

Estratégias ecológicas CSR de dez espécies lenhosas de floresta ombrófila densa

CRS ecological strategies of ten atlantic forest timber species

João Carlos Ferreira de **MELO JÚNIOR**^{1,3}; Heloísa Fagundes **SALVADOR**²; Gustavo Borba de **OLIVEIRA**¹; Juliano Ferreira de **MORAES**¹; Bruna **BRODBECK**² & Kayky Leonardo Bauer de **BRITTO**²

RESUMO

Este estudo identificou as estratégias ecológicas de dez espécies lenhosas de mata atlântica, por meio do método CSR. A área de estudo compreende um remanescente de floresta ombrófila densa, pertencente ao Jardim Botânico da Univille, localizado no município de Joinville, Santa Catarina. As espécies avaliadas foram: *Inga edulis* (Fabaceae), *Guapira opposita* (Nyctaginaceae), *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae), *Leandra carassana* (Melastomataceae), *Piper aduncum* (Piperaceae), *Piper cernuum* (Piperaceae), *Piper officinalis* (Piperaceae), *Psychotria carthaginensis* (Rubiaceae), *Psychotria nuda* (Rubiaceae) e *Pleroma clavatum* (Melastomataceae). 80% das espécies exibiram estratégia ruderal tolerante ao estresse (S/SR), com elevada representatividade da estratégia tolerante ao estresse (S, 65 a 76%) e baixa de ruderalismo (R, 23 a 33%). Apenas duas espécies mostraram-se ruderalistas, com elevado R ($\geq 91\%$). Todas as espécies apresentaram baixa estratégia como competidoras, com C sem expressividade (0 a 9%). Das espécies estudadas, as de hábito arbustivo corroboraram a estratégia esperada de tolerância ao estresse, enquanto as espécies arbóreas não corresponderam ao esperado, evidenciando tendência ao ruderalismo (*H. alchorneoides*) e tolerância ao estresse (*I. edulis*). Os dados obtidos ajudam na compreensão da montagem e do funcionamento das comunidades biológicas da mata atlântica, podendo ser utilizados em ações de conservação da biodiversidade.

Palavras-chave: atributos funcionais foliares; diversidade funcional; floresta atlântica.

ABSTRACT

This study aimed to identify the ecological strategies of ten woody species in a dense ombrophylous forest remnant, through the global method of calculating ecological strategies of plants in light of the CSR concept. The study area comprises a remnant of dense ombrophilous forest (FOD), belonging to the Botanical Garden of the University of the Region of Joinville, located in the municipality of Joinville, Santa Catarina, Brazil. The species evaluated in this study were: *Inga edulis* (Fabaceae), *Guapira opposita* (Nyctaginaceae), *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae), *Leandra carassana* (Melastomataceae), *Piper aduncum* (Piperaceae), *Piper cernuum* (Piperaceae), *Piper officinalis* (Piperaceae), *Psychotria carthaginensis* (Rubiaceae), *Psychotria nuda* (Rubiaceae) and *Pleroma clavatum* (Melastomataceae). Eighty percent of the species exhibited a stress-tolerant ruderal strategy (S/SR), with high representation of the stress-tolerant strategy (S, 65 to 76%) and low ruderalism (R, 23 to 33%). Only two species showed ruderalism, with high R ($\geq 91\%$). All species showed low strategy as competitors, with C without expressiveness (0 to 9%). Among the species studied, those of shrubby habit corroborated the expected strategy of stress tolerance, while the arboreal species did not correspond to the expected, showing strong tendency to ruderalism (*H. alchorneoides*) and stress tolerance (*I. edulis*). The data obtained help in understanding the assembly and functioning of biological communities in the Atlantic Forest, and can be used in biodiversity conservation actions.

Keywords: functional diversity; functional foliar traits; rain forest.

Recebido em: 24 ago. 2022

Aceito em: 11 out. 2022

¹ Universidade da Região de Joinville (Univille), Laboratório de Morfologia e Ecologia Vegetal, Laboratório de Anatomia da Madeira, departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Saúde e Meio Ambiente (PPGSMA), Programa de Pós-graduação em Patrimônio Cultural e Sociedade (PPGPCS), Rua Paulo Malschitzki, n. 10, Zona Industrial Norte – CEP 89219-710, Joinville, SC, Brasil.

² Univille, curso de Ciências Biológicas, Joinville, SC, Brasil.

