços funcionais relacionados ao ritmo de crescimento e à capacidade de resistir ao Al^{3+} em um solo nutricionalmente deficiente. Nesse sentido, nosso estudo mostrou que as espécies de Cerrado apresentam o *trade-off* crescimento-tolerância ao estresse como principal aspecto para a separação de espécies savânicas e florestais. Estes fatores são críticos para a definição de estratégias ecológicas e estão diretamente relacionados à produtividade dos

ecossistemas no Cerrado, revelando a estruturação de comunidades funcionalmente distintas.

5. Referências bibliográficas

- A.P.G. [= Angiosperm Phylogeny Group] III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, 161: 105-121.
- ANDERSON, M. C. 1964. Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. **The Journal of Ecology**, v.52, n.1, p.27-41.
- ASSIS, A. C. C.; COELHO, R. M.; PINHEIRO, E. S.; DURIGAN, G. 2011. Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. **Plant Ecology**, v.212, p.1135-1147.
- BELLWOOD, D. R.; WAINRIGHT, P. C.; FULTON, C. J.; HOEY, A. S. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. **Proc. R. Soc. B.**, v.273, p.101-107.
- BRESHEARS, D. D.; LUDWIG, J. A. 2010. Near-ground solar radiation along the grassland–forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. **Austral Ecology**, v.35, p.31-40.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.65, p.23–35.
- BUSTAMANTE, M. M. C.; MARTINELLI, L. A.; SILVA, D. A.; CAMARGO, P. B.; KLINK, C. A.; DOMINGUES, T. F.; SANTOS, R. V. 2004. ¹⁵N natural abundance in woody plants and soils of Central Brazilian Savannas (Cerrado). **Ecological applications**, v.14, n.4, p.S200-S213.
- CASTRO, E. A.; KAUFFMAN, J. B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. **Journal of Tropical Ecology**, v.14, n.3, p.263-283.
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v.12, p.351-366.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de Comunidades. **Biota Neotropica**, v.9, n.3, p.93-101.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.14, p.205-216.

- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; ter STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; van der HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.335-380.
- DANTAS, V. L.; BATALHA, M. A.; PAUSAS, J. G. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. **Ecology**, v.94, n.11, p.2454-2463.
- DANTAS, V. L.; BATALHA, M. A.; FRANÇA, H.; PAUSAS, J. G. 2015. Resource availability shapes fire-filtered savanas. **Journal of Vegetation Science**, v.26, p.395-403.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, n.11, p.646-655.
- DWYER, J.; HOBBS, R. J.; MAYFIELD, M. M. 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. **Ecology**, v.95, n.2, p.399-410.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997. 212p.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 2ª edição, Rio de Janeiro. 2006. 306p.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 1999. 36p.
- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. 1988. Soil resources and plant communities of the Central Brazilian Cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v.15, p.97-108.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the Cerrado vegetation of Central Brazil. **The Journal of Ecology**, v.59, n.2, p.411-419.
- GOODLAND, R.; POLLARD, R. 1973. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. **The Journal of Ecology**, v.61, n.1, p.219-224.
- GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. Chichester: John Wiley & Sons, 2nd ed., 2001. 417p.
- HARIDASAN, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.3, p.183-195.
- HOFFMANN, W. A.; GEIGER, E. L.; GOTSCH, S. G.; ROSSATTO, D. R.; SILVA, L. C. R.; LAU, O. L.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A. C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v.15, p.759-768.

