

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

IZABELLA MARIA CINTRA RIBEIRO

ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE HERBÁCEAS EM UM  
GRADIENTE DE REGENERAÇÃO NATURAL NA CAATINGA

RECIFE

2016

IZABELLA MARIA CINTRA RIBEIRO

ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE HERBÁCEAS EM UM  
GRADIENTE DE REGENERAÇÃO NATURAL NA CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

RECIFE

2016

Ficha catalográfica

R484e Ribeiro, Izabella Maria Cintra

Estrutura funcional de uma comunidade de herbáceas em um gradiente de regeneração natural na caatinga / Izabella Maria Cintra Ribeiro. – 2017.

69 f. : il.

Orientadora: Jarcilene Silva de Almeida Cortez.

Coorientador: Bill Shipley.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Recife, BR-PE, 2017.

Inclui referências e anexo(s).

1. Características funcionais 2. Ecologia funcional 3. Sucessão secundária

I. Cortez, Jarcilene Silva de Almeida, orient. II. Shipley, Bill, coorient. III. Título

CDD 574.5

IZABELLA MARIA CINTRA RIBEIRO

ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE HERBÁCEAS EM UM  
GRADIENTE DE REGENERAÇÃO NATURAL NA CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

Defendida e aprovada em 26 de Fevereiro de 2016.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof<sup>a</sup> Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (Orientadora)

---

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza - UFRPE

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Ana Virgínia de Lima Leite - UFRPE

---

Dra. Julia Caram Sfair – UFPE

---

Dr. Marcos Gabriel Figueiredo Mendes – UFPE (Suplente)

A Deus que me guiou por este caminho e a todos que me apoiaram durante esse trajeto.

**Dedico**

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer a Deus por ter confiado a mim essa profissão.

À minha família por todo o apoio e confiança, nos momentos em que não pude estar presente sempre houve compreensão, agradeço especialmente, ao meu pai Fernando Cintra, minha mãe Aliete Ribeiro e meu irmão Fernando Cintra.

Ao meu noivo, Sergio Ribeiro, pelos conselhos, por sempre estar ao meu lado, pelo carinho e apoio. Sempre foi o meu exemplo, aquela pessoa que me orgulho em copiar.

A minha cadela, Danzka, por ficar sempre embaixo da minha escrivadinha durante toda a fase de escrita da dissertação, sentir a paz que ela passa foi essencial.

Aos amigos que fiz ao escolher essa profissão, em especial, Adelmo Vieira, Ana Rafaela Mota, Annie Viviane Lessa, Bruno Augusto, Isabela Gonçalves, José Monteiro, Natália Morais, Roberta Alves, Tainá Ottoni e Thais Moreira. Agradeço por todos os momentos de amizade.

Às minhas amigas da pós (Ana Paula, Ana Cláudia, Fabiana Cerqueira, Isis Cabral e Shalana Castro) que compartilharam comigo todos esses momentos. Obrigada pela amizade e por tornarem tudo mais fácil.

A todos os meus amigos, que sempre me apoiaram e desejaram o melhor para mim.

À minha orientadora, Profa. Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez, por toda dedicação, paciência, confiança e exemplo.

Ao Bill Shipley, por todo ensinamento que nos passou para realização deste trabalho.

À todos os professores que me ajudaram na conclusão deste trabalho, em especial os professores Antônio Fernando Morais de Oliveira e José Roberto Botelho de Souza.

A todos que fazem parte do LIM, LEAF e ao LFS, pela convivência, por horas de trabalho dedicadas a me ajudar e pelo suporte.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (PPGE) e aos funcionários e professores, por todo apoio e estrutura.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa durante a realização do mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto.

À rede de pesquisa “Biodiversidade e regeneração natural em florestas tropicais secas brasileiras” incluída no Sistema Nacional de Pesquisa em Biodiversidade – SISBIOTA Brasil (Proc. nº 563304/2010-3).

Ao proprietário da Fazenda Tamanduá, Sr. Pierre Lalond e ao Instituto Tamanduá, pelo apoio logístico e colaboração no desenvolvimento das atividades de pesquisa.

## LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Área de estudo no município de Santa Terezinha, Paraíba, Brasil.....27
- Fig. 2.** Análise de Componentes Principais (Principal Component Analysis – PCA) entre as médias ponderadas da comunidade para cada atributo em cada parcela. X1=área de pasto; X8=inicial; X19=intermediário 19 anos; X23= intermediário 23 anos; X45=tardio; X60=floresta madura 60 anos e X100=floresta madura 100 anos. A soma das explicações dos primeiros e segundo eixos foi de 74%.....33
- Fig. 3.** Análise de correspondência canônica (Canonical Correspondenceanalysis – CCA) entre a média ponderada da comunidade (communityweightedmean – CWM) e a abundância de cada espécie em cada idade de regeneração. X1=área de pasto; X8=inicial; X19=intermediário 19 anos; X23= intermediário 23 anos; X45=tardio; X60=floresta madura 60 anos e X100=floresta madura 100 anos. Atributos escolhidos: área foliar específica (SLA), razão Carbono:Nitrogênio (CN), massa da semente (M), teor de Nitrogênio da folha (N), teor de Carbono da folha (CA) e compostos fenólicos (PC).....34

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Lista de características funcionais usadas para descrever a estrutura funcional da vegetação ao longo de um gradiente de regeneração natural. As diferentes características foram escolhidas para refletir uma grande variedade de funções ecológicas.....	30
<b>Tabela 2.</b> Lista de espécies herbáceas coletadas na Fazenda Tamanduá em Santa Terezinha, Paraíba, Brasil selecionadas para as medições das características funcionais. Locais de coleta: P=área de pasto; I=inicial; In19=intermediário 19 anos; In23= intermediário 23 anos; T=tardio; M60=floresta madura 60 anos e M100=floresta madura 100 anos.....	32
<b>Tabela 3.</b> Valores de F e de $r^2$ obtidos a partir da regressão linear simples entre a média ponderada da comunidade (CWM) e a idade de regeneração. Todas as análises foram não significativas após a correção de Bonferroni ( $P > 0,0045$ ) com graus de liberdade de 1 e 5. A média e o desvio padrão (DP) de cada atributo consideram todas as parcelas.....	33
<b>Tabela 4.</b> Análise de variância entre as características funcionais de populações localizadas em diferentes gradientes de regeneração. Letras iguais na mesma linha não apresentam diferença significativa, Tukey 5%. Locais de coleta: P=área de pasto; I=inicial; In19=intermediário 19 anos; In23= intermediário 23 anos; T=tardio; M60=floresta madura 60 anos e M100=floresta madura 100 anos.....	36



## SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1 INTRODUÇÃO GERAL	1
2 REVISÃO DA LITERATURA	3
2.1 Florestas tropicais	3
2.2 Caatinga	4
2.3 Sucessão secundária	6
2.4 Estrato herbáceo	8
2.5 Características funcionais	9
3 REFERÊNCIAS	13
CAPÍTULO 1	23
<b>Resumo</b>	24
<b>Introdução</b>	25
<b>Métodos</b>	27
<i>Área de estudo</i>	27
<i>Seleção das características funcionais e medições</i>	30
<i>Análises estatísticas</i>	31
<b>Discussão</b>	38
<i>Como os valores de CWM variam ao longo de um gradiente de regeneração?</i>	38
<i>Quais características variam intraespecificamente ao longo de um gradiente de regeneração?</i>	40
<b>Agradecimentos</b>	41
<b>Referências</b>	42
4 ANEXO	47
4.1 Normas para publicação na revista Journal of Vegetation Science	47

Ribeiro, Izabella Maria Cintra (MSc). Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Fevereiro, 2016. Estrutura funcional de uma comunidade de herbáceas em um gradiente de regeneração natural na Caatinga. Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (UFPE)

## RESUMO

A habilidade das plantas em alterar caracteres fenotípicos em decorrência da interação com o ambiente pode contribuir para estabilidade funcional, em especial, quando a plasticidade fenotípica age sobre caracteres ligados à sobrevivência, tornando-se uma ferramenta importante para sua adaptação. A teoria C-S-R de Grime é utilizada para categorização de plantas de acordo com as características funcionais que determinam as estratégias de competidoras, estresse tolerante e ruderal. O objetivo do estudo foi caracterizar as comunidades de herbáceas de acordo com aspectos morfofisiológicos e fitoquímicos em diferentes áreas de regeneração. Os sítios de coletas foram no pasto e em 6 áreas com 8 a 100 anos em regeneração. Foram avaliadas 12 características funcionais em 26 espécies. Foram analisadas a relação entre o tempo de regeneração e a expressão dos valores de CWM - *community weight mean* (média ponderada de cada característica em uma comunidade) usando a análise dos componentes principais (PCA) e análise de correspondência canônica, e a variação intraespecífica das características através do teste ANOVA um fator e do teste de Tukey a posteriori para comparações entre as médias. Os resultados mostraram que as comunidades da área de pasto e da área com 8 anos de regeneração apresentam espécies com características funcionais relacionadas às estratégias de espécies ruderais, com plantas baixas, folhas pequenas, economia foliar com folhas mais suculentas e com maior investimento em matéria seca. Enquanto as espécies localizadas nas comunidades das áreas com 45, 60 e 100 anos de regeneração apresentaram características funcionais relacionadas às competidoras, por apresentarem área foliar e área foliar específica maiores, além de um maior teor de nitrogênio nas folhas. Nas análises de variância realizadas entre as características funcionais e o estágio de regeneração foi possível observar que as espécies que ocupam os locais em diferentes estádios de regeneração apresentam plasticidades fenotípicas. No geral, à medida que a regeneração avança, há um aumento na razão C:N, no teor de compostos fenólicos e na assimilação de carbono, e uma diminuição na área foliar, na altura da planta, na suculência das folhas, na biomassa dos indivíduos e no teor de nitrogênio. O estudo mostra como as mudanças nas condições ambientais na regeneração natural influenciam nas características funcionais e que a Teoria C-S-R pode ser utilizada para quantificar, comparar e prever a estrutura de comunidades com base em estratégias adaptativas vegetais.

Palavras-chave: Características funcionais; Ecologia funcional; Sucessão secundária.

Ribeiro, Izabella Maria Cintra (MSc). Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Fevereiro, 2016. Estrutura funcional de uma comunidade de herbáceas em um gradiente de regeneração natural na Caatinga. Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dra. Jarcilene Silva de Almeida Cortez (UFPE)

## ABSTRACT

The ability of plants to alter phenotypic characters as a result of interaction with the environment can contribute to functional stability, especially when the phenotypic plasticity acts on traits related to survival, making it an important tool for adaptation. The Grime's C-S-R theory is used to categorize plants according to the functional traits that determine the strategies, competitors, stress tolerant and ruderal. The objective of the study was to characterize herbaceous communities according to morphophysiological and phytochemical aspects in different areas of regeneration. The collection sites were in the pasture and in 6 areas with 8 to 100 years in regeneration. A relationship between the time of regeneration and expression of the CWM values - community weight mean (weighted average of each trait in a community) was analyzed using principal components analysis (PCA) and canonical correspondence analysis, and an intraspecific variation of the traits through the ANOVA test a factor and the Tukey a posteriori test for comparisons between as means. The results showed that the pasture and area communities with 8 years of regeneration have species with functional characteristics related to the strategies of ruderal species, with low plants, small leaves, leaf economics with more succulent leaves and with greater investment in dry matter. While the species located in the communities of the areas with 45, 60 and 100 years of regeneration presented functional characteristics related to the competitors, because they present a larger leaf area and specific leaf area, besides a higher nitrogen content in the leaves. In the analyzes of variance performed between the functional traits and the regeneration stage it was possible to observe that the species occupying the sites in different stages of regeneration have phenotypic plasticity. In general, as the regeneration progresses, there is an increase in the C:N ratio, the content of phenolic compounds and carbon assimilation, and a reduction in leaf area, plant height, succulence of leaves, biomass of individuals and nitrogen content. The study shows how changes in environmental conditions in natural regeneration influence functional traits and that the C-S-R theory can be used to quantify, compare and predict the structure of communities based on adaptive plant strategies.

Keywords: Functional Ecology; Functional Traits; Secondary Succession

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais e subtropicais ocupam cerca de 40% do globo terrestre, entre as quais estão as florestas secas, onde se inclui a Caatinga. Essas regiões são consideradas como os ecossistemas mais explorados e degradados do mundo. Por ser um alvo da antropização, a vegetação da Caatinga é explorada pela atividade agrícola, extração de madeira e lenha, e pelo uso da terra para a pecuária extensiva (PRADO, 2003). A pressão sobre as áreas nativas vem aumentando sem políticas governamentais contra a pobreza imposta a muitas famílias, que são a principal causa de desmatamento na região (SANTOS et al., 2014).

Geralmente, após a retirada da madeira aproveitável ou do uso intensivo da terra, o local é abandonado ao crescimento da vegetação nativa tornando-se florestas secundárias (SAMPAIO et al., 1998; WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006). A regeneração ocorre através de uma substituição de espécies que compõem a comunidade. Os campos recentemente abandonados são dominados por espécies herbáceas, gramíneas, lianas e arbustos, que são intolerantes à sombra e de crescimento rápido, essas plantas modificam o ambiente permitindo que as intolerantes à alta incidência luminosa e de crescimento mais lento, possam colonizá-lo posteriormente (CHAZDON, 2008).

As herbáceas protegem o solo contra os processos erosivos além de formar uma malha de retenção com suas raízes que auxilia na retenção de sementes (ARAÚJO, 2003; FEITOZA et al., 2008). A cobertura que as herbáceas oferecem ao solo são sensíveis às variações dos microhabitats no tempo e no espaço (ARAÚJO, 2003), essas variações impactam diretamente as funções das plantas a nível de ecossistema (HULSHOF et al., 2014).

Condições climáticas características da Caatinga, como alta incidência luminosa, baixa umidade relativa do ar e elevadas temperaturas, além de uma variação na disponibilidade de água e nutrientes fazem com que as plantas apresentem características morfológicas e fisiológicas específicas, sendo denominadas de plantas xéricas (BOEGER; WISNIEWSKI, 2003). Os distúrbios ambientais modificam as características morfo-anatômicas das folhas de forma a apresentarem uma grande diversidade em termos de atributos morfológicos, anatômicos, fisiológicos e químicos que se associam à distribuição e abundância de espécies em diferentes ambientes (GIVINISH, 1979; CUNNINGHAM, 1999).

As plantas situadas em ambientes pobres em nutrientes e propensos à seca apresentam folhas com algumas características específicas. Possuem baixos valores de área foliar específica (AFE) (CUNNINGHAM et al., 1999; WRIGHT; CANNON 2001), elevada densidade e espessura foliar (CUNNINGHAM et al., 1999; NIINEMETS, 1999). Produzem

folhas mais duras (esclerófilas) e de longa vida, com grande conservação de nutrientes na planta (AERTS, 1995; ECKSTEIN, 1999). Outras características relacionadas às espécies com maior longevidade foliar são a presença de cutícula espessa, alto conteúdo de fibras e baixo conteúdo hídrico (BRYANT et al., 1983; CUNNINGHAM et al., 1999), características que diminuem significativamente as chances de ataque por herbívoros (COLEY, 1983; WRIGHT; CANNON, 2001). Tanto as folhas quanto as demais partes da planta são duráveis e isso é vantajoso nesses ambientes de escassez nutricional, pois, a perda de partes implica em perda de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo (CHAPIN, 1980).

Em habitats xéricos há um aumento da razão Carbono/Nitrogênio, nestas condições as plantas produzem maior quantidade de metabólitos secundários, principalmente os de alto peso molecular e de caráter cumulativo produzidos com um consumo de muito carbono fotossintético, como os compostos fenólicos, destacando-se entre eles os taninos (COLEY et al., 1985; COLEY, 1988; CRAINE et al., 2003). Embora não sejam necessariamente essenciais para o organismo, os metabólitos secundários garantem vantagens para a sobrevivência e a perpetuação das espécies (SANTOS, 2004).

Estudos têm demonstrado que a menor concentração de nitrogênio em ambientes de menor disponibilidade de recursos hídricos e nutricionais pode estar relacionada a uma menor eficiência fotossintética e menor concentração de clorofila (WARREN; ADAMS, 2004). Além de afetar as taxas fotossintéticas líquidas, a redução da disponibilidade hídrica no solo pode afetar a condutância estomática e a incorporação de biomassa pelas espécies vegetais (EHLERS; GOSS, 2003).