³ Autor para correspondência: joao.melo@univille.br.

INTRODUÇÃO

Uma quantidade considerável de gêneros ricos em espécies contribui para a diversidade de plantas lenhosas em florestas tropicais (SEDIO *et al.*, 2012), tal qual observado na mata atlântica, considerada uma das mais diversas florestas tropicais do mundo (FRANKE *et al.*, 2005). Entretanto o quão grande o número de espécies vegetais concorrentes consegue coexistir é uma questão não resolvida na ecologia de comunidades (SILVERTOWN, 2004). É inicialmente improvável a explicação clássica de que cada espécie ocupa seu próprio nicho, pois a maioria das plantas exige o mesmo conjunto de recursos essenciais ao seu desenvolvimento e sobrevivência (SILVERTOWN, 2004). Porém as plantas se segregam ao longo de vários eixos de nichos ambientais, incluindo gradientes de quantidade e qualidade de luz, umidade e nutrição do solo e disponibilidade de água (SILVERTOWN, 2004; VALLADARES *et al.*, 2011).

A adaptação das espécies às variações ambientais é regada pelo potencial plástico que exibem em seus atributos funcionais (BRADSHAW, 2006) e, por meio dessa capacidade, a ecologia tem tentado compreender melhor como se dá o processo de montagem das comunidades, o padrão de dominância de certas espécies (ROSADO & DE MATTOS, 2017) e também como as espécies funcionam dentro dos ecossistemas (PIERCE *et al.*, 2017). Assim, são considerados atributos funcionais das plantas os caracteres morfológicos, fisiológicos e fenológicos que representam as estratégias ecológicas e que determinam como as plantas respondem aos fatores ambientais e influenciam outros níveis tróficos, assim como as propriedades do ecossistema (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

A compreensão sobre os atributos funcionais direciona o entendimento sobre a diversidade funcional. Embora a ideia de diversidade funcional soe ecologicamente como um conceito mais intuitivo, inexistente no campo científico um consenso a respeito desse tema (CIANCIARUSO *et al.*, 2009), sendo o mais aceito aquele proposto por Tilman (2001), em que “o valor e a variação das espécies e de suas características influenciam o funcionamento das comunidades”. Nesse contexto, a diversidade funcional, ou o valor e o alcance das características das espécies, vai determinar o funcionamento do ecossistema em vez da riqueza de espécies em si (DÍAZ & CABIDO, 2001).

Em resposta a como avaliar tais atributos e seu papel ecossistêmico dentro de um bioma exercido por uma população vegetal, a teoria CSR proposta por Grime, em 1974, expressa três principais estratégias que as plantas possuem para ocupar diferentes ambientes lidando com os recursos neles disponíveis: competição (C), tolerância ao estresse (S) ou ruderal (R) (GRIME & PIERCE, 2012), por meio da combinação de atributos funcionais morfológicos que representam o espectro de economia foliar e de tamanho (AEF – área específica foliar, MSF – massa seca foliar e AF – área foliar). Assim, as espécies competidoras (C) sobrevivem em habitats relativamente estáveis e produtivos por intermédio do investimento de recursos em crescimento vegetativo contínuo e rápida obtenção de grande tamanho individual; as espécies estresse tolerantes (S) apresentam desempenho metabólico em ambientes variáveis e com poucos recursos por investir principalmente na capacidade de reter recursos e reparar componentes celulares em tecidos densos e persistentes; as espécies ruderais (R) investem grande proporção de recursos não no indivíduo, mas em propágulos a partir dos quais a população pode se regenerar ante distúrbios (PIERCE *et al.*, 2017). Em adição, nessa teoria, são apresentadas quatro estratégias secundárias: i) ruderal-competidora (C-R), frequente nos ambientes de estresse e competição considerados baixos, mas com sujeição para distúrbios de nível intermediário; ii) competidora-tolerante ao estresse (C-S), com ocorrência em condições não perturbadas, mas pode ocorrer estresse de nível intermediário; iii) ruderais-tolerantes ao estresse (S-R), ocorrendo em ambientes com estresse de nível moderado com distúrbios menores; iv) plantas C-S-R expostas em ambientes de perturbação, estresse e competição de nível moderado (GRIME & PIERCE, 2012).

