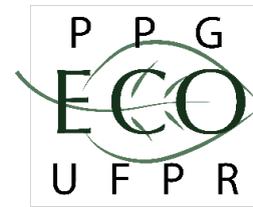




Universidade Federal do Paraná
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação



Padrões funcionais e estratégias ecológicas de plantas lenhosas ao longo de um gradiente de expansão da Floresta com Araucária sobre campos nativos

Raissa Iana Leite Jardim
Mestrado em Ecologia e Conservação
Prof^o Dr. Marcos Bergmann Carlucci

Curitiba, 30 de maio de 2021.

Resumo

O desempenho dos organismos em determinada condição ambiental depende das estratégias ecológicas desenvolvidas ao longo da sua evolução, expressas por combinações específicas de valores de atributos funcionais (AF) que conferem vantagem adaptativa em um dado habitat. Estratégias ecológicas distintas explicam a ocorrência das espécies ao longo de gradientes ambientais. Evidências mostram a expansão da Floresta com Araucária sobre os campos nativos, em consequência de mudanças climáticas e no regime de distúrbio. Esses ambientes dissimilares formam um mosaico em que espécies de plantas ocorrem em ambos, ou apenas em um desses habitats contrastantes. O objetivo geral do projeto é de avaliar a distribuição das estratégias ecológicas de plantas lenhosas ao longo de um gradiente ambiental de transição campo-floresta e de um gradiente temporal de expansão da Floresta com Araucária sobre o campo. Para isso, serão amostradas áreas com o mosaico de expansão florestal campo-floresta, com coleta de plantas lenhosas adultas, juvenis e do estrato regenerante. Serão mensurados sete AF que são bons descritores das estratégias ecológicas das plantas: altura máxima, área específica foliar, conteúdo de matéria seca foliar, densidade da madeira, espessura da casca, massa da semente e comprimento específico da raiz. A distribuição das estratégias ecológicas ao longo do gradiente ambiental e temporal de expansão será analisada a partir grupos funcionais estáveis por técnica de aleatorização de reamostragem *bootstrap*, com padrão de distribuição avaliado por análise de coordenadas principais. Com isso, espera-se contribuir para o entendimento da dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta ao longo do processo natural de expansão florestal, colaborando para o desenvolvimento de estratégias de manejo e conservação mais efetivas e que considerem as especificidades ecológicas desse sistema.

Introdução geral

Estratégias ecológicas de plantas lenhosas

As plantas estão sujeitas a uma diversidade de fatores bióticos e abióticos que atuam nos processos de organização das comunidades ao longo do tempo. A competição pelo crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies sob condições ambientais heterogêneas ao longo do planeta impulsionou o desenvolvimento de diferentes estratégias ecológicas nas plantas através da seleção natural (Díaz *et al.*, 2016).

Teorias ecológicas têm buscado reconhecer as estratégias das espécies no contexto evolutivo. MacArthur & Wilson (1967) propuseram o conceito de seleção *r* e *K*, que reconhece dois espectros ecológicos de estratégias: espécies *r*-estrategistas possuem expectativa de vida curta e alocação grande de recursos no evento reprodutivo; espécies *K*-estrategistas possuem maior longevidade, com alocação de recursos principalmente no crescimento. Grime (1977) propôs o esquema CSR, que reconhece três estratégias ecológicas principais em que as plantas se organizam, relacionadas a intensidades diferentes de competição, estresse e distúrbio. No esquema CSR, há três formas de seleção: espécies competidoras (seleção *C*) com habilidades altamente competitivas em condições produtivas e relativamente sem distúrbio; espécies tolerantes ao estresse (seleção *S*) que possuem adaptações que permitem a sua sobrevivência sob condições improdutivas de estresse; e espécies ruderais (seleção *R*) caracterizadas por um curto período de vida e alto investimento no evento reprodutivo, que evoluíram em ambientes com intensos distúrbios. As estratégias *R* e *S* correspondem, respectivamente, aos extremos da seleção *r* e *K*, enquanto as espécies *C* ocupam uma posição intermediária desse espectro (Grime, 1977).

Westoby (1998) criticou a ausência de um protocolo quantitativo explícito no esquema CSR de Grime (1977) e propôs uma classificação baseada nos principais atributos funcionais (daqui em diante AF) que capturam o espectro de estratégias ecológicas das plantas: folha (*L*), altura (*H*) e massa da semente (*S*) – o esquema LHS. A área foliar específica (*SLA*) reflete o espectro econômico foliar quanto à captura e conservação de recursos, com um *trade-off* entre o ganho de carbono e a longevidade no nível da folha (Westoby, 1998; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Espécies com altos valores de *SLA* geralmente possuem uma estratégia aquisitiva de recurso, com rápida produção foliar e menor investimento em reforço mecânico; por outro lado, espécies com baixos valores de *SLA* geralmente possuem estratégia conservativa de recursos, com maior investimento em tecido mecânico, o que resulta em folhas longevas (Westoby, 1998; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Salguero-Gómez, 2017). A altura máxima representa a capacidade da espécie de ascender aos estratos mais altos da floresta em busca de luz, o que é associado à hierarquia competitiva e ao potencial de dispersão de diásporos (Westoby, 1998; Moles *et al.*, 2009; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). A massa da semente expressa um *trade-off* entre colonização e sobrevivência e entre quantidade e tamanho da semente, com maior investimento na sobrevivência do propágulo ou na capacidade de colonização da espécie (Westoby, 1998; Moles *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Segundo Westoby (1998), com base nesses três AF, qualquer espécie do mundo pode ser posicionada dentro de um espectro de estratégias ecológicas com base em AF.

A capacidade da planta de tolerar as intensidades desiguais de distúrbio, estresse, competição e fatores abióticos resulta em estratégias ecológicas, que são descritas a partir dos AF das espécies (Grime, 1977). Os AF são conceituados como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas dos organismos que impactam, indiretamente, na performance da espécie ao longo de gradientes ambientais e temporais, sinalizando as estratégias ecológicas das plantas (Violle *et al.*, 2007). AF mediam as respostas e interações dos indivíduos com o meio e com outros indivíduos, impactando assim o *fitness* das espécies ao longo do espaço e do tempo (Westoby, 1998; Díaz & Cabido, 2001; McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2016); provendo uma ligação mecanicista entre a ecologia das espécies e a dinâmica da comunidade (McGill *et al.*, 2006).

No amplo espaço funcional multivariado de estratégias ecológicas disponíveis para as espécies de plantas, em nível global, Díaz *et al.* (2016) encontraram que o volume no espaço funcional ocupado pelas plantas é fortemente constricto a um conjunto de AF bem-sucedidos ao longo da evolução. Essa convergência expressa os *trade-offs* entre as estratégias ecológicas das espécies, associadas às diferentes maneiras em que as plantas respondem aos desafios de sobrevivência, crescimento e reprodução, corroborando as hipóteses teóricas predecessoras (MacArthur & Wilson, 1967; Grime, 1977; Westoby, 1998). A relação entre os AF e o desempenho das espécies se altera ao longo de gradientes ambientais (Keddy, 1992; McGill *et al.*, 2006). Isso porque as espécies só ocupam locais nos quais conseguem se dispersar (limitação de dispersão), onde seus atributos estão adaptados para as condições locais, pois a filtragem ambiental atua eliminando os conjuntos de AF que são inadequados para a sobrevivência frente às condições do ambiente, e onde as espécies conseguem competir com as demais espécies (exclusão competitiva) (Keddy, 1992; Kraft *et al.*, 2015). A composição funcional da comunidade é resultado da ação conjunta desses processos, sendo que a partir da análise da variação dos atributos e sua relação com as mudanças no meio abiótico, é possível avaliar os mecanismos que atuam na assembleia das comunidades ao longo do espaço e do tempo (McGrill *et al.*, 2006; Adler *et al.*, 2013).