A habilidade que as plantas possuem em alterar caracteres fenotípicos em decorrência da interação com o ambiente pode contribuir para a sua estabilidade funcional, em especial, quando a plasticidade fenotípica age sobre caracteres ligados à sobrevivência, tornando-se uma ferramenta muito importante para sua adaptação (REIS, 2003; FALCÃO et al., 2015).

Por causa da diversidade de habitats e de fatores ambientais em diferentes combinações, existem várias modificações funcionais nas plantas localizadas em ambientes em diferentes estádios de sucessão secundária. As características das plantas, assim como a forma e estratégia de vida, vêm sendo usadas para explicar os processos de sucessão (GRIME, 1987). O modelo de Grime (1974, 1977) propôs três estratégias que as espécies de plantas poderiam apresentar para ocupar diferentes ambientes: competição (C), tolerância ao estresse (S) ou ruderal (R). Essas estratégias são baseadas em características funcionais limitadas pelo estresse e distúrbios. A combinação de intensidades altas e baixas dessas duas categorias de

fatores externos possibilita somente três condições que são viáveis como habitats para plantas. Cada um dos três habitats viáveis está associado à utilização de um tipo distinto de estratégia que são extremos de um continuum.

Tendo em vista a importância do componente herbáceo para o equilíbrio e a manutenção da vegetação de Caatinga, faz-se necessário estudos que visem contribuir para o conhecimento ecológico da vegetação herbácea. Pois, com a rápida destruição das florestas tropicais e a ameaça das mudanças climáticas globais, uma maior compreensão de como os padrões morfológicos e fisiológicos das plantas são alterados é essencial para a preservação e manejo das florestas tropicais secas.

## **2 REVISÃO DA LITERATURA**

### **2.1 Florestas tropicais**

As florestas tropicais, como sugere o nome, são as florestas que se distribuem entre os trópicos de capricórnio e de câncer (entre as latitudes 23° S e 23° N, embora essas florestas possam alcançar latitudes um pouco mais altas). Compreendem desde florestas latifoliadas que ocorrem em climas não sazonais e bastante úmidos até florestas semi-decíduas que ocorrem em climas marcadamente sazonais (MABBERLEY, 1992).

Como todos os ecossistemas terrestres, estão sujeitas a uma ampla gama de distúrbios de duração variável, intensidade e frequência (CHAZDON, 2003). A atividade humana contemporânea que afeta as florestas tropicais deve ser vista no contexto de um conjunto de eventos de perturbação natural e com um dinamismo que caracteriza os sistemas das florestas tropicais. Estima-se que 60% das florestas tropicais é classificada como floresta degradada, incluindo florestas secundárias, florestas primárias degradadas e terras florestais degradadas (ITTO, 2002). No entanto, a interferência humana pode ter impactos positivos em muitos aspectos da recuperação dessas áreas e também pode mitigar efeitos de perturbação subsequente (CHAZDON, 2003).

Nas regiões tropicais, as florestas tropicais úmidas foram mais amplamente estudadas que as florestas tropicais secas, embora aproximadamente 42% das florestas tropicais do mundo sejam tropicais secas (MILES et al., 2006; QUESADA et al., 2009). Apesar de aproximadamente 38% da população mundial viver em áreas secas. Além disso, pelo menos 20% dos principais hotspots para a diversidade de plantas no mundo inteiro, pertencem a

florestas tropicais secas (MAESTRE et al., 2012). A Caatinga é uma floresta tropical sazonalmente seca que ocupa boa parte do nordeste do Brasil. Sob diversos aspectos é uma região ainda pouco valorizada e estudada, atualmente está bastante degradada em virtude do uso não-sustentável de seus recursos naturais. Principalmente pelo desmatamento, devido à ocupação de áreas com atividades agrícolas e da pecuária (ALBUQUERQUE et al., 2012).

## 2.2 Caatinga

No Brasil, a palavra Caatinga é usada para designar uma grande área geográfica que compreende uma variedade de diferentes tipos de vegetação. A maioria das informações recolhidas em estudo da vegetação da Caatinga só se aplica a um número pequeno de áreas. É difícil formular generalizações sobre a dinâmica da vegetação desta região, devido à falta de replicação. (ALBUQUERQUE et al., 2012).

O termo “Caatinga” é de origem indígena, significando mata branca (caa = mata; tinga = branca e aberta). O domínio ecogeográfico da Caatinga ocupa uma área de cerca de 750.000 Km<sup>2</sup> e engloba parte dos territórios pertencentes aos estados do Nordeste brasileiro, exceto o Maranhão, e parte de Minas Gerais e Espírito Santo. Sua área corresponde a 54% da Região Nordeste e a 11% do território brasileiro e constitui o chamado Polígono das Secas (ALVES et al., 2009).

De acordo com a classificação de Koppen, predominam três tipos de clima na região: o BShw – semiárido, com curta estação chuvosa no verão e precipitações concentradas nos meses de dezembro e janeiro; o BShw’ – semiárido, com curta estação chuvosa no verão-outono e maiores precipitações nos meses de março e abril e; o BShs’ – semiárido, com curta estação chuvosa no outono-inverno e precipitações concentradas nos meses de maio e junho. A precipitação anual varia de 150 a 1300 mm e média de 700 mm. A temperatura média está em torno de 28°C e a umidade relativa do ar é de aproximadamente 60% (PEREIRA; BAKKE, 2010).

No passado acreditava-se que a Caatinga seria o resultado da degradação de formações vegetais mais exuberantes, como a Mata Atlântica ou a Floresta Amazônica. Esse pensamento sempre produziu à falsa ideia de que o bioma seria homogêneo, com biota pobre em espécies e em endemismos, estando pouco alterada ou ameaçada, desde o início da colonização do Brasil (ALVES et al., 2009). No entanto, a vegetação da Caatinga apresenta uma rica diversificada, sendo o componente lenhoso, taxonomicamente, melhor conhecido que o herbáceo (COSTA et al., 2007). As espécies são bastante heterogêneas, costumam apresentar algumas adaptações à sazonalidade climática e a heterogeneidade de condições dos

microhabitats como, por exemplo, espinhos, microfilia e algumas características xerofíticas, sendo, geralmente, caducifólias, perdendo suas folhas no início da estação seca. Fitossociologicamente, a densidade, frequência e dominância das espécies são determinadas pelas variações topográficas, tipo de solo e pluviosidade (DRUMOND et al., 2000; LEAL et al., 2003).

Segundo Santana (2005), nos últimos anos tem-se observado relevante preocupação com a situação da Caatinga, o que implica necessariamente no aumento de levantamentos florísticos e fitossociológicos, de modo contínuo e regular. Apesar da existência de alguns trabalhos fitossociológicos sobre a vegetação da Caatinga, ainda falta muito para o seu conhecimento como um todo. A Caatinga atraiu a menor pontuação de índices semi-quantitativos que descrevem os esforços em pesquisas da biodiversidade e o status de conhecimento, com um número insignificante de artigos publicados internacionalmente. A Caatinga também suporta menos equipes de pesquisa em comparação com florestas tropicais úmidas (Amazônia e Mata Atlântica) (SANTOS et al, 2011).

Cerca de 80% da Caatinga encontra-se em estágio sucessional secundário e cerca de 40% no estado pioneiro de sucessão secundária, consequência de uma utilização meramente extrativista e predatória. Diante desse cenário já se verificam perdas irrecuperáveis da diversidade florística e faunística, aceleração do processo de erosão e declínio da fertilidade dos solos (DRUMOND et al., 2000). Em muitos lugares, a erosão do solo e a salinização resultam em solos degradados, e a desertificação pode ser a consequência em muitos destes locais (SANTOS et al., 2014).

Em torno de 300.260 Km<sup>2</sup> da região semiárida brasileira já vem sendo seriamente afetada pelo processo de desertificação, gerando impactos que se refletem por diferentes níveis de degradação dos solos, da vegetação e dos recursos hídricos (LIMA et al., 2004). Se estas alterações continuarem, as plantas vão atingir os seus limites funcionais e isso provavelmente vai ocasionar rápidas mudanças na composição do ecossistema e no alcance geográfico (VICO et al., 2015). Estudos de avaliação dos impactos das mudanças climáticas sobre a estabilidade dos ecossistemas predominantes no Brasil (OYAMA; NOBRE, 2003), indicam que a Caatinga está entre os mais vulneráveis em um cenário de aumento das temperaturas globais, o que coloca a região nordeste do Brasil em estado de alerta, uma vez que a vulnerabilidade da Caatinga aos efeitos das mudanças climáticas representa um forte fator de pressão para a desertificação na região. Associadas a este fator, atividades antrópicas aumentam a pressão de aridificação. As atividades que contribuem para esse cenário são: (1)



corte raso da caatinga hiperxerófito, para atender a demanda de lenha; (2) cortes seletivos; (3) supressão para uso agrícola; (4) queima para limpeza da área; (5) predação de espécies vegetais pela pecuária (caprinos e bovinos), prejudicando, principalmente, a regeneração de algumas espécies (COSTA et al., 2009).

Esses problemas são comuns a outras áreas de florestas tropicais secas, na América Central, por exemplo, florestas foram convertidas para plantações de algodão. Contrário as ideias anteriores de que os baixos níveis de nutrientes nos solos iriam restringir essas atividades em uma área por apenas alguns anos (RICHARDS, 1964). No entanto, a conversão de pastagens para criação de gado é de longe, o uso da terra mais importante que afetou florestas tropicais (ANDERSON, 1990; HECHT, 1993). Esses dois fatores, locais de origem antrópica de uso do solo e globais devido aos efeitos das mudanças climáticas, se somam, intensificando o processo de desertificação, diminuindo a biodiversidade local e ocasionando assim uma séria de problemas sócio-ambientais nessas regiões (SANTANA, 2003).

### 2.3 Sucessão secundária

As florestas tropicais, assim como todos os ecossistemas da Terra, estão sujeitas a uma ampla gama de distúrbios de variável duração, intensidade e frequência (CHAZDON, 2003). Em 2000, 60% das florestas tropicais do mundo foram classificadas como floresta degradada, incluindo florestas secundárias, florestas primárias degradadas e solos degradados (ITTO, 2002).

Atualmente, a maior parte da vegetação da Caatinga encontra-se em estágio de sucessão secundária, e outra parte em direção à desertificação, mas, acredita-se que boa parte ainda é passível de recuperação e pode ser explorada de forma sustentável (GARIGLIO et al., 2010). Compreender a sucessão das florestas tropicais é fundamental para o desenvolvimento de estratégias de conservação, dado que as florestas secundárias tropicais podem ser consideradas as florestas do futuro (QUESADA et al., 2009). As florestas secundárias estudadas são altamente produtivas e resilientes. A biomassa acima do solo pode recuperar em 20 anos 11 vezes a taxa de absorção de florestas antigas, e esta taxa de recuperação aumenta com a disponibilidade de água (POORTER et al., 2016).

A teoria sucessional tem uma longa história, surgiu no início do século XX com estudos de Cowles (1899), Clements (1904, 1916), Gleason (1926), e Tansley (1935). Para Clements a sucessão é um processo no qual a comunidade age como uma unidade integrada, análogo ao desenvolvimento de um organismo individual. O ponto final da sucessão é uma comunidade clímax estável (homeostase), que existe em equilíbrio com o contemporâneo

(condições climáticas). Esta visão determinista mais tarde foi enfatizada por Odum (1969), em seus estudos pioneiros de desenvolvimento do ecossistema.

A sucessão secundária é o processo pelo qual os ecossistemas florestais se reconstróem, através da regeneração de locais perturbados, naturalmente ou por ação antrópica. A regeneração de florestas tropicais ocorre em nível de comunidade e ecossistemas através de uma substituição de espécies que compõem a comunidade, as intolerantes à sombra e de crescimento rápido modificam o ambiente permitindo que as mais exigentes em relação à alta incidência luminosa e de crescimento mais lento, possam colonizá-lo posteriormente. O processo sucessional segue uma progressão de estágios durante os quais florestas apresentam um enriquecimento gradual de espécies e um aumento em complexidade estrutural e funcional (WIRTH et al., 2009). Essas mudanças suscitam transições na dominância de diferentes formas de crescimento vegetal e tipos funcionais. Gramíneas, herbáceas, lianas e arbustos dominam campos recentemente abandonados, mas declinam em abundância à medida que o dossel da floresta se fecha e reduz a disponibilidade de luz. Assim, a sucessão se faz por substituição de uma comunidade por outra, até atingir um nível onde muito mais espécies podem se expressar (KAGEYAMA; CASTRO, 1989; GUINGLE, 2006; CHAZDON, 2008).

Nos ecossistemas semi-áridos a sucessão secundária é lenta, porque o recrutamento depende principalmente de eventos chuvosos erráticos e a escassez de água afeta de maneira mais severa as plântulas que em outros estágios vitais (AZEVEDO, 2010). O recrutamento depende da dispersão das sementes e da existência de um banco de sementes viáveis no solo o que, segundo Miranda et al. (2004) pode ser facilitado por indivíduos adultos que protegem as plântulas ou dificultado pela competição com as plantas vizinhas.

A regeneração e recuperação de áreas degradadas giram em torno de diversas áreas do conhecimento. É importante ressaltar que a compreensão de como ocorrem os processos naturais frente às alterações sofridas, devem partir do conhecimento da composição específica e estrutural das comunidades vegetais (CARVALHO et al., 2007). Embora a regeneração florestal na região tropical não seja capaz de substituir florestas primárias, florestas secundárias podem oferecer habitats adequados a várias espécies (CHAZDON, et al., 2009; DENT; WRIGHT, 2009, POORTER et al., 2016).

A importância cada vez maior das florestas secundárias em todo o mundo alerta para a necessidade urgente de se entender os fatores biofísicos e sociais subjacentes que afetam sua regeneração após o abandono de práticas agrícolas e distúrbios naturais (CHAZDON, 2012).

A regeneração florestal pode vir a ser a estratégia mais eficaz no quadro de uma paisagem ou escala regional maior, aplicando-se de maneira seletiva estratégias mais dinâmicas em áreas localizadas que já perderam seu potencial de regeneração natural devido à degradação do solo ou limitações de dispersão (HOLL; AIDE, 2011).

#### 2.4 Estrato herbáceo

A variada cobertura vegetal presente na Caatinga deve-se ao clima, relevo e embasamento geológico, que resultam em ambientes ecológicos considerados distintos (RODAL et al., 2008). Os estudos sobre a estrutura do componente herbáceo da vegetação são notadamente menores quando comparados com os realizados com o componente lenhoso, resultando numa deficiência de conhecimentos sobre o estrato herbáceo (MUNHOZ; ARAÚJO, 2011).

O componente herbáceo na Caatinga apresenta importante papel ecológico, contribuindo para a manutenção da flora lenhosa local. São fundamentais para o equilíbrio do ecossistema como um todo. As herbáceas protegem o solo contra os processos erosivos além de formar uma malha de retenção com suas raízes que auxilia na retenção de sementes (ARAÚJO, 2003; FEITOZA et al., 2008). Além do papel ecológico, as herbáceas também apresentam elevada importância econômica, uma vez que muitas possuem valor medicinal, sendo utilizadas por populações locais, outras possuem valor apícola agregado e algumas possuem substâncias utilizadas na indústria de cosméticos (SILVA et al., 2012).

Os estudos sobre a riqueza de espécies do estrato herbáceo da caatinga indicam existir pelo menos 750 espécies (COSTA et al., 2007). As famílias que são de extrema importância para o componente herbáceo por apresentarem elevada riqueza de espécies são a Fabaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Malvaceae, Bromeliaceae, Convolvulaceae, Lamiaceae e Acanthaceae (OLIVEIRA et al., 2013). A maioria das espécies herbáceas é terófito e, por isso, só são registradas na vegetação durante o período chuvoso, apresentando uma dinâmica de crescimento e reprodução fortemente relacionada com as características da sazonalidade climática da região (SILVA et al., 2008). O número de espécies herbáceas ocorrentes na Caatinga reforça ainda mais a necessidade da manutenção dessa diversidade, pois é de extrema importância para a sustentação das diversas interações ecológicas existentes.

A estrutura do componente herbáceo é fortemente influenciada pela sazonalidade climática, que exerce forte influência sobre a composição das espécies e organização deste componente na Caatinga, visto que este estrato se torna ausente no período de seca e surge com maior frequência na estação chuvosa (FEITOZA, 2004). Durante o período seco, as

plantas podem sofrer diferentes modificações que, em alguns casos, culminam na morte total ou parcial dos indivíduos, promovem alterações no sistema fotossintético com forte diminuição ou estagnação do crescimento e, ainda, podem ocasionar modificações morfológicas na planta e mudanças metabólicas (MARTINS; BATALHA, 2011).

Em uma análise da estrutura funcional de comunidades de herbáceas localizadas em áreas com diferentes níveis de pastoreio e aridez constatou que áreas de pasto apresentaram espécies pequenas, de crescimento rápido, espécies anuais e com alta AFE, de alto valor pastoreio e baixa massa de sementes, enquanto que ambientes áridos apresentaram as espécies que possuem folhas suculentas com alto conteúdo de Carbono na folha, espinhos, baixo conteúdo de massa seca foliar e baixa estatura (FRENETTE-DUSSAULT et al., 2011).

## 2.5 Características funcionais

Qualquer atributo que tem influência potencialmente significativa no estabelecimento, sobrevivência e fitness da planta é considerado como uma característica funcional. As respostas das plantas ao meio circundante, como a variação na disponibilidade de recursos e condições ambientais é, em grande parte, modulada por características morfológicas, fisiológicas, anatômicas e bioquímicas (MATOS et al., 2004; VIOLLE et al., 2007). A fim de entender essas respostas e prever o funcionamento e a distribuição das plantas em um ambiente em mudança surgiu a “Ecologia funcional das plantas” (DUARTE, 1999).

As características funcionais podem ser utilizadas para caracterizar a divergência funcional de diferentes espécies para a obtenção e uso de recursos. Isso pode, eventualmente, ajudar a compreender como uma grande quantidade de espécies pode coexistir em diversos ecossistemas florestais tropicais (AMARASEKARE, 2003). A habilidade que as plantas possuem em alterar caracteres fenotípicos em decorrência da interação com o ambiente pode contribuir para a sua estabilidade funcional, em especial, quando a plasticidade fenotípica age sobre caracteres ligados à sobrevivência, tornando-se uma ferramenta muito importante para sua adaptação (REIS, 2003). No entanto, nem todas as características dos organismos são adaptativas como prevê o paradigma panglossiano; o mais provável é que exista um gradiente de funcionalidade que vai desde atributos neutros (nenhum efeito no desempenho ecológico) até atributos extremamente adaptativos (grande efeito no desempenho). Podemos, portanto, definir como características funcionais aquelas cujos valores (atributos funcionais) determinam o desempenho ecológico dos indivíduos (VIOLLE, 2007).

As características funcionais de plantas também podem revelar os processos que conduzem a sucessão florestal após uma perturbação. Elas têm o potencial para complementar

os padrões revelados por modelagem preditiva, ajudando na compreensão dos processos que influenciam a ocorrência das espécies de plantas (BAZZAZ, 1979; MASON, et al., 2011). Um dos pressupostos da ecologia funcional é que a substituição de espécies ocorre porque diferentes atributos funcionais conferem às espécies diferentes vantagens ecológicas à medida que o ambiente muda (GRIME, 2001). Dependendo das características, algumas espécies irão persistir, crescer e se reproduzir em um determinado ambiente melhor que outras espécies, dando origem a conjuntos de espécies específicas ao ambiente (FRENETTE-DUSSAULT, et. al., 2012).

Em florestas tropicais secas, as características das espécies pioneiras mais importantes são as relacionadas à tolerância à dessecação; assim, as plantas devem ter menores taxas de crescimento e de taxas fotossintéticas e baixa área foliar específica (POORTER, 2009; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). Em um estudo no México foi notada uma mudança na média ponderada de cada característica em uma comunidade (“CWM”, do inglês, *community weight mean*) com a sucessão da floresta tropical (PINEDA-GARCÍA et al., 2013). Na floresta tropical seca comunidades em estádios sucessionais iniciais tiveram características funcionais relacionadas à tolerância à seca e aquisição de luz ideal, enquanto que as comunidades de estádios sucessionais tardios tiveram predominância de características relacionadas com a reprodução, como sementes grandes e dispersão biótica (LOHBECK et al., 2013).

Um dos fatores ambientais que influenciam a dinâmica de comunidades vegetais é a disponibilidade de água, já que representa um recurso essencial para as plantas, estando envolvida em sua composição, estrutura e metabolismo (SUTCLIFFE, 1968). A altura da planta e o tamanho das folhas estão fortemente relacionados à competição por luz e trocas gasosas, e ambas são dependentes da disponibilidade de água e nutrientes (ENGEL, 2002). A espessura foliar pode ser determinada por fatores abióticos como luz, água e nutrientes, e por bióticos, como na defesa contra herbívoros. Neste caso, a planta tende a alocar mais carbono no espessamento da folha em locais mais pobres em recursos, já que o custo de dano ou perda de uma folha é superior àquele de locais nutricionalmente mais ricos (PINHEIRO, 2001). A medida da área foliar específica (AFE) e do teor de carbono na folha reflete essa economia de carbono da planta (WRIGHT et al., 2004). Por exemplo, em locais mais ricos em recursos as folhas apresentam um baixo investimento de carbono e nutrientes em sua construção (alta AFE) e em geral são eficientes no desenvolvimento da área foliar por biomassa investida, resultando em maiores superfícies foliar para interceptação de luz (POORTER; BONGERS, 2006). A área foliar está positivamente relacionada à capacidade das espécies adquirirem

recursos rapidamente em ambientes produtivos (GRIME, 2001; PIERCE et al., 2013), e negativamente associada à resistência a estresses hídricos e nutricionais (GRIME et al., 1997; GRIME, 2001; CORNELISSEN et al., 2003). Além da área foliar, a suculência foliar também é considerada um atributo estreitamente relacionado à capacidade das plantas tolerarem estresses hídricos (KLUGE; TING, 1978; OGBURN; EDWARDS, 2012).

Outra característica relacionada às espécies de habitats xéricos com maior longevidade foliar é a maior razão Carbono/Nitrogênio, nestas condições as plantas produzem maior quantidade de metabólitos secundários, principalmente os de alto peso molecular e de caráter cumulativo produzidos com um consumo de muito carbono fotossintético, como os compostos fenólicos, destacando-se entre eles os taninos (COLEY et al., 1985; COLEY, 1988; CRAINE et al., 2003). O metabolismo secundário é altamente influenciado pelo ambiente, ou seja, dependendo das condições ambientais é desviado para rotas diferenciadas produzindo produtos das mais diversas formas e variações durante a influência desta. (ABREU JUNIOR, 1998).

Em geral, as espécies de plantas de florestas tropicais seca apresentam diversos padrões fenológicos que refletem a heterogeneidade dos fatores ambientais que criam gradientes de disponibilidade de recursos, tais como precipitação, temperatura, fotoperíodo e tipo de solo (BORCHERT, 1994; KUSHWAHA, et al., 2011). Os dados ecofisiológicos disponíveis levam a acreditar que algumas espécies da Caatinga são capazes de enfrentar períodos de seca severa, entretanto, não podem suportar o atual nível de uso insustentável (SANTOS et al., 2014). No entanto, apesar da rica diversidade fenológica, ainda se sabe pouco sobre os fatores de condução e mecanismos pelos quais plantas adaptam os seus padrões fenológicos. Esta situação é ainda mais complicada na Caatinga, uma floresta tropical seca que ocupa uma das maiores áreas de terra no mundo e existe no extremo da disponibilidade de recursos hídricos (MILES, et al., 2006). A frágil união entre ciência e política é o mais preocupante entre os problemas da Caatinga (SANTOS et al., 2014).

A baixa disponibilidade de recursos e condições ambientais extremas podem restringir o número de alternativas adaptativas possíveis, resultando em maior similaridade de respostas a estresses de diversas naturezas (GRIME, 1977). O modelo C-S-R idealizado por Grime (1974, 1977, 2001) é utilizado para categorização de plantas de acordo com a quantificação de várias características funcionais que determinam as estratégias das plantas, competidoras, estresse tolerante e ruderal. Essas três principais estratégias são caracterizadas por: (i) rápido crescimento vegetativo em ambientes produtivos, plantas altas com folhas grandes,

conservação de recursos intermediário, intermediário início de floração e período de floração (C); (ii) plantas mais baixas com folhas pequenas, características de conservação de recursos (por exemplo, baixa área foliar específica e concentrações de nitrogênio na folha) e uma fase reprodutiva breve e infrequente (S); e (iii) plantas baixas com folhas pequenas, economia foliar altamente aquisitiva e desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado (R) (PIERCE et al., 2013). Deste modo, a categorização de espécies a partir de características foliares (por exemplo) pode fornecer indicativos das estratégias ecológicas apresentadas pelas diferentes espécies em uma dada comunidade (ACKERLY, 2004; DÍAZ, 2004; GARNIER, 2001).

Uma única característica funcional isolada pode apresentar uma amplitude de possíveis respostas ao ambiente, de forma que a formação de conjuntos de características é o meio mais concreto e seguro para realização de inferências de como a planta responde ao meio em que se encontra (GARNIER et al., 2001). Dessa forma, é possível assumir que, ao conhecermos as características funcionais das espécies de uma determinada vegetação, estaremos acessando também as diferentes estratégias ecológicas que são viáveis nesse ambiente. Disso extraímos que a diversidade de características funcionais deve refletir a diversidade de estratégias ecológicas de um lugar.

### 3 REFERÊNCIAS

ABREU JUNIOR, H. **Práticas alternativas de controle de pragas e doenças na agricultura: coletânea de receitas**. Campinas, EMOPI, 1998. 115 p.

ACKERLY, D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs**, v. 74, p. 25-44, 2004.

AERTS, R. The advantages of being evergreen. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 402-407, 1995.

ALBUQUERQUE, U. P. et al. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. **The ScientificWorld Journal**, 2012.

ALVES, J. J.A.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradação da caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v.22, n. 3, p. 126-135, 2009.

AMARASEKARE, P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. **Ecology Letters**, v. 6, p. 1109-1122, 2003.

ANDERSON, A. B. **Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest**. Columbia University Press, New York, 1990.

ARAÚJO, E. L. Diversidade de herbáceas na vegetação da caatinga. In JARDIN, E. A. G.; BASTOS, M. N. C.; SANTOS, J. U. M. **Desafios da Botânica brasileira no novo milênio: Inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal**. Belém: Sociedade Brasileira de Botânica, 2003. p.82-84.

AZEVÊDO, T. K. B. **Avaliação de áreas de caatinga em diferentes estágios sucessionais**. Dissertação (Mestrado Zootecnia) - Universidade Federal de Campina Grande, 2010.

BAZZAZ, F. A. The physiological ecology of plant succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, v. 10, p. 351-371, 1979.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 61-72, mar. 2003.



BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.

BRYANT, J. P., CHAPIN III, F. S., KLEIN, D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. **Oikos**, v. 40, p. 357-368, 1983.

CARVALHO, E. C. D. et al. Fitossociologia e análise comparativa do Componente arbustivo arbóreo de duas áreas de Caatinga em diferentes estágios de sucessão. In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, Caxambu – Minas Gerais, **Anais...** Minas Gerais: SEB, 2007. 3p.

CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants. **Annu.Rev.Ecol. Syst**, v. 11, p. 23-260, 1980.

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspec Plant Ecol Evol Syst**, v. 6, n. 51, 2003

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON W.; SCHNITZER S. A. **Tropical forest community ecology**. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing, 2008. p. 384-408.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406-1417, 2009.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, Belém, v. 7, n. 3, p. 195-218, set.-dez. 2012

CLEMENTS, F. E. **The Development and Structure of Vegetation**. Botanical Survey of Nebraska. Studies in the Vegetation of the State. Lincoln, NE. 1904.

CLEMENTS, F. E. **Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation**. Carnegie Institute Publication. Washington, DC. 1916.

COLEY, P.D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, v. 53, p. 209-233, 1983.

COLEY, P. D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defence. **Oecologia**, v. 74, p. 531-536, 1988.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant anti herbivore defense. **Science**, v.230, n.4728, nov. 1985.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

COSTA, R. C.; ARAÚJO, F. S.; LIMA-VERDE, L. W. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (Caatinga) in northeastern, Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 68, p. 237-247, 2007.

COSTA, T. C. C. et, al. Interação de fatores biofísicos e antrópicos com a diversidade florística na indicação de áreas para conservação do bioma Caatinga. **Sociedade & Natureza**, Uberlândia, v. 21 (1), p. 19-37, abr. 2009.

COWLES, H. C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan. **Botanical Gazette**, v. 27, p. 361-391, 1899.

CRAINE, J. et al. There source economics of chemical and structural defenses across nitrogen supply gradients. **Oecologia**, v. 137, p. 547-556, 2003

CUNNINGHAM, S. A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOBY, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecology**, 1999.

DENT, D. H.; WRIGHT, S. J. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. **Biological Conservation**, v. 142, p. 2833-2843, 2009.

DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, p. 295-304, 2004.

DRUMOND, M. A. et al. Estratégias para o uso sustentável da biodiversidade da caatinga. In: Seminário para avaliação e Identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. **Anais**. EMBRAPA/CPATSA, UFPE e Conservation International do Brasil, Petrolina. 2000.

DUARTE, C. M. Methods in comparative functional ecology. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. **Handbook of Functional Plant Ecology**. Switzerland: Marcel Dekker AG, 1999. p. 1-6.

ECKSTEIN, R.L. et al. Leaf lifespan and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. **New Phytologist**, v. 143, p. 177-189, 1999.

EHLERS, W.; GOSS, M. **Water dynamics in plant production**. Cambridge: CABI Publishing, 2003. p.288.

ENGEL, V. C. et al. Forest canopy hydraulic properties and catchment water balance: observations and modeling. **Ecological Modeling**,v. 154, n. 3, p. 263-288, 2002.

FALCÃO, H. M.; MEDEIROS, C. D.; SILVA, B. L. R.; SAMPAIO, E. V. S. B.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; SANTOS, M. G. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 340, p. 62-69, 2015.

FEITOZA, M. O. M. **Diversidade e caracterização fitossociológica do componente herbáceo em áreas de Caatinga no Nordeste do Brasil**. 2004. 83f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2004.

FEITOZA, M. O. M.; ARAÚJO, E. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; KIILL, L. H. P. Fitossociologia e danos foliares ocorrentes na comunidade herbácea de uma área de caatinga em Petrolina, PE. In: MOURA, A. N.; ARAÚJO E. L.; ALBUQUERQUE, U. P. **Biodiversidade, potencial econômico e processos ecofisiológicos em ecossistemas nordestinos**. Recife: Comunigraf/Nupea, 2008.

FRENETTE-DUSSAULT, C. et al. Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes. **Journal of Ecology**, 2012.

FRENETTE-DUSSAULT, C.; SHIPLEY, B.; DRISSMEZIANE, J.-F.L.; HINGRAT, Y. Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. **Journal of Vegetation Science**, 2011.

GARIGLIO, M. A. et al. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga. **Serviço Florestal Brasileiro**, Brasília, p. 145, 2010.

GARNIER, E. et al. Consistency of species ordination based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69-83, 2001.

GIVINISH, T. J. On the adaptive significance of leaf form. In: SOLBRIG, O. T.; JAIN, S.; JOHNSON, G. B.; RAVEN, P. H. **Topics in Plant Population Biology**. New York: Columbia University Press, 1979. p. 375-407.

GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p.7-26, 1926.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, p. 26-31, 1974.

GRIME, J. P. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, v. 111, p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J. P. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: GRAY, A. J.; CRAWLEY, M. J.; EDWARDS, P. J. **Colonization, Succession and Stability**. Oxford: Blackwell, 1987

GRIME, J. P. et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. **Oikos**, v. 79, p. 259-281, 1997.

GRIME, J. P. **Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties**. Wiley, Chichester, ed. 2. 2001.

GUINGLE, M. C. T. **Sucessão Secundária da Vegetação Ciliar da Micro-Bacia do Rio Verde, Mun. de Rio Negrinho, SC**. 2006. 50 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Santa Catarina, Santa Catarina, 2006.

HECHT, S. B. The logic of livestock and deforestation in Amazonia. **Bioscience**, v. 43, p. 687-695, 1993.

HOLL, K. D.; AIDE, T. M. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1558-1563, 2011.

HULSHOF, C. M. et al. Plant Functional Trait Variation in Tropical Dry Forests: A Review and Synthesis. pp. 129-140. In: SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A.; POWERS, J. S.; FERNANDES, G. W.; QUESADA, M. (Org.). **Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management**. 1ed. Boca Raton. CRC Press. 2014. v. 1, p. 69-81.

ITTO. **ITTO Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests**. ITTO Policy Development Series, n. 13, 2002. 86p.

KAGEYAMA, P. Y.; CASTRO, C. F. A. Sucessão secundária, estrutura genética e plantações de espécies arbóreas nativas. **IPEF**, n. 41/42, p. 83-93, 1989.

KLUGE, M.; TING, I. P. **Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation**. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 1978.

KUSHWAHA C. et al. Patterns of tree phenological diversity in dry tropics. **Acta Ecologica Sinica**, v. 31, n. 4, p. 179-185, 2011.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. p. 23.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, p. 386-398, 2010.

LIMA, J.R. et al. **Programa de ação nacional de combate à desertificação e mitigação dos efeitos de seca: PAN Brasil**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Recursos Hídricos. 2004. 242p.

LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, p. 1211-1216, 2013.

MABBERLEY, D. J. **Tropical Rain Forest Ecology**. 2ª ed., Chapman & Hall, New York. 1992.

MAESTRE, F. T.; SALGUERO-GOMEZ, R.; QUERO, J. L. It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. **Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. Bot. Biol. Sci.** v.367, p.3062–3075, 2012.

MARTINS, F.R.; BATALHA, M. A. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: FELFILI, J. M. et al. **Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso**. Viçosa: Editora UFV, v. 1, 2011. p.44-85.

MASON, N. W. H. et al. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post cultural woody succession in New Zealand. **J. Veg. Sci.** v. 22, p. 6-17, 2011.

MATTOS, E. A. et al. Variação espacial e temporal em parâmetros fisioecológicos de plantas. In: ROCHA, C. F. D.; ESTEVES, F. A.; SCARANO, F. R. **Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação**. São Carlos: RiMa Editora, 2004. p. 99-116.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MIRANDA, J. D.; PADILLA, F. M.; PUGNAIRE, F. I. Sucesión y restauración em ambientes semiáridos. **Ecosistemas**, 2004.

MUNHOZ, C. B. R.; ARAÚJO, G. M. Métodos de amostragem do estrato herbáceo-subarbustivo. In: FELFILI, J. M. et al. (orgs.). **Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso**, v. 1. Viçosa: Editora UFV, 2011. p. 213-230.

NIINEMETS, U. Components of leaf dry mass per area-thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **New Phytologist**, v. 144, p. 35-47, 1999.

ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.

OGBURN, R.; EDWARDS, E. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful, metric of plant water storage. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, p. 1533-1542, 2012.

OLIVEIRA, D. G.; PRATA, A. P.; FERREIRA, R. A. Herbáceas da Caatinga: composição florística, fitossociologia e estratégias de sobrevivência em uma comunidade vegetal. **Rev. Bras. Ciênc. Agrár.** Recife, v. 8, n. 4, p. 623-633, 2013.

OYAMA, M. D., NOBRE, C. A. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. **Geophysical Research Letter**, v.30, n.23, 2003.

PEREIRA, J. M. F.; BAKKE, O. A. Produção de forragem de espécies herbáceas da Caatinga. In: GARIGLIO, M. A. et al. **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010.

PIERCE, S. et al. CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. **Functional Ecology**, v. 27, p. 1002-1010, 2013.

PINEDA-GARCÍA, F.; PAZ, H.; MEINZER, F. C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. **Plant, Cell and Environment**, v. 36, p.405-418, 2013.

PINHEIRO, P.S. et al. Estratégias adaptativas em plantas ao longo de um gradiente ambiental. **Ecologia do Pantanal: curso de campo**. Campo Grande, MS: Editora Oeste, 2001. p. 236.

POORTER, L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New Phytologist**, v. 181, p. 890-900, 2009.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, p. 1733-1743, 2006.

POORTER, [L.](#) et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, p. 211-214, 2016.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, R. I.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. da. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. p. 823.

QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, p. 1014-1024, set. 2009.

REIS, N. S. **Variações fenotípicas em espécies lenhosas do Cerrado em três áreas no Triângulo Mineiro**. 2003. 91f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) – UFU, Uberlândia-MG, 2003.

RICHARDS, P. W. **The tropical rain forest: an ecological study**. Cambridge University Press, Cambridge, England, 1964.

RODAL, M. J. N.; COSTA, K. V. V.; SILVA, A. C. B. L. Estrutura da vegetação caducifolia espinhosa (Caatinga) de uma área do sertão central de Pernambuco. **Hoehnea**, São Paulo, v. 35, n. 2, p. 209-217, 2008.

SAMPAIO, E. V. S. B. et al. Regeneração da vegetação de caatinga após corte e queima, em Serra Talhada, PE. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 33, n. 5, p. 621-632, 1998.

SANTANA, A. C. A. **Proteção legal da Caatinga**. 2003. 183 f. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) - Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2003.

SANTANA, J. A. S. **Estrutura fitossociológica, produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes em uma área de Caatinga no Seridó do Rio Grande do Norte**. 2005. 184 p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2005.

SANTOS, J. C. et al. Caatinga: The scientific negligence experienced by a dry tropical forest. **Tropical Conservation Science**. v. 4, n. 3, p. 276-286, 2011.

SANTOS, M. G. et al. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? **Theor. Exp. Plant Physiol**, 2014.

SANTOS, R. I. Metabolismo básico e origem dos metabólitos secundários. In: SIMÕES, C. M. O. et al. (org). **Farmacognosia – da planta ao medicamento**. 5a.ed. Porto Alegre, Florianópolis: Ed. Universidade/UFRGS/ Ed. da UFSC, 2004, p. 403- 434.



SILVA, B. L. R.; TAVARES, F. M.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Composição florística do componente herbáceo de uma área de caatinga – Fazenda Tamanduá, Paraíba, Brasil. **Revista de Geografia (UFPE)**, v. 29, n. 3, 2012.

SILVA, K. A. et al. Dinâmica de gramíneas em uma área de caatinga de Pernambuco – Brasil. In: MOURA, A. N.; ARAÚJO, E. L.; ALBUQUERQUE, U. P. (Eds.). **Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos**. Recife: Comuni Graf. 2008. p. 105-129.

SUTCLIFFE, J. **Plants and Water**. New York: St. Martin's Press, 1968.

TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v. 77, p. 561-567, 1935.

VICO, G. et al. [Climatic, ecophysiological and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems](#) *Ecohydrology*, v. 8, n. 4, p. 660-681, 2015.

VIOLLE C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, p. 882-892, 2007.

WARREN, C. R.; ADAMS, M. A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. **Trends in Plant Science**, v. 9, p. 270-274, 2004.

WIRTH, C. et al. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: WIRTH, C.; GLEIXNER, G.; HEIMANN, M. (Eds.): **Old-growth forests: function, fate and value**, v. 207, Springer, New York. 2009. p. 11-33

WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Ecology**, v. 15, p. 351-359, 2001.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821-827, 2004.

WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C. The Future of Tropical Forest Species. **Biotropica**, v.38, n.3, p.287-301, 2006.

## **CAPÍTULO 1**

# **ESTRUTURA FUNCIONAL DE UMA COMUNIDADE DE HERBÁCEAS EM UM GRADIENTE DE REGENERAÇÃO NATURAL EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Journal of Vegetation Science*

## **Estrutura funcional de uma comunidade de herbáceas em um gradiente de regeneração natural em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca**

**Izabella Maria Cintra Ribeiro\***

\*Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil

### **Resumo**

**Perguntas:** (1) Como os valores das médias ponderadas das características na comunidade (CWM) de 12 características funcionais medidas em 26 espécies de plantas herbáceas variam ao longo de um gradiente de regeneração natural? (2) Como a correlação entre o tempo de regeneração e a expressão dos valores de CWM é representada pela Teoria C-S-R de Grime? (3) Quais características variam intraespecificamente ao longo de um gradiente de regeneração natural?

**Localização:** Floresta tropical sazonal seca, Caatinga, Nordeste do Brasil.

**Métodos:** Foram medidas as características funcionais em um gradiente de regeneração natural. A partir dos dados obtidos foi analisada a relação entre o tempo de regeneração e a expressão dos valores de CWM usando a análise dos componentes principais e análise de correspondência canônica. A variação intraespecífica das características foi analisada através de ANOVA um fator e o do teste a posteriori de Tukey a 5% de significância para comparações entre as médias.

**Resultados:** As comunidades da área de pasto e da área inicial em regeneração apresentam espécies com características funcionais relacionadas às estratégias de espécies ruderais. Enquanto que as espécies localizadas em estádios mais tardios como as comunidades das áreas tardia e de floresta madura apresentaram características funcionais relacionadas às competidoras. As análises de variância realizadas entre as características funcionais e o estágio de regeneração mostraram diferenças intraespecíficas. Nessas análises é possível observar que as espécies que ocupam os locais em diferentes estádios de regeneração apresentam plasticidades fenotípicas. No geral, à medida que a regeneração avança, há um aumento na razão C:N, no teor de compostos fenólicos e na assimilação de carbono, e uma diminuição na área foliar, na altura da planta, na suculência das folhas, na biomassa dos indivíduos e no teor de nitrogênio.

**Conclusão:** Os resultados observados mostram como as mudanças nas condições ambientais durante a regeneração natural mudam os valores das características funcionais e que a Teoria C-S-R pode ser amplamente utilizada para quantificar, comparar e prever a estrutura de comunidades com base em estratégias adaptativas vegetais.

**Palavras-chave:** Características funcionais; Floresta tropical sazonal seca; Plasticidade fenotípica; Sucessão secundária; Teoria C-S-R de Grime.

## **Introdução**

As florestas tropicais sazonalmente secas estão entre os ambientes mais intensamente utilizados e perturbados pelas atividades humanas (Maass, 1995; Santos et al. 2011). A Caatinga é uma floresta tropical sazonalmente seca que ocupa boa parte do nordeste do Brasil. Sob diversos aspectos é uma região ainda pouco valorizada e estudada, atualmente está bastante degradada em virtude do uso não-sustentável de seus recursos naturais. Principalmente pelo desmatamento, devido à ocupação de áreas com atividades agrícolas e da pecuária (Albuquerque et al. 2012).

A ocupação humana dessas áreas é geralmente seguida pelo abandono e subsequente regeneração natural em florestas secundárias. Diante disso, as paisagens na Caatinga são muitas vezes um mosaico de remanescentes em diferentes estágios de sucessão, dependendo do tempo de duração da recuperação e do grau de perturbação (Quesada et al. 2009). Enquanto a preservação das florestas primárias é o método preferido para a manutenção da diversidade tropical, a conversão de áreas abandonadas em florestas secundárias pode contribuir muito para a manutenção da biodiversidade (Aide et al. 1995). Para preservar e manejar esses locais devemos entender como as suas comunidades de plantas são influenciadas pela estruturação e pelos gradientes ambientais destes ecossistemas que são relacionados com a disponibilidade de água e de nutrientes.

É comum em florestas tropicais sazonais secas a presença de uma vegetação esparsa, onde a flora herbácea é mais diversa que a flora lenhosa. A cobertura que as herbáceas oferecem ao solo são sensíveis às variações dos microhabitats no tempo e no espaço (Araújo et al. 2007), essas variações impactam diretamente as funções das plantas a nível de ecossistema (Hulshof et al. 2014). Condições climáticas características, como alta incidência luminosa, baixa umidade relativa do ar e elevadas temperaturas, além de uma variação na disponibilidade de água e nutrientes fazem com que as plantas apresentem características morfológicas e fisiológicas específicas (Boeger&Wisniewski 2003).

A habilidade que as plantas possuem em alterar caracteres fenotípicos em decorrência da interação com o ambiente tende a ser limitada pela ocorrência de trade-offs, isso pode contribuir para o seu sucesso reprodutivo, em especial, quando a plasticidade fenotípica age sobre caracteres ligados à sobrevivência, tornando-se uma ferramenta muito importante para sua estratégia adaptativa (Kneitel&Chase 2004, Santos et al. 2014). O espectro global das características das plantas proporciona um pano de fundo para elucidar as restrições sobre a evolução, para qualificação funcional das espécies e dos ecossistemas, e para a melhoria dos

modelos que preveem vegetações futuras com base na variação contínua das formas e funções das plantas (Díaz et al. 2016).

Diferenças de características associadas à obtenção e uso de recursos entre espécies de uma comunidade têm sido apontadas como um fator que propicia a coexistência de grande número de espécies (Amarasekare 2003). Primeiramente, Grime et al. (1997) demonstraram, em concordância com as previsões da teoria C-S-R (Grime 1997, 2001), que espécies de plantas herbáceas associadas aos tipos extremos de ambientes com diferentes permutações entre níveis altos e baixos de estresses e distúrbios possuem de fato conjuntos específicos de atributos que definem as suas estratégias ecológicas e lhes conferem sucesso apenas em situações ambientais específicas. O modelo C-S-R idealizado por Grime (1974, 1977, 2001) é utilizado para categorização de plantas de acordo com a quantificação de várias características funcionais que determinam as estratégias das plantas em competidoras, tolerantes a estresses e ruderais.

Essas três principais estratégias são caracterizadas por: (i) rápido crescimento vegetativo em ambientes produtivos, plantas altas com folhas grandes, conservação de recursos intermediário e investimento reprodutivo intermediário (C); (ii) plantas pequenas com folhas pequenas, características de conservação de recursos (por exemplo, baixa área específica foliar e concentrações de nitrogênio na folha) e uma fase reprodutiva breve e infrequente (S); e (iii) plantas pequenas com folhas pequenas, economia foliar e desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado (R) (Pierce et al. 2013). Deste modo, a categorização de espécies a partir de características foliares (por exemplo) pode fornecer indicativos das estratégias ecológicas apresentadas pelas diferentes espécies em uma dada comunidade (Garnier 2001; Ackerly 2004; Díaz 2004).

De acordo com Grime (2001) estas estratégias estão envolvidas com processos em nível de comunidade, como a sucessão ecológica. Segundo o autor, a produtividade dos habitats seria o principal determinante do papel de cada estratégia ao longo da sucessão. Em habitats produtivos há um domínio de plantas ruderais no início da sucessão, que são substituídas por plantas com características mais competitivas, que dominam estágios intermediários da sucessão. No entanto, com o rápido desenvolvimento da vegetação, pode ocorrer uma redução na disponibilidade de recursos, como a luz e os nutrientes minerais. Assim, plantas tolerantes a estresses, teoricamente, tendem a dominar estágios sucessionais avançados em habitats produtivos. Por outro lado, em habitats improdutivos, o papel de estratégias ruderais e competitivas é limitado, de forma que plantas tolerantes a estresses

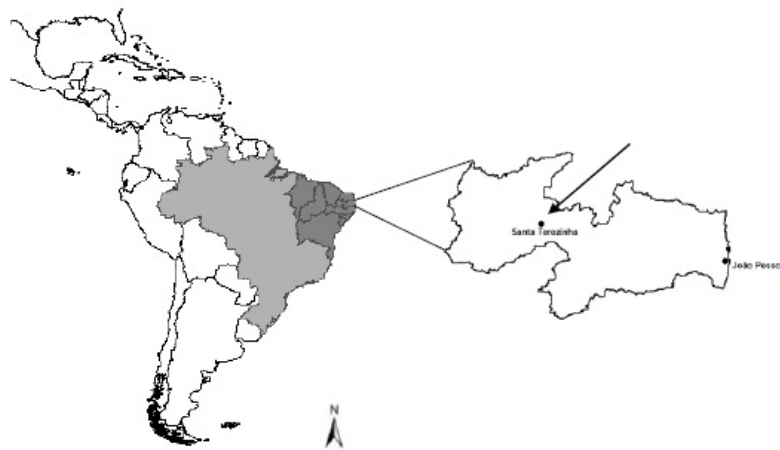
ocupam também estágios iniciais e intermediários e, devido ao crescimento lento inerente às plantas deste grupo, o desenvolvimento da vegetação ocorre de forma mais lenta (Grime 2001).

Diante dessa problemática, o trabalho teve o objetivo de caracterizar as diferentes comunidades de herbáceas de acordo com aspectos morfofisiológicos e fitoquímicos ao longo de um gradiente sucessional. É esperado que comunidades localizadas em estágios iniciais de regeneração irão ressaltar características funcionais relacionadas a estratégias de espécies ruderais, enquanto as de estágios mais tardios apresentarão características relacionadas às competidoras. Além disso, as comunidades localizadas em estágios iniciais apresentarão uma vegetação mais esclerofila em relação às comunidades localizadas nos estágios sucessionais seguintes.

## Métodos

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado no sertão das Espinharas, na Fazenda Tamanduá, situada no Município de Santa Terezinha, próximo à cidade de Patos, na Paraíba, Brasil. A região apresenta clima característico das regiões tropicais semi-áridas, com temperaturas médias anuais variando entre 20,8 a 32,8°C. Apresenta pluviosidade média anual de 600 mm, com chuvas irregulares e geralmente concentradas entre os meses de fevereiro a maio (Fig. 1).



**Fig. 1.** Área de estudo no município de Santa Terezinha, Paraíba, Brasil.

Os sítios de coleta apresentam diferentes históricos de uso da terra: (i) área de pasto – área com alta perturbação pelo pastejo de bovinos; (ii) área em regeneração há 8 anos (iii)

áreas em regeneração há 19 e 23 anos; (iv) área em regeneração há 45 anos; e (v) áreas com 60 anos e 100 anos sem corte raso e sem sinais de modificação humana recente.

(i) Área caracterizada por possuir atualmente herbáceas utilizadas como pastagem para bovinos, como a *Cenchrus ciliaris* (capim-buffel), a área recebeu corte raso e destocas.

(ii) Área caracterizada por possuir herbáceas e arbustos espaçados, a área recebeu corte raso e foi utilizada para o cultivo de algodão de fibra longa (*Gossypium hirsutum*) em 1965, em seguida, foi plantado *Cenchrus ciliaris* (capim-buffel) e utilizada como pasto até 2007. O solo deste local nunca recebeu nenhum tipo de adubação. O local foi cercado para evitar a entrada de gado. Desta forma, a área passa por regeneração natural há 8 anos. Caracteriza-se por alta densidade de espécies herbáceas, com espécies representativas da família Poaceae, Convolvulaceae e Fabaceae.

(iii) Áreas utilizadas para o cultivo do algodão de fibra longa (*Gossypium hirsutum*) de 1965 até o início da década de 80, tendo recebido corte raso antes do plantio desta monocultura. O solo destes locais nunca recebeu nenhum tipo de adubação. Ao fim do ciclo de plantio do algodão, receberam capim e passaram por destoca constante até o início 1992, quando foram totalmente abandonadas. Desta forma, as áreas passam por regeneração natural há 19 e 23 anos, de acordo com o ano em que foram cercadas e cessadas as atividades humanas. Caracteriza-se por forte presença de espécies herbáceas - que chegam a atingir quase 2m de altura durante a estação chuvosa - e espécies de porte arbustivo e arbóreo que se apresentam relativamente dispersas. A espécie arbórea predominante na área é *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. conhecida vulgarmente como Jurema preta.

(iv) Área utilizada para o cultivo de algodão de fibra longa (*Gossypium hirsutum*) por poucos ciclos entre 1965 e 1970, tendo recebido corte raso antes do plantio desta monocultura. Foi totalmente abandonada após este período, e, portanto, passa por regeneração natural há 45 anos. A vegetação de porte arbóreo é mais densa em relação ao estágio anterior de sucessão. Área dominada por espécies como *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Jurema preta) e *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz (Catingueira) e com aparições esparsas de outras espécies como *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Jurema branca), *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Imburana) e *Bauhinia cheilantha* Bong. Steud. (Mororó).

(v) A área designada como de 60 anos tem caatinga madura, sem corte raso ou qualquer outra perturbação de grande porte, pelo menos desde 1950. A área com mais de 100 anos é uma RPPN (Reserva Particular do Patrimônio Natural), o histórico aponta que nunca houve seu uso para fins agrícolas ou outras pressões antrópicas severas, tendo recebido apenas



leve corte seletivo para a produção de estacas. Nestas áreas, a vegetação de porte arbóreo se destaca por sua diversidade de espécies, em relação aos outros estádios, contando com vários indivíduos bastante desenvolvidos de espécies clímax, como *Amburana cearensis* (Allemao) A.C.Smith (Cumaru), *Commiphora leptophloeos*(Mart.) J.B.Gillett (Imburana) e *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss.&Cambess.) A. Robyns (Embiratanha). As áreas também contam com uma riqueza de herbáceas com cerca de 50 espécies.

Os locais de regeneração intermediária e tardia foram regularmente utilizadas como pastagens nativas por algumas semanas a cada ano a partir de 1992 ou 1970, respectivamente, até 2007. As áreas de Caatinga madura foram raramente utilizadas como pastagem exceto durante os anos de seca. Fertilizantes nunca foram aplicados em qualquer área. Todos dos locais estão localizados aproximadamente à mesma altitude e têm o mesmo tipo de solo.

Em cada área foi marcada uma parcela semi-permanente de 20x50m cada. Em cada parcela foram escolhidos 25 indivíduos das espécies de herbáceas que representavam aproximadamente 80% da abundância relativa da parcela. A abundância relativa das espécies foi obtida pela distribuição aleatória de quatro quadrantes de 50x50cm em cada parcela. As coletas foram realizadas em abril de 2015 durante o período de chuva. Foi considerada como herbácea toda planta com caule verde e ausência ou baixo nível de lignificação. O material botânico coletado foi fotografado e herborizado, segundo as técnicas usuais de preparação, secagem e montagem de exsicatas e identificado por comparação com material depositado no Herbário Vasconcelos Sobrinho da UFRPE.

*Seleção das características funcionais e medições*

Foram selecionadas 12 características funcionais com potencial para responder ao gradiente de regeneração natural (Tabela 1).

**Tabela 1.** Lista de características funcionais usadas para descrever a estrutura funcional da vegetação ao longo de um gradiente de regeneração natural. As diferentes características foram escolhidas para refletir uma grande variedade de funções ecológicas.

Característica funcional (Unidade)	Variável	N	Função ecológica <sup>1</sup>
Biomassa (g)	Contínua	25	Alocação de Carbono
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	Contínua	25	Captação de luz, evitar estresse
Área específica foliar (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	Contínua	25	Captação e retenção de recurso
Conteúdo de massa seca foliar (mg.g <sup>-1</sup> )	Contínua	25	Captação e retenção de recurso
Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	Contínua	25	Resistência ao estresse
Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	Contínua	3 conjuntos de 25 indivíduos	Captação e retenção de recurso, palatabilidade
Teor de carbono da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	Contínua	3 conjuntos de 25 indivíduos	Potencial para fixar Carbono
Razão Carbono:Nitrogênio	Contínua	3 conjuntos de 25 indivíduos	Captação e retenção de recurso, decomposição
Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	Contínua	3 conjuntos de 25 indivíduos	Defesa, tolerância a seca
Altura máxima da planta (cm)	Contínua	25	Habilidade competitiva
Massa da semente (g)	Contínua	10 amostras de 10 sementes	Estratégia de dispersão, sucesso reprodutivo
Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	Contínua	6	Captação e retenção de recurso

<sup>1</sup>Baseado em Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

As características avaliadas para cada uma das espécies estão dispostas a seguir. A altura reprodutiva das plantas foi obtida com auxílio de uma fita métrica e, a biomassa dos indivíduos e das sementes foi mensurada utilizando uma balança de alta precisão (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Um total 10 folhas de cada indivíduo foram digitalizadas com um *scanner* de mesa utilizando o *software* ImageJ para determinação da área foliar (versão 1.47; NIH, USA). Para o cálculo da área específica foliar as folhas foram pesadas para determinação da massa fresca e posteriormente foram secas em estufa por 48 horas a 70°C para determinação da massa seca. A área foliar determina o custo de produção foliar (Niinemets et al. 2007) e a área específica foliar (AEF, área foliar por unidade de massa seca), que é um importante descritor da posição de uma espécie no espectro econômico foliar (Wright et al. 2004), foram estimadas conforme metodologia descrita em Garnier et al. (2001).

Para as medidas de suculência foliar foram utilizadas 10 folhas de cada indivíduo, o pecíolo foi cortado em sua região mais proximal e área foliar foi obtida através de um *scanner* de mesa e do *software* ImageJ (versão 1.47; NIH, USA). Posteriormente as folhas

foram colocadas em beckers com água envolvidos por saco plástico e acomodadas em bandejas plásticas em geladeira a uma temperatura de 4°C por um período de 24hs (Araus & Hogan 1994). Após este período foram obtidas suas massas frescas máximas (MFM). Em seguida, as folhas foram secas em estufa por 48 horas a 70°C para obtenção da massa seca (MS). O índice de succulência foi calculado conforme fórmulas descritas em Mantovani (1999), este índice está associado à capacidade das plantas evitarem o estresse hídrico (Ogburn & Edwards 2012). O conteúdo de massa seca foliar (LDMC, sigla em inglês; massa seca/massa túrgida), tem sido indicado como o atributo mais adequado em análises de gradientes de fertilidade (Hodgson et al. 2011), foi obtido baseado na metodologia de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

As folhas secas de cada indivíduo foram trituradas, pesadas e utilizadas na obtenção das seguintes características, teor de compostos fenólicos através do método de Folin-Ciocalteu (Amorim et al. 2008), teor de nitrogênio determinado pelo método de Kjeldahl (Nelson & Sommers 1973), teor de carbono segundo metodologia descrita por Bezerra Neto & Barreto (2004) e razão carbono:nitrogênio (C:N).

As medidas de trocas gasosas foram realizadas na área de estudo em 6 folhas totalmente expandidas entre às 7h e 13h em seis indivíduos por espécie. As medições foram realizadas utilizando um analisador portátil de gás por infravermelho (IRGA), modelo LCpro, ADC, Hoddesdon, Inglaterra, foram obtidos dados sobre condutância estomática (Cs), a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A) e transpiração (T). A eficiência do uso da água instantânea (EUA) foi calculada (Rivas et al. 2013).

#### *Análises estatísticas*

Para avaliar a correlação entre os atributos em cada comunidade e se tais atributos influenciam nas variações entre as comunidades foi utilizada uma matriz contendo os valores das médias ponderadas de cada atributo (“*CWM*”, do inglês, *community weight mean*) (Garnier et al. 2004). Os valores foram correlacionados com o gradiente de regeneração por meio de regressões lineares simples. A relação entre os *CWMs* foi feita por meio da análise de componentes principais (“*PCA*”, do inglês, *principal componentes analysis*). As variáveis não correlacionadas foram utilizadas na análise de correspondência canônica (“*CCA*”, do inglês, *canonical correspondence analysis*). Nessa análise o *CWM* de cada gradiente de regeneração é correlacionado com a abundância de cada espécie da comunidade.

Para abordar a hipótese das características esclerófilas, os dados das espécies que ocorreram em diferentes gradientes de regeneração foram utilizados para obter uma impressão

da contribuição relativa da variabilidade intraespecífica através de ANOVAs de um fator e o do teste a posteriori de Tukey a 5% de significância para comparações entre as médias no *software* Statistica 8.0 (StatSoft 2007).

## Resultados

As espécies herbáceas selecionadas para as medições das características funcionais foram as que representavam 80% da abundância relativa da comunidade, pois esse valor constitui uma razoável precisão do esforço de amostragem (Tabela 2).

**Tabela 2.** Lista de espécies herbáceas coletadas na Fazenda Tamanduá em Santa Terezinha, Paraíba, Brasil selecionadas para as medições das características funcionais. Locais de coleta: P – área de pasto; áreas em regeneração há 8, 19, 23, 45, 60 e 100 anos.

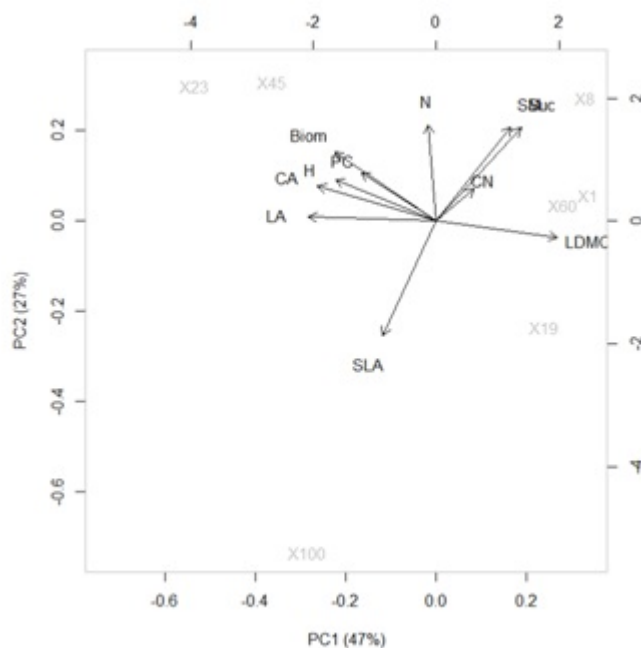
Família	Espécie	Origem	Local de coleta
Amaranthaceae	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	Nativa	19
	<i>Alternantheratenella</i> Colla	Nativa	100
Asteraceae	<i>Bidens pilosa</i> L.	Naturalizada	100
Boraginaceae	<i>Euplocaprocumbens</i> (Mill.) Diane&Hilger	Nativa	45
Commelinaceae	<i>Commelina obliqua</i> Vahl	Nativa	100
	<i>Aneilema brasiliense</i> C. B. Clarke	Nativa	100
Convolvulaceae	<i>Jacquemontiaevolvuloides</i> Meisn.	Nativa	8
	<i>Jacquemontiapentanthos</i> (Jacq.) G. Don	Nativa - Endêmica do Brasil	23 e 60
Cyperaceae	<i>Lipocarphamicrantha</i> (Vahl) G. C. Tucker	Nativa	19 e 60
Euphorbiaceae	<i>Bernardiasidoides</i> (Klotzsch) Müll. Arg.	Nativa - Endêmica do Brasil	45
Fabaceae	<i>Arachispusilla</i> Benth.	Nativa - Endêmica do Brasil	P, 23, 60
	<i>Stylosanthesguianensis</i> (Aubl.) Sw.	Nativa	P, 8, 19, 60
	<i>Desmodiumscorpiurus</i> (Sw.) Desv.	Nativa	60
Lamiaceae	<i>Hyptissuaveolens</i> (L.) Poit.	Nativa	23, 45, 100
Malvaceae	<i>Sida galheirensis</i> Ulbr.	Nativa - Endêmica do Brasil	19, 23, 60
	<i>Waltheriarotundifolia</i> Schrank	Nativa	P, 8, 19, 23
	Não identificada	-	23 e 45
	<i>Sida rhombifolia</i> L.	Nativa	P
	<i>Sida ciliaris</i> L.	Nativa	P
Poaceae	<i>Cenchrusciliaris</i> L.	Naturalizada	P
	<i>Brachiaria</i>	Naturalizada	19 e 23
	<i>Panicumtrichoides</i> Sw.	Nativa	100
	<i>Panicumfasciculatum</i> Sw.	Naturalizada	100
Rubiaceae	<i>Diodia teres</i> Walter	Nativa	P, 8, 19, 60
	<i>Borreriascabiosoides</i> Cham. & Schltdl.	Nativa	100
Verbenaceae	<i>Stachytarphetasanguinea</i> Mart.	Nativa - Endêmica do Brasil	45

*Correlação entre as características funcionais e as condições ambientais*

O tempo de regeneração das áreas não apresentou relação significativa com a expressão dos valores de CWM dos atributos (Tabela 3) (Fig.2).

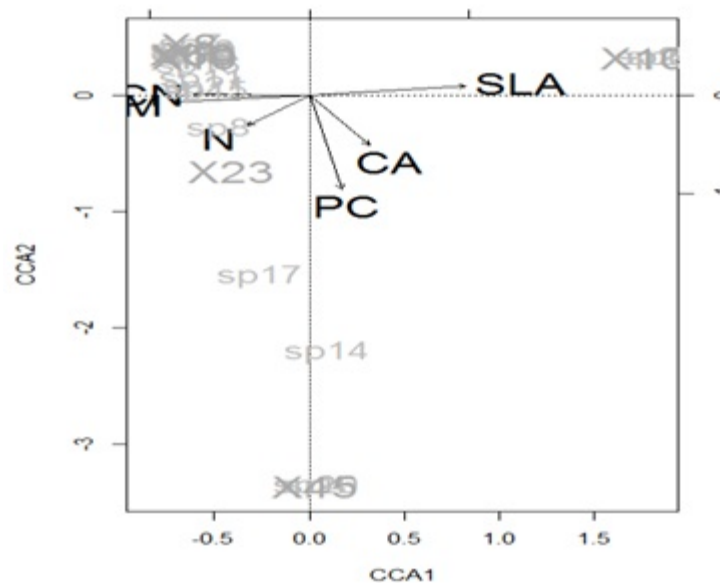
**Tabela 3.** Valores de F e de  $r^2$  obtidos a partir da regressão linear simples entre a média ponderada da comunidade (CWM) e a idade de regeneração. Todas as análises foram não significativas após a correção de Bonferroni ( $P > 0,0045$ ) com graus de liberdade de 1 e 5. A média e o desvio padrão (DP) de cada atributo consideram todas as parcelas.

CWM	Média $\pm$ DP	F	$r^2$
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	141.16 $\pm$ 93.09	0.73	0.13
Área específica foliar (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	2.34 $\pm$ 2.22	11.48	0.69
Conteúdo de massa seca foliar (mg.g <sup>-1</sup> )	139.14 $\pm$ 26.55	1.21	0.19
Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	21.06 $\pm$ 1.76	2.01	0.28
Razão Carbono:Nitrogênio	1.46 $\pm$ 0.19	0.80	0.14
Altura máxima da planta (cm)	36.93 $\pm$ 9.54	0.02	0.003
Massa da semente (g)	0.01 $\pm$ 0.007	2.78	0.35
Assimilação de Carbono ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	7.05 $\pm$ 2.54	0.10	0.02
Biomassa (g)	2.54 $\pm$ 1.14	0.00004	0.000007
Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	9.19 $\pm$ 3.19	5.95	0.54
Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	71.72 $\pm$ 17.04	0.15	0.03



**Fig. 2.** Análise de Componentes Principais (Principal Component Analysis – PCA) entre as médias ponderadas da comunidade para cada atributo em cada parcela. X1=área de pasto; X8=8 anos; X19=19 anos; X23=23 anos; X45=45 anos ; X60=60 anos e X100=100 anos. A soma das explicações dos primeiros e segundo eixos foi de 74%.

Os atributos escolhidos para serem usadas na CCA foram área foliar específica (SLA), razão Carbono:Nitrogênio (CN), massa da semente (M), teor de Nitrogênio da folha (N), teor de Carbono da folha (CA) e compostos fenólicos (PC), pois a relação entre elas é baixa (Fig. 3).



**Fig. 3.** Análise de correspondência canônica (Canonical Correspondenceanalysis – CCA) entre a média ponderada da comunidade (communityweightedmean – CWM) e a abundância de cada espécie em cada idade de regeneração. X1=área de pasto; X8=8 anos; X19=19 anos; X23=23 anos; X45=45 anos ; X60=60 anos e X100=100 anos. Atributos escolhidos: área foliar específica (SLA), razão Carbono:Nitrogênio (CN), massa da semente (M), teor de Nitrogênio da folha (N), teor de Carbono da folha (CA) e compostos fenólicos (PC).

*Variação intraespecífica das características funcionais em relação às condições ambientais*

As análises de variância realizadas entre as características funcionais e o estágio de regeneração apresentaram diferenças intraespecíficas. Nessas análises é possível observar que as espécies que ocupam os locais em diferentes estágios de regeneração apresentam plasticidades fenotípicas. No geral, à medida que a regeneração avança, há um aumento na razão C:N, no teor de compostos fenólicos e na assimilação de carbono, e uma diminuição na área foliar, na altura da planta, na suculência das folhas, na biomassa dos indivíduos e no teor de nitrogênio (Tabela 4).

**Tabela 4.** Análise de variância entre as características funcionais de populações localizadas em diferentes gradientes de regeneração. Letras iguais na mesma linha não apresentam diferença significativa, Tukey 5%. Locais de coleta: P – área de pasto; áreas em regeneração há 8, 19, 23, 45, 60 e 100 anos.

Espécie	Característica Funcional	Significância							
		ANOVA	P	8	19	23	45	60	100
<i>Jacquemontiapentanthos</i>	Área foliar (mm <sup>2</sup> )	0.01130	-	-	-	947.05	-	446.48	-
	Área específica foliar (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	0.00143	-	-	-	2.51	-	0.54	-
	Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	0.00001	-	-	-	3.85	-	18.17	-
	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00004	-	-	-	23.73	-	16.97	-
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.00409	-	-	-	1.30	-	1.68	-
<i>Lipocarphamicrantha</i>	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00024	-	-	21.20	-	-	12.03	-
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.00394	-	-	1.51	-	-	2.71	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.03195	-	-	70.95	-	-	49.52	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.00426	-	-	18.83	-	-	9.33	-
<i>Arachispusilla</i>	Área foliar (mm <sup>2</sup> )	0.03005	145.80a	-	-	256.25b	-	222.48ab	-
	Conteúdo de massa seca foliar (mg.g <sup>-1</sup> )	0.01611	162.57a	-	-	99.10b	-	113.16b	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.01378	12.00a	-	-	23.00b	-	13.00a	-
	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.01907	5.52a	-	-	11.08b	-	7.42ab	-
<i>Stylosanthesguianensis</i>	Biomassa (g)	0.00823	0.61a	1.28ab	1.01ab	-	-	0.10a	-
	Área foliar (mm <sup>2</sup> )	0.00931	11.88a	6.90b	20.94c	-	-	9.86ab	-
	Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	0.00457	10.08a	5.82ab	12.93ac	-	-	2.51b	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.01090	61.90ab	59.52ab	71.90a	-	-	45.71b	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.00057	31.67a	20.33a	29.33a	-	-	6.00b	-
<i>Hytissuaveolens</i>	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00002	-	-	-	21.77a	25.33b	-	29.40c
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.02355	-	-	-	1.43a	1.34a	-	0.93b
	Altura máxima da planta (cm)	0.00303	-	-	-	23.67a	71.67b	-	60.67b
	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.03851	-	-	-	19.75a	11.99b	-	16.88ab
<i>Sida galheirensis</i>	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00433	-	-	20.73a	19.93a	-	14.13b	-
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.01352	-	-	1.54a	1.55a	-	2.22b	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.03168	-	-	61.90a	58.57a	-	46.67b	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.02612	-	-	67.67a	119.33a	-	130.33b	-
	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.00220	-	-	14.06a	19.35b	-	11.80a	-
<i>Waltheriarotundifolia</i>	Área específica foliar (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	0.02628	0.34a	1.24b	0.28ac	0.50abc	-	-	-
	Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	0.00466	18.24a	5.52b	12.98ac	8.73b	-	-	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00001	69.52a	76.67a	164.29b	173.81b	-	-	-
Não identificada (Malvaceae)	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.00604	-	-	-	18.44	4.69	-	-
<i>Brachiaria</i>	Biomassa (g)	0.00724	-	-	2.22	4.92	-	-	-
	Área foliar (mm <sup>2</sup> )	0.02194	-	-	162.49	442.12	-	-	-



	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.03010	-	-	16.77	12.57	-	-	-
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.00153	-	-	1.75	2.54	-	-	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00051	-	-	62.38	42.86	-	-	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.00753	-	-	44.67	76.33	-	-	-
	Massa da semente (g)	0.00929	-	-	0.03	0.02	-	-	-
	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.01814	-	-	6.90	16.51	-	-	-
<i>Diodia teres</i>	Biomassa (g)	0.01936	7.12a	2.44ab	1.46b	-	0.87b	-	-
	Área foliar (mm <sup>2</sup> )	0.00034	19.89a	42.25b	19.08a	-	23.95a	-	-
	Área específica foliar (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	0.00097	0.34a	0.53b	0.27a	-	0.60b	-	-
	Suculência de folhas (mg.mm <sup>-2</sup> )	0.00289	17.40a	10.05b	17.25a	-	9.93b	-	-
	Teor de nitrogênio da folha (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00002	17.57a	22.40c	15.33ab	-	12.97b	-	-
	Razão Carbono:Nitrogênio	0.00017	1.44a	1.26a	2.11b	-	2.16b	-	-
	Compostos fenólicos (mg.g <sup>-1</sup> )	0.00000	51.90	37.14	104.76	-	58.10	-	-
	Altura máxima da planta (cm)	0.00194	24.33a	40.33b	33.33bc	-	26.00ac	-	-
	Massa da semente (g)	0.00061	0.04a	0.04a	0.02b	-	0.02b	-	-
	Assimilação de Carbono (μmol.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.00835	2.26a	7.82b	4.26ab	-	9.02b	-	-

## Discussão

*Como os valores de CWM variam ao longo de um gradiente de regeneração?*

Este estudo combina um vasto conjunto de espécies coletadas em diferentes áreas em diferentes gradientes de regeneração natural que estão adaptadas às condições climáticas e a baixa disponibilidade de recursos da Caatinga. Foram testadas as correlações entre as características funcionais e as condições ambientais as quais as comunidades estavam submetidas. Como a maioria das espécies são anuais muitas alterações ocorrem dentro da comunidade durante a regeneração.

Os resultados corroboram com a hipótese testada mostrando que as comunidades da área de pasto e da área com 8 anos de regeneração apresentam espécies com características funcionais relacionadas às estratégias de espécies ruderais, com plantas mais baixas, folhas pequenas e economia foliar com folhas mais suculentas e com maior conteúdo de massa seca foliar (Pierce et al. 2013). De acordo com Herms&Mattson (1992) uma estratégia para evitar a pastagem em ambientes secos (menos produtivos) seria através da diferenciação fenológica ou, alternativamente, através do tamanho pequeno e da rigidez (baixo SLA) das folhas. As plantas ruderais têm ciclo de vida muito curto e alto investimento na produção de sementes, de forma a garantir a manutenção das suas populações em ambientes sob frequentes distúrbios, como áreas utilizadas para pastagem (Grime 2001).

Diferentemente das espécies localizadas em estádios mais iniciais de regeneração, aquelas localizadas em áreas em estádios mais tardios como as comunidades das áreas com 45, 60 e 100 anos de regeneração apresentaram características funcionais relacionadas às competidoras, por apresentarem área foliar e área específica foliar maiores, além de um maior teor de nitrogênio nas folhas (Pierce et al. 2013). Os resultados observados mostram como as mudanças nas condições ambientais durante a regeneração natural mudam os valores das características funcionais.

Dentre os fatores ambientais que influenciam a dinâmica de comunidades vegetais, a disponibilidade de água é, provavelmente, um dos fatores mais limitantes, já que representa um recurso essencial para as plantas, estando envolvida em sua composição, estrutura e metabolismo (Sutcliffe 1968). A altura da planta e o tamanho das folhas estão fortemente relacionados à competição por luz e trocas gasosas, e ambas são dependentes da disponibilidade de água e nutrientes (Engel et al. 2002). A espessura foliar pode ser determinada por fatores abióticos como luz, água e nutrientes, e por bióticos, defesa contra herbívoros. Neste caso, a planta tende a alocar mais carbono no espessamento da folha em

locais mais pobres em recursos, já que o custo de dano ou perda de uma folha é superior àquele de locais nutricionalmente mais ricos (Pinheiro et al. 2001).

O efeito da luz e da disponibilidade de nutrientes atua diretamente sobre a taxa de crescimento das plantas. O crescimento também é afetado pela alocação de recursos. As plantas são capazes de mudar a alocação de biomassa e a morfologia da folha de tal modo que a aquisição de recurso é ajustada às condições de crescimento, por exemplo, em condições de baixa luminosidade, as plantas podem aumentar a alocação de biomassa para a folhas e aumentar a área foliar específica (SLA) enquanto que, em condições de baixa disponibilidade de nutrientes uma alocação de recursos para as raízes é comum (Knops&Reinhart 2000; Evans & Porter 2001). Assim, a fim de se beneficiar de uma maior disponibilidade de nutrientes as espécies têm de possuir uma plasticidade alta na alocação de biomassa.

Em Caccianiga et al. (2006) também foi realizada uma análise das semelhanças funcionais entre as espécies a fim de testar se a hipótese CSR poderia distinguir mudanças funcionais durante o processo de sucessão. Os resultados mostraram uma mudança funcional durante a sucessão semelhante aos encontrados nesse estudo, com espécies ruderais nos estádios iniciais e espécies estresse tolerantes no final da sucessão. No estudo de Dussault et al. (2011) foi verificado a relação entre a aridez e o pastoreio nos valores de CWM, foram identificados três grupos distintos de características funcionais temporalmente consistentes que co-variaram com a aridez e o pastoreio. Os resultados foram semelhantes aos encontrados na área de pasto e na área com 8 anos de regeneração. O pastoreio selecionou espécies pequenas, com ciclo de vida anual, de crescimento rápido, com alta área foliar específica, de alto valor pastoral e com menor massa de sementes, enquanto a aridez selecionou espécies que possuíam folhas suculentas, alto conteúdo de carbono foliar, espinhos, baixo conteúdo de massa seca foliar e baixa estatura. A visualização detalhada fornecida pela classificação CSR, combinada com a sua explicação mecanicista da mudança na comunidade, demonstra a promessa desta metodologia como uma ferramenta quantitativa para a ecologia de comunidades comparativa (Caccianiga et al. 2006).

A restauração ecológica também pode se beneficiar da evolução da ecologia baseada em características que permitem previsões melhoradas de como a composição das comunidades vegetais irá responder a mudanças nas condições ambientais. Características funcionais das plantas podem ser usadas para orientar a restauração de habitats degradados, adequando os tratamentos para um pool de espécies locais (Sandel et al. 2011). Além de permitir a identificação das espécies que deverão ter maior importância no futuro, bem como aquelas que tendem a diminuir a participação na estrutura (Schorn& Galvão 2006).

*Quais características variam intraespecificamente ao longo de um gradiente de regeneração?*

A teoria da assembleia da comunidade propôs um mecanismo para explicar as distribuições das espécies: em um determinado local uma série de condições permite alguns tipos de espécies e impede outros tipos de coexistir com sucesso. Estas condições são resultado das relações multivariadas entre as características de cada espécie (incluindo a variabilidade intraespecífica), das condições abióticas, e das interações entre espécies (Diamond 1975). A associação da distribuição de espécies de plantas com fatores ambientais é amplamente sugerida como causa de variações na composição e estrutura de comunidades vegetais ao longo de gradientes ambientais (Grime et al. 1997; Grime 2001; John et al. 2007).

De acordo com o observado, os indivíduos localizados em estádios iniciais de regeneração apresentam características funcionais esclerofilas mais expressivas, os indivíduos têm a capacidade de mudar essas características ao longo da sucessão a fim de se adaptar às condições ambientais a que estão sendo submetidos e utilizar os recursos de forma mais eficiente. No entanto esse padrão não foi observado para todas as espécies analisadas, padrões de divergência funcional dentro de comunidades ocorrem como mecanismo de montagem da assembleia da comunidade, para coexistir as espécies tendem a ter características semelhantes (convergente) ou diferentes (divergentes) (Fukami et al. 2005; Grime 2006).

As características funcionais demonstram que a substituição de espécies ao longo da sucessão pode ser explicada pela seleção de plantas com diferentes estratégias. Os indivíduos das espécies *Stylosanthes guianensis* e *Arachis pusilla*, por exemplo, apresentaram respectivamente menores valores de suculência das folhas e de conteúdo de massa seca foliar ao longo do gradiente de regeneração. Realmente, esses atributos são estreitamente relacionados à capacidade das plantas tolerarem estresses ambientais, em especial os nutricionais. Produzindo folhas densas, bem protegidas e duráveis (Wright et al. 2004; Pérez-Harguindeguy et al. 2013), as plantas são favorecidas em ambientes sob estresse nutricional, por reterem nutrientes na biomassa e reduzirem perdas com a queda de folhas ou danos por herbívoros (Givnish 2002; Hogdson et al. 2011).

Modificações na estrutura foliar, que podem ocorrer de maneira diferente entre as espécies, são observadas ao longo da expansão e desenvolvimento das folhas em resposta à variação na disponibilidade de água e nutrientes (Mooney et al. 1978; Cunningham et al. 1999; Prior et al. 2003), intensidade luminosa (Williams et al. 1989; Meziane&Shipley 2001) e herbivoria (Turner 1994). Segundo Loveless (1962), a esclerofilia pode ser uma resposta adaptativa aos solos pobres em nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo, uma vez que o

metabolismo de nitrogênio nas plantas é regulado pela disponibilidade do fósforo. Folhas pequenas também ocorrem em solos inférteis, como consequência da compactação celular causada por deficiência de nutrientes (Turner 1994). Esses dados corroboram com a hipótese de que o escleromorfismo no estágio inicial pode estar relacionado à baixa disponibilidade de nitrogênio e fósforo, o que causaria produção de folhas pequenas, compactas e com maior quantidade de tecido esclerenquimático (Turner 1994).

Como foi observado nos indivíduos da espécie *Diodia teres*, plantas esclerófilas também possuem defesa contra herbivoria e mecanismos de proteção da longevidade das folhas através do aumento do carbono foliar (Edwards et al. 2000). Espécies com baixa área específica foliar são mais resistentes ao ataque de herbívoros e outros danos físicos (Reich et al. 1997). A área específica foliar tende a ser correlacionada negativamente com a longevidade foliar e positivamente relacionada com o teor de nitrogênio na folha, fotossíntese e taxa de respiração noturna (Wright et al. 2001). No entanto, em nosso estudo, indivíduos de *Diodia teres* com maior teor de nitrogênio nas folhas apresentaram maiores valores de área específica foliar.

Ao longo do gradiente de sucessão as espécies apresentaram um aumento na razão C:N e na produção de compostos fenólicos, em áreas que se encontram em um avançado estágio de sucessão há uma maior cobertura das espécies arbóreas que diminui a captação de luz pelas espécies herbáceas. De acordo com Evans&Poorter (2001), sob baixa luminosidade há uma maximização no ganho de carbono por unidade de massa foliar, o que possibilita a produção de compostos secundários de alto peso molecular.

A observação de Schimper que diferentes tipos de plantas são bem sucedidas em diferentes condições ambientais é, sem dúvida verdadeiro, e ainda mais de um século depois, os processos ecológicos e fisiológicos que levam esses padrões ainda são áreas de pesquisa ativa (Shipley et al., 2006; Westoby&Wright 2006).

Este estudo mostra a possibilidade de usar as espécies herbáceas que possuam os atributos necessários para os diferentes projetos de restauração florestal. Assim, o processo de regeneração de áreas degradadas pode ser otimizado com a escolha das espécies que apresentarão a melhor estratégia nas condições atuais do ambiente.

### **Agradecimentos**

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia por todo

apoio e estrutura. Agradeço também à rede de pesquisa “Biodiversidade e regeneração natural em florestas tropicais secas brasileiras” incluída no Sistema Nacional de Pesquisa em Biodiversidade – SISBIOTA Brasil (Proc. nº 563304/2010-3), a Fazenda Tamanduá e ao Instituto Tamanduá, pelo apoio e suporte fundamentais para a realização deste trabalho.

## Referências

- Ackerly, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological monographs* 74: 25–44.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Herrera, L., Rosario, M., Serrano, M. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest ecology and management* 77: 77–86.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology letters* 6: 1109–1122.
- Amorim, E.L.C., Nascimento, J.E., Monteiro, J.M. Peixoto Sobrinho, T.J.S., Araújo, T.A.S., Albuquerque, U.P. 2008. A simple and accurate procedure for the determination of tannin and flavonoid levels and some applications in ethnobotany and ethnopharmacology. *Functional ecosystems and communities* 2 special issue 1: 88–94.
- Araújo, E., Castro, C., Albuquerque, U. 2007 Dynamics of Brazilian Caatinga– A review concerning the plants, environment and people. *Functional Ecosystems and Communities*. 1(1): 15–29.
- Araus, J.L. & Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearing and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany* 81: 726–738.
- Bezerra Neto, E. & Barreto, L.P. 2004. *Métodos de análises químicas em plantas*. pp.156. UFRPE, Recife, PE, BR.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (floresta atlântica) no sul do Brasil. *Revista brasileira de botânica* 26(1): 61–72.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112: 10–20.
- Cunningham, S.A., Summerhayes, B. & Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs* 69: 569–588.

- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. pp. 342–444 In Cody, M.L. & Diamond, J.M., *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, US.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., (...) & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science* 15: 295–304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., (...) & Gorné, L.D. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Dussault, C.F., Shipley, B., Léger, J.-F., Meziane, D. & Hingrat, Y. 2011. Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory *Journal of Vegetation Science*: 10.1111.
- Edwards, C., Read, J. & Sanson, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123: 158–167.
- Engel, V.C., Stieglitz, M., Williams, M., Griffin, K.L. 2002. Forest canopy hydraulic properties and catchment water balance: observations and modeling. *Ecological modeling* 154(3): 263–288.
- Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to Growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and Nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant cell environ* 24: 755–767.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R., Van der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1263–1290.
- Givnish, T.J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703–743.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., (...) & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.-L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New phytologist* 152: 69–83
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist* 111: 1169–1194.

- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. pp. 417. 2. Ed. Wiley, NY, US.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17: 255–260.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H.G., Hendry, A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., (...) & Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79: 259–281.
- Herns, D.A., Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Q. Rev. Biol.* 67: 283–335.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., (...) & Royo Pla, F. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of botany* 108: 1337–1345.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., (...) & Foster, R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 864–869.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004 Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69–80.
- Knops, J.M.H., Reinhart, K., 2000. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *Midland naturalist* 144: 265–272.
- Loveless, A.R. 1962. Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. *Annals of Botany* 26: 549–561.
- Mantovani, A. 1999. A method to improve leaf succulence quantification. *Brazilian archives of biology and technology* 42(1): 9–14.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. pp. 399–422. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Meziane, D. & Shipley, B. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88: 915–927.
- Mooney, H.A., Ferrar, P.J. & Slatyer, R.O. 1978. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. *Oecologia* 36: 103–111.



- Nelson, D.W. & Sommers, L.E. 1973. Determination of total nitrogen in plant material, *Agron. J.* 65: 109–112.
- Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., Valladares, F. 2007. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of botany* 100: 283–303.
- Ogburn, R. & Edwards, E. 2012. Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, cell and environment* 35: 1533–1542.
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L. 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional ecology* 27: 1002–1010.
- Pinheiro, P.S., Melo, F.P. Ferreira, F.F., Bueno, P.A. 2001. Estratégias adaptativas em plantas ao longo de um gradiente ambiental. *Ecologia do pantanal: curso de campo*. pp. 236. Editora Oeste, Campo Grande, MS, BR.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J. M., (...) & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*.
- Prior, L., Eamus, D. & Bowman, D.M.J.S. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology* 17: 504–515.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve<sup>a</sup>, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M.(...) & Sanchez-Montoya, G. 2009. Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014–1024.
- Reich, P.B., Walters, M.B, Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 13730–13734.
- Rivas, R., Oliveira, M.T., Santos, M.G. 2013. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. *Plant physiology and biochemistry* 63: 200–208.
- Sandel, B., Corbin, J.D. & Krupa, M. 2011. Using plant functional traits to guide restoration: a case study in California coastal grassland. *Ecosphere* 2: 1–16.
- Santos, J.C., Leal, I.R., Almeida-Cortez, J.S., Fernandes, G.W., Tabarelli, M. 2011. Caatinga: The scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science* 4 (3): 276–286.

- Santos, M.G., Oliveira, M.T., Figueiredo, K.V., Falcão, H.M., Arruda, E.C.P, Almeida-Cortez, J.S. Sampaio, E.V.S.B., Ometto, J.P.H.B., Menezes, R.S.C. (...) &Antonino, A.C.D. 2014 Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theor. Exp. Plant Physiol.*
- Schorn, L.A.; Galvao, F. 2006. Dinâmica da regeneração natural em três estágios sucessionais de uma Floresta Ombrofila densa em Blumenau. *Revista floresta* 36(1): 59–74.
- Shipley, B., Vile, D., &Garnier, E. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812–814.
- Sutcliffe, J. 1968. *Plants and water*. The Institute of Biology's Studies in Biology. Edward Arnold, London, UK.
- Turner, I.M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography* 21: 413–419.
- Westoby, M., &Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:261–268.
- Williams, K., Field, C.B. &Mooney, H.A. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus Piper. *American Naturalist* 133: 198-211.
- Wright, I.J., Reich, P.B. &Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats *Functional Ecology* 15: 423–434.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., (...) &Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.

## 4 ANEXO

### 4.1 Normas para publicação na revista Journal of Vegetation Science

#### *Author Guidelines*

#### *Journal of Vegetation Science Author Guidelines*

##### **Scope**

The *Journal of Vegetation Science* publishes papers on all aspects of plant community ecology, with particular emphasis on papers that develop new concepts or methods, test theory, identify general patterns, or that are otherwise likely to interest a broad international readership. Papers may focus on any aspect of vegetation science, e.g. community structure (including community assembly and plant functional types), biodiversity (including species richness and composition), spatial patterns (including plant geography and landscape ecology), temporal changes (including demography, community dynamics and palaeoecology) and processes (including ecophysiology), provided the focus is on increasing our understanding of plant communities. The Journal publishes papers on the ecology of a single species only if it plays a key role in structuring plant communities. Papers that apply ecological concepts, theories and methods to the vegetation management, conservation and restoration, and papers on vegetation survey should be directed to our associate journal, *Applied Vegetation Science*.

##### **Acceptance criteria**

The journal will consider for publication only manuscripts not previously formally published. Prior posting of a manuscript on an online preprint archive such as ArXiv or bioRxiv is acceptable, as is posting of the preprint on a private website or publication as a component of a thesis or dissertation. We will not consider for publication articles permanently posted in preprint archives associated with specific journals.

To be acceptable, a paper must be of interest to an international readership, even if its immediate scope is local. A paper can be interesting by doing one or more of several things:

- Developing new concepts in understanding vegetation
- Testing concepts applicable to all plant communities
- Adding a particularly well-executed empirical example that is part of a growing literature on general conceptual issue
- Representing a particularly interesting combination of models, observational data and experiments
- Demonstrating a new and generally useful method

- Presenting a particularly exemplary or thorough analysis, even if the concepts and methods are not novel, and even if it be regional in scope, so long as it: represents the state of the art (methods and statistics) and presents a critical and definitive test for an interesting hypothesis.

The questions in the paper can be addressed by many means, including description, experiments, simulations, meta-analysis, inference, extrapolation, etc. There is no limit to the nature of the approach, as long as the work is sound. As a rule of thumb, the journal would accept a paper if at least 66% of vegetation scientists would regard it as having some interest, or at least 10% would regard it as being very interesting.

All submitted manuscripts must comply with our publishing ethics as detailed [here](#).

Authors are strongly encouraged to make their primary data available in appendix tables or data depositories.

## **Types of papers**

### *Research article*

This category includes description, experiment, simulation, theory, description of a new method, or any combination of those. The typical length of ordinary papers is about 8–10 printed pages. The submission of longer papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. Shorter papers may be managed and published sooner.

To estimate the article length, note that an average journal page can contain about 800 words for the main text from the Title to the end of References, or a variable number of display items (tables and/or figures) that would be readable when printed together in an A4 page. For instance, a manuscript with 6800 words and a given number of display items fitting in 1.5 A4 pages would use almost 10 journal pages, which is fine for a Research Article. Within this limit, authors are free to distribute the space among text and display items. Online supplementary files may be used for less essential text and/or display items.

### *Synthesis*

Reviews of a topic that produce new ideas / conclusions (and are not merely summaries of the literature) can be published as Syntheses, which may be longer than Research articles, but the length must be justified by the content of interest.

### *Forum*

Forum papers are essays with original ideas / speculations / well-sustained arguments, with no new data. They usually contribute to free debate of current and often controversial ideas in vegetation science. There may be criticism of papers published in Journal of Vegetation Science, or (if interesting to our readers) of papers published elsewhere. An

Abstract is required, but otherwise the sectional format is flexible. The length of the Forum papers is normally 0.5–4 printed journal pages. The submission of longer Forum papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. Forum papers, especially short ones, have high priority in publication.

### *Report*

This includes items that are not scientific papers, e.g. news items, the existence of databases and technical information. Reports are typically two printed journal pages; additional material should be put in electronic appendices. The submission of longer Report papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. A report can describe a new or much expanded computer program if this is of interest to vegetation scientists. We can also accept paid advertisements for commercial computer programs. We also carry reviews of computer programs, and authors of new programs are very welcome to submit them for review to the [Software Review Editor](#). [Papers that, whilst mentioning a particular program, are basically descriptions of a new method, can be submitted as Research articles.]

### **Journal's policy on criticism and errata**

For details of the policy on papers that have a major element criticising a particular paper or body of work, and on responses, also for the policy on errata, click [here](#).

### **Manuscripts**

Manuscripts must be written in English (either British or American throughout). They should be concise, because concise papers often make more impact on the reader.

#### *Manuscript structure*

*Title:* This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

*Author names and addresses:* Follow exactly the format in the most recent issue of the journal. Give e-mail addresses for all authors.

*Printed journal page estimate:* Give the number of words from title to references and estimated size of tables and figures. For example: 6800 words (8.4 pages), table 0.3 pages, figures 1.2 pages, total 9.9 pages.

*Abstract:* Up to 350 words for Research articles or Synthesis papers (up to 200 for a Forum or Report paper). Include no references. The abstract for Research articles should have named sections, normally: Question(s), Location, Methods, Results, and Conclusions. This structure can be varied when necessary, e.g. for Synthesis use whatever structure is appropriate; for theoretical papers Location is not needed; use Aim(s) instead of Question(s) for papers

introducing a new method; for Forum and Report papers an unstructured abstract will be appropriate.

*Keywords:* There should be 8–12 keywords, separated by semicolons. Most online paper accesses come via searches with Google, Web of Science, etc., rather than by browsing the journal. A paper's hit rate may increase if title-/abstract/keywords are properly prepared. For more information see Wiley Author Services.

*Nomenclature:* Refer to a source for unified nomenclature of plant species or vegetation units, unless there be few names and their authors are given in the text. Do not use author citation for names in the text if they are given in the nomenclature source. Use the following format:

**Nomenclature** Tutin et al. (1968–1993) for vascular plants; Hill et al. (2006) for mosses; Schumacker&Vána (2000) for hepatics

**Nomenclature** Stace (2010) for plants; Rodwell (1991–2000) for plant communities

**Nomenclature** Castroviejo et al. (1986–2012) except for Compositae and Gramineae, which follow the Euro+MedPlantBase ([ww2.bgbm.org/EuroPlusMed](http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed), accessed on 4 Apr 2013).

**Nomenclature** USDA Plants Database (<http://plants.usda.gov/java/>; accessed on 12 Mar 2014)

*Abbreviations:* List any that are frequently used in the text.

*Running head:* Shortened title.

*Main text:* Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes. Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

*Acknowledgements:* Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers can go here.

*Author contributions:* For papers with more than one author, an optional concise statement of authorship may be included informing who designed the research, who collected the data, who developed new methods, and who wrote the manuscript. Use initials to identify the authors.

*Citations in the text:* Use forms such as: Smith & Jones (2005) or (Smith & Jones 2005); for more than two authors: White et al. (2005); for combinations: (Smith et al. 2005 a, b; Jones 2006, 2010). Citations should be chronological by year, except where there is a list of years for the same author(s), e.g. (Zebedee 1950, 1970; Abraham 1960; Smith et al. 1965, 1974; Zebedee et al. 1969)

*References section:* Use the formats below. Always give the full name of the journals. For references with up to eleven authors, all authors are listed. If there are twelve or more authors, only the first nine and the last one are listed, while the others are replaced by "(...) &".

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11: 359–368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178–196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY, US.

Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., (...) & Bacher, S. 2014. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology* 12: e1001850.

Noble, D.L. 1978. *Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir*. United States Department of Agriculture [report no. 575], Washington, DC, US.

Wallin, G. 1973. *Lövskogsvegetation i Sjuhäradsbygden*. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, SE.

Do NOT list computer programs, personal communications or web-pages under *References*. EndNote Reference Style File is available in our [Author Services](#).

*References to computer programs:* Computer programs used should be mentioned in the Methods section, e.g. "performed by DoStats (version 6.2, StatProgs Inc., Springfield, NY, US)" or "performed by Partition (version 3.0, [www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm](http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm))". Only descriptions of computer programs in refereed journals or in books with an ISBN can be cited in the References section. References to computer programs should never substitute references to proper description of methods performed using these programs. The methods used should be fully described in the text, in an appendix and/or by readily-available references. A reference to a computer program and to "program defaults" is not a substitute.

*Unpublished material and web-pages:* The References section can contain only material that is published (including early online publications with a DOI) or is a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"), or web-address (add date of accession); "submitted" may be used only if the cited item is in some journal's editorial process, and the reference will have to

be removed if the item has not been published (at least in early online view) by that journal by the time proofs are corrected for citing paper.

#### *References in other languages than English*

1. References in the languages that use the Latin alphabet are cited in the original language. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. The use of translations should be consistent within each paper (e.g. for all citations in the paper, or all citations in less known languages translated and all citations in widespread languages not translated).

Examples:

Mucina, L. 1985. Používat'činepoužívat'Ellenbergoveindikačnéhodnoty? *Biológia* 40: 511–516.

Mucina, L. 1985. Používat'činepoužívat'Ellenbergoveindikačnéhodnoty? [To use or not to use Ellenberg's indicator values?]. *Biológia* 40: 511–516.

2. References in the Cyrillic and Greek alphabets are cited in the original language but transliterated to Latin alphabet. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiyarastitel'nostistrovaVrangelya. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15.[In Russian.]

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiyarastitel'nostistrovaVrangelya [Classification of Wrangel Island vegetation]. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15.[In Russian.]

3. References in the languages that use other alphabets than Latin, Cyrillic and Greek: Titles of papers/chapters/books including book titles in the citations of chapters and also the titles of the journals are translated to English. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Chiu, C.-A., Lin, H.-C., Liao, M.-C., Tseng, Y.-H., Ou, C.-H., Lu, K.-C. & Tzeng, H.-Y. 2008. A physiognomic classification scheme of potential vegetation of Taiwan. *Quarterly Journal of Forest Research* 30: 89–112. [In Chinese.]



### *Manuscript format*

Number *all pages* and *all the lines continuously*. Use a single-column format. Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names. Units of measurement must follow the International System of Units, e.g.  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$ . The time unit for contemporary phenomena can be 's', 'min', 'hr', 'week', 'mo' or 'yr'. For palaeo-time use 'ka' or 'Ma'; make always clear whether  $^{14}\text{C}$  years or calendar years BP (before present) are used. Dates should be in the format: 2 Sep 2010, i.e. with the month as three letters. Months on their own should be in full: September. Country abbreviations are by 2-letter code (but note UK, not GB). Use words rather than symbols where possible, especially in the Title, Abstract and Keywords, e.g. 'beta' rather than ' $\beta$ '.

Numbers with units of measurement must be in digits, e.g. 3.5 g. Numbers in the text of up to ten items (i.e. integers) should be in words, e.g. "ten quadrats", "five sampling times"; above ten in digits, e.g. "11 sampling times". Use '.' for a decimal point. Thousands in large numbers (ten thousand and higher) should be indicated by a space, e.g. 10 000, but 2000. Symbols for variables and parameters should be in italics (e.g. *P*).

### *Tables*

Numerical results should be presented as either tables or figures, but not both. Tables should be included in the manuscript text file, either embedded in the text or at the end. Table legends should be *on the same page* as the table to which they refer. The legend should contain sufficient information for the table to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the table. Units should appear in parentheses in the column headings, not in the body of the table. If some part of the table needs to be highlighted (e.g. groups of important species), use background shading (not framing or boldface). For large tables with many empty cells, fill the empty cells with dots to facilitate reading.

### *Figures*

Figures in the submitted manuscript should be supplied at the size at which they are intended to be printed: either one-column or full-page width. They may optionally be embedded in the text. Figure legends should be included within the manuscript text file *on the same page* as the figure to which they refer, to ease the reading by editors and referees. The legend should contain sufficient information for the figure to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the figure.

The definitions of symbols and lines should be given as a *visual* key on the figure itself, *not* as a word key (e.g. 'solid bars', 'open circle', 'dashed line') in the legend. Sub-graphs within one figure should be headed with a lowercase letter *and* a brief heading. Wherever space allows, full labels instead of abbreviations should be used in the figures. Scale bars should be given on microphotographs and maps.

Artwork guidelines are available at

<http://authorservices.wiley.com/electronicartworkguidelines.pdf>.

The journal welcomes colour figures and plates when information would be lost if reproduced in black and white. Please note there is a charge for colour in print, please promptly post or courier the completed hard copy\* of the Colour Work Agreement Form (including payment information) to this mailing address below. Manuscripts where all colour figures will appear in greyscale in print do not require a Colour Work Agreement form.

Customer Services (OPI)

John Wiley & Sons Ltd

European Distribution Centre

New Era Estate, Oldlands Way

Bognor Regis

West Sussex

PO22 9NQ

Free colours will be used in the online version of the journal if printed version will be in black and white. If this option is selected, add a black and white version of the figure to the paper (without counting it on page length) to make sure it is still meaningful when printed without colours.

#### *Electronic appendices*

Large figures and tables, raw data, calculation examples, computer program source, extra photographs and similar materials can be published as electronic appendices in online 'Supporting Information'. This material will not appear in the printed paper, but will be freely available in the Wiley Online Library.

All PDF files in electronic appendices should, so far as is practicable, be prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal, using similar font types and sizes. A Microsoft Word template file can be found [here](#).

Each electronic appendix in PDF format should start with a reference to the original paper, followed by the appendix caption, for example:

Supporting Information to the paper Smith, W.R. Assembly rules in a tropical rain forest of central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. Appendix S1. A list of palm species recorded in the study area.

Written text should be in PDF, and where the reader might wish to extract text (e.g. computer program codes) also in plain text (TXT). Tables should be in PDF and longer tables (>30 rows) additionally in plain text (TXT or CSV) format. Raw data should be in plain text (TXT or CSV) format. Figures and photographs should be in PDF format, including captions. Groups of related items (e.g. a set of figures, or of photographs) can be included in a single appendix. A detailed caption should appear in each appendix.

A list of all appendices with shortened captions should be provided at the end of the paper (after the References section), e.g. "Appendix 2. Photographs of the main types of deciduous forest in the study area-".

So long as text, tables, data, figures and photographs are given in the above formats, other files in any format may be given, e.g. videos, executable programs, functional spreadsheets. Each such file should have a corresponding PDF Appendix describing the file, its format and contents e.g.:

Appendix S3. Description of the video in Appendix S4, pollination.

Appendix S4. Video of bee *Apis mellifera* pollinating *Bellis perennis* (WMV format), described in Appendix S3.

There should be a reference to the electronic appendices in the main text of the paper, e.g.: (Appendix S4, described in Appendix S3).

Electronic appendices should be submitted for review with the first version of the manuscript, but uploaded as a separate file and designated as 'Appendix for Online Publication Only'. They should not be included as additional pages within the main document.

## Submissions

### *Technical checklist before manuscript submission*

Before submitting your paper, please, check whether your manuscript meets the following requirements:

**Topic:** Is suitable for *Journal of Vegetation Science*. It deals with plant communities or multispecies plant assemblages (not with single species); is of interest to international community of vegetation scientists.

**Title:** Is concise and attractive, catches the reader's attention with topical issues or an interesting hypothesis.

**Abstract:** Does not exceed to 350 words (fewer for a Forum or Report paper); does not contain references; is divided into named sections (except for a Forum or Report).

**Author list:** Follows the current format of the journal, e.g.:

**John B. Bush, George Smith & E. Fred Coxon** Bush, J. B. (Corresponding author, [jb\\_bush@lmu.ac.uk](mailto:jb_bush@lmu.ac.uk))<sup>1</sup> Coxon, E. F. ([doughnut@herbicide.co.uk](mailto:doughnut@herbicide.co.uk))<sup>1,2</sup> Smith, G. ([g\\_smith@lmu.ac.uk](mailto:g_smith@lmu.ac.uk))<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ecology Department, Little Marsh University, 11 Main St., Little Marsh, Berkshire, UK;

<sup>2</sup>Botany Department, Herbicide Manufacturers, P. O. Box 2002, Southend-on-Sea, UK  
E-mails given for all authors.

**Keywords:** Follow the journal format, e.g. *Abies* forest; Balkans; Community structure; Deer; Invasive species; Neutral model; Species richness; Zonation.

**Nomenclature source and Abbreviations:** Are given if relevant.

**Logical structure:** The Introduction states what topics will be addressed, and those topics are addressed by the Methods, Results and Discussion.

**Introduction:** Explains why the topic is important or interesting; briefly provides the broader context of the current study; ends with questions, hypotheses or a clear statement of the paper's aims.

**Results:** The claims in the Results section text match what is in the figures and tables.

**Table and Figure captions:** Understandable without reading the text. On the same page as the table or figure.

**Tables:** Concise, with row and column labels as self-explanatory as possible; contain no vertical lines.

**Figures:** Not too many of them, and compact; supplied in the size they will be printed, with all details readable at this size; contain no unnecessary lines (e.g. across a graph, or frames around the graph; to the top and right of a graph); lines and symbols explained in direct language, e.g. \* = Litter removed (*not*: \* = LRT or \* = Treatment LR or \* = Treatment 3); symbol key in the figure itself, not a word key ('dashed line', 'open circles') in the caption.

**Electronic appendices:** All appendices (except mathematical ones), large figures & tables, extra photographs and raw data, go here. Format of PDF files prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal using the journal's appendix template.

Manuscripts should be submitted at <http://mc.manuscriptcentral.com/jvsci>, as Word document (.doc or .docx) or RTF (.rtf), preferably with all tables and figures embedded in a single file. On submission, your paper will be considered by a Chief Editor who will make an initial decision whether to progress your paper. If so, one of the Associate Editors will be

selected as Co-ordinating Editor to consider the submitted manuscript further, invite referees if appropriate, and make final decision on acceptance. If your paper is not assigned to a Co-ordinating Editor, you will be advised by email, usually within five days of submission. In the cover letter please explain briefly why your paper is especially suitable for the *Journal of Vegetation Science*, e.g. whether it relates to the topics regularly published by the journal.

#### *Conflict of Interest*

All authors are required to disclose potential sources of conflict of interest upon submission. Click [here](#) for further information.

#### **Accepted Papers**

If a paper is eventually accepted, there are several technical and presentation issues that will need to be checked. Authors should check these when they receive the Co-ordinating Editor's response and make necessary modifications (the Co-ordinating Editor and Chief Editors may give directions on such issues). After the paper is accepted, it will be passed via the Editorial Office to the Production Editors. If only minor technical issues remain, the Production Editors may make the changes themselves, perhaps checking with the author first, or asking by a note on the proofs to check the changes. For major changes (e.g. if there are many language problems), the Production Editors will be unable to correct papers for authors, and authors will be given the choice of doing this work themselves, even at this late stage, or having it done at cost. Exceptions to these charges can be made only for ecologists from the developing world. It is quite possible that none of this will apply to a particular paper, but we warn all authors at the submission stage just in case it turns out that it does. Once a paper has been accepted, it will be forwarded to the publisher to proceed with the production

On acceptance, authors will be required to upload their manuscript as one text file and additional high resolution graphics files. The preferred formats are .EPS or .PDF for vector graphics (e.g. line artwork) and .TIFF for half-tone figures. TIFF files should be supplied at a minimum resolution of 300 dpi (dots per inch) at the final size at which they are to appear in the journal. For further information click [here](#).

Authors having colour figures have to fill in the form available [here](#) and post a hard copy to: Customer Services (OPI), John Wiley & Sons Ltd, European Distribution Centre, New Era Estate, Oldlands Way, Bognor Regis, West Sussex, PO22 9NQ. Financial support may be available to authors from developing countries who have figures for which colour is essential. For possible financial support contact the [Editorial Office](#).

*Graphical abstracts on tables of contents*

The journal's online table of contents includes a summary of what is exciting about the paper in not more than 60 words. It is accompanied by a small, approximately square, image (a photograph, a graph or part of a graph) relevant to the paper. It can be from the paper itself, or related to it. Please ensure that the figure will make sense thumbnail-size, i.e. either with an interesting overall pattern or else a simple graph with large axis lettering. Graphical abstracts will be requested by the Editorial Office if your paper is accepted for publication.

### *Cover images*

Electronic artwork/original photographs of high quality suitable for the cover are welcome. Potential cover images should be submitted to the Editorial Office. Images should be accompanied by a caption and include the name of the photographer or artist. Images should be related to accepted papers. Photographs submitted as cover images can be identical with those submitted for online Supporting Information. For each photograph, the author should make clear whether it is submitted for online Supporting Information, journal cover, or both. Contributors are required to assign copyright of photographs to the International Association for Vegetation Science by UK law.

Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. Please submit covering letters or comments to the editor when prompted online. In case of any problems with submission please send queries to Please send any general submission queries to [jvsci@editorialoffice.co.uk](mailto:jvsci@editorialoffice.co.uk).

### **Page charges and subscriptions**

There are no page charges except for colour figures. However, please consider taking a subscription to Journal of Vegetation Science and/or Applied Vegetation Science: they carry important papers in your field. Subscriptions help us to avoid charges. The personal subscription rates are very reasonable and include membership of International Association for Vegetation Science (IAVS). For those in the developing world, assistance may be available through the IAVS: contact the Secretary ([Secretary@iavs.org](mailto:Secretary@iavs.org)).

If a paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an e-mail prompting her/him to login into Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) she/he will be able to complete the license agreement on behalf of all co-authors.

### **For authors signing the copyright transfer agreement**

If the OnlineOpen option is not selected the corresponding author will be presented with the copyright transfer agreement (CTA) to sign. The terms and conditions of the CTA can be previewed in the samples associated with the Copyright FAQs below:

CTA Terms and Conditions [http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs\\_copyright.asp](http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp)

### **OnlineOpen Service**

OnlineOpen is available to authors of primary research papers who wish to make their paper available to non-subscribers on publication, or whose funding agency requires grantees to archive the final version of their paper. With OnlineOpen the author, the author's funding agency or institution pays a fee to ensure that the paper is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive. For the full list of terms and conditions, see [http://wileyonlinelibrary.com/onlineopen#OnlineOpen\\_Terms](http://wileyonlinelibrary.com/onlineopen#OnlineOpen_Terms).

Any authors wishing to send their paper OnlineOpen will be required to complete the payment form available from our website at: [https://authorservices.wiley.com/bauthor/onlineopen\\_order.asp](https://authorservices.wiley.com/bauthor/onlineopen_order.asp)

If the OnlineOpen option is selected the corresponding author will have a choice of the following Creative Commons License Open Access Agreements (OAA): Creative Commons Attribution License OAA Creative Commons Attribution Non-Commercial License OAA Creative Commons Attribution Non-Commercial -NoDerivs License OAA

To preview the terms and conditions of these open access agreements please visit the [Copyright FAQs](#) hosted on Wiley Author Services and visit [here](#).

If an author select the OnlineOpen option and the research is funded by The Wellcome Trust and members of the Research Councils UK (RCUK), authors will be given the opportunity to publish the article under a CC-BY license supporting authors in complying with Wellcome Trust and Research Councils UK requirements. For more information on this policy and the Journal's compliant self-archiving policy please visit: <http://www.wiley.com/go/funderstatement>.