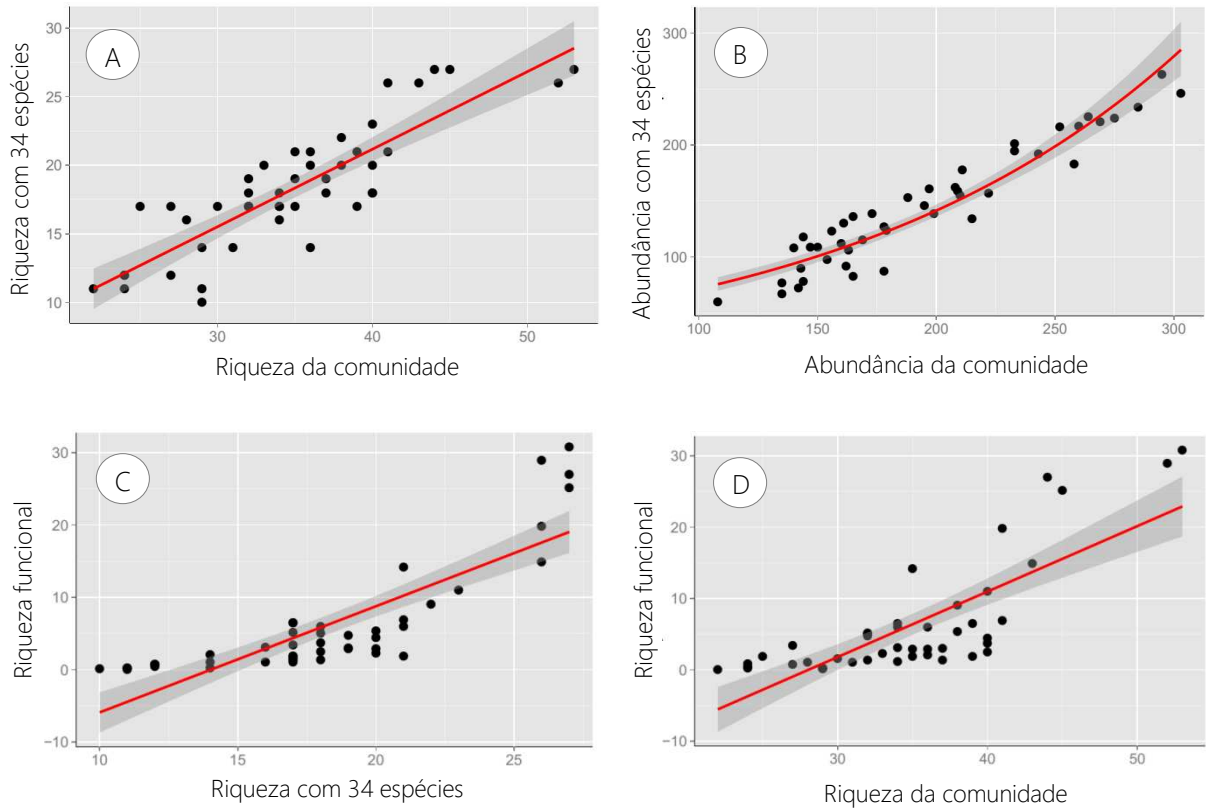
- HOFFMANN, W. A.; SILVA JR, E. R.; MACHADO, G. C.; BUCCI, S. J.; SCHOLZ, F. G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C. 2005. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*, v.145, n.2, p.307-316.
- HOOPER, D. U.; CHAPIN III, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H.; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDL, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, v.75, n.1, p.3-35.
- JONCKHEERE, I.; FLECK, S.; NACKAERTS, K.; MUYS, B.; COPPIN, P.; WEISS, M.; BARET, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.121, p.19-35.
- KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. O. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, v.322, p.580-582.
- 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*, v.111, p.112-118.
- MÉNDEZ-ALONZO, R.; GARCÍA, F. P.; PAZ, H.; ROSELL, J. A.; OLSON, M. E. 2013. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical forest. *Trees*, v.27, p.745-754.
- MOTTA, P. E. F.; CURI, N.; FRANZMEIER, D. P. 2002. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian Cerrado. p.13-32. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). *The Cerrados of Brazil : Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, 367p.
- MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, v.28, n.3, p.167-177.
- MURPHY, B. P.; BOWMAN, D. M. J. S. 2012. What controls the distribution of tropical forest and savanna? *Ecology Letters*, v.15, p.748-758.
- NAGAI, M. E. *Biologia populacional do poliqueta Exogone (Exogone brevantennata) Hartmann-Schröder, 1959 (Syllidae: Exogoninae)*. 2012. 106p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Unicamp, Campinas, SP, 2012.
- NERI, A. V. *Gradiente pedológico-vegetacional de Cerrado em Paraopeba, MG*. 2007. 141p. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2007.
- NERI, A. V.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SILVA, A. F.; SOUZA, A. L.; FERREIRA-JUNIOR, W. G.; MEIRA-NETO, J. A. A. 2012. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. *Edinburgh Journal of Botany*, v.69, n.1, p.1-27.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; JARENKOW, J. A.; RODAL, M. J. N. 2006. Floristic Relationships of Seasonally Dry Forests of Eastern South America based on tree species distribution patterns. p.151-184. *In*: PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A.; LEWIS, G. P. (Eds.). *Neotropical savannas and dry forests: Plant*

- diversity, biogeography and conservation.** The Systematics Association Special volume Series 69, CRC Press – Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida, USA, 504p.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome.p.91-120. *In*: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna.** Columbia University Press, 367p.
- PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, L. B. P. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v.8, n.2, p.213-220.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; SÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E. J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; de VOS, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPESON, K.; MORGAN, H. D.; ter STEEGE, H.; van der HEIDJEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, L.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAVER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.61, n.3, p.167-234.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v.5, p.402-411.
- R Development Core Team. 2015. **R: A language and environment for statistical computing.**R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.
- RATNAM, J., SANKARAN, M.; HANAN, N. P.; GRANT, R. C.; ZAMBATIS, N. 2008. Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: variation and functional significance. **Oecologia**, v.157, n.1, p.141-151.
- ROSSATTO DR., HOFFMAM WA., FRANCO AC. 2009. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. **Functional Ecology**, v.23, p.689-698.
- SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. **Biological Reviews**, v.60, p.315-355.
- SILVA JUNIOR, M. C. **Composição florística, estrutura e parâmetros fitossociológicos do cerrado e sua relação com solo na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba, MG.** 1984. 130p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 1984.
- SILVA JUNIOR, M. C.; PEREIRA, B. A. S. **+ 100 árvores do Cerrado.** Editora Rede de Sementes do Cerrado, 2009. 288p.
- TILMAN, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. **Ecology**, v.77, p.350-363.
- TILMAN, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities.** Monographs in Population Biology, Princeton University Press, 1982. 360p.

- TOLENTINO, G. S. **Composição e partição de nicho em gradientes de solo e luz no Cerrado**. 2011. 80p. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2011.
- TOMLINSON, K. W.; POORTER, L.; STERCK, F. J.; BORGHETTI, F.; WARD, D.; DE BIE, S.; LANGEVELDE, F. V. 2013. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. **Journal of Ecology**, v.101, p.430-440.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v.89, n.8, p.2290-2301.
- VOURLITIS, G. L.; LOBO, F. A.; LAWRENCE, S.; HOLT, K.; ZAPPIA, A.; PINTO-JR, O. B.; NOGUEIRA, J. S. 2014. Nutrient resorption in tropical savanna forests and woodlands of central Brazil. **Plant Ecology**, v.215, n.9, p.963-975.
- WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review in Ecology and Systematics**, v.33, p.125-159.

6. Material suplementar

Apêndice S1. Relações de riqueza e abundância entre os valores registrados para todo o inventário e para a comunidade restrita às 34 espécies mais representativas do Cerrado de Paraopeba, Minas Gerais. Os padrões no incremento de espécies e de indivíduos por parcela se mantêm quando são consideradas apenas as 34 espécies.



CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados apontados nos três capítulos desta tese permitem concluir que:

(i) há três grupos funcionais distintos de plantas lenhosas no Cerrado: espécies resistentes ao alumínio (Al^{3+}), geralmente associadas a solos pobres e ácidos; espécies de floresta seca, que têm abundância expressiva nas manchas de solo mais fértil; e espécies leguminosas fixadoras de N_2 , comuns ao longo de todo o gradiente de solos.

(ii) os traços funcionais e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram congruentes ao demonstrar o antagonismo entre espécies resistentes ao alumínio (Al^{3+}) e as espécies de floresta seca. Solos pobres e estressantes representam um sistema com alta economia de recursos, onde as plantas apresentam baixo porte, pequena área foliar específica, alta razão C/N e baixa densidade da madeira, com valores de $\delta^{15}\text{N}$ empobrecidos. Espécies de floresta seca apresentam características contrárias que indicam a capacidade de rápido crescimento em um solo nutricionalmente mais favorável, onde as taxas de perda de N são altas e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas são enriquecidos.

(iii) a diversidade funcional é variável ao longo do gradiente ambiental de solo e de abertura do dossel. Ambientes florestais apresentam menor redundância funcional, onde as espécies apresentam traços mais divergentes e especializados. A deficiência nutricional e a alta disponibilidade de Al^{3+} promoveram redução da diversidade funcional de espécies lenhosas e limitaram os traços funcionais, definindo importantes *thresholds* para a separação entre ambientes de savana e de floresta.

(iv) as espécies de Cerrado apresentam o *trade-off crescimento-tolerância ao estresse* como principal aspecto de definição de estratégias ecológicas, sendo diretamente relacionado à produtividade do ecossistema e revelando comunidades funcionalmente distintas.