Dinâmica vegetacional no mosaico campo-floresta

O “adensamento de arbustos” e a expansão florestal são processos documentados em diversos ecossistemas não florestais ao redor do mundo, especialmente sistemas semiáridos, e resultam no aumento da biomassa e da cobertura de espécies lenhosas sobre ecossistemas abertos (Archer *et al.*, 1998; Roques *et al.*, 2001; Bowman *et al.*, 2001; Kulmatiski & Beard, 2013; Mitchard & Flintrop, 2013; Stevens *et al.*, 2017). Entre os principais fatores que permitem o

estabelecimento e expansão de espécies lenhosas sobre as savanas ou campos estão as mudanças das condições climáticas, com incremento do regime pluviométrico, maiores concentrações atmosféricas de CO₂ e o declínio de distúrbios, como o fogo e o pastejo (Roques *et al.*, 2001; Mitchard & Flintrop, 2013). No Brasil, a expansão florestal ocorre no Cerrado, onde florestas estacionais avançam sobre savanas e campos tropicais (Mews *et al.*, 2011; Honda & Durigan, 2016; Maracahipes *et al.*, 2018), e nos Campos Sulinos, onde a Floresta com Araucária e outras formações florestais se expandem sobre campos altomontanos e do Pampa (Maack, 1948; Klein, 1960; Behling, 1997; Behling, 2002; Pillar, 2003; Behling *et al.*, 2004; Duarte *et al.*, 2006a; 2006b; Carlucci *et al.*, 2011a, 2011b; Santos *et al.*, 2011; Müller *et al.*, 2012; Marcílio-Silva *et al.*, 2015; Sühs *et al.*, 2018; Souza, 2020; Carlucci *et al.*, 2021).

No sul do Brasil, originalmente predominava a Floresta com Araucária (ou Floresta Ombrófila Mista) (Maack, 1948; Klein, 1960; Souza, 2020; Carlucci *et al.*, 2021), uma fitofisionomia do Domínio da Mata Atlântica, um *hotspot* global de biodiversidade (Mittermeier *et al.*, 2004). A Floresta com Araucária enfrentou diversos ciclos de exploração madeireira e conversão do uso da terra, associados com a intensificação das atividades antrópicas e o crescente desenvolvimento econômico (Maack, 1948; Carlucci *et al.*, 2021). Atualmente, a Floresta com Araucária cobre de 4,34% (Zorek *et al.*, In prep.) a 12,6% da sua área original (Ribeiro *et al.*, 2009). Esse ínfimo percentual remanescente é, em sua maioria, formado por pequenos fragmentos (<50 ha), que se encontram altamente perturbados, isolados, pouco conhecidos e pouco protegidos (Ribeiro *et al.*, 2009).

Evidências fitogeográficas e paleopolinológicas revelam a expansão da Floresta com Araucária sobre os campos nativos nos últimos milênios (Behling, 1997; Behling, 2002; Behling *et al.*, 2004). Esse processo é relativamente recente, associado a mudanças de um clima mais seco, com estação seca forte, a um clima mais úmido, com estação seca mais amena, a partir de 4.000 anos antes do presente (Behling, 2002; Behling *et al.*, 2004). Na região dos Campos Gerais, essa mudança foi mais acentuada no final do Holoceno, a partir de cerca de 1.500 anos antes do presente, favorecendo a expansão da Floresta com Araucária sobre os campos nativos (Maack, 1948; Behling, 1997; Moro & Carmo, 2007).

Entretanto, mudanças locais relacionadas aos regimes de manejo, principalmente o manejo com fogo e o pastejo pelo gado doméstico (Oliveira & Pillar, 2004), têm retardado esse processo de expansão da floresta por limitar a colonização do campo por espécies florestais (Müller *et al.*, 2012), sendo considerados os fatores-chave para explicar a atual dinâmica floresta-campo no mosaico da Floresta com Araucária com os campos (Pillar, 2003; Jeske-Pieruschka *et al.*, 2012;

Sühs *et al.*, 2018). Fogo e pastejo podem causar danos aos propágulos e levar à alta mortalidade de indivíduos juvenis de espécies florestais que se estabelecem no campo (Oliveira & Pillar, 2004). A dinâmica vegetacional do mosaico campo-floresta depende, portanto, da frequência e intensidade de distúrbios que possibilitam a coexistência de ambos os estados alternativos de vegetação, sendo que, na ausência de distúrbio, ocorreria a redução de área de campos nativos em detrimento do aumento da área de Floresta com Araucária (Blanco *et al.*, 2014).

O estabelecimento de árvores e arbustos no campo modifica a disponibilidade de recursos e as condições ambientais, criando habitats adequados para o estabelecimento de espécies florestais, através da facilitação (Callaway, 1995; Duarte *et al.*, 2006b). Espécies pioneiras colonizadoras, que possuem combinações de valores de atributos que conferem vantagem na colonização de novos ambientes, devido à eficiência de dispersão (Duarte *et al.*, 2007), e com a aptidão de tolerar as condições ambientais do campo (Carlucci *et al.*, 2012) e causar a mudança gradativa do ambiente, facilitam a chegada de outras espécies (Duarte *et al.*, 2006a; 2006b), mais exigentes quanto às condições do meio (Korndörfer *et al.*, 2015). A expansão da Floresta com Araucária ocorre por meio da dinâmica de borda (Oliveira & Pilar, 2004; Carlucci *et al.*, 2011a), e a partir da formação de núcleos arbóreos, que dependem profundamente dos efeitos das plantas-berçário (*nurse plants*) (Duarte *et al.*, 2006a; Carlucci *et al.*, 2011a) e dos afloramentos rochosos (*nurse rocks*) (Carlucci *et al.*, 2011b), promovendo a formação de maciços florestais em meio ao campo. As plantas-berçário também facilitam a dispersão de sementes (Duarte *et al.*, 2007), sendo que a abundância de mudas é superior sob sua copa (Duarte *et al.*, 2006 a; 2006b; Santos *et al.*, 2011; Marcílio-Silva *et al.*, 2015; Sühs *et al.*, 2018). *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) é uma espécie-chave na dinâmica campo-floresta da Floresta com Araucária, por ser uma espécie pioneira de ciclo de vida longo com capacidade de dispersão e estabelecimento sobre os campos nativos, onde atua como uma planta-berçário (Klein, 1960; Duarte *et al.*, 2006b; Souza, 2020).

Estudos verticais (estáticos) que avaliaram manchas de Floresta com Araucária, em diferentes estágios de regeneração após distúrbio, encontraram estratégias ecológicas relacionadas ao *trade-off* aquisitivo-conservador (Souza *et al.*, 2014; Forgiarini *et al.*, 2015; Vicente-Silva *et al.*, 2016). A estratégia aquisitiva, representada por espécies “pioneiras” de rápido crescimento, com baixa densidade da madeira e frutos pequenos, foi mais expressiva nos estágios iniciais de sucessão ecológica da floresta (Vicente-Silva *et al.*, 2016), com escassez de espécies “pioneiras extremas” em florestas de sucessão mais tardia (Souza *et al.*, 2014; Forgiarini *et al.*, 2015). Florestas tardias apresentaram maior diversidade funcional (Vicente-Silva *et al.*, 2016), com valores de atributos que refletem uma estratégia conservativa de recursos, como maior densidade da madeira, área foliar e

massa da semente (Souza *et al.*, 2014; Forgiarini *et al.*, 2015). No ambiente de mosaico campo-floresta da Floresta com Araucária, Duarte *et al.* (2007) encontraram a maior frequência de espécies pioneiras, com numerosas pequenas sementes (estratégia aquisitiva), no campo, enquanto espécies tardias que produzem grandes sementes (estratégia conservativa) foram encontradas em florestas em estágios mais avançados da sucessão, corroborando o encontrado por Vicente-Silva *et al.* (2016). Ao estudar a comunidade de plantas juvenis no mosaico campo-floresta, Carlucci *et al.* (2012) obtiveram os menores valores de SLA no ambiente do campo, como uma estratégia ecológica para redução do risco de desidratação foliar, enquanto a maior variabilidade de valores de SLA, como também os maiores valores desse atributo, foram obtidos no ambiente florestal.

Ainda não se sabe se os postulados encontrados nos referidos estudos aplicam-se a dinâmica temporal do mosaico campo-floresta, uma vez que estes estudos são estáticos e foram realizados em floresta contínuas em diferentes estágios de sucessão ecológica ou no mosaico campo-floresta, porém sem contemplar a dinâmica temporal da floresta. Estudos horizontais (temporais) no ambiente de mosaico campo-floresta poderão mostrar se os postulados dos estudos verticais são encontrados ao longo do gradiente temporal de expansão da Floresta com Araucária, contribuindo para conservação e restauração desta vegetação.

Objetivo geral

O presente projeto tem como objetivo avaliar as estratégias ecológicas das plantas lenhosas ao longo de um gradiente de expansão da floresta com Araucária sobre os campos nativos, e ao longo de um gradiente temporal de amostragem.

Objetivos específicos

- ✓ Identificar quais estratégias ecológicas são predominantes em cada porção do gradiente de expansão da Floresta com Araucária sobre os Campos nativos.
- ✓ Avaliar a mudança das estratégias ecológicas das plantas lenhosas, expressas pelos diferentes valores dos atributos funcionais, ao longo do gradiente ambiental e temporal de expansão florestal;
- ✓ Preencher lacunas do conhecimento sobre a dinâmica, estrutura e composição da vegetação durante o processo de expansão da Floresta com Araucária sobre os Campos nativos,

considerando a escassez de estudos temporais, o que será útil para o desenvolvimento de estratégias de manejo e conservação do mosaico campo-floresta.

- ✓ Melhorar o conhecimento dos atributos funcionais das espécies nativas. Os dados obtidos serão integrados na base de dados global TRY (Kattge et al. 2020).

Questões

A seguir são apresentadas as duas questões (Q) centrais do projeto, seguidas das hipóteses (H) e predições (P).

Q1: Quais estratégias ecológicas são encontradas em um gradiente ambiental de expansão florestal?

(H1) As espécies que ocorrem no mosaico Campo – Floresta com Araucária estão sujeita a um gradiente ambiental forte de mudança das condições ambientais em decorrência da expansão da floresta sobre os campos. Diferentes estratégias ecológicas possibilitam a ocorrência das espécies ao longo desse ambiente heterogêneo:

(P1) No Campo, os indivíduos estão expostos a maior intensidade luminosa direta, onde maior área foliar aumenta o risco de perda de água e estresse hídrico, por isso esperamos encontrar os menores valores de SLA e maiores valores de LDMC, indicando uma estratégia conservativa. Em contrapartida, indivíduos que ocupam o ambiente florestal competem pelo acesso ao recurso luminoso, onde uma maior área foliar pode contribuir para uma maior captação de luz, por isso esperamos encontrar os maiores valores de SLA e menores valores de LDMC nesse ambiente, indicando uma estratégia aquisitiva de recursos para atributos do espectro econômico foliar.

(P2) Quanto a Hmax, uma maior altura é adaptativa em ambientes limitados pela luz, como na floresta, onde representa uma vantagem competitiva para alcançar o recurso, ambiente em que esperamos encontrar maiores valores de Hmax. Em oposição, no campo, ambiente em que as plantas lenhosas são pouco limitadas pela luz e também são mais suscetíveis a distúrbios como o fogo, esperamos a maior ocorrência de espécies que alocam recursos principalmente na proteção dos tecidos, com menor Hmax em comparação com a floresta, e maior espessura de casca. Considerando os distúrbios e condições ambientais do Campo, esperamos mais espécies com baixa WD e rápido crescimento nesse ambiente, indicativo de uma estratégia aquisitiva. Uma das áreas de estudo (GUA) possui influência do bioma Cerrado, onde se espera uma maior WD no Campo, com menor valor esperado para a outra área (VVL), porém ainda assim inferior ao valor esperado para a floresta, onde esperamos encontrar espécies de crescimento lento e maior densidade da madeira,

indicativo de uma estratégia conservativa no uso de recursos, para o espectro econômico da madeira.

(P3) Quanto a reprodução, esperamos encontrar espécies com menor SM e com produção de numerosas sementes no campo, com estratégia aquisitiva, enquanto espécies de maior Hmax e com frutos maiores tendem a estar na floresta, com estratégia conservativa no uso de recursos.

Q2: De que forma as estratégias ecológicas das espécies se alteram com a expansão da Floresta com Araucária sobre os Campos nativos ao longo do tempo?

(H1) No início da expansão da Floresta com Araucária sobre os Campos nativos o ambiente é mais suscetível a ocorrência de distúrbios como o fogo, e as condições ambientais são mais limitantes. Esperamos que as espécies capazes de se estabelecer nesse ambiente compartilhem características fenotípicas que conferem vantagem abiótica, expressas por um conjunto constricto de valores de atributos funcionais, com menor diversidade funcional, quando comparado com a floresta.

(H2) Ao longo dos anos, com o avanço da floresta e a melhoria gradativa das condições ambientais, esperamos encontrar um *turnover* de espécies na área em expansão florestal sobre o Campo nativo, com chegada de espécies do interior da floresta e mudança gradual nas estratégias ecológicas, que passam a ser similares as estratégias ecológicas das espécies da área de Floresta com Araucária já estabelecida, expressas por uma gama mais ampla e heterogênea de valores de atributos, com maior diversidade funcional, na medida em que a complexidade estrutural dos núcleos florestais ficam maiores.

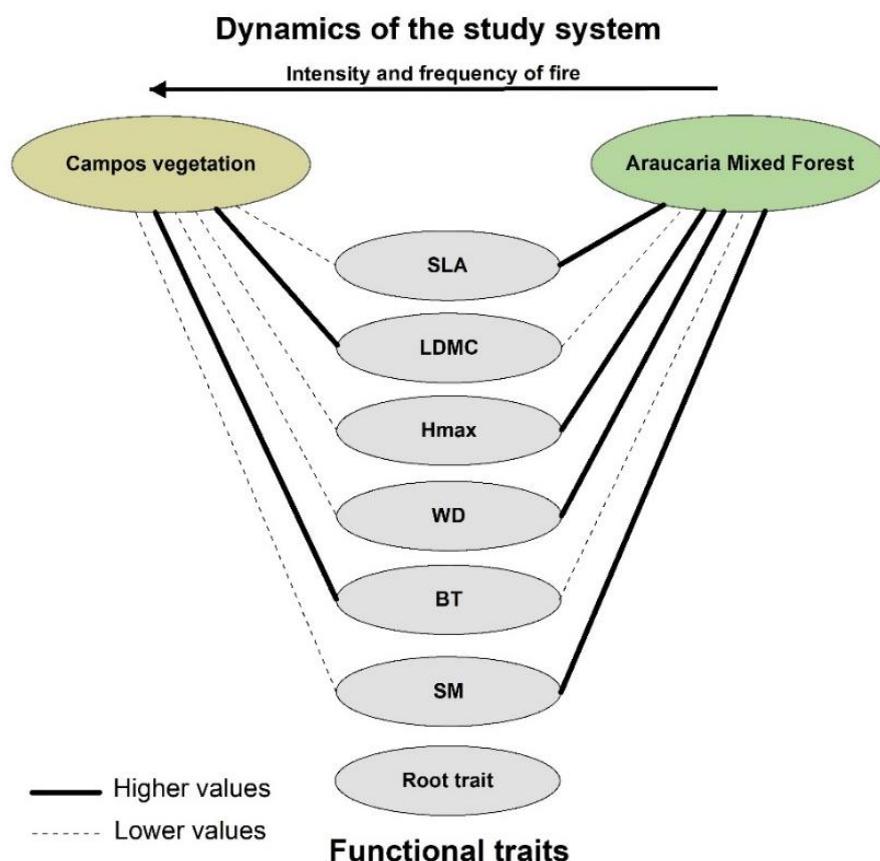


Figura 1: Esquema ilustrativo com as previsões do projeto. Esperamos diferentes valores de atributos funcionais para cada ambiente de estudo, expressando diferentes estratégias ecológicas das plantas. As linhas mais espessas indicam onde os maiores valores para o atributo são esperados e as linhas pontilhadas indicam onde os menores valores são esperados. Legenda: SLA – área específica foliar, LDMC – conteúdo de matéria seca foliar, Hmax – altura máxima, WD – densidade da madeira, BT – espessura da casca, SM – massa da semente, Root trait – atributo de raiz.

Justificativa

Paisagens formadas por diferentes tipos de ecossistemas podem abrigar uma grande diversidade de espécies. A conservação da biodiversidade na escala da paisagem depende criticamente da manutenção da biodiversidade em todos os tipos de habitats presentes, ou seja, da conservação dos mosaicos de habitat (Overbeck et al., 2016; Sühs et al., 2018). Os Campos nativos e a Floresta com Araucária são ambientes distintos quanto a suas propriedades ecológicas e diferem quanto as suas necessidades para conservação (Luza et al., 2014; Overbeck et al., 2016; Carlucci et al., 2016), dependendo de ações específicas de conservação e manejo, que considerem as especificidades de cada ambiente (Overbeck et al., 2016).

Os Campos nativos são relictos vegetacionais de um clima mais frio e seco, e dependem da ocorrência de distúrbios, como o fogo e o pastejo, para persistirem na paisagem no sul do Brasil

(Sühs et al., 2018), região na qual o clima atual favorece o processo de expansão florestal. Na ausência de fogo e pastejo, as mudas de plantas lenhosas possuem maior probabilidade de estabelecimento e sobrevivência nos Campos, o que favorece a expansão florestal (Müller et al., 2012). Ainda, o manejo inadequado com ausência de distúrbio contribui para o acúmulo de biomassa altamente inflamável, aumentando assim o risco de incêndios catastróficos (Pillar & Vélez, 2010), com efeitos devastadores sobre a biodiversidade (Behling & Pillar, 2007; Sühs et al., 2020). A adoção de estratégias de manejo que considerem as especificidades dos Campos nativos é de suma importância, portanto, para a conservação desse sistema (Carlucci et al., 2016) e da biodiversidade da paisagem como um todo (Sühs et al., 2020). O uso do fogo como estratégia de manejo é controverso, e estudos científicos confiáveis sobre o seu impacto na composição funcional das espécies são escassos (Overbeck et al., 2007). Avaliar a dinâmica vegetacional ao longo do processo de expansão florestal poderá contribuir para o desenvolvimento de estratégias apropriadas de manejo. Mosaicos Campos – Floresta com Araucária dentro de áreas protegidas são uma oportunidade inestimável para pesquisar sobre a dinâmica da vegetação e processos sucessionais que não são completamente compreendidos ainda (Overbeck et al. 2007).

A Floresta com Araucária foi amplamente explorada ao longo do último século, e atualmente cobre um ínfimo percentual da sua área original, composto em maioria por pequenos fragmentos, desconectados entre si (Ribeiro et al., 2009). Dessa forma, existe a necessidade e urgência por ações que busquem restaurar áreas degradadas da Floresta com Araucária, com o objetivo de aumentar a conectividade entre os fragmentos e recuperar áreas especialmente protegidas (áreas de preservação permanente – Lei Federal nº 12.651/2012), recuperando a funcionalidade ecológica, a provisão de serviços ecossistêmicos e protegendo sua biodiversidade tão ameaçada. Como a restauração demanda um bom entendimento de como o ecossistema funciona, é essencial que se preencham lacunas de conhecimento que ainda existem acerca de como uma comunidade ecológica de Floresta com Araucária se organiza ao longo do tempo (Overbeck et al. 2007, 2016). O conhecimento sobre as estratégias ecológicas das plantas lenhosas ao longo do gradiente de expansão florestal e o mapeamento do processo de *turnover* dessas estratégias ao longo do tempo poderá contribuir para o desenvolvimento de protocolos de restauração ativa mais efetivos, que considerem o processo natural de expansão da floresta como referência. Dessa forma, nosso projeto contribuirá para o fortalecimento de estratégias apropriadas de manejo dos Campos nativos, e contribuirá para o desenvolvimento de protocolos efetivos para recuperação ambiental da Floresta com Araucária.

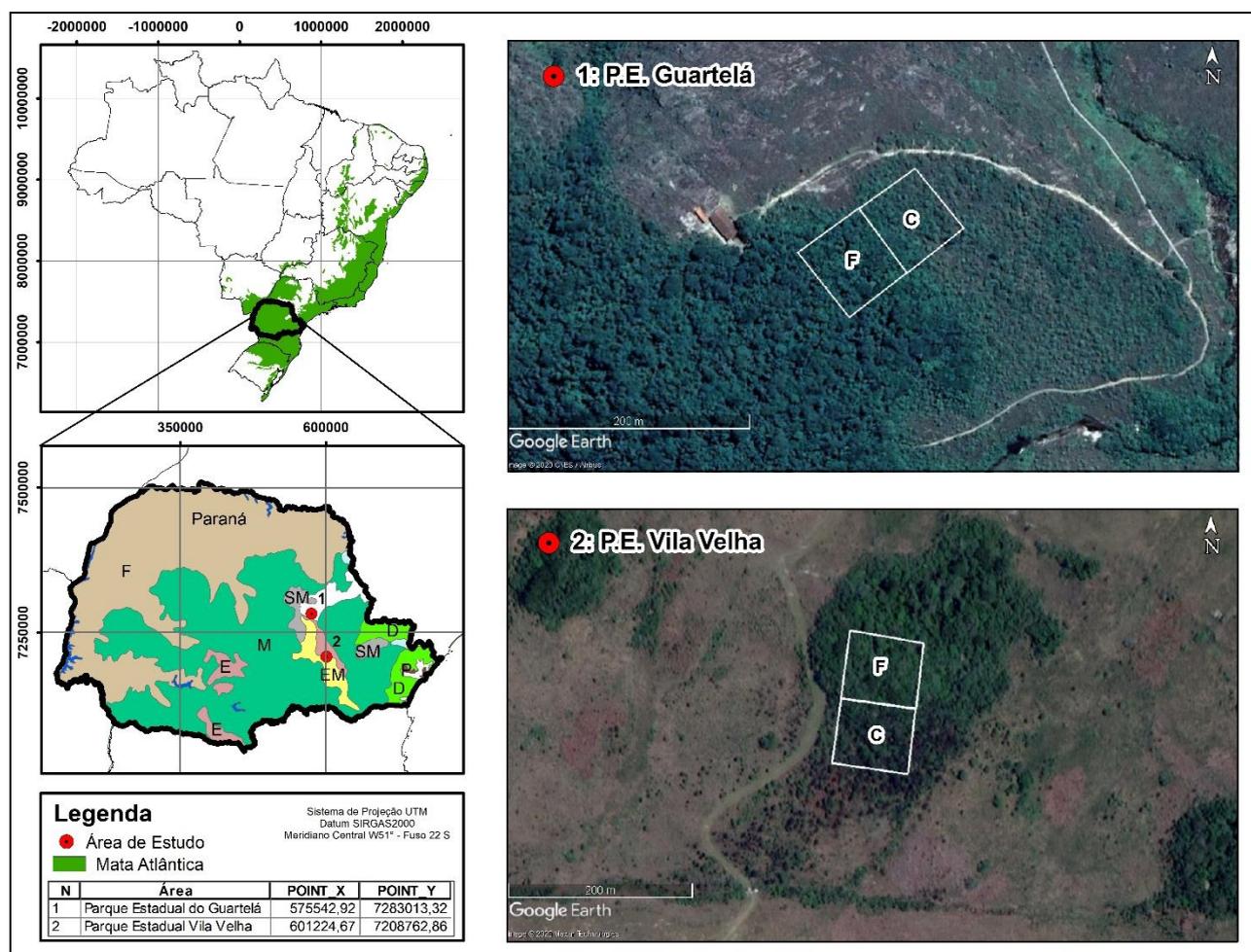
Metodologia

Sítio de Estudo

O estudo será realizado em duas Unidades de Conservação localizadas no estado do Paraná (Mapa 1), sendo elas:

- ✓ Parque Estadual do Guartelá (GUA) (24.565° S, 50.254° W), localizado no município de Tibagi. Possui área total protegida correspondente a 790 ha, situada ao longo do cânion do rio Iapó (Decreto Estadual nº 2329, de 24 de setembro de 1996);
- ✓ Parque Estadual de Vila Velha (VVL) (25.234 S, 49.995 W), localizado no município de Ponta Grossa, possui área total protegida correspondente a de 3.803 ha (Decreto Estadual nº 1.292, de 16 de outubro de 1953).

Ambas as áreas de estudo estão localizadas na área de ocorrência da região fitogeográfica da Floresta com Araucária (Floresta Ombrófila Mista), com paisagem composta por mosaico de floresta e campos nativos. Os locais de amostragem foram previamente levantados entre os anos de 2012 e 2013 pelo projeto SISBIOTA Campos Sulinos, com levantamento de parcelas permanentes em áreas de transição campo-floresta. O presente projeto realizará um novo levantamento nas parcelas previamente inventariadas, obtendo assim dados sobre o *turnover* de espécies e mudanças na composição funcional da comunidade ao longo desses 8-9 anos de expansão florestal, gradiente temporal de estudo. As parcelas foram demarcadas com estacas de metal em cada vértice e com plaquetas com o número de identificação da espécie, permitindo a reamostragem e análise comparativa dos dados.



Mapa 1: Localização das áreas de estudo. Os quadrantes em branco representam as parcelas de 70 m x 140 m. O mapa do estado do Paraná apresenta as regiões fitogeográficas segundo delimitação da área de aplicação da Lei Federal nº 11.428/2006. Imagem satélite de 2019, fonte: Google Earth Pro. Legenda das regiões fitogeográficas: P – formação pioneira; EM – Contato Estepe/Floresta Ombrófila (FO) Mista; SM – Savana/FO Mista; E – Estepe; M – FO Mista; F – Floresta Estacional Semidecidual; D – FO Densa; Polígono em azul – massas d’água. Legenda das imagens satélite: F – floresta, C – campo.

A área amostrada consistiu em parcelas de 70 m x 140 m (9.800 m²) em cada sítio de estudo (Mapa 1). As parcelas foram dispostas, no levantamento de 2012-2013, em áreas de transição entre campo e floresta, de modo que metade da parcela (70 m x 70 m) abrangeu a floresta (daqui em diante, bloco florestal), enquanto a outra metade abrangeu o campo adjacente à floresta (daqui em diante, bloco campestre). Cada bloco foi subdividido em células de 10 m x 10 m, totalizando 49 células por bloco, sendo que destas 15 foram selecionadas para amostragem. Nas 30 células selecionadas (considerando ambos os blocos) foram alocadas subparcelas de 100 m² com levantamento e identificação de todos os indivíduos arbóreos com diâmetro a altura do peito (DAP) >5 cm. O levantamento do componente regenerante foi realizado em subparcelas concêntricas de 6,25 m² (2,5 m x 2,5 m) com levantamento e identificação de todos os indivíduos juvenis de espécies arbóreas. O critério de inclusão estabelecido para o componente regenerante foi a altura, de

30 a 130 cm. Com o objetivo de obter dados dos indivíduos juvenis que possuem DAP <5 cm e altura superior a 130 cm (que não se enquadram nos critérios de inclusão das subparcelas de 100 m² e das subparcelas concêntricas de 6,25 m²), serão alocadas subparcelas adicionais de 16 m² (4 m x 4 m) para levantamento de indivíduos superiores a 130 cm de altura e DAP < 5 cm.

As parcelas serão demarcadas novamente com vértices metálicas e os indivíduos com plaquetas metálicas de identificação. Todos os indivíduos arbóreos serão identificados até o nível de espécie, seguindo o método padrão em estudos botânicos (IBGE, 2012) e nomenclatura botânica seguirá a base de dados da Flora do Brasil (Flora do Brasil em construção, 2020).

Atributos Funcionais

Serão mensurados AF relacionados às principais dimensões de variação da morfologia e nicho ecológico das plantas. Os atributos que serão avaliados estão descritos na tabela 1.

Tabela 1: Atributos funcionais (AF) a serem avaliados nas espécies lenhosas.

Atributo Funcional	Sigla	Significância Funcional	Referência	Predição	
				Campo	Floresta
Altura máxima	Hmax	Posição da espécie no gradiente vertical de luz da vegetação, vigor competitivo, capacidade de dispersão.	1, 2, 3	Baixo	Alto
Área específica foliar	SLA	Espectro econômico foliar, <i>trade-off</i> entre o ganho de carbono vs. longevidade foliar, eficiência no uso de recursos.	1, 2, 4, 6	Baixo	Alto
Conteúdo de matéria seca foliar	LDMC	Espectro econômico foliar, resistência a danos foliares.	1, 2, 4, 6	Alto	Médio
Densidade da madeira	WD	<i>Trade-off</i> entre crescimento vs. resistência biomecânica e hidráulica, espectro econômico da madeira.	2, 7	Baixo	Alto
Massa da semente	SM	<i>Trade-off</i> entre colonização vs. sobrevivência e entre quantidade vs. tamanho do diásporo, capacidade de dispersão e colonização.	1, 2, 5	Baixo	Alto
Espessura da casca	BT	Alocação de recursos na proteção e resistência ao fogo	2	Alto	Baixo
Comprimento específico da raiz	SRL	Capacidade de forrageio, eficiência de absorção dos recursos do solo, espectro econômico da raiz.	2, 8, 9	Alto	Baixo

Referências: 1 - Westoby, 1998; 2 - Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; 3 - Moles *et al.*, 2009; 4 - Salguero-Gómez, 2017; 5 - Moles *et al.*, 2007; 6 - Reich *et al.*, 2014; 7 - Chave *et al.*, 2009; 8 - Freschet *et al.*, 2020; 9 - Cabal *et al.*, 2020.

Para avaliação dos atributos funcionais, será necessária a coleta de amostras biológicas das plantas lenhosas incluídas na amostragem, com coleta de folhas, secção do caule e estruturas reprodutivas. Será realizada a coleta de ramos foliares, sempre que possível com estruturas férteis presentes, destinado para a identificação botânica. O material coletado será encaminhado, em primeiro momento, para a triagem no Laboratório de Ecologia Funcional de Comunidades (LABEF), e posteriormente será tombado (exsicatas) no Herbário UPCB do Departamento de Botânica da UFPR. É importante salientar que não serão coletadas amostras biológicas de todos os indivíduos inseridos nas parcelas e subparcelas, somente dos indivíduos necessários para alcançar o N amostral estabelecido no protocolo global de coleta de atributos funcionais (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Todo o material coletado será devidamente processado e tombado, os dados serão apresentados no relatório anual das atividades, a ser encaminhado para o Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) e para os gestores das unidades de conservação (IAT).

Para as espécies que ocorrem tanto no bloco florestal como no bloco campestre será considerado a variabilidade intraespecífica relacionada a diferenças entre os ambientes, com análise dos AF por bloco de estudo, com N amostral de 10 indivíduos, por espécie, por bloco.

Os atributos SLA, LDMC, SM, WD, BT e SRL serão mensurados em 10 indivíduos por espécie. Na inexistência de indivíduos da espécie para completar o esforço amostral mínimo, serão amostrados indivíduos da mesma espécie que estejam próximos da área amostrada e sob a mesma condição ambiental.

A altura máxima de cada espécie será mensurada em 25 indivíduos. Para espécies que não possuem abundância para mensurar os 25 indivíduos, o N mínimo será de 10 indivíduos, seguindo o protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). Na ausência de 10 indivíduos da espécie, serão selecionados outros indivíduos no mesmo bloco de amostragem. Caso seja necessário, serão levantadas informações adicionais (literatura, especialistas) da altura máxima potencial atingida pela espécie no habitat na região. A altura máxima será calculada como o 95º percentil dos valores de altura no conjunto de indivíduos registrados de cada espécie em cada bloco (Poorter *et al.*, 2003).

Para mensurar os atributos foliares (SLA e LDMC) serão coletadas 10 folhas bem expandidas, do 3º ao 6º nó, sem evidências de patógenos e herbivoria, para cada indivíduo. SLA e LDMC serão medidos seguindo o protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). A SLA é a área unilateral de uma folha fresca (área foliar, daqui em diante AF), dividida por sua massa seca após

herborização em estufa durante o período de 72 h em temperatura de 70° C, medida em balança analítica de precisão. Para evitar a perda de água e possível encolhimento e distorção da folha, que resulta em medições não confiáveis de AF, as folhas coletadas serão embrulhadas em papel úmido, colocadas em saco plástico lacrado e armazenadas em caixa térmica para posterior processamento no laboratório (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). O LDMC é obtido a partir do valor da massa seca, dividido pela massa fresca após saturação de água e está relacionado com a densidade média (massa fresca por volume fresco) dos tecidos foliares (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

WD será medida através do método de deslocamento de água com base em uma seção de ramo com pelo menos 1 cm de diâmetro, descontando a casca (Wright *et al.*, 2019), e é obtido pelo resultado da massa seca de uma seção de caule dividido pelo volume fresco da mesma seção (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). A espessura da casca (BT) compreende a parte do caule que é externa à madeira ou xilema, medida em cm (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). BT é um importante atributo de resistência ao fogo, por isolar meristemas e partes vitais do caule de temperaturas letais associadas ao fogo, principalmente em áreas com maior influência do Cerrado, como o GUA.

A SM é a massa seca de uma semente (média) da espécie, expressa em mg. SM será medida seguindo o protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), com coleta de 10 sementes em 10 indivíduos, por espécie, por bloco de estudo. As sementes coletadas serão armazenadas em saco plástico sem umidade e com sílica-gel, para evitar o apodrecimento. Serão removidos acessórios de dispersão que pertencem ao fruto, protegendo a testa para análise estrita à semente. As sementes serão secas em estufa a 80° C por 48 horas e posteriormente pesadas em balança analítica de precisão. Para as espécies que não for possível a obtenção de dados em campo, serão levantadas informações adicionais (literatura, especialistas) da massa da semente da espécie no habitat na região.

O SRL é a razão do comprimento da raiz por unidade de massa seca investida (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Freschet *et al.*, 2020). A teoria prediz que plantas com altos valores de SRL possuem raízes com maior comprimento e menor investimento em massa, e geralmente possuem maiores taxas de absorção de nutrientes e raízes menos longevas (Freschet *et al.*, 2020). As raízes serão coletadas nos 20 cm superiores de solo, como base de comparação padrão. O material coletado será armazenado em saco plástico sem umidade e, após a coleta, será lavado em água corrente de forma a desagregar resíduos de solo que podem estar nas raízes, com armazenamento temporário em etanol 50% até análise. Para obtenção do SRL as raízes serão digitalizadas em scanner de mesa simples, e para obtenção da massa, após escaneadas as raízes

serão secas em estufa durante o período de 48 h em temperatura de 60° C, medida posteriormente em balança analítica de precisão (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Análise dos dados

Os AF são medidos em unidades e escalas diferentes, sendo necessário realizar uma padronização dos dados. Os atributos serão ponderados igualmente com emprego de uma transformação \log_{10} , que é equivalente a transformação vetorial z , em que cada valor é subtraído pela média e dividido pelo desvio-padrão, resultando em uma variável com média igual a zero e desvio-padrão igual a um, mantendo as relações de grandeza entre os atributos das espécies. Essa transformação é considerada adequada para dados com diferentes escalas de medição (Legendre & Legendre, 2012). A análise estatística seguirá a metodologia utilizada para avaliar o espectro global da forma e função das plantas (Díaz *et al.*, 2016), com ordenação dos AF em uma análise dos componentes principais (PCA).

A análise das estratégias ecológicas das plantas será realizada a partir de grupos funcionais, que são agrupamentos de espécies formados a partir dos valores dos AF exibidos pelas mesmas, de forma que as dissimilaridades extrínsecas aos grupos sejam superiores às intrínsecas, agrupando espécies funcionalmente semelhantes. Para testar a existência de agrupamentos de espécies com base nos valores dos AF será realizada uma análise hierárquica a partir da análise de agrupamentos. Para a análise será utilizada a matriz de dados composta pelas espécies e pelos valores médios dos AF por espécie padronizado. Considerando que a matriz de AF é formada somente por atributos contínuos, não serão necessárias demais transformações.

Com a matriz de AF padronizada, os valores do AF serão utilizados para gerar uma matriz de dissimilaridades funcionais entre as espécies. Será utilizada uma medida de dissimilaridade funcional com base em distâncias euclidianas. Para a análise de agrupamentos será utilizado o método hierárquico UPGMA (agrupamento pelas médias aritméticas não ponderadas). O resultado da análise de agrupamentos será visualizado em um dendrograma funcional.

O agrupamento de espécies funcionalmente semelhantes em grupos funcionais *a priori* possui considerável subjetividade, ao passo que o pesquisador deve escolher um nível de partição de grupo adequado e uma vez que a análise sempre revelará agrupamentos, mesmo que o conjunto de dados não mostre a formação estável destes (Pillar, 1999). Para avaliar se os grupos funcionais gerados são consistentes e estáveis será utilizada a análise de agrupamentos seguida da definição de grupos estáveis por técnica de aleatorização de reamostragem *bootstrap* (Efron, 1979), seguindo a

metodologia proposta por Pillar (1999). Na reamostragem os objetos (espécies) são aleatórios e diferentes da amostra original, e caso o grupo funcional formado seja estável, este reaparecerá consistentemente na amostra *bootstrap*, permitindo a comparação dos grupos funcionais da amostra original com os grupos da amostra aleatorizada.

Por fim, será avaliada a distribuição dos grupos funcionais no gradiente ambiental de transição campo-floresta e no gradiente temporal de expansão da Floresta com Araucária sobre o campo a partir da abordagem de “padrões de organização por convergência de atributos” (*trait convergence assembly patterns*; Pillar *et al.*, 2009). O método consiste no cálculo das médias ponderadas (por abundância) dos atributos dos grupos funcionais formados nas comunidades, ou seja, CWMs (*community-weighted trait means*; Lavorel *et al.*, 2008). A matriz composta pelos CWMs (matriz T em Pillar *et al.*, 2009) será submetida a uma análise de coordenadas principais (PCoA) para avaliação do padrão de distribuição dos grupos funcionais (Pillar *et al.*, 2009) em relação ao gradiente ambiental de transição campo-floresta e ao gradiente temporal de expansão florestal sobre o campo. A PCoA com os dados do gradiente temporal através de medida de trajetória permitirá a avaliação da ordem de chegada dos grupos funcionais na expansão florestal natural. A diferença de composição de espécies entre grupos funcionais será testada utilizando-se análise de variância multivariada com permutações (PERMANOVA).

Orçamento

A execução do projeto dependerá de recursos financeiros que viabilizem a aquisição de material para campo, custos de deslocamentos, alimentação e hospedagem em campo, além de material de laboratório. O projeto já conta com aporte financeiro oriundo dos recursos PROEX 2020 da UFPR, concedido aos discentes do programa de mestrado, equivalente ao valor de R\$600,00 por ano. O projeto também possui aporte financeiro de Apoio a Atividades de Pesquisa, PRPPG/UFPR, Edital nº 002/2020.

Com o objetivo de adquirir o restante do montante necessário para execução da pesquisa, o projeto pleiteará a concessão de uma bolsa junto ao Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO) e junto a Fundação Rufford Grant, instituição registrada no Reino Unido que financia projetos de conservação da biodiversidade em países em desenvolvimento.

Considerando a estimativa de idas a campo durante o período de 9 meses, é apresentado a seguir o orçamento do presente projeto de pesquisa.

Tabela 2: Orçamento proposto para execução do projeto.

Especificação	Qtdd	Valor unitário	Valor total	Fonte
Tinta spray uso geral para pintura dos vergalhões metálicos	30	R\$24,00	R\$720,00	Funbio
Binóculo de campo	1	R\$150,00	R\$150,00	Funbio
Sacos plásticos de 60 l com 100 unidades	5	R\$40,00	R\$200,00	Funbio
Sílica Gel sachê de 1 g, pacote com 500 un	2	R\$40,00	R\$80,00	Funbio
Diária de campo	70	R\$320,00	R\$22.400,00	PRPPG, PROEX e Funbio
Diária para contratação de um auxiliar de campo	70	R\$100,00	R\$7.000,00	Funbio
		Valor total:	R\$30.550,00	PRPPG, PROEX e Funbio/Rufford

Cronograma de execução das atividades

A tabela a seguir apresenta o cronograma do projeto.

Tabela 3: Cronograma proposto para execução do projeto.

Atividades a serem realizadas	Meses de execução – 1º ano (2020)											
	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
1. Ingresso no PPG Eco UFPR	-	-	-	-	-	-	-	-	X			
2. Definição do tema do projeto de pesquisa									X	X		
3. Revisão bibliográfica										X	X	X
4. Redação do projeto de pesquisa										X	X	X
5. Disciplinas optativas do mestrado									X	X	X	-
	Meses de execução – 2º ano (2021)											
1. Submissão do projeto ao Colegiado do programa		X										
2. Aprovação do projeto pelos pareceristas			X									
3. Disciplinas obrigatórias do mestrado			X	X	X	X	X					
4. Solicitação das autorizações para pesquisa – SISBIO e DIBAP							X					
5. Submissão do projeto ao Rufford e FUNBIO								X				
6. Apresentação do projeto no Simpósio PPGEco								X				
7. Planejamento das atividades de campo*								X	X			
8. Coleta de dados biológicos*									X	X	X	X
9. Análise dos AF em laboratório									X	X	X	X
	Meses de execução – 3º ano (2022)											
1. Coleta de dados biológicos*	X	X	X	X	X	X	X					
2. Análise dos AF em laboratório	X	X	X	X	X	X	X					
3. Análise estatística dos dados						X	X	X				
4. Redação							X	X	X	X	X	X
5. Disciplinas obrigatórias do mestrado			X	X	X							
6. Apresentação dos resultados preliminares no Simpósio PPGEco								X				
7. Relatório anual de atividades – SISBIO e DIBAP												X
	Meses de execução – 4º ano (2023)**											
2. Defesa da dissertação		X	**									

* Salienta-se que o presente cronograma poderá sofrer alterações em decorrência da pandemia de Covid-19.

** O prazo de 2023 considera a extensão de seis meses no período de recebimento da bolsa CAPES, conforme o estabelecido na 194ª Reunião Ordinária do Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação do Setor de Ciências Biológicas da UFPR (SEI/UFPR – 3061099) e Portaria nº 55, de 29 de abril de 2020, da CAPES, em seu artigo 4º.

Referências Bibliográficas

- ADLER, P. B., FAJARDO, A., KLEINHESSELINK, A. R., & KRAFT, N. J. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology letters*, 16(10), 1294-1306.
- ARCHER, S., SCIFRES, C., BASSHAM, C. R., & MAGGIO, R. (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological monographs*, 58(2), 111-127.
- BEHLING, H. (1997). Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, ParanáState (South Brazil). *Review of palaeobotany and palynology*, 97(1-2), 109-121.
- BEHLING, H. (2002). South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2), 19-27.
- BEHLING, H., PILLAR, V. D., ORLÓCI, L., & BAUERMANN, S. G. 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203(3-4), 277-297.
- BOWMAN, D. M., WALSH, A., & MILNE, D. J. (2001). Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 10(5), 535-548.
- BLANCO, C. C., SCHEITER, S., SOSINSKI, E., FIDELIS, A., ANAND, M., & PILLAR, V. D. (2014). Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. *Ecological modelling*, 291, 224-232.
- CABAL, C., MARTÍNEZ-GARCÍA, R., de CASTRO AGUILAR, A., VALLADARES, F., & PACALA, S. W. (2020). The exploitative segregation of plant roots. *Science*, 370(6521), 1197-1199.
- CALLAWAY, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- CARLUCCI, M., TEIXEIRA, F., BRUM, F., & DUARTE, L. 2011a. Edge expansion of Araucaria forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. *Community Ecology*, 12(2), 196-201.
- CARLUCCI, M. B., DUARTE, L. D. S., & PILLAR, V. D. 2011b. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 111-119.
- CARLUCCI, M. B., STREIT, H., DUARTE, L. D., & PILLAR, V. D. (2012). Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 176-186.

CARLUCCI, M. B., BRANCALION, P. H., RODRIGUES, R. R., LOYOLA, R., & CIANCIARUSO, M. V. 2020. Functional traits and ecosystem services in ecological restoration. *Restoration Ecology*. Journal of the Society for Ecological Restoration. SER.

CARLUCCI, M. B., MARCÍLIO-SILVA, V., TOREZAN, J. M. 2021. The Southern Atlantic Forest: Use, Degradation, and perspectives for Conservation. Springer Nature Switzerland AG. In:

CHAVE, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S. L., SWENSON, N. G., & ZANNE, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.

CORNWELL, W. K., SCHWILK, D. W., & ACKERLY, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.

DÍAZ, S., & CABIDO, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.

DÍAZ, S., KATTGE, J., CORNELISSEN, J. H., WRIGHT, I. J., LAVOREL, S., DRAY, S., & GARNIER, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529 (7585), 167-171.

DUARTE, L. D. S., MACHADO, R. E., HARTZ, S. M., & PILLAR, V. D. (2006a). What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 799-808.

DUARTE, L. D. S., DOS-SANTOS, M. M., HARTZ, S. M., & PILLAR, V. D. (2006b). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral ecology*, 31(4), 520-528.

DUARTE, L. D. S., CARLUCCI, M. B., HARTZ, S. M., & PILLAR, V. D. (2007). Plant dispersal strategies and the colonization of Araucaria forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 18(6), 847-858.

EFRON, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The Annals of Statistics* 7:1–25.

Flora do Brasil 2020 em construção. (2020). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acessado em: 20 out. 2020

FORGIARINI, C., SOUZA, A. F., LONGHI, S. J., & OLIVEIRA, J. M. (2015). In the lack of extreme pioneers: Trait relationships and ecological strategies of 66 subtropical tree species. *Journal of Plant Ecology*, 8(4), 359-367.

FRESCHET, G. T., ROUMET, C., COMAS, L. H., WEEMSTRA, M., BENGOUGH, A. G., REWALD, B., ... & LUKAC, M. (2020). Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *New Phytologist*.

GOTELLI, N. J.; GRAVE, G. R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

GRIME, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.

HANNAH, L., ROEHRDANZ, P. R., MARQUET, P. A., ENQUIST, B. J., MIDGLEY, G., FODEN, W., ... & BOYLE, B. (2020). 30% land conservation and climate action reduces tropical extinction risk by more than 50%. *Ecography*.

HONDA, E. A., & DURIGAN, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1703), 20150313.

IBGE. 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. IBGE, Rio de Janeiro, 92 p. (Série Manuais Técnicos em Geociências, n.1).

JESKE-PIERUSCHKA, V., BEHLING, H. 2012. Palaeoenvironmental history of the Sao Francisco de Paula region in southern Brazil during the late quaternary inferred from the Rincao das Cabritas core. *The Holocene*. 22(11):1251–1262

KEDDY, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.

KLEIN, R. M. (1960) O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12, 17–51.

KORNDÖRFER, C. L., DILLENBURG, L. R., & DUARTE, L. D. S. (2015). Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. *New Zealand Journal of Botany*, 53(1), 5-14.

KRAFT, N. J., ADLER, P. B., GODOY, O., JAMES, E. C., FULLER, S., & LEVINE, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599.

KULMATISKI, A., & BEARD, K. H. (2013). Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity. *Nature Climate Change*, 3(9), 833-837.

LAVOREL, S., GRIGULIS, K., MCINTYRE, S., WILLIAMS, N. S., GARDEN, D., DORROUGH, J., ... & BONIS, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters!. *Functional Ecology*, 22(1), 134-147.

LEGENDRE, P., & LEGENDRE, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.

MAACK, R. (1968) *Geografia física do Estado do Paraná*. Banco de Desenvolvimento do Paraná, Curitiba

MACATUR, R. H. & WILSON, E. D. (1967). *The theory of island*. Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N. J.

MARACAHIPES, L., CARLUCCI, M. B., LENZA, E., MARIMON, B. S., MARIMON Jr, B. H., GUIMARÃES, F. A., & CIANCIARUSO, M. V. (2018). How to live in contrasting habitats?

Acquisitive and conservative strategies emerge at inter-and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 17-25.

MARCILIO-SILVA, V., CAVALIN, P. O., VARASSIN, I. G., OLIVEIRA, R. A., de SOUZA, J. M., MUSCHNER, V. C., & MARQUES, M. C. (2015). Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest–grassland ecotone. *Austral Ecology*, 40(8), 898-908.

MCGILL, B. J., ENQUIST, B. J., WEIHER, E., & WESTOBY, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185.

MEWS, H. A., MARIMON, B. S., MARACAHIPES, L., FRAN CZAK, D. D., & MARIMON-JUNIOR, B. H. (2011). Dinâmica da comunidade lenhosa de um Cerrado Típico na região Nordeste do Estado de Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(1), 1-10.

MITCHARD, E. T., & FLINTROP, C. M. (2013). Woody encroachment and forest degradation in sub-Saharan Africa's woodlands and savannas 1982–2006. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625), 20120406.

MITTERMEIER, R. A. *et al.* Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions (Conservation International, 2004).

MOLES, A. T., ACKERLY, D. D., TWEDDLE, J. C., DICKIE, J. B., SMITH, R., LEISHMAN, M. R., ... & WESTOBY, M. (2007). Global patterns in seed size. *Global ecology and biogeography*, 16(1), 109-116.

MOLES, A. T., WARTON, D. I., WARMAN, L., SWENSON, N. G., LAFFAN, S. W., ZANNE, A. E., ... & LEISHMAN, M. R. (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97(5), 923-932.

MORO, R. S., & CARMO, M. R. B. D. (2007). A vegetação campestre nos Campos Gerais. Editora UEPG.

MÜLLER, S. C.; OVERBECK, G. E.; BLANCO, C.; OLIVEIRA, J. M.; PILLAR, V. (2012). South Brazilian forest-grassland ecotones: dynamics affected by climate, disturbance, and woody species traits. In: *Ecotones between forest and grassland*. Springer, New York, NY, p. 167-187

OLIVEIRA, J. M., & PILLAR, V. D. (2004). Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community ecology*, 5(2), 197-202.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DIAZ, S., GAMIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., ... & URCELAY, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.

PETISCO-SOUZA, A. C., BRUM, F. T., MARCILIO-SILVA, V., ZWIENER, V. P., ZANELLA, A., DIAS, A. S., CARLUCCI, M. B. & PILLAR, V. D. (2020). Minding The Gap: Range Size And Economic Use Drive Functional Trait Data Shortfall In The Atlantic Forest. *bioRxiv*.

PILLAR, V. D. (1999). How sharp are classifications?. *Ecology*, 80(8), 2508-2516.

PILLAR, V. D. (2003). Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. *Ecosistemas brasileiros: manejo e conservação*, 209-216.

PILLAR, V. D., DUARTE, L. D. S., SOSINSKI, E. E., & JONER, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), 334-348.

REICH, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J., & HIROTA, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1141-1153.

RODRIGUES, R. R.; BRANCALION, P.; & ISERNHAGEN, I. (2009). Pacto pela restauração da Mata Atlântica. São Paulo: LERF/ESALQ: Instituto Bio Atlântica.

ROQUES, K. G., O'CONNOR, T. G., & WATKINSON, A. R. (2001). Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 268-280.

SALGUERO-GÓMEZ, R. (2017). Applications of the fast–slow continuum and reproductive strategy framework of plant life histories. *New Phytologist*, 213(4), 1618-1624.

SANTOS, M. M. G. D., OLIVEIRA, J. M., MÜLLER, S. C., & PILLAR, V. D. (2011). Chuva de sementes de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com Araucária e campos no Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 25(1), 160-167.

SOUZA, A. F., FORGIARINI, C., LONGHI, S. J., & OLIVEIRA, J. M. (2014). Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. *Brazilian Journal of Botany*, 37(4), 441-452.

SOUZA, A. F. (2020). A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina. *New Zealand Journal of Botany*, 1-53.

STEVENS, N., LEHMANN, C. E., MURPHY, B. P., & DURIGAN, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global change biology*, 23(1), 235-244.

SÜHS, R.B., GIEHL, E. L. H., & PERONI, N. (2018). Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. *PloS one*, 13(11), e0206805.

SÜHS, R. B., GIEHL, E. L. H., & PERONI, N. (2020). Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. *Scientific reports*, 10(1), 1-9.

VICENTE-SILVA, J., BERGAMIN, R. S., ZANINI, K. J., PILLAR, V. D., & MÜLLER, S. C. (2016). Assembly patterns and functional diversity of treespecies in a successional gradient of Araucariaforest in Southern Brazil. *Natureza & Conservação*.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.

WESTOBY, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199(2), 213-227.

ZOREK, B. E., BISWAS, S., BRUM, F. T., LEIMGRUBER, P., CARLUCCI, M. B. In prep. Araucaria mixed forest is more critically endangered than previously reported.