Os estudos voltados a CSR vêm demonstrando eficácia à medida que seus dados podem ser calibrados de forma a melhor compreender as particularidades de diferentes biomas e propor um sistema global de ecologia vegetal comparativa (PIERCE *et al.*, 2017). Tal potencialidade reside no fato de que a variação na economia da folha e em seu tamanho é um fenômeno onipresente, evidente não apenas para ervas, como também para árvores, lianas e em ervas do sub-bosque de florestas tropicais (SANTIAGO & WRIGHT, 2007).

O presente estudo objetivou identificar as estratégias funcionais de dez espécies lenhosas abundantes num remanescente de floresta ombrófila densa, por meio do método global de cálculo de estratégias ecológicas de plantas, à luz do conceito CSR.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo compreende um remanescente de floresta ombrófila densa (FOD), pertencente ao Jardim Botânico da Universidade da Região de Joinville (Univille), localizado no município de Joinville, Santa Catarina, Brasil (26°18'16''S e 48°50'44''W) (figura 1). A região apresenta clima tropical úmido, classificado como Cfa segundo Köppen. O solo predominante é do tipo QHa, sendo caracterizado como um depósito aluvial holocênico do sistema deposicional costeiro (SIMGeo, 2022). A temperatura média anual é de 21,1°C, sendo fevereiro o mês com as temperaturas mais altas do ano, atingindo cerca de 29,4°C, e julho o mês com a menor temperatura, por volta de 17,1°C (CLIMATE-DATA, 2022). A pluviosidade média anual é de 1.706 mm, com a menor pluviosidade em julho (77 mm) e a maior em fevereiro (246 mm) (CLIMATE-DATA, 2022).

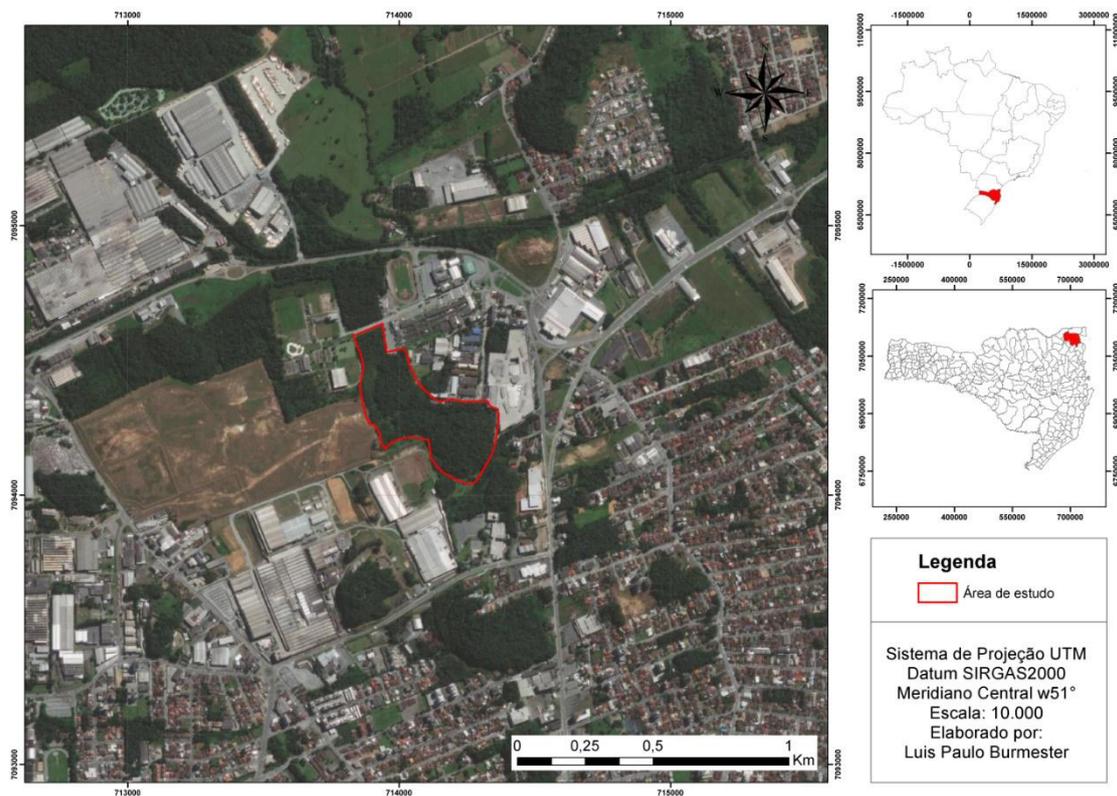


Figura 1 – Localização geográfica da área de estudo no município de Joinville (SC).

A seleção de espécies para a caracterização de atributos funcionais considerou os dados de estrutura comunitária da flora lenhosa publicados por Arriola & Melo Jr. (2017) e a existência de um mínimo amostral de cinco indivíduos por espécie, em fase adulta de desenvolvimento. Ramos férteis herborizados, conforme o método convencional em estudos botânicos (IBGE, 2012), foram usados para a confirmação dos táxons, cujos nomes foram certificados na lista de plantas da flora do Brasil (REFLORA, 2020). Sendo assim, dez espécies foram selecionadas: *Inga edulis* Mart. (Fabaceae), *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae), *Hyeronima alchorneoides* Allemão (Euphorbiaceae), *Leandra carassana* (DC.) Cogn. (Melastomataceae), *Piper aduncum* L. (Piperaceae), *Piper cernuum* Vell. (Piperaceae), *Piper officinalis* (Piperaceae), *Psychotria carthaginensis* Jacq. (Rubiaceae), *Psychotria*

nuda (Cham. & Schlecht.) Wawra (Rubiaceae) e *Pleroma clavatum* (Pers.) P.J.F.Guim. & Michelang (Melastomataceae).

De cada espécime, foram coletadas cinco folhas completamente desenvolvidas, as quais foram fixadas entre o 3.º e o 6.º nós, no sentido ápice-base, totalizando 25 folhas por espécime. Folhas com danos provocados por herbívoros ou com evidências de fitopatologias foram desconsideradas. Definiram-se, como atributos funcionais, características foliares relacionadas ao uso aquisitivo de recursos: a) massa seca foliar (MSF, g), obtida em balança analítica de precisão a partir do peso seco constante de folhas secas em estufa de circulação forçada de ar a 70°C por 72 horas; b) área foliar (AF, cm²), obtida por imagem digitalizada em escâner de mesa acoplado ao software Sigma Scan pro (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); e c) área específica foliar (AEF, cm².g⁻¹), calculada pela razão entre área foliar e massa seca.

O conjunto de dados foi analisado pelo protocolo StrateFy para calcular as proporções relativas das estratégias CSR para cada espécie, com base nos valores de AF, MSF e AEF (PIERCE *et al.*, 2017). A cor de cada espécie, representada por círculos vermelhos, verdes e azuis, deriva da conversão da razão C, S e R das classes de estratégias funcionais de CSR primárias e secundárias, sugeridas por Grime (2001).

RESULTADOS

Oitenta por cento das espécies exibiram estratégia ruderal tolerante ao estresse (S/SR), com elevada representatividade da estratégia tolerante ao estresse (S, 65 a 76%) e baixa representatividade de ruderalismo (R, 23 a 33%). Apenas duas espécies mostraram condição de ruderalismo, com elevado R ($\geq 91\%$). Todas as espécies apresentaram baixa estratégia como competidoras, com C sem expressividade (0 a 9%) (tabela 1). A relação proporcional de cada estratégia e a classificação atribuída a cada espécie estudada constam da tabela 1.

Tabela 1 – Estratégias ecológicas CSR de espécies lenhosas em remanescente de floresta ombrófila densa localizado no Jardim Botânico da Univille, município de Joinville, Santa Catarina.

Espécie	Família	AF (mm ²)	MSF (g)	AEF (mm ² .g ⁻¹)	CSR Análise				
					C (%)	S (%)	R (%)	Proporção	Estratégia
<i>Inga edulis</i>	Fabaceae	64.26	0.53	127.80	0.79	70.15	29.06	1 : 70 : 29 %	S/SR
<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	25.49	0.16	171.19	0.02	69.83	30.16	0 : 70 : 30 %	S/SR
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	Euphorbiaceae	258.41	1.67	163.77	8.38	0.00	91.62	8 : 0 : 92 %	R
<i>Leandra carassana</i>	Melastomataceae	101.66	0.44	235.17	1.24	65.75	33.01	1 : 66 : 33 %	S/SR
<i>Piper aduncum</i>	Piperaceae	41.98	0.22	191.93	0.37	68.45	31.19	0 : 68 : 31 %	S/SR
<i>Piper cernuum</i>	Piperaceae	301.66	1.44	215.48	8.55	0.00	91.45	9 : 0 : 91 %	R
<i>Piper officinalis</i>	Piperaceae	112.18	0.65	173.47	1.42	67.18	31.40	1 : 67 : 31 %	S/SR
<i>Psychotria carthaginensis</i>	Rubiaceae	50.01	0.22	238.87	0.50	66.92	32.58	0 : 67 : 33 %	S/SR
<i>Psychotria nuda</i>	Rubiaceae	39.70	0.21	194.37	0.32	68.46	31.22	0 : 68 : 31 %	S/SR
<i>Pleroma clavatum</i>	Melastomataceae	23.21	0.33	71.86	0.00	76.01	23.99	0 : 76 : 24 %	S/SR

DISCUSSÃO

Padrões de respostas das plantas à disponibilidade de recursos e às condições ambientais são geralmente modulados por características funcionais (DE MATTOS *et al.*, 2004). Esses atributos estão ligados diretamente ao sucesso de crescimento, à sobrevivência e à reprodução das plantas (TILMAN, 1996), e sua variação pode ser indicativa da existência de forças seletivas contrastantes, precursoras de ajustes a diferentes condições ambientais (REICH *et al.*, 2003) que mobilizam variações nos atributos funcionais. Dessa forma, considera-se a AEF um indicador de estratégias ecológicas relacionadas à produtividade em ambientes sob estresse (NIKLAS & CHRISTIANSON, 2011) e da fertilidade do solo (HODGSON *et al.*, 2011), que, por sua vez, é interpretada como importante *driver* ambiental que controla as funções dos ecossistemas terrestres (SHIPLEY *et al.*, 2006). O espectro de tamanho foliar em espécies coexistentes num mesmo hábitat tem sido um atributo funcional bem documentado, que evidencia a produção de folhas menores em locais mais secos e mais pobres em nutrientes (PICKUP *et al.*, 2005). Já a massa seca foliar representa a contribuição líquida da parte aérea de uma planta na alocação de recursos e, conseqüentemente, no ganho de biomassa (PICKUP *et al.*, 2005).

A combinação desses três atributos foliares revelou, neste estudo, que as espécies possuem, em maioria, a estratégia "estresse tolerante/ruderal tolerante ao estresse" (S/SR), podendo ocorrer em ambientes com estresse de nível moderado e distúrbios menores. O estresse consiste em condições que restringem o crescimento da planta, podendo ser exercido por fatores lumínicos, nutricionais e de temperatura (PIERCE *et al.*, 2017). No remanescente florestal onde as espécies estudadas coexistem, a estratificação vertical da floresta, que restringe a quantidade de luz que alcança o sub-bosque, pode ser considerada um fator que contribui com a estratégia ecológica encontrada, já que as espécies são majoritariamente ciófitas ou heliófitas facultativas.

Na estratégia S/SR, há um grupo formado por oito espécies: *Inga edulis*, *Guapira opposita*, *Leandra carassana*, *Piper aduncum*, *Piper officinalis*, *Psychotria carthagenensis*, *Psychotria nuda* e *Pleroma clavatum*. A espécie *I. edulis* possui ampla distribuição geográfica, sendo de comum ocorrência em vegetação secundária, onde ocorre como planta heliófita ou esciófita e tolerante a distúrbios tais como baixas temperaturas provocadas por geadas (CARVALHO, 2014). *G. opposita* é uma espécie arbustiva ou arbórea perenifólia, encontrada em ambiente sombreado e úmido da floresta ombrófila densa, onde exibe uma copa aberta, composta por uma única camada de folhas coletoras de luz, mas também pode ocorrer em áreas abertas ensolaradas e com baixa disponibilidade hídrica (SANTOS *et al.*, 2010). *L. carassana* é uma espécie arbustiva, com predominância fitogeográfica no cerrado e mata atlântica, onde se desenvolve em diferentes gradientes lumínicos (REFLORA, 2020). *P. aduncum* possui hábito arbustivo predominante, ocorrendo em formações secundárias em regeneração natural, de distintos domínios fitogeográficos (IFFSC, 2013), sendo pioneira registrada desde bordas de matas, locais perturbados e úmidos (POTZERNHEIM *et al.*, 2012) até em condições de déficit hídrico (SOUZA, 2016). A espécie *P. carthagenensis* apresenta forma arbustiva ou arbórea e possui ampla distribuição geográfica (REFLORA, 2020), apresentando elevada taxa de predação quando comparada a outras espécies do gênero (MATSUURA, 2016). *P. nuda* é um arbusto esciófita, higