



FELIPE SEGALA FERREIRA

ESTRUTURAS DE COMUNIDADES DE TREPADERAS AO LONGO DE UMA
CRONOSSEQUÊNCIA DE FRAGMENTOS NA FLORESTA ESTACIONAL
SEMIDECÍDUA

Campinas

2014



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

FELIPE SEGALA FERREIRA

**“ESTRUTURAS DE COMUNIDADES DE TREPADERAS AO
LONGO DE UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE FRAGMENTOS NA
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA”**

Este exemplar corresponde à redação final
da Tese defendida pelo candidato
Felipe Segala Ferreira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
UNICAMP para obtenção do Título de Doutor
em Biologia Vegetal.

Fernando R. Martins

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

CAMPINAS,
2014

iii

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

F413e Ferreira, Felipe Segala, 1981-
Estruturas de comunidades de trepadeiras ao longo de uma cronosequência de fragmentos na floresta estacional semidecídua / Felipe Segala Ferreira. – Campinas, SP : [s.n.], 2014.

Orientador: Fernando Roberto Martins.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia vegetal. 2. Lianas. 3. Trepadeira. 4. Florestas em restauração. 5. Análise filogenética. I. Martins, Fernando Roberto, 1949-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Structures of communities of climbing plants along a chronosequence of fragments in the seasonal semideciduous forest

Palavras-chave em inglês:

Plant ecology

Lianas

Climbing plants

Forest restoration

Phylogenetic analysis

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Fernando Roberto Martins [Orientador]

Luciana Ferreira Alves

Simone Aparecida Vieira

Luís Carlos Bernacci

Ricardo Ribeiro Rodrigues

Data de defesa: 27-02-2014

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

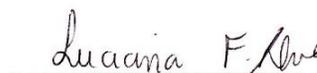
Campinas, 27 de fevereiro de 2014

BANCA EXAMINADORA

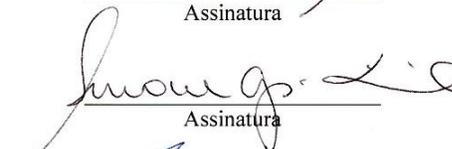
Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (orientador)


Assinatura

Dra. Luciana Ferreira Alves


Assinatura

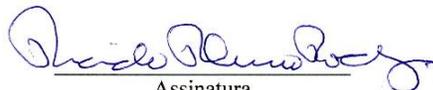
Dra. Simone Aparecida Vieira


Assinatura

Dr. Luís Carlos Bernacci


Assinatura

Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues


Assinatura

Dra. Maria Margarida da Rocha Fiuza de Melo

Assinatura

Dr. Eduardo Pereira Cabral Gomes

Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Assinatura

RESUMO

As plantas trepadeiras ocupam um lugar de destaque em muitas florestas tropicais não apenas como elemento constitutivo, mas como um grupo de espécies que é capaz de conduzir a organização das comunidades florestais ao longo do tempo. Por sua vez, as sinúcias de trepadeiras respondem às mudanças temporais ecológicas e ambientais decorrentes das alterações na estrutura das florestas. Nas florestas tropicais em sucessão secundária, os processos ecológicos responsáveis pela organização das sinúcias de trepadeiras estão relacionados às mudanças que ocorrem na estrutura arbórea ao longo do tempo, uma vez que as trepadeiras estão associadas fisicamente às árvores. Meu objetivo é investigar os processos e padrões relacionados com a organização e a estrutura de comunidades de trepadeiras em diferentes estádios sucessionais, e relacioná-los com a disponibilidade de recursos limitantes, como suportes e luz, em escala local e regional. Para tanto, utilizei uma cronosequência formada por quatro florestas, sendo três restauradas em tempos diferentes e um remanescente com floresta natural madura. No capítulo 1, quantifiquei alguns parâmetros ecológicos das sinúcias de trepadeiras entre as florestas e encontrei diferenças significativas. No capítulo 2, pude demonstrar como que a organização filogenética de cada comunidade em cada fragmento florestal, i.e. em escala local, foi relacionada à variação na disponibilidade de recursos. No capítulo 3 discuti como a variação de luz entre os fragmentos florestais, i.e. em escala regional, influenciaria a organização filogenética e funcional das comunidades de trepadeiras.

Palavras-chave: Brasil, florestas em restauração, organização de comunidades, similaridade filogenética, similaridade funcional.

ABSTRACT

Climbing plants occupy a prominent place in many tropical forests not only as a constituent element, but also as a group of species that is able to lead the organization of forest communities over time. In turn, the climbing plants of synusiae respond to ecological and environmental changes resulting from alterations in the temporal structure of forests. During secondary succession of tropical forests, the ecological processes responsible for the organization of communities of climbing plants are related to changes in the tree structure over time, since climbing plants are physically attached to the trees. My goal was to investigate, in local and regional scale, the processes and patterns related to the organization and structure of communities of climbing plants in different successional stages, and relate them to the availability of limiting resources, such as light and supports. For this, I used a chronosequence comprised of four forests, three forests restored at different times and a remnant mature natural forest. In Chapter 1, I computed some ecological parameters about climbing plants communities and compared between the forests. In Chapter 2, I demonstrated how the phylogenetic organization of each community in each forestal fragment, i.e. on a local scale, was related to changes in resource availability. In Chapter 3, I discussed how the light variation between forestal fragments, i.e. at the regional scale, would influence the phylogenetic and functional organization of communities of climbing plants.

Keywords: Brazil, forest restoration, community organization, phylogenetic similarity, functional similarity.

SUMÁRIO

Introdução	15
Capítulo 1 – Dinâmica de comunidades de trepadeiras numa cronosequência de florestas em restauração no sudeste do Brasil	23
Capítulo 2 – Influência da sucessão secundária sobre a estrutura filogenética de comunidades de trepadeiras em florestas em restauração	48
Capítulo 3 – Similaridade filogenética e funcional entre comunidades de plantas trepadeiras em florestas em restauração.....	62

AGRADECIMENTOS

Ao professor Fernando pela orientação;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento científico e Tecnológico – CNPq – pela bolsa de doutorado concedida;

Aos colegas taxonomistas que auxiliaram na identificação das plantas, J.Y. Tamashiro, L.C. Garcia, L.D. Meireles, J. Semir, G.H. Shimizu, M.M. Egea e R. Morokawa.

INTRODUÇÃO

Há mais de 500 milhões de anos atrás, no início do Permiano, as plantas trepadeiras já habitavam os ambientes primitivos (Burnham 2009). Atualmente, elas são bastante diversas em ambientes temperados e tropicais, o que demonstra sua capacidade de adaptação a diferentes condições ambientais. Nas florestas tropicais, as plantas trepadeiras chegam a compor até 25% da biodiversidade (Schnitzer & Bongers 2002), sendo abundantes e diversificadas nas florestas tropicais úmidas (Nabe-Nielsen 2001), estacionais (Dewalt et al. 2000; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002) e nas secas (Madeira et al. 2009). As plantas trepadeiras são chamadas de vinhas, quando herbáceas, e lianas, quando lenhosas. Elas não possuem estrutura própria de auto-sustentação e, portanto, precisam utilizar obrigatoriamente a estrutura física de outras plantas (os forófitos), como as árvores, para obterem luz no dossel da floresta. Para as plantas trepadeiras isso implica em que a disponibilidade espaço-temporal de potenciais forófitos poderia limitar o desenvolvimento das comunidades, por exemplo, ao longo do processo sucessional de florestas.

Para se prenderem e escalarem até a copa das árvores, as plantas trepadeiras utilizam diferentes adaptações, como gavinhas, ramos volúveis e escandentes e raízes adesivas. O funcionamento desses mecanismos, entretanto, não é independente do tamanho do forófito. Por exemplo, as trepadeiras com gavinhas podem não conseguir escalar árvores de grande diâmetro (Dewalt et al. 2000). Entretanto, isso não significa que os forófitos maiores não carreguem trepadeiras. Nabe-Nielsen (2001) mostrou que em uma floresta neotropical no Equador, a probabilidade de uma árvore ser colonizada por lianas aumentava com o diâmetro do tronco da árvore.

A luz é um recurso essencialmente relacionado com a organização das comunidades de trepadeiras (Dewalt et al. 2000; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002; Ladwig & Meiners 2010). As trepadeiras apresentam, normalmente, alta demanda por luz, e são até consideradas como uma guilda de espécies sucessoras iniciais (Dewalt et al. 2000). Geralmente, as comunidades que exibem alta abundância e diversidade estão associadas a ambientes com perturbação antrópica ou natural, pois eles dispõem de alta disponibilidade de luz. Contudo, as trepadeiras também tem sido bem representativas em florestas naturais não perturbadas, aonde podem ser tão abundantes e diversificadas como nas áreas perturbadas (Schnitzer & Carson 2001; Londré & Schnitzer 2006). Além disso, nas florestas intactas, as trepadeiras são consideradas elementos indispensáveis, pois desempenham um papel fundamental na organização e dinâmica ecológica dos ecossistemas, fornecendo desde biomassa para a floresta como alimentos para diferentes espécies de animais (Schnitzer & Bongers 2002, Wright et al. 2004; Phillips et al. 2005, Martins 2009, Yong et al. 2012). Neste trabalho, discuto como a disponibilidade de luz e os forófitos influenciam a organização de comunidades de trepadeiras em diferentes estádios sucessionais.

O modo de vida das trepadeiras costuma acarretar danos físicos aos forófitos, podendo reduzir o seu crescimento e suas taxas reprodutivas (Stevens 1987; Pérez-Salicrup & Barker 2000). As plantas trepadeiras também podem competir com as árvores, com chances de causar-lhes a morte e queda (Putz 1984; Schnitzer & Bongers 2002). Quando as plantas trepadeiras exploram o ambiente para obterem recursos (luz, água e nutrientes) podem sobrepor seus nichos com os dos forófitos e, assim, iniciar uma intensa competição com eles (Pérez-Salicrup & Barker 2000; Schnitzer et al. 2005; Tobin et al. 2012). As trepadeiras podem crescer sobre a copa de várias árvores conectando-as, e no caso de queda de uma delas

pode acontecer uma derrubada de várias outras árvores (Putz 1984). Portanto, parte da estrutura de florestas tropicais seria o resultado da interação entre as trepadeiras e as árvores.

Estudos empíricos e a teoria sucessional de florestas predizem mudanças nas condições bióticas e abióticas durante a sucessão (Lebrija-Trejos et al. 2010). A variação na disponibilidade dos recursos, como luz e árvores de tamanho adequado, em pequena escala e temporalmente influenciam a organização das sinúcias de trepadeiras (Dewalt et al. 2000; Ladwig & Meiners 2010). Dewalt et al. (2000) demonstraram, através de uma cronossequência de fragmentos florestais (20-100 anos) localizada no Panamá, que as mudanças na disponibilidade de luz e suportes, ao longo da cronossequência sucessional, teria sido responsável pelo declínio da abundância de lianas e mudanças na composição de espécies. Durante a restauração de florestas é possível examinar os processos ecológicos que estruturam as sinúcias de trepadeiras, e também entender como a composição de espécies de diferentes estádios sucessionais é influenciada pela interação entre as características eco-fisiológicas das trepadeiras e o ambiente (Lebrija-Trejos et al. 2010).

Nas florestas tropicais, os resultados dos processos sucessionais que dirigem a organização das comunidades arbóreas refletirão diretamente sobre as sinúcias de trepadeiras, por causa da íntima associação entre trepadeiras e árvores. As estruturas das comunidades de árvores mudam ao longo da sucessão secundária, tornam-se continuamente mais densas e, finalmente, há o crescimento das árvores sobreviventes e a expansão de suas copas. Durante esse processo, a luminosidade tende a diminuir e a abundância de árvores grandes tende a aumentar (Dewalt et al. 2000; Nansen et al. 2001, Ladwig & Meiners 2010), influenciando os processos ecológicos que operam na organização das comunidades de trepadeiras.

Os processos ecológicos bióticos e/ou abióticos que atuam na organização espaçotemporal de comunidades de plantas determinam a estrutura de espécies das comunidades por meio de diferentes mecanismos que conduzem a padrões distintos de agregação espaçotemporal ou de não agregação das espécies (Bullock et al. 2001, Hobbie et al. 2003, Legendre et al. 2010). Esses padrões vão se formando conforme as espécies entram na comunidade e começam a interagir umas com as outras e com o ambiente. As relações interespecíficas que se desenvolverão, assim como as respostas das espécies ao ambiente, dependerão, inerentemente, da ecologia das espécies, que é fruto das suas histórias evolutivas (Losos 1996, Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2006, Kembel & Hubbell 2006, Ives & Helmus 2010). Como as espécies filogeneticamente relacionadas podem apresentar nichos similares, elas não deveriam ocorrer juntas no espaço e/ou no tempo para evitar a competição. Por outro lado, espécies filogeneticamente relacionadas, que exibem requerimentos eco-fisiológicos similares, deveriam coexistir no mesmo espaço e tempo se elas compartilhassem os mesmos fatores ambientais limitantes (Webb et al. 2002).

Neste trabalho, estudei quatro comunidades de trepadeiras em uma cronosequência formada por quatro florestas, sendo três restauradas em tempos diferentes e um remanescente de floresta natural madura. Meu principal objetivo foi investigar os processos e padrões relacionados com a organização e a estrutura de comunidades de trepadeiras em diferentes estádios sucessionais, e relacioná-los com a disponibilidade de recursos limitantes, em escala local e regional. Primeiramente, procurei saber se a estrutura das comunidades de trepadeiras em uma cronosequência de fragmentos revegetados seria similar a estrutura das comunidades de trepadeiras em uma cronosequência de fragmentos florestais naturalmente em sucessão. Acredito que seria similar, afinal nas florestas em restauração há uma

aceleração dos processos sucessionais e não mudanças nos processos. Dessa forma, no capítulo 1, quantifiquei alguns parâmetros ecológicos das quatro comunidades e discuti os resultados comparando meus achados com os de uma cronossequência de fragmentos naturalmente em sucessão (Dewalt et al. 2000). No capítulo 2, investiguei como a dissimilaridade filogenética dentro dos fragmentos florestais foi influenciada pela variação na disponibilidade de luz e de suportes adequados ao longo da cronossequência sucessional; no capítulo 3, discuti como a variação da luminosidade entre os fragmentos florestais influenciou as similaridades filogenética e funcional entre as comunidades de trepadeiras.

REFERÊNCIAS

- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S. J. & Tofts, R. 2001. A Plant Trait Analysis of Responses to Grazing in a Long-Term Experiment. *Journal of Applied Ecology* 38: 253-267.
- Burnham, R.J. 2009. An overview of the fossil record of climbers: bejucos, sogas, trepadoras, lianas, cipós, and vines. *Rev. Bras. Paleontol.* 12:149-160.
- Cavender-Bares J., Keen A. & B. Miles. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: S109-S122.
- Dewalt, S. J., Schnitzer, S. A. & Denslow, J. S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.

- Hobbie, J.E., Carpenter, S.R., Grimm, N.B., Gosz, J.R. & Seastedt, T.R. 2003. The US Long Term Ecological Research Program. *BioScience* 53: 21-32.
- Ibarra-Manríquez, G. & Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.
- Kembel S.W. & S.P. Hubbell. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87: S86-S99.
- Ives, A.R. & Helmus, M.R. 2010. Phylogenetic metrics of community similarity. *The American Naturalist* 176: E128-E142.
- Ladwig, L.M. & Meiners, S.J. 2010. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91: 671-680.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398.
- Legendre P., De Caceres M. & D. Borcard. 2010. Community surveys through space and time: testing the space-time interaction in the absence of replication. *Ecology* 91:262-272.
- Londré, R. A. & Schnitzer, S. A. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 Years. *Ecology* 87: 2973-2978.
- Losos J.B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77:1344-1354.
- Madeira, B. G., Espírito-Santo, M. M., Neto, S. A., Nunes, Y. R. F., Azofeifa, G. A. S., Fernandes, W. & Quesada, M. 2009. Changes in tree and liana communities along a

- successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291-304.
- Martins, M. M., 2009. Lianas as a food resource for brown howlers (*Alouatta guariba*) and southern muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in a forest fragment. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32.1: 51–58.
- Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1-19.
- Nansen, C.; Tchabi, A. & Meikle, W. G. 2001. Successional sequence of forest types in a disturbed dry forest reserve in Southern Benin, West Africa. *Journal of Tropical Ecology* 17: 525-539.
- Phillips, O. L., Martinez, R. V., Mendoza, A. M., Baker, T. R. & Vargas, P. N. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86: 1250-1258.
- Pérez-Salicrup, D.R & Barker, M.G. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124: 469-475.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Schnitzer, S. A. & Carson, W. P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223- 230.

- Schnitzer, S. A., Kuzee, M. E. & Bongers, F. 2005. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93: 1115-1125.
- Stevens, G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Tobin, Michael F., Alexandra J. Wright, Scott A. Mangan, & Stefan A. Schnitzer. 2012. Lianas have a greater competitive effect than trees of similar biomass on tropical canopy trees. *Ecosphere* 3:art20. <http://dx.doi.org/10.1890/ES11-00322.1>
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.
- Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A., & Paton, S. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85:484–489.
- Yong, T., Kitching, R.L. & Min, C. 2012. Lianas as structural parasites: A re-evaluation. *Chinese Science Bulletin* 57: 307-312.

CAPÍTULO 1

Dinâmica de comunidades de trepadeiras numa cronossequência de florestas em restauração no sudeste do Brasil

RESUMO

Existem evidências recentes mostrando que as plantas trepadeiras estão aumentando nas florestas tropicais, em termos de riqueza de espécies, densidade e área basal. Testei a hipótese de que as plantas trepadeiras aumentam, ao longo de uma cronosequência sucessional, em florestas restauradas de maneira semelhante à descrita na literatura para florestas naturais. Investiguei a estrutura de quatro comunidades de trepadeiras, sendo três em florestas em restauração (12, 23 e 55 anos) e um no remanescente florestal natural, localizados em São Paulo, sudeste do Brasil. Amostrei plantas trepadeiras de todos os diâmetros, desde que estivessem ancoradas em árvores com circunferência a altura do peito ≥ 15 cm. A densidade, a riqueza de espécies, a área basal total e o tamanho médio das trepadeiras aumentaram ao longo da cronosequência de florestas em restauração. A ordenação apontou para a predominância de táxons distintos (famílias e espécies) nas quatro florestas. Não houve um padrão de predominância de sistemas de escalada ao longo da cronosequência. As análises demonstraram que as plantas trepadeiras aumentaram, ao longo de uma cronosequência sucessional, em florestas restauradas de maneira semelhante à descrita na literatura para florestas naturais. Os resultados fornecem fortes indícios que seguem a tendência de aumento das plantas trepadeiras nas florestas tropicais. No caso das florestas restauradas, o aumento das plantas trepadeiras deve ser especialmente considerado, pois elas tanto poderiam contribuir positivamente com a estrutura da floresta como poderiam interferir negativamente com o processo da restauração, como retardando-o.

Palavras-chave: Brasil, floresta tropical, lianas, organização de comunidades, vinhas.

INTRODUÇÃO

Comunidades vegetais impactadas por atividades antropogênicas ou por fenômenos naturais podem regenerar-se espontaneamente ao longo do tempo. A reestruturação das comunidades perturbadas ocorre ao longo de uma sequência de estados ecológicos, nos quais são retomados processos capazes de recompor o conjunto de espécies, reestabelecer as redes de interações bióticas e abióticas e, então, retomar as funções ecológicas do ecossistema de modo próximo ao original (Zahawi & Augspurger 1999; Guariguata & Ostetag 2000; Kennard 2002).

Atualmente, há muitas florestas tropicais fragmentadas e em processo de sucessão secundária por causa do uso inadequado de seus recursos pelos humanos (Geist & Lambin 2002; Asner et al. 2009). Por outro lado, existem muitos outros fragmentos florestais atuais que são o resultado da ação antrópica positiva, como as florestas revegetadas (Lamb et al. 2005; Chazdon 2008). Muitas vezes, o impacto nas florestas é tão intenso que as comunidades perdem a capacidade de regenerar-se naturalmente (Chazdon 2003). Por isso, a revegetação artificial dessas áreas se faz necessária para aceleração do processo da sucessão secundária e recomposição dos ecossistemas destruídos, de modo a retomar gradualmente as suas estruturas e funções ecológicas (Palmer et al. 1997; Wang et al. 2007; Chazdon 2008).

Nas áreas revegetadas artificialmente, o plantio das árvores é o gatilho inicial da sucessão secundária, e os processos sucessionais que se seguem são, de maneira geral, similares aos que operam nas florestas naturais em sucessão secundária (del Moral et al. 2007). As mudanças que ocorrem nas florestas tropicais em sucessão, como o crescimento das árvores, em diâmetro e altura, e o fechamento do dossel, influenciam significativamente as condições microclimáticas e ecológicas das florestas. Consequentemente, outros grupos

de espécies vegetais que compõem as comunidades florestais, sofrerão os efeitos provocados pelas mudanças ambientais do meio, como as plantas trepadeiras. Como as plantas trepadeiras dependem fisicamente das árvores, ou outras plantas, para sua sobrevivência, todas as mudanças que ocorrerem na estrutura das comunidades arbóreas ao longo da sucessão secundária deverá de alguma forma repercutir sobre as comunidades de trepadeiras (Dewalt et al. 2000; Madeira et al. 2009; Paul & Yavitt 2011).

A organização das sinúcias de trepadeiras deve ser dirigida ao longo da sucessão secundária das florestas tropicais por processos ecológicos relacionados à disponibilidade de luz e suportes. Segundo alguns autores (Dewalt et al. 2000; Schnitzer & Carson 2001; Londré & Schnitzer 2006), as trepadeiras poderiam ser tratadas como uma guilda de espécies sucessoras iniciais, pois possuiriam alta demanda de luz e suportes. Por isso, costumam ser abundantes e diversificadas em florestas nos estádios iniciais da sucessão ou com perturbação natural ou antrópica (Pinard et al. 1999; Dewalt et al. 2000; Tabanez & Viana 2000; Schnitzer & Carson 2001; Schnitzer et al. 2004; Londré & Schnitzer 2006), onde a disponibilidade de luz e suportes são, geralmente, pouco limitantes. Por outro lado, existem evidências recentes mostrando que as plantas trepadeiras estão aumentando, em termos de riqueza de espécies, densidade e área basal, nas florestas tropicais em estádios avançados da sucessão secundária e em remanescentes florestais naturais não perturbados (Phillips et al. 2002; Wright et al. 2004; Swaine & Grace 2007; Chave et al. 2008; Ingwell et al. 2010; Schnitzer & Bongers 2011).

Neste trabalho, meu objetivo é investigar a hipótese de que as plantas trepadeiras aumentam, ao longo de uma cronossequência sucessional, em florestas restauradas de maneira semelhante à descrita na literatura para florestas naturais. Para investigar esta ideia levantei quatro comunidades de trepadeiras em estádios distintos da sucessão, sendo três

florestas restauradas em tempos diferentes e um fragmento com remanescente florestal natural. Admiti que as florestas em restauração encontram-se em estádios sucessionais diferentes, pois foram plantadas em épocas distintas. Guiei-me pelas seguintes questões:

- 1) Como é a estrutura das comunidades de trepadeiras em cada floresta e como elas diferem entre si?
- 2) Cada floresta seria caracterizada por táxons (famílias e espécies) distintos e exclusivos formando séries sucessionais diferentes, ou a sucessão ocorreria de modo desordenado?
- 3) Se houver séries sucessionais distintas, predominariam sistemas de escalada diferentes, ou não haveria qualquer sequência dos sistemas de escalada?

MÉTODOS

Área de trabalho e desenho amostral

O estudo foi conduzido em quatro florestas, sendo três florestas restauradas em tempos diferentes (12, 23 e 55 anos) e um fragmento com remanescente florestal maduro (RF). As quatro áreas estão localizados na região nordeste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As florestas em restauração estão nas cidades de Santa Bárbara D'Oeste (12 anos; 22°49'43,87''S, 47°25'57,71''W, 552 m), Iracemópolis (23 anos; 22°34'36,84''S, 47°30'29,92''W, 609 m) e Cosmópolis (55 anos; 22°40'18,84''S, 47°12'21,64''W, 544-560 m), e a floresta natural remanescente em Campinas (22°50'4,86''S, 46°55'37,48''W, 711 m). O plantio das florestas em restauração ocorreu através de uma mistura de espécies pioneiras e não-pioneiras predominantemente nativas e algumas exóticas (Rodrigues et al. 1992; Vieira & Gandolfi 2006). A distância da área de 12 anos até o fragmento florestal mais próximo é

de aproximadamente 1.435 m, da de 23 anos é 70 m, da de 55 anos é 180 m e do remanescente natural é de 403 m. As áreas das florestas de 12, 23, 55 e remanescente são, respectivamente, de 30, 50, 30 e 244,9 ha, e todas elas encontram-se sob o clima Cwa, temperado úmido com chuvas no verão e seca não rigorosa no inverno. Nas florestas em restauração os solos predominantes são Latosol vermelho-amarelo e roxo e no remanescente natural o Acrisol (nomenclatura de WRB/FAO 2006).

Nas florestas em restauração, realizei as amostragens nas parcelas delimitadas e estudadas por Garcia et al. (2014) e no remanescente natural por Cielo-Filho et al. (2007), as quais foram implantadas segundo o seguinte delineamento experimental. Numa área de 2,5 ha, em cada um dos quatro fragmentos florestais, foram instaladas 30 parcelas aleatórias de 10 m x 10 m (0,3 ha no total) sorteadas a partir de coordenadas ortogonais. Amostrei todas as trepadeiras herbáceas, sub-lenhosas e lenhosas de todos os diâmetros, desde que estivessem enraizadas dentro da parcela e ancoradas em árvores com circunferência do tronco à altura do peito (CAP a 1,3 m acima do solo) ≥ 15 cm. Padronizei a medida do diâmetro da trepadeira a 20 cm do ponto de enraizamento (Burnham 2004; Gehring et al. 2004).

Análises

Para descrever a estrutura da comunidade de trepadeiras em cada sítio, considerei a distribuição de diâmetro, a distribuição dos sistemas de escalada, a densidade (ind./ha), a riqueza média de espécies por parcela (número de espécies/100m²), a área basal total (cm²/ha) e a área basal média por trepadeira (cm²/trepadeira). Usei a análise de variância (ANOVA) para testar as diferenças entre os valores médios dos descritores da estrutura das comunidades. Quantifiquei o número de indivíduos em cada uma de três classes de

diâmetros: pequena ($D < 0,5$ cm), média ($0,5 \leq D < 2$ cm) e grande ($D \geq 2$ cm). Quantifiquei o número de indivíduos em cada grupo de estratégias de escalada: gavinhas, volúveis e grimpantes. Apliquei a análise de qui-quadrado com a correção de Yates para testar a diferença entre as proporções de indivíduos nas classes de diâmetro e as proporções relativas dos mecanismos de escalada (gavinha, volúvel e grimpante).

Quantifiquei o índice de valor de importância (IVI) das famílias e das espécies como $IVI = FR + DR + DoR$, sendo FR a frequência relativa, DR a densidade relativa e DoR a dominância relativa expressa como porcentagem da área basal do caule (Müller-Dombois & Elleberg 1974). Para distinguir entre táxons que pudessem predominar em diferentes estádios sucessionais, realizei a análise de ordenação non-metric multidimensional scaling (NMS) a partir dos valores do índice de valor de importância (IVI) das famílias e das espécies de cada fragmento. Usei a distância de Sørensen e o programa PC-ORD V.6 (McCune and Mefford 2011). Antes da análise de ordenação, os valores do IVI foram transformados em proporções e depois pelo arco-seno.

RESULTADOS

Amostrei 2.192 indivíduos no total, pertencentes a 130 espécies e 26 famílias (Anexo 1). Na área de 12 anos foram amostrados 101 indivíduos, 15 espécies e oito famílias; na de 23 anos foram 123 indivíduos, 19 espécies e sete famílias; na de 55 anos foram 407 indivíduos, 56 espécies e 20 famílias e no remanescente florestal natural foram 1.561 indivíduos, 82 espécies e 23 famílias.

A densidade de indivíduos, a riqueza de espécies, a área basal média por trepadeira e a área basal total aumentaram significativamente ao longo da cronossequência formada pelas florestas em restauração e o remanescente florestal (Tabela 1).

As proporções de indivíduos nas classes de diâmetro variaram significativamente entre as florestas ($\chi^2=25$, $df=6$, $p<0.001$; Figura 1) Na floresta de 12 anos predominaram as trepadeiras de pequeno diâmetro (92% do total) e alguns poucos indivíduos de tamanho médio (8%). Na área de 23 anos, as trepadeiras de pequeno diâmetro também foram as mais abundantes (84,5%), mas alguns indivíduos de tamanho médio (10,5%) e grande (5%) estavam presentes. Na área de 55 anos prevaleceram as trepadeiras pequenas (74,7%), seguidas das médias (23,3%) e das grandes (2%). No remanescente florestal natural dominaram as grandes trepadeiras (45% do total), depois as de tamanho médio (34%) e então as pequenas (21%).

Tabela 1: Descritores da estrutura de quatro comunidades de trepadeiras em florestas em restauração e em um remanescente florestal natural. RF: remanescente florestal. Média±dp.

Descritor da comunidade	Florestas			
	12 anos	23 anos	55 anos	RF
Densidade (ind./ha)	336,6±49.93 ^c	410±53.46 ^c	1356,6±153.47 ^b	5203,3±307.58 ^a
Riqueza de espécies (espécies/100m ²)	1,93±0,22 ^c	2,43±0,22 ^c	6,27±0,58 ^b	17,01±0,62 ^a
Área basal média por trepadeira (cm ² /trepadeira)	0,17±0.04 ^d	0,28±0.09 ^c	0,88±0.015 ^b	18,65±1.5 ^a
Área basal total (cm ² /ha)	9.76	84.02	165.6	9552.06

Nota: As letras diferentes indicam a diferença estatística das múltiplas comparações executadas pelo teste Tukey-Kramer. Significância do teste $\alpha = 0,05$.

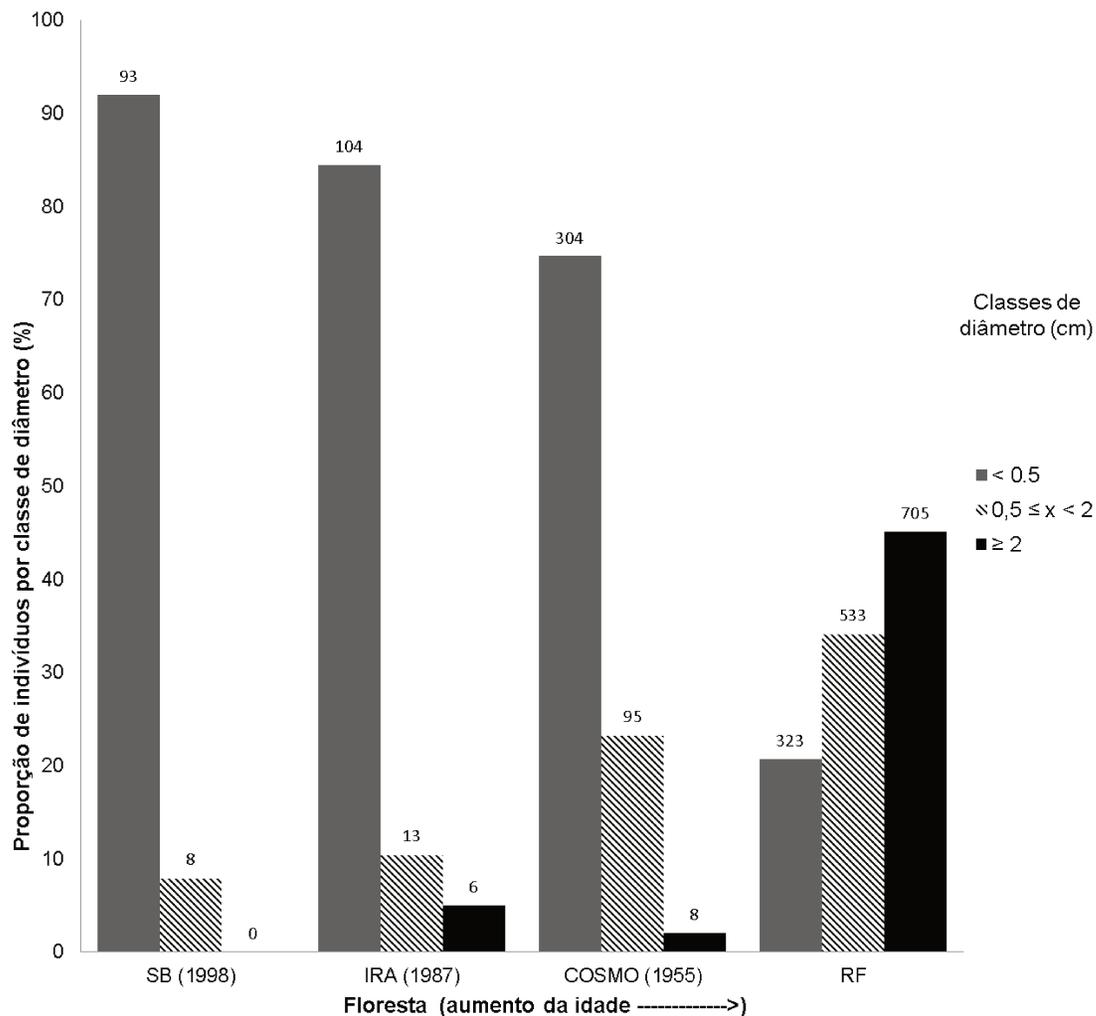


Figura 1: Proporção de indivíduos de plantas trepadeiras por classe de diâmetro em três florestas em restauração e uma floresta natural remanescente. FN: floresta natural. Acima de cada barra é apresentado o número de indivíduos.

A ordenação NMS revelou a predominância de famílias e espécies distintas entre as áreas (Figura 2A e 2B). As famílias Smilacaceae e Asteraceae predominaram na área de 12 anos; Sapindaceae e Malpighiaceae na área de 23 anos; nenhuma família predominou na área de 55 anos e Bignoniaceae se destacou na floresta natural remanescente. Quanto às espécies,

Mikania cordifolia (L.f.) Willd., *Mikania glomerata* Spreng. e *Smilax fluminensis* Steud. predominaram na floresta de 12 anos; *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd. e uma espécie não identificada de *Banisteriopsis* sp2 C.B. Rob. foram dominantes na floresta de 23 anos; *Bignonia campanulata* Cham. e *Urvillea laevis* Radlk. prevaleceram tanto na floresta de 55 anos quanto no remanescente natural.

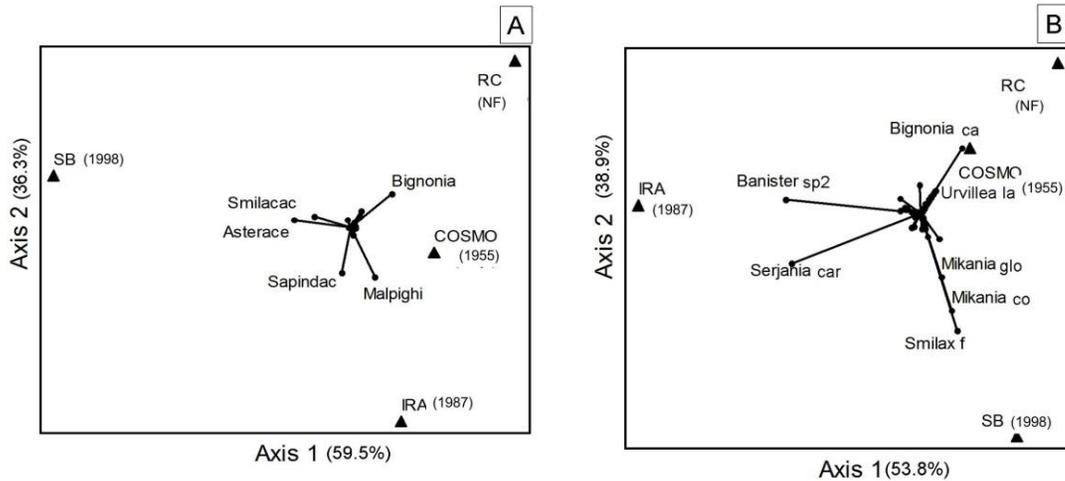


Figura 2: Ordenação non-metric multidimensional scaling dos valores do índice de valor de importância (IVI) das famílias (A) e das espécies (B) de trepadeiras em três florestas em restauração e uma natural remanescente, localizadas no sudeste do Brasil. Áreas: SB (12 anos), IRA (23 anos), COSMO (55 anos) e RC (floresta natural). Variância explicada do eixo entre parênteses.

As proporções relativas dos mecanismos de escalada (gavinha, volúvel e grimpante) variaram significativamente entre as quatro florestas ($\chi^2=108.66$, $df=6$, $p<0.001$; Figura 3). Na floresta de 12 anos, apenas as gavinhas e os caules volúveis estavam presentes em quantidade similar. Na floresta de 23 anos, as gavinhas foram o mecanismo mais abundante, seguida por caules volúveis e sem a presença dos ramos grimpantes. Na floresta de 55 anos, os caules volúveis foram mais abundantes, seguidos pelas gavinhas e dos ramos grimpantes.

No remanescente florestal, as gavinhas foram as mais abundantes, seguidas pelos caules volúveis e poucos grimpantes. Considerando todos eles juntos, as gavinhas foram o mecanismo de escalada mais abundante (804 ind. ou 56% do total), seguido de caules volúveis (601 ind. ou 42% do total) e de ramos grimpantes (25 ind. ou 2% do total).

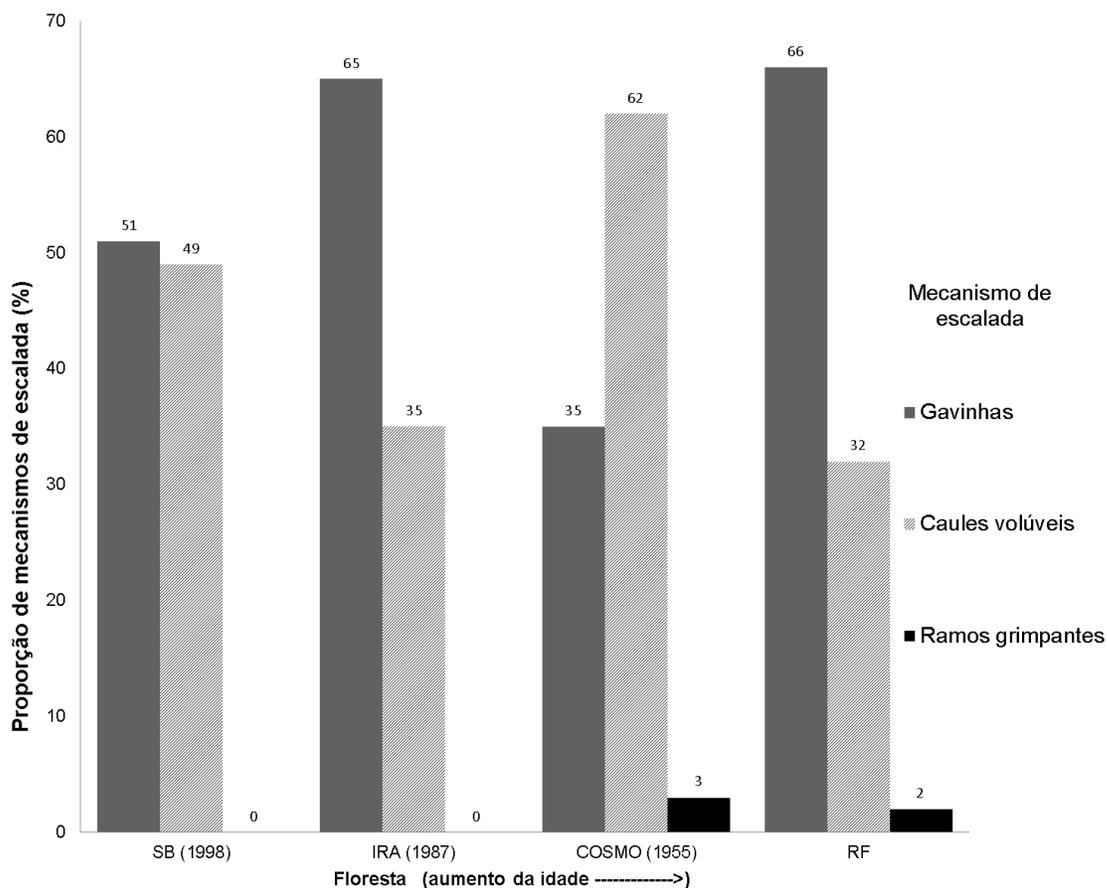


Figura 3: Proporção de mecanismos de escalada de trepadeiras com gavinha, caules volúveis e ramos grimpantes em três florestas em restauração e uma natural remanescente (RF). Acima de cada barra é apresentado o número de indivíduos.

DISCUSSÃO

Existe uma grande disponibilidade de dados na literatura que se referem a grande abundância e riqueza de espécies de plantas trepadeiras em florestas perturbadas e/ou em estádios iniciais da sucessão secundária quando comparadas às florestas não perturbadas e/ou nos estádios climáceos (Pinard et al. 1999; Dewalt et al. 2000; Tabanez & Viana 2000; Schnitzer & Carson 2001; Schnitzer et al. 2004; Londré & Schnitzer 2006). Entretanto, dados originados de diferentes regiões tropicais tem mostrado que as plantas trepadeiras estão aumentando significativamente nas florestas tropicais, incluindo as não perturbadas (Phillips et al. 2002; Wright et al. 2004; Swaine & Grace 2007; Chave et al. 2008; Ingwell et al. 2010; Schnitzer & Bongers 2011). Meus resultados mostraram que as plantas trepadeiras aumentaram ao longo da cronossequência de florestas em restauração, assim como tem sido descrito para algumas florestas naturalmente em sucessão. As florestas de 12 e 23 anos tiveram os menores valores de densidade, riqueza de espécies, tamanho médio da trepadeira e área basal total, enquanto a floresta de 55 anos e o remanescente florestal apresentaram valores maiores.

Alguns ecólogos tem proposto mecanismos que tentam explicar porque as trepadeiras estariam aumentando nas florestas tropicais, o que incluiria aumento dos distúrbios e regenerações, fragmentação e mudanças no uso local das terras e o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera (Schnitzer & Bongers 2011). Meus achados poderiam ser o resultado da operação de um ou mais desses mecanismos de maneira sinérgica, mas primeiramente tenho que assumir os efeitos do processo da restauração. As florestas em restauração apresentam, inicialmente, árvores a pleno sol e ausência de um dossel fechado, mas que gradativamente vai se tornando mais estruturado. Nos primeiros anos da floresta em

restauração se controla a presença de gramíneas através de capina, de maneira que o estabelecimento das trepadeiras deve ser mínimo ou ausente. Ao longo do tempo, haverá uma substituição do dossel inicial, formado predominantemente por árvores pioneiras, por outro de árvores secundárias iniciais. Dessa forma, elas tenderão a se estabelecer após a formação do dossel mais ou menos contínuo e quando não se fizer mais capina no local.

As trepadeiras não foram plantadas nas florestas em restauração e, portanto, o processo de dispersão das sementes de outras áreas deve influenciar significativamente a colonização dessas florestas. Primeiramente, as florestas em restauração encontram-se a diferentes distâncias de outros fragmentos florestais, os quais devem servir como fonte de sementes. Além disso, as áreas são circundados basicamente por canaviais, o que poderia limitar a chegada de sementes graças a pouca porosidade da matriz (Howe & Miriti 2004; Damschen et al. 2014). Portanto, não se poderia descartar a possibilidade de que o padrão de aumento das trepadeiras ao longo da cronossequência de florestas restauradas tenha sido resultado de um processo estocástico relacionado com a limitação da dispersão. Outro fator que também merece destaque é o efeito do tempo, pois quanto mais antiga a floresta maior a probabilidade de chegada de novas espécies de trepadeiras por dispersão, o que poderia ter resultado na maior riqueza de espécies na floresta de 55 anos e no remanescente florestal.

Segundo alguns autores, a restrição de luz nas florestas mais antigas seria um dos principais fatores responsáveis limitação do desenvolvimento das plantas trepadeiras (Dewalt et al. 2000; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002; Ladwig & Meiners 2010). Embora o sombreamento do sobosque possa ser capaz de excluir espécies e indivíduos não tolerantes à sombra nas florestas naturais e em estádios climáceos, o resultado final poderia ser equilibrado pelo fato de as árvores grandes hospedarem um número maior de trepadeiras, provavelmente heliófilas. Nabe-Nielsen (2001) mostrou que em uma floresta tropical natural

no Equador a probabilidade de as árvores serem infestadas por lianas aumentou em função da pré-existência de trepadeiras no hospedeiro e do aumento do diâmetro das árvores. Acontece que muitas trepadeiras não são capazes de escalar árvores de grande porte. Então, elas parasitam a estrutura física de outras trepadeiras pré-estabelecidas, que possuem o diâmetro bem menor do que a árvore hospedeira. Dessa forma, as trepadeiras que antes seriam excluídas por incapacidade de escalar a árvore podem permanecer nos estádios sucessionais mais avançados, mantendo assim a alta diversidade da comunidade.

O parasitismo entre as trepadeiras também poderia explicar porque o remanescente natural teve proporcionalmente muito mais trepadeiras com gavinhas do que as florestas em restauração de 12 e 23 anos, onde elas, supostamente, deveriam ter sido mais abundantes. Segundo os autores Putz & Holbrook (1991) e Dewalt et al. (2000), o crescimento das árvores, em diâmetro e altura, resultaria na diminuição ou perda da funcionalidade de alguns mecanismos de escalada, como as gavinhas. Dessa forma, esperava encontrar uma proporção maior de gavinhas nas florestas em restauração de 12 e 23 anos, que não teriam ou teriam um número reduzido de árvores de grande porte, e não no remanescente natural, que deve abrigar um número maior de árvores de grande porte. De modo geral, as árvores de grande porte podem não ser adequadas para o funcionamento das gavinhas, mas por outro lado elas podem sustentar um número maior de trepadeiras que serviriam de apoio para as espécies que escalam usando gavinhas.

Alguns autores têm mostrado que a diversidade de muitas florestas tropicais naturais recebe contribuição muito maior de espécies de trepadeiras tolerantes à sombra do que de trepadeiras intolerantes à sombra (Putz 1984; Campbell & Newbery 1993; Schnitzer & Bongers 2002). Grande parte das trepadeiras de pequeno diâmetro (< 0,5 cm) ou são espécies tolerantes vivendo no sobosque ou então estão atravessando-o, como as heliófilas rumo ao

dossel. Embora, não seja possível distinguir entre vinhas e lianas é fato que as trepadeiras pequenas contribuíram significativamente para a estrutura da floresta de 55 anos do remanescente natural.

Meus resultados mostraram que a área basal total e o tamanho médio da trepadeira aumentaram ao longo da cronossequência de florestas em restauração. Se eu considerar a área basal como variável sub-rogada à biomassa e/ou produtividade posso deduzir que a contribuição das trepadeiras, para a estrutura das florestas em restauração, aumentou conforme aumentou a idade da área. O aumento da biomassa de plantas trepadeiras tem sido uma tendência vista em algumas florestas tropicais (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003; Chave et al. 2008) e subtropicais (Allen et al. 2007).

A prevalência de famílias e espécies distintas nas florestas em restauração foi semelhante à que ocorreu em florestas tropicais naturalmente em sucessão (Dewalt et al 2000; Ladwig & Meiners 2010). A distribuição não aleatória das espécies de trepadeiras entre as florestas em restauração sugere que elas talvez difiram entre si nas suas condições ambientais e ecológicas, o que poderia indicar a diferenciação de habitat de espécies com requerimentos eco-fisiológicos distintos (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos (2002). Isso sugere que a organização das comunidades de trepadeiras nas florestas em restauração envolveria um processo sucessional de guildas de espécies iniciais, secundárias e climáticas (Dewalt et al. 2000; Ladwig & Meiners 2010). Esse argumento fortaleceria a ideia de que as trepadeiras são elementos essenciais em todos os estádios sucessionais das florestas tropicais, incluindo as florestas maduras não perturbadas. Ao mesmo tempo, enfraqueceria o pensamento de que as trepadeiras são apenas espécies oportunistas de áreas em estádios sucessionais iniciais ou impactadas.

Minhas análises mostraram que as plantas trepadeiras aumentaram, ao longo de uma cronossequência sucessional, em florestas restauradas de maneira semelhante à descrita na literatura para florestas naturais. Apesar de certas limitações operacionais do meu trabalho, ele fornece fortes indícios que seguem a tendência de aumento das plantas trepadeiras nas florestas tropicais. No caso das florestas restauradas, o aumento das plantas trepadeiras deve ser especialmente considerado, pois elas tanto podem contribuir positivamente com a estrutura da floresta como podem interferir negativamente com o processo da restauração, como retardando-o.

REFERÊNCIAS

- Allen, B.P., Sharitz, R.R. & Goebel, P.C. 2007. Are lianas increasing in importance in temperate floodplain forests in the southeastern United States? *Forest Ecology and Management* 242: 17-23.
- Asner, G.P., Rudel, T.K., Aide, T.M., Defrie, R., & Emerson, R. 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conservation Biology* 23: 1386-1395.
- Benítez-Malvido, J. & Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Burnham, R.J. 2004. Alpha and beta diversity of lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43–55.
- Campbell, E.J.F. & Newbery, D. McC. 1993. Ecological Relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 469-490.

- Chave, J., Olivier, J., Bongers, F., Châtelet, P., Forget, P.M. van der Meer, P. *et al.* 2008. Aboveground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology* 24: 355-366.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M.A., and Martins, F.R. 2007. Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a seasonal semideciduous forest in SE Brazil. *Plant Ecol.* 190: 189-203.
- Damschen, E.I., Baker, D.V., Bohrer, G., Nathan, R., Orrock, J.L., Turner, J.R., Brudvig, L.A., Haddad, N.M., Levey, D.J., and Tewksbury, J.J. 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:3484-3489.
- del Moral, R., Walker, L.R., & Bakker, J.P. 2007. Insights gained from succession for the restoration of landscape structure and function. In: *Linking Restoration and Ecological Succession*. L.R. Walker, J.W., & R.J. Hobbs (eds.). New York, NY: Springer Science, pp. 19-44.
- Dewalt, S.J.; Schnitzer, S.A., and Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- FAO. 2006. World reference base for soil resources: a framework for international classification, correlation, and communication. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 128 pp.

- Garcia, L.C., Hobbs, R.J., Santos, F.A.M., and Rodrigues, R.R. 2014. Flower and fruit availability along a forest restoration gradient. *Biotropica* 46: 114-123.
- Gehring, C., Park, S., & Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equations for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology and Management* 195: 69–83.
- Geist, H.J., & Lambin, E.F. 2002. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52: 143-150.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., & Anderson, L. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.
- Howe, H.F., and Miriti, M.N. 2004. When Seed Dispersal Matters. *BioScience* 54: 651-660.
- Ibarra-Manríquez, G., & Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 53–66.
- Ladwig, L.M. & Meiners, S.J. 2010. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91: 671-680.
- Lamb, D., Erskine, P.D., & Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Laurance, W. F., Perez-Salicrup, D., Delamonica, P., Fearnside, P. M., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L. & Lovejoy, T. E. 2001. Rain Forest Fragmentation and the Structure of Amazonian Liana Communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Letcher, S.G., & Chazdon, R. 2012. Life history traits of lianas during tropical forest succession. *Biotropica* 44: 720-727.

- Londré, R.A., & Schnitzer, S.A. 2006. The Distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 Years. *Ecology* 87: 2973-2978.
- Madeira, B.G., Espírito-Santo, M.M., NETO, S. A., Nunes, Y.R.F., Azofeifa, G.A.S., Fernandes, W., & Quesada, M. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291-304.
- McCune, B. and Mefford, M.J. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Müller-Dombois, D., & Ellemberg, H. 1974. Aims and methods for vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York, USA. 547p.
- Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1-19.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., & Poff, N.L. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology* 5: 291–300.
- Paul, G.S. & Yavitt, J.B. 2011. Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *Botanical Review* 77: 11-30.
- Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. *Biotropica* 28: 278-295.
- Putz, F.E. & Holbrook, N.M. 1991. Biomechanical studies of vines. In: *The biology of vines*. F.E. Putz, and H. Mooney (eds.). Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 73-97.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.

- Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H.F., and Crestana, M.S.M. 1992. Revegetação do entorno da represa de abastecimento de água do município de Iracemópolis/SP. Anais do Simpósio Nacional de Recuperação de Áreas Degradadas, pp. 406-414. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná, Curitiba.
- Schnitzer, S. A. & Carson, W. P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223- 230.
- Schnitzer, S.A., Parren, M.P.E. & Bongers, F. 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190: 87-98.
- Schnitzer, S.A., and Bongers, F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- Tabanez, A.A.J., and Viana, V.M. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32: 925-933.
- Vieira, D.C.M., and Gandolfi, S. 2006. Chuva de sementes e regeneração natural sob três espécies arbóreas em uma floresta em processo de restauração. *Ver. Bras. Bot.* 29: 541-554.
- Zahawi, R. A. & Augspurger, C. K. 1999. Early Plant Succession in Abandoned Pastures in Ecuador. *Biotropica* 31: 540-552.
- Wang, F-X., Wang, Z-Y., & Lee J. H.W. 2007. Acceleration of vegetation succession on eroded land by reforestation in a subtropical zone. *Ecological Engineering* 31: 232–241.

ANEXO 1

Lista de famílias e espécies de trepadeiras amostradas em quatro florestas, sendo três em restauração (12, 23 e 55 anos) e uma com remanescente natural, localizados na região nordeste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Florestas em restauração: Santa Bárbara D'Oeste (12 anos), Iracemápolis (23 anos), Cosmópolis (55 anos); remanescente de florestal natural: Ribeirão Cachoeira (RC). P=presente e traço=ausente.

Famílias e espécies	Florestas			
	12 anos	23 anos	55 anos	RC
ACANTHACEAE				
<i>Justicia</i> sp L.	-	-	-	P
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	-	-	-	P
AMARANTHACEAE				
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	-	-	P	-
<i>Pfaffia paniculata</i> (Mart.) Kuntze	-	-	P	P
APOCYNACEAE				
<i>Condylocarpon isthmicum</i> (Vell.) A.DC.	-	-	P	P
<i>Forsteronia australis</i> Müll.Arg.	-	-	-	P
<i>Forsteronia leptocarpa</i> (Hook. & Arn.) A.DC.	-	-	-	P
<i>Forsteronia pilosa</i> (Vell.) Müll.Arg.	-	-	-	P
<i>Forsteronia pubescens</i> A.DC.	-	-	-	P
<i>Mandevilla</i> sp Lindl.	-	-	-	P
<i>Marsdenia</i> sp R. Br.	-	P	P	-
<i>Marsdenia</i> sp2 R. Br.	-	-	P	-
<i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woodson	-	-	P	P
<i>Secondatia densiflora</i> A.DC.	-	-	P	-
<i>Secondatia</i> sp1 A. DC.	-	-	-	P
ASTERACEAE				
<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	P	-	-	-
<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	P	P	P	P
<i>Mikania glomerata</i> Spreng.	P	P	P	P
<i>Mikania lundiana</i> DC.	-	P	-	-
<i>Mikania</i> sp1 Willd.	P	P	P	P
<i>Mikania</i> sp2 F.W. Schmidt	P	P	-	-
<i>Mikania</i> sp3 F.W. Schmidt	-	P	-	-
<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.	-	-	P	-

BIGNONIACEAE

<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.	-	-	P	P
<i>Adenocalymma paulistarum</i> Bureau & K.Schum.	-	-	P	P
<i>Amphilophium crucigerum</i> (L.) L.G.Lohmann	P	P	-	P
<i>Bignonia binata</i> Thunb.	-	-	-	P
<i>Bignonia campanulata</i> Cham.	-	-	P	P
<i>Bignonia sciuripabula</i> (K.Schum.) L.G.Lohmann	-	-	-	P
<i>Dolichandra quadrivalvis</i> (Jacq.) L.G.Lohmann	-	-	P	P
<i>Dolichandra uncata</i> (Andrews) L.G.Lohmann	-	-	P	P
<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G.Lohmann	-	P	P	P
<i>Fridericia conjugata</i> (Vell.) L.G.Lohmann	-	-	-	P
<i>Fridericia samydoides</i> (Cham.) L.G.Lohmann	-	-	P	P
<i>Fridericia triplinervia</i> (Mart. ex DC.) L.G.Lohmann	-	-	P	P
<i>Lundia obliqua</i> Sond.	P	-	-	P
<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau & K.Schum.	-	P	P	P
<i>Pleonotoma tetraquetra</i> (Cham.) Bureau	-	-	-	P
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	-	-	-	P
<i>Stizophyllum perforatum</i> (Cham.) Miers	-	-	-	P
<i>Stizophyllum</i> sp Miers	-	-	P	P
<i>Tanaecium selloi</i> (Spreng.) L.G.Lohmann	-	-	P	P
<i>Tynanthus fasciculatus</i> (Vell.) Miers	-	-	P	P

BORAGINACEAE

<i>Tournefortia</i> sp L.	-	-	P	-
---------------------------	---	---	---	---

CACTACEAE

<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	-	-	-	P
--------------------------------	---	---	---	---

CELASTRACEAE

<i>Elachyptera festiva</i> (Miers) A.C.Sm.	-	-	P	P
<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C. Sm.	-	-	-	P
<i>Tontelea</i> sp1 Aubl.	-	-	P	P
<i>Tontelea</i> sp2 Aubl.	-	-	-	P

CONVOLVULACEAE

<i>Ipomoea</i> sp L.	-	-	-	P
<i>Merremia macrocalyx</i> (Ruiz & Pav.) O'Donell	P	-	-	-

CUCURBITACEAE

<i>Wilbrandia hibiscoides</i> Silva Manso	-	-	P	P
---	---	---	---	---

DILLENACEAE

<i>Davilla rugosa</i> Poir.	-	-	-	P
-----------------------------	---	---	---	---

<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	-	-	P	P
DIOSCOREACEAE				
<i>Dioscorea dodecaneura</i> Vell.	-	-	P	P
<i>Dioscorea grandiflora</i> Mart. ex Griseb.	-	-	P	-
<i>Dioscorea monadelpha</i> (Kunth) Griseb.	-	-	-	P
EUPHORBIACEAE				
<i>Dalechampia triphylla</i> Lam.	-	-	P	P
<i>Tragia sellowiana</i> (Baill.) Müll.Arg.	-	-	P	P
<i>Tragia volubilis</i> L.	-	-	-	P
FABACEAE				
<i>Acacia adhaerens</i> Benth.	-	-	-	P
<i>Bauhinia microstachya</i> (Raddi) J.F.Macbr.	-	-	-	P
<i>Dalbergia</i> sp1 L. f.	-	-	P	-
<i>Dalbergia</i> sp2 L. f.	-	-	-	P
<i>Dioclea</i> sp1 Spreng.	-	-	-	P
<i>Machaerium dimorphandrum</i> Hoehne	-	-	-	P
<i>Glycine wightii</i> (Graham ex Wight & Arn.) Verdc.	P	-	-	-
<i>Senegalia nitidifolia</i> (Speg.) Seigler & Ebinger	-	-	-	P
<i>Senegalia tucumanensis</i> (Griseb.) Seigler & Ebinger	-	-	-	P
MALPIGHIACEAE				
<i>Banisteriopsis anisandra</i> (A.Juss.) B.Gates	-	-	P	P
<i>Banisteriopsis lutea</i> (Griseb.) Cuatrec.	-	-	P	-
<i>Banisteriopsis</i> sp1 C.B. Rob.	-	-	P	-
<i>Banisteriopsis</i> sp2 C.B. Rob.	-	P	P	P
<i>Dicella bracteosa</i> (A.Juss.) Griseb.	-	-	P	P
<i>Heteropterys argyrophaea</i> A.Juss.	-	-	P	-
<i>Heteropterys bicolor</i> A.Juss.	-	-	-	P
<i>Heteropterys intermedia</i> (A.Juss.) Griseb.	-	-	P	-
<i>Heteropterys</i> sp1 Kunth	-	-	-	P
<i>Heteropterys</i> sp2 Kunth	-	P	P	P
<i>Hiraea</i> sp1 Jacq.	-	-	-	P
<i>Hiraea</i> sp2 Jacq.	-	-	-	P
<i>Hiraea</i> sp3 Jacq.	-	-	-	P
<i>Mascagnia anisopetala</i> (A. Juss.) Griseb.	-	-	P	P
MENISPERMACEAE				
<i>Hyperbaena oblongifolia</i> (Eichler) Chodat & Hassl.	-	-	-	P
NYCTAGINACEAE				
<i>Pisonia aculeata</i> L.	-	-	P	P

PASSIFLORACEAE

Passiflora alata Curtis P - P -

POLYGALACEAE

Bredemeyera floribunda Willd. - - P P

RHAMNACEAE

Gouania latifolia Reissek P - P P

RUBIACEAE

Manettia gracilis Cham. & Schltld. - P P -

SAPINDACEAE

Paullinia elegans Cambess. - - P -

Paullinia rhomboidea Radlk. - - P P

Serjania caracasana (Jacq.) Willd. P P P P

Serjania fuscifolia Radlk. - P P P

Serjania laruotteana Cambess. P P P P

Thinouia mucronata Radlk. - - - P

Thinouia sp Triana & Planch. - P - -

Urvillea laevis Radlk. - - P P

Urvillea ulmacea Kunth P P P P

SMILACACEAE

Smilax brasiliensis Spreng. - - - P

Smilax fluminensis Steud. P - - -

SOLANACEAE

Solanum alternatopinnatum Steud. - - - P

VERBENACEAE

Petrea sp1 L. - - - P

Petrea volubilis L. - - P P

VITACEAE

Cissus sp L. - - - P

Cissus verticillata (L.) Nicolson & C.E.Jarvis - P P P

CAPÍTULO 2

Influência da sucessão secundária sobre a estrutura filogenética de comunidades de trepadeiras em florestas em restauração

RESUMO

O desenvolvimento de comunidades de trepadeiras nas florestas tropicais em sucessão depende diretamente da disponibilidade de luz e árvores de tamanho adequado, pois alguns mecanismos de escalada são limitados pelo diâmetro do hospedeiro. Testei a hipótese de que a organização filogenética de comunidades de trepadeiras em florestas em restauração está relacionada à disponibilidade de luz e árvores de tamanho adequado. Utilizei quatro florestas, sendo três restauradas em épocas diferentes (12, 23 e 55 anos) e uma com remanescente natural, localizados no sudeste do Brasil. Em cada floresta, computei a similaridade filogenética da comunidade de trepadeiras e a correlacionei com a cobertura do dossel, número de árvores e diâmetro das árvores, todos descritores da disponibilidade de recursos. A cobertura do dossel, o número e o tamanho das árvores aumentaram conforme aumentou a idade da floresta em restauração. Nas florestas de 12 anos, 55 anos e no remanescente natural o aumento da cobertura do dossel e a diminuição do número de árvores fez aumentar a dissimilaridade filogenética entre as espécies das comunidades. Na floresta de 23 anos, a organização da comunidade de trepadeiras não foi relacionada com a disponibilidade de nenhum dos recursos considerados. Em nenhuma das quatro florestas, o tamanho das árvores influenciou a organização filogenética das comunidades de trepadeiras. De modo geral, a disponibilidade de luz e árvores foram os recursos que influenciaram os processos ecológicos que conduziram a organização filogenética das comunidades de trepadeiras em cada uma das florestas em restauração e no remanescente natural.

Palavras-chave: Brasil, florestas em restauração, organização de comunidades, lianas, vinhas.

INTRODUÇÃO

As plantas trepadeiras são um grupo de espécies muito bem distribuídas nos ecossistemas tropicais, como nas florestas úmidas (Nabe-Nielsen 2001), sazonais (Dewalt et al. 2000; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002) e secas (Madeira et al. 2009). O desenvolvimento das comunidades de trepadeiras depende de uma série de fatores ambientais e ecológicos, como a favorabilidade do hábitat, que está relacionada diretamente com a disponibilidade de recursos limitantes, p.ex. luz e árvores, para esse grupo de plantas.

Ao invés de investirem seus recursos na produção de tecido de sustentação, as trepadeiras priorizam o rápido crescimento das partes vegetativas e o grande investimento em reprodução. Por isso, as trepadeiras não possuem sistema de auto-sustentação e precisam utilizar obrigatoriamente a estrutura física de outras plantas, p.ex., árvores, para alcançar o dossel das florestas. Dessa forma, um ambiente favorável para as plantas trepadeiras é aquele que disponibiliza quantidades suficientes de árvores para escalar e luz.

As trepadeiras têm sido consideradas uma guilda de espécies sucessoras iniciais (Dewalt et al. 2000; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos 2002; Ladwig & Meiners 2010), pois demandam uma grande disponibilidade de luz e também de árvores hospedeiras. Ambientes favoráveis para as trepadeiras incluem florestas com perturbação antrópica ou natural e aquelas em estádios iniciais da sucessão, locais onde elas são frequentemente abundantes e diversas, graças a grande luminosidade. Por outro lado, essas trepadeiras heliófilas são menos abundantes e diversas em florestas tropicais sem perturbação e/ou em estádios avançados da sucessão (Dewalt et al. 2000; Nabe-Nielsen 2001; Madeira et al. 2009; Ladwig & Meiners 2010), provavelmente pela diminuição da luz. Por outro lado, dentro

desse mesmo contexto, as espécies de trepadeiras tolerantes à sombra aumentam suas chances de sobrevivência, conseqüentemente aumentando a abundância de indivíduos e espécies.

Nas florestas em sucessão e em restauração, as árvores vão se tornando cada vez maiores, em diâmetro e altura, além de serem substituídas, conforme o tempo avança (Guariguata & Ostertag 2001). O resultado desse processo é o fechamento progressivo do dossel ao longo do tempo, reduzindo globalmente a entrada de luz no sobosque da floresta. Dessa maneira, muitas espécies de trepadeiras heliófilas poderiam deixar de se estabelecer nas comunidades ou se estabelecer em baixa densidade e em pontos isolados, devido à escassez de luz (Dewalt et al. 2000). Entretanto, o sombreamento do sobosque beneficia o desenvolvimento das trepadeiras tolerantes à sombra, que antes eram limitadas pela presença da luz.

Outro recurso essencial para a sobrevivência das trepadeiras são as árvores, que servem de suportes para que elas possam escalar. Para isso, elas utilizam mecanismos de escalada originados de órgãos modificados, como as gavinhas, de origem foliar ou caulinar, ou formas de crescimento próprias, como os caules volúveis e ramos grimpanes. Entretanto, nem todos os mecanismos de escaladas são adequados para escalar qualquer tamanho de árvore (Dewalt et al. 2000). Por exemplo, as trepadeiras que usam gavinhas escalam eficientemente as árvores pequenas em relação às de grande porte; ao contrário das que usam caules volúveis que podem escalar árvores de qualquer tamanho. Se a organização das comunidades de trepadeiras, dentro de cada estágio sucessional, está associada à disponibilidade de árvores de tamanho adequado, então se pressupõe que a estrutura das comunidades seriam diferentes entre florestas em estádios distintos da sucessão ou da restauração.

Neste trabalho, apliquei uma abordagem filogenética para inferir os prováveis processos ecológicos que conduziriam a organização das comunidades de trepadeiras dentro de florestas em estádios distintos da sucessão. Meu objetivo é testar a hipótese de que a organização filogenética de comunidades de trepadeiras em sucessão está relacionada à disponibilidade de luz e hospedeiros em cada estágio. Utilizei quatro florestas, sendo três restauradas em épocas diferentes (12, 23 e 55 anos) e uma com remanescente florestal natural, para representar estádios distintos da sucessão. Acredito que conforme a idade da floresta aumente a favorabilidade do ambiente para as trepadeiras heliófilas diminua, uma vez que a oferta global de luz diminui. Além disso, nas florestas mais antigas há presença de árvores grandes, que podem dificultar o acesso de certos mecanismos de escalada. Por outro lado, as trepadeiras tolerantes a sombra ganhariam cada vez mais espaço conforme a idade das florestas aumentasse e se tornassem mais sombreadas. Como minha expectativa é a de que a favorabilidade do ambiente das trepadeiras diminua para as heliófilas e aumente para as tolerantes à sombra conforme aumente a idade da floresta, espero que a competição interespecífica aumente entre as heliófilas e que diminua entre as tolerantes à sombra em função do aumento da idade da área. Portanto, espero que a organização filogenética nas três florestas esteja relacionada à disponibilidade de recursos, isto é, luz e árvores.

MÉTODOS

Área de estudo e desenho amostral

O estudo foi conduzido em quatro florestas, sendo três florestas restauradas em tempos diferentes (12, 23 e 55 anos) e um fragmento com remanescente florestal maduro

(RF). As quatro áreas estão localizados na região nordeste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As florestas em restauração estão nas cidades de Santa Bárbara D'Oeste (12 anos; 22°49'43,87''S, 47°25'57,71''W, 552 m), Iracemópolis (23 anos; 22°34'36,84''S, 47°30'29,92''W, 609 m) e Cosmópolis (55 anos; 22°40'18,84''S, 47°12'21,64''W, 544-560 m), e a floresta natural remanescente em Campinas (22°50'4,86''S, 46°55'37,48''W, 711 m). O plantio das florestas em restauração ocorreu através de uma mistura de espécies pioneiras e não-pioneiras predominantemente nativas e algumas exóticas (Rodrigues et al. 1992; Vieira & Gandolfi 2006). A distância da área de 12 anos até o fragmento florestal mais próximo é de aproximadamente 1.435 m, da de 23 anos é 70 m, da de 55 anos é 180 m e do remanescente natural é de 403 m. As áreas das florestas de 12, 23, 55 e remanescente são, respectivamente, de 30, 50, 30 e 244,9 ha, e todas elas encontram-se sob o clima Cwa, temperado úmido com chuvas no verão e seca não rigorosa no inverno. Nas florestas em restauração os solos predominantes são Latosol vermelho-amarelo e roxo e no remanescente natural o Acrisol (nomenclatura de WRB/FAO 2006).

Nas florestas em restauração, realizei as amostragens nas parcelas delimitadas e estudadas por Garcia et al. (2014) e no remanescente natural por Cielo-Filho et al. (2007), as quais foram implantadas segundo o seguinte delineamento experimental. Numa área de 2,5 ha, em cada um dos quatro fragmentos florestais, foram instaladas 30 parcelas aleatórias de 10 m x 10 m (0,3 ha no total) sorteadas a partir de coordenadas ortogonais. Amostrei todas as trepadeiras herbáceas, sub-lenhosas e lenhosas de todos os diâmetros, desde que estivessem enraizadas dentro da parcela e ancoradas em árvores com circunferência do tronco à altura do peito (CAP a 1,3 m acima do solo) ≥ 15 cm. Padronizei a medida do diâmetro da trepadeira a 20 cm do ponto de enraizamento (Burnham 2004; Gehring et al. 2004). A cobertura do dossel foi estimada por Garcia et al. (2014) usando um densiômetro convexo.

Dados filogenéticos

Construí as árvores filogenéticas para todas as espécies, de cada fragmento, usando o módulo Phylomatic (Webb & Donoghue 2005) do programa Phylocom (Webb et al. 2008). A distância filogenética (em milhões de anos) entre os táxons foi baseada na idade estimada dos clados pelo trabalho de Wikiström *et al.* (2001). Quando não houve informação para um clado, sua idade foi estimada de maneira a minimizar a variação entre as divisões (nós) pelo algoritmo *bladj* do Phylocom. Resolvi as politomias de algumas famílias consultando dados filogenéticos mais recentes; Apocynaceae (Livshultz et al. 2007), Bignoniaceae (Lohmann 2006; Olmstead et al. 2009), Celastraceae (Simmons et al. 2001), Malpighiaceae (Davis et al. 2001) e Sapindaceae (Buerki et al. 2011).

Análises

Em todas as florestas, calculei, para cada uma das 30 parcelas, as distâncias filogenéticas entre as espécies usando como métrica a distância média do táxon mais próximo (DMTP; Webb et al. 2002), ou seja, a distância média entre as espécies filogeneticamente mais próximas. Em seguida, correlacionei, para todas as florestas, a DMTP de cada parcela com os valores da cobertura do dossel, o número de árvores e diâmetro das árvores. Para calcular as distâncias filogenéticas, utilizei o pacote *picante* (Kembel et al. 2010) e a linguagem estatística R versão 2.15.3 ou posterior.

RESULTADOS

Amostrei 2.192 indivíduos no total, pertencentes a 130 espécies e 26 famílias. Na floresta de 12 anos foram amostrados 101 indivíduos, 15 espécies e oito famílias; na de 23 anos foram 123 indivíduos, 19 espécies e sete famílias; na de 55 anos foram 407 indivíduos, 56 espécies e 20 famílias e no remanescente florestal natural foram 1.561 indivíduos, 82 espécies e 23 famílias. As variáveis ecológicas, descritoras da disponibilidade de recursos, variaram significativamente entre as florestas. A cobertura média do dossel aumentou conforme aumentou a idade da floresta. A abundância média de árvores por parcela ($CAP \geq 15$ cm) não diferiu estatisticamente entre as florestas de 12 anos, de 23 anos e de 55 anos, mas o remanescente natural apresentou abundância maior. O diâmetro médio das árvores foi menor na floresta de 12 anos, enquanto não diferiu estatisticamente entre as florestas de 23 anos, 55 anos e o remanescente natural (Tabela 1).

Tabela 1: Valores médios de variáveis ecológicas relacionadas à disponibilidade de recursos para plantas trepadeiras em três florestas em restauração e um remanescente natural, localizados no SE do Brasil. RC: remanescente florestal natural. Média \pm dp.

Variável ecológica	Florestas			RC
	12 anos	23 anos	55 anos	
Cobertura do dossel (%)	68,1 \pm 11,8 ^a	83,8 \pm 9,8 ^b	90 \pm 5,7 ^c	93 \pm 5,1 ^c
Abundância de forófitos (ind.100m ²)	10 \pm 3 ^a	9 \pm 3 ^a	10,2 \pm 2,8 ^a	22 \pm 5 ^b
Diâmetro do forófito (cm)	5,9 \pm 1,3 ^a	20,5 \pm 5 ^b	20,3 \pm 5,8 ^b	21,7 \pm 7,5 ^b

Nota: As letras diferentes indicam a diferença estatística das múltiplas comparações executadas pelo teste Tukey-Kramer. Significância do teste $\alpha = 0,05$.

Apenas nas florestas de 12 anos, 55 anos e no remanescente natural, a DMTP foi correlacionada com as variáveis ecológicas. Na floresta de 23 anos, a DMTP não foi relacionada a nenhuma das variáveis ecológicas. Nas florestas de 12 anos, 55 anos e no remanescente natural a DMTP foi correlacionada positivamente com a cobertura do dossel, significando que a distância filogenética média do táxon mais próximo aumentou quando a cobertura do dossel aumentou. Nas florestas de 12 anos, 55 anos e no remanescente natural a DMTP foi correlacionada negativamente com a abundância de forófitos. A DMTP de nenhuma das quatro comunidades de trepadeiras foi correlacionada ao diâmetro das árvores em (Tabela 2).

Tabela 2: Correlações de postos de Spearman entre variáveis ecológicas descritoras da disponibilidade de recursos para plantas trepadeiras e a distância média do táxon mais próximo (DMTP) em três florestas em restauração (12, 23 e 55 anos) e um remanescente natural (RC).

Variável Ecológica	Florestas			
	12 anos	23 anos	55 anos	RC
	DMTP			
Cobertura do dossel (%)	0,54*	0,17	0,49*	0,50*
Abundância de árvores (ind.100m ²)	-0,36*	0,10	-0,26*	-0,28*
Diâmetro da árvore (cm)	-0,08	-0,06	-0,05	-0,06

* $P < 0,05$.

DISCUSSÃO

Investiguei a estrutura filogenética de quatro comunidades de trepadeiras, três localizadas em florestas em restauração (12, 23 e 55 anos) e uma em um remanescente de

floresta natural, e encontrei diferenças significativas entre elas. Meus resultados mostraram que a organização filogenética das comunidades de trepadeiras da floresta de 12 anos, de 55 anos e do remanescente natural foi relacionada com o número de árvores e a cobertura do dossel, descritor da disponibilidade de luz. Na floresta de 23 anos a estrutura filogenética da comunidade não foi relacionada a nenhuma das variáveis ecológicas. O tamanho das árvores não influenciou a organização filogenética de nenhuma das quatro comunidades.

As espécies das florestas de 12 anos, 55 anos e do remanescente natural se tornaram filogeneticamente mais dissimilares conforme a cobertura do dossel aumentou, sugerindo que poderia ter havido aumento da pressão competitiva por luz nos pontos da floresta onde o dossel fosse mais fechado. Consequentemente, a competição por luz excluiria as espécies filogeneticamente mais próximas, que se supõem serem eco-fisiologicamente similares. Além da luz, a competição por hospedeiros também manteria distante as trepadeiras filogeneticamente próximas, pois quando o número de árvores diminuiu a distância filogenética entre as espécies aumentou.

Na floresta de 23 anos não houve qualquer relação entre a DMTP e variáveis ecológicas. Minha explicação para esse resultado se baseia em uma especulação considerando a hipótese do distúrbio intermediário (Roxburgh et al. 2004). Nos ambientes extremamente perturbados ou conservados, as condições ambientais se tornam muito homogêneas, e o hábitat passa a oferecer menos oportunidades de nichos. Já está bem estabelecido que a diversidade de espécies é maior nos ambientes mais heterogêneos, pois eles disponibilizam um número maior de nichos (Questad & Foster 2008; Brown et al. 2013). Entre os dois extremos ambientais, perturbado e conservado, haveria um *continuum* de condições que mesclaria características ambientais e ecológicas de ambos, permitindo que espécies dos dois extremos pudessem coexistir no mesmo hábitat. Acredito que a floresta de

23 anos seria um tipo de *continuum* entre estádios sucessionais diferentes, oferecendo oportunidades de nichos para as espécies de ambos os estádios. É possível que a coexistência de espécies com requerimentos eco-fisiológicos bem distintos e a mistura de processos sucessionais de estádios distintos pudessem ser os responsáveis pela indefinição de um padrão filogenético na comunidade de trepadeiras da floresta de 23 anos.

Existem evidências de que árvores de grande porte não seriam adequadas a todos os sistemas de escalada das trepadeiras, restringindo o estabelecimento de algumas espécies nas florestas maduras (Putz 1984; Dewalt et al. 2000), onde o número de árvores de grande porte é presumivelmente maior (Dewalt et al. 2000; Guariguata & Ostertag 2000). Portanto, pelo menos na floresta de 55 anos e no remanescente florestal, o tamanho das árvores poderia ter funcionado como filtro ambiental influenciando a organização filogenética das comunidades de trepadeiras (Dewalt et al. 2000; Nabe-Nielsen 2001), mas não influenciou. Embora as árvores de grande porte possam não ser suportes adequados para o funcionamento de todos os mecanismos de escalada, elas carregam trepadeiras que servem de suportes adequados para outras trepadeiras, que compensam sua incapacidade de escalar a árvore. Nabe-Nielsen (2001) demonstrou que as chances de uma árvore ser colonizada por trepadeiras aumentava se já existissem trepadeiras pré-existentes.

Minhas análises demonstraram que, de modo geral, a disponibilidade de luz e árvores foram os recursos que influenciariam os processos ecológicos que conduziriam a organização filogenética das comunidades de trepadeiras em cada uma das florestas em restauração e no remanescente natural.

REFERÊNCIAS

- Brown, C. et al. 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proc. R. Soc. B* 280: 20130502. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0502>
- Buerki, S., Forest, F., Alvarez, N., Nylander, J.A.A., Arrigo, N. & Sanmartín, I. 2011. An evaluation of new parsimony-based versus parametric inference methods in biogeography: a case study using the globally distributed plant family Sapindaceae. *Journal of Biogeography* 38: 531–550.
- Cai, Z-Q., Poorter, L., Cao K-F., & Bongers, F. 2007. Seedling growth strategies in *Bauhinia* species: comparing lianas and trees. *Annals of Botany* 100: 831-838.
- Davis, C.C., Anderson, W.R., & Donoghue, M.J. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast NDHF and TRNL-F nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 88: 1830–1846.
- Dewalt, S.J., Schnitzer, S.A. & Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- FAO. 2006. World reference base for soil resources: a framework for international classification, correlation, and communication. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 128 pp.
- Guariguata, M. R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., & Anderson, L.1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107-120.

- Ibarra-Manríquez, G., & Martínez-Ramos, M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.
- Ives, A.R. & Helmus, M.R. 2010. Phylogenetic metrics of community similarity. *The American Naturalist* 176: E128-E142.
- Ladwig, L.M., & Meiners, S. 2010. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91: 671-680.
- Livshultz, T., Middleton, D.J., Endress, M.E. & Williams, J.K. 2007. Phylogeny of Apocynoideae & the APSA Clade (Apocynaceae s.l.). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 324-359.
- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 93: 304–318.
- Madeira, B.G., Espírito-Santo, M.M., NETO, S. A., Nunes, Y.R.F., Azoifeifa, G.A.S., Fernandes, W., & Quesada, M. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291-304.
- Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1-19.
- Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O., & Eckert, A.J. 2009. A Molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *American Journal of Botany* 96: 1731–1743.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Questad, E.J. & Foster, B.L. 2008. Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities. *Ecology Letters* 11: 717-726.

- Roxburgh, S.H., Shea, K., & Wilson, J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85: 359-371.
- Simmons, M.P., Clevinger, C.C., Savolainen, V., Archer, R.H., Mathews, S., & Doyle, J.J. 2001. Phylogeny of the Celastraceae inferred from phytochrome B gene sequence and morphology. *American Journal of Botany* 88: 313–325.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. & Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Webb C.O. & Donoghue M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181-183.
- Wikström, N.; Savolainen, V. & Chase, M. W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 2211–2219.

CAPÍTULO 3

Similaridade filogenética e funcional entre comunidades de plantas trepadeiras em florestas em restauração

RESUMO

Uma importante fração das florestas tropicais encontra-se fragmentada e em sucessão secundária. Compondo parte da diversidade dessas florestas estão as plantas trepadeiras, cuja organização das comunidades é significativamente influenciada pela disponibilidade de luz. Investiguei a hipótese de que as similaridades filogenética e funcional entre comunidades de trepadeiras em florestas em restauração e em um remanescente natural são dirigidas pela variação da luz entre as florestas. Quantifiquei as similaridades filogenética e funcional entre quatro florestas, sendo três em restauração (12, 23 e 55 anos) e um remanescente florestal natural maduro, e as relatei às diferenças de cobertura do dossel entre as áreas. Usei modelos nulos para testar se as similaridades filogenética e funcional diferiram do esperado ao acaso. As similaridades filogenética e funcional entre as comunidades de trepadeiras foram menores do que o esperado ao acaso e correlacionadas negativamente com a cobertura do dossel. As florestas de 12 e 23 anos foram similares filogeneticamente e funcionalmente entre si, mas significativamente dissimilares da floresta de 55 anos e do remanescente natural, que foram similares entre si. Portanto, a variação na luz entre as florestas em restauração e o remanescente natural poderia ter tido um papel fundamental atuando como filtro ambiental, que seria responsável pelos padrões de distribuição das espécies nas comunidades de trepadeiras, tornando-as menos similares filogeneticamente e funcionalmente quanto maior fosse a diferença de luz entre elas.

Palavras-Chave: Brasil, diversidade beta, Floresta Estacional Semidecídua, lianas, vinhas.

INTRODUÇÃO

A diversidade de comunidades vegetais é um tema que atrai grande atenção dentro da ecologia, uma vez que desperta a necessidade de se compreender os mecanismos que permitem a coexistência das espécies dentro dos mais variados contextos ambientais. A diversidade de espécies de uma comunidade pode ser considerada sob diferentes aspectos, conforme se assume um tipo de medida da diversidade. Essas medidas variam desde a simples quantificação da riqueza de espécies até medidas mais elaboradas, as quais levam em conta a distribuição da abundância de indivíduos entre as espécies, como o índice de diversidade H' e o índice de Simpson.

Esses índices são amplamente aceitos como medidas de diversidade de comunidades, mas eles não incorporam as informações ecológicas inerentes a qualquer espécie. A importância das informações ecológicas decorre do fato de as espécies não serem evolutivamente independentes, como pressuposto das medidas mais comuns de diversidade. Além disso, as medidas que não incorporam informações filogenéticas não permitem analisar se as características físicas das espécies estão relacionadas com respostas adaptativas aos ambientes em que se encontram. Dessa maneira, medidas de diversidade que incluem a filogenia e as características funcionais das espécies podem revelar, sob um ângulo diferente, os mecanismos que operam a organização das comunidades (Webb et al. 2002; Bryant et al. 2008; Swenson et al. 2011).

Medidas de similaridade filogenética e funcional tem sido empregadas por ecólogos para determinar quais processos ambientais e ecológicos estão relacionados com as diferenças filogenética e funcional dentro e entre as comunidades (Lohbeck et al. 2012; Whitfeld et al. 2012; Purschke 2013; Zhang et al. 2013). Os métodos baseados na filogenia

assumem que as espécies filogeneticamente relacionadas são ecologicamente similares (Webb et al. 2002; Wiens & Graham 2005). Sendo assim, ambientes com características seletivas, isto é, filtros ambientais atuantes, podem selecionar espécies filogeneticamente similares, pois elas devem compartilhar os requerimentos eco-fisiológicos necessários para ocuparem o mesmo ambiente. O resultado seria uma comunidade estruturada por espécies filogeneticamente mais próximas do que o esperado ao acaso. Por outro lado, se os processos resultam do contato interespecífico direto, tal como a competição, então as espécies filogeneticamente próximas irão se excluir com mais intensidade, estruturando a comunidade por meio de espécies filogeneticamente mais distantes do que o esperado.

A investigação dos mecanismos ecológicos responsáveis pela montagem de comunidades ao longo da sucessão secundária tem se baseado no estudo da similaridade filogenética e funcional entre estádios sucessionais diferentes (Lohbeck et al. 2012; Whitfeld et al. 2012; Purschke 2013). As mudanças ecológicas e ambientais que ocorrem nas florestas tropicais durante a sucessão ecológica influenciam a organização de diferentes elementos vegetais que compõem o ecossistema, como as plantas trepadeiras (Guariguata & Ostertag 2001; Ladwig & Meiners 2010; Whitfeld et al. 2011; Letcher & Chazdon 2012). As plantas trepadeiras possuem uma dinâmica sucessional relacionada diretamente à das comunidades arbóreas. Essa associação acontece porque as plantas trepadeiras estão associadas obrigatoriamente à estrutura física de um hospedeiro, no caso, as árvores. Dessa forma, todas as mudanças estruturais que ocorrerem nas comunidades arbóreas ao longo do tempo refletirão diretamente nas sinúsias de trepadeiras associadas.

Neste trabalho, investiguei a hipótese de que as similaridades filogenética e funcional entre comunidades de trepadeiras em uma cronossequência formada por três florestas plantadas em épocas diferentes e um remanescente natural são dirigidas pela variação da luz

entre as áreas. Guiei-me pelas seguintes questões: (1) As similaridades filogenética e funcional entre comunidades de trepadeiras em diferentes estádios sucessionais é menor do que o esperado ao acaso? (2) As similaridades filogenética e funcional entre as florestas estão relacionadas com a variação da luz entre elas? e (3) As espécies mais aparentadas apresentam características funcionais similares?

Se as condições ambientais variarem entre as florestas em decorrência da variação da luz entre elas, então espero que as similaridades filogenética e funcional entre as comunidades sejam menores do que o esperado e que estejam relacionadas à cobertura do dossel, variável representante da disponibilidade de luz. Acredito que as espécies que vivem no mesmo ambiente devem compartilhar requerimentos eco-fisiológicos similares e, portanto, seriam filogeneticamente aparentadas e funcionalmente similares.

MÉTODOS

Área de trabalho e desenho amostral

Conduzi o estudo em quatro florestas distintas, sendo três florestas restauradas em tempos diferentes (12, 23 e 55 anos) e um fragmento com remanescente florestal maduro. As quatro áreas estão localizados na região nordeste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As florestas em restauração estão nas cidades de Santa Bárbara D'Oeste (12 anos; 22°49'43,87''S, 47°25'57,71''W, 552 m), Iracemópolis (23 anos; 22°34'36,84''S, 47°30'29,92''W, 609 m) e Cosmópolis (55 anos; 22°40'18,84''S, 47°12'21,64''W, 544-560 m), e a floresta natural remanescente em Campinas (22°50'4,86''S, 46°55'37,48''W, 711 m). O plantio das florestas em restauração ocorreu através de uma mistura de espécies pioneiras

e não-pioneiras predominantemente nativas e algumas exóticas (Rodrigues et al. 1992; Vieira & Gandolfi 2006). A distância da área de 12 anos até o fragmento florestal mais próximo é de aproximadamente 1.435 m, da de 23 anos é 70 m, da de 55 anos é 180 m e do remanescente natural é de 403 m. As áreas das florestas de 12, 23, 55 e remanescente são, respectivamente, de 30, 50, 30 e 244,9 ha, e todas elas encontram-se sob o clima Cwa, temperado úmido com chuvas no verão e seca não rigorosa no inverno. Nas florestas em restauração os solos predominantes são Latosol vermelho-amarelo e roxo e no remanescente natural o Acrisol (nomenclatura de WRB/FAO 2006).

Nas florestas em restauração, realizei as amostragens nas parcelas delimitadas e estudadas por Garcia et al. (2014) e no remanescente natural por Cielo-Filho et al. (2007), as quais foram implantadas segundo o seguinte delineamento experimental. Numa área de 2,5 ha, em cada um dos quatro fragmentos florestais, foram instaladas 30 parcelas aleatórias de 10 m x 10 m (0,3 ha no total) sorteadas a partir de coordenadas ortogonais. Amostrei todas as trepadeiras herbáceas, sub-lenhosas e lenhosas de todos os diâmetros, desde que estivessem enraizadas dentro da parcela e ancoradas em árvores com circunferência do tronco à altura do peito (CAP a 1,3 m acima do solo) ≥ 15 cm. Padronizei a medida do diâmetro da trepadeira a 20 cm do ponto de enraizamento (Burnham 2004; Gehring et al. 2004). A cobertura do dossel foi estimada por Garcia et al. (2014) usando um densiômetro convexo.

Dados filogenéticos

Para construção da árvore filogenética utilizei o módulo Phylomatic (Webb & Donoghue 2005) do programa Phylocom (Webb et al. 2008). A distância filogenética (em milhões de anos) entre os táxons foi baseada na idade estimada dos clados pelo trabalho de

Wikiström et al. (2001). Quando não houve informação para um clado, sua idade foi estimada de maneira a minimizar a variação entre as divisões (nós) pelo algoritmo *bladj* do Phylocom. Consultei dados recentes sobre filogenia para resolver as politomias nas famílias Apocynaceae (Livshultz et al. 2007), Bignoniaceae (Lohmann 2006; Olmstead et al. 2009), Celastraceae (Simmons et al. 2001), Malpighiaceae (Davis et al. 2001) e Sapindaceae (Buerki et al. 2011).

Dados funcionais e sinal filogenético

Quantifiquei duas características funcionais relacionadas ao sistema energético e hídrico das plantas trepadeiras: a área foliar (cm^2), representando a área da folha que recebe luz e que está exposta à perda de água por evapotranspiração; e a área foliar específica (cm^2/g), relacionada com o investimento da planta na construção das folhas em função da taxa fotossintética. Para estimar o valor médio das características funcionais de cada espécie, utilizei duas folhas (com pecíolo) totalmente expandidas de todos os indivíduos coletados. Para obter a área foliar, fotografei todas as folhas frescas (incluindo o pecíolo) e processei a imagem no programa ImageJ (Rasband 2008). Subsequentemente, as folhas foram secas em uma estufa a $65\text{ }^\circ\text{C}$ por 72 horas e depois o peso seco (g) foi determinado em uma balança semi-analítica. A área foliar específica foi calculada como: área foliar (cm^2)/massa seca (g).

Quantifiquei o sinal filogenético nas duas características funcionais. O sinal está relacionado com a similaridade das características funcionais e a proximidade filogenética das espécies. Se existe um sinal filogenético significativo, espera-se que as espécies filogeneticamente próximas apresentem características funcionais similares, ou seja, exibam conservantismo de nicho ao longo da árvore filogenética. Apliquei a estatística K de

Blomberg et al. (2003) para estimar o valor do sinal filogenético. Valores de $K < 1$ indicam sinal filogenético menor do que o esperado pelo modelo Browniano de evolução das características, enquanto valores $K > 1$ indicam sinal filogenético maior do que o esperado ao acaso. A significância do teste foi baseada na comparação dos valores observados com os dos modelos nulos, gerados por 999 randomizações das extremidades da árvore filogenética, ou seja, os nomes das espécies.

Similaridades filogenética e funcional beta

A similaridade filogenética entre as quatro comunidades foi calculada através do índice filogenético de beta diversidade *Phylosor* (Bryant et al 2008). Esse índice considera as frações dos braços da árvore filogenética que são compartilhadas entre duas comunidades. Também quantifiquei, entre as florestas, a similaridade funcional, *Funsor*. Para isso, utilizei o mesmo índice acima, mas ao invés da árvore filogenética usei um dendrograma funcional, construído a partir das características funcionais. Para construção do dendrograma funcional, criei uma matriz de distância a partir das características, usando a distância Gower e o método de agrupamento UPGMA. Comparei os valores observados de *Phylosor* e *Funsor* com os obtidos por meio de modelos nulos construídos a partir do algoritmo de Gotelli (2000), que randomiza 999 vezes os dados da matriz da comunidade, mantendo a frequência de ocorrência das espécies e a riqueza de espécies nas amostras. Para saber se a organização das sinúcias de trepadeiras seria influenciada pela variação da luz entre elas, correlacionei as medidas de similaridade filogenética e funcional às diferenças médias de cobertura do dossel entre as florestas.

RESULTADOS

No total, amostrei 2.192 indivíduos, pertencentes a 130 espécies e 26 famílias. Na floresta de 12 anos foram levantados 101 indivíduos, 15 espécies e oito famílias; na de 23 anos foram 123 indivíduos, 19 espécies e sete famílias; na de 55 anos foram 407 indivíduos, 56 espécies e 20 famílias e no remanescente de floresta natural foram 1.561 indivíduos, 82 espécies e 23 famílias.

Sinal filogenético

Não encontrei sinal filogenético nas duas características funcionais consideradas, ou seja, as espécies aparentadas não apresentaram características funcionais similares. A área foliar apresentou um valor de K menor do que 1 ($K = 0,50$; $P < 0,05$) e a área foliar específica não apresentou um valor de K significativo ($K = 0,30$; $P > 0,05$).

Similaridades filogenética e funcional

Os valores médios observados da similaridade filogenética foram menores do que os esperados ao acaso, significando que as comunidades de trepadeiras eram filogeneticamente distintas entre si. Entre as florestas de 12 e 23 anos, e entre a de 55 e o remanescente natural, não houve diferenças filogenéticas significativas. Por outro lado, a similaridade filogenética variou significativamente entre as florestas recentes, 12 e 23 anos, e as antigas, 55 anos e remanescente florestal (Tabela 1).

Tabela 1: Similaridade filogenética média observada e esperada entre quatro comunidades de trepadeiras, sendo três em florestas restauradas em épocas diferentes (12, 23 e 55 anos) e um remanescente de floresta natural. RC: remanescente de floresta natural.

Florestas	Valores observados			Valores esperados		
	RC	55 anos	23 anos	RC	55 anos	23 anos
55 anos	0,70			0,55		
23 anos	0,34*	0,45*		0,55	0,54	
12 anos	0,34*	0,36*	0,48	0,56	0,54	0,55

* P < 0,05

Os valores observados da similaridade funcional foram menores do que o esperado ao acaso, o que implicaria em comunidades de trepadeiras funcionalmente diferentes. Não houve diferenças funcionais significativas entre as florestas de 12 e 23 anos, e nem entre a de 55 anos e o remanescente natural. Mas, entre as florestas recentes, 12 e 23 anos, e as antigas, 55 anos e remanescente florestal, as diferenças foram significativas (Tabela 2).

Tabela 2: Similaridade funcional média observada e esperada entre quatro comunidades de trepadeiras, sendo três em florestas restauradas em épocas diferentes (12, 23 e 55 anos) e um remanescente de floresta natural. RC: remanescente de floresta natural.

Florestas	Valores observados			Valores esperados		
	RC	55 anos	23 anos	RC	55 anos	23 anos
55 anos	0,91			0,82		
23 anos	0,64*	0,68*		0,82	0,81	
12 anos	0,69*	0,70*	0,76	0,82	0,81	0,81

* P < 0,05.

A cobertura do dossel aumentou significativamente conforme aumentou a idade da floresta ($r = 0,87$; $P \leq 0,05$). As similaridades filogenética e funcional foram negativamente correlacionadas à cobertura do dossel, significando, por exemplo, que as similaridades filogenética e funcional diminuíram quando a diferença de cobertura de dossel entre elas aumentou.

Tabela 3: Correlação de postos de Spearman entre as similaridades filogenética e funcional de comunidades de trepadeiras, em diferentes estádios sucessionais, e a diferença de cobertura do dossel entre as florestas.

Similaridade	Cobertura do dossel
Filogenética	-0,70*
Funcional	-0,45*

* $P < 0,05$.

DISCUSSÃO

Meus resultados mostraram que as similaridades filogenética e funcional entre comunidades de trepadeiras em florestas plantadas em épocas diferentes e um remanescente natural foram menores do que o esperado ao acaso. As similaridades filogenética e funcional entre as florestas foram relacionadas negativamente com a diferença de cobertura do dossel

entre elas. As espécies mais aparentadas não apresentaram características funcionais similares, quando consideradas as características área foliar e área foliar específica.

As similaridades filogenética e funcional não diferiram entre as florestas de 12 e 23 anos, e nem entre a floresta de 55 anos e o remanescente natural, podendo-se supor que as condições eco-ambientais seriam similares entre as duas florestas recentes, 12 e 23 anos, e entre as duas antigas, 55 anos e remanescente natural. Resultado semelhante foi encontrado por Purschke et al. (2013), ao longo de uma cronosequência florestal na Suíça. Nesse trabalho, as similaridades filogenética e funcional não diferiam entre os estádios recentes da sucessão, e eles atribuíram o resultado à operação de filtros ambientais semelhantes entre os estádios. Segundo os autores, os filtros ambientais que operavam nos estádios recentes selecionariam espécies com características funcionais similares, que por sua vez eram filogeneticamente próximas. Nas áreas que estudei houve uma significativa dissimilaridade filogenética e funcional entre as florestas recentes e as antigas, podendo significar que as condições ambientais entre essas florestas seriam diferentes e as espécies de cada um deles apresentariam requerimentos eco-fisiológicos e características funcionais adequadas para estádios mais recentes ou mais antigos. Uma possibilidade não filogenética para as diferenças que observei pode residir no tempo de colonização de cada floresta e/ou a colonização a partir de floras distintas.

A luz é um dos principais recursos que dirigem a organização de comunidades de trepadeiras nos diferentes tipos de ambientes (Dewalt et al. 2000; Nabe-Nielsen 2001; Ladwig & Meiners 2010). As trepadeiras tolerantes ao sol são bem diversas e abundantes nos estádios iniciais da sucessão das florestas, por causa da grande disponibilidade de luz. Como a estrutura da comunidade arbórea muda ao longo da sucessão secundária, isto é, as árvores crescem e expandem suas copas, a tendência geral é de que a luz diminua no sobosque da

floresta ao longo do tempo. Com o advento do fechamento do dossel, muitas espécies de trepadeiras tolerantes ao sol acabam sendo prejudicadas, podendo ser excluídas e substituídas ao longo da sucessão por outras espécies mais adequadas, como as trepadeiras tolerantes à sombra (Putz 1984). Contudo, não significa que as trepadeiras heliófilas serão totalmente trocadas por espécies não heliófilas ao longo da sucessão. Conforme as florestas se desenvolvem e amadurecem vão se tornando um mosaico de micro-sítios, que incluem clareiras de diferentes tamanhos, permitindo, assim, a permanência das trepadeiras heliófilas. Presumivelmente, as trepadeiras tolerantes ao sol devem ser filogeneticamente e funcionalmente distantes das trepadeiras tolerantes à sombra, o que deve ter originado as dissimilaridades filogenética e funcional entre as florestas recentes (12 e 23 anos) e as antigas (55 anos e remanescente natural).

Segundo modelos teóricos, é esperado que as espécies filogeneticamente próximas apresentem características ecológicas similares (Webb 2000), mas nem sempre a diversidade funcional espelha a diversidade filogenética (Cavender-Bares et al. 2009). Portanto, a estimativa da diversidade funcional através das características funcionais das plantas pode fornecer indicações das estratégias ecológicas utilizadas por elas para explorarem o ambiente (Westoby et al. 2002). Quantifiquei o sinal filogenético, mas não encontrei indícios de que as espécies aparentadas seriam funcionalmente similares. Com isso, sou levado a crer que as espécies que coexistiram sob as mesmas pressões ambientais dentro dos fragmentos seriam funcionalmente similares graças à convergência das características funcionais e não ao conservantismo de nicho (Pacala & Tilman 1994). Todavia, essa ideia não é necessariamente definitiva, pois considerei apenas duas características funcionais que talvez não tenham sido capazes de capturar os processos do ecossistema (Lohbeck et al. 2012). Enfim, a variação na luz entre as florestas em restauração e o remanescente natural poderia ter atuado como filtro

ambiental responsável pelos padrões de distribuição das espécies nas comunidades de trepadeiras, tornando-as menos similares filogeneticamente e funcionalmente quanto maior fosse a diferença de luz entre elas.

REFERÊNCIAS

- Bryant, J.B., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J., Green, J.L. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 Supplement 1: 11505-11511.
- Dewalt, S.J., Schnitzer, S.A. & Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- FAO. 2006. World reference base for soil resources: a framework for international classification, correlation, and communication. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 128 pp.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2000. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Ladwig, L.M. & Meiners, S.J. 2010. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91: 671-680.
- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. 2012. Life history of lianas during tropical forest succession. *Biotropica* 44: 720-727.

- Livshultz, T., Middleton, D.J., Endress, M.E., Williams, J.K. 2007. Phylogeny of Apocynoideae and the APSA Clade (Apocynaceae s.l.). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 94: 324-359.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 89-96.
- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany* 93: 304–318.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M. & Prentice, H.C. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101: 857–866.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Swenson, N.G. 2011. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS One* 6: e21264.
- Zhang, J.-L., Swenson, N.G., Chen, S.-B., Liu, X.-J., Li, Z.-S., Huang, J.-H., Mi, X.-C. & Ma, K.-P. 2013. Phylogenetic beta diversity in tropical forests: Implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution* 51: 71-85.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Webb C.O. & Donoghue M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181-183.

- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098-2100.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- Wikström, N.; Savolainen, V. & Chase, M. W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 2211–2219.
- Whitfeld, T.J.S., Kress, W.J, Erickson, D.L. & Weiblen, G.D. 2012. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. *Ecography* 35: 001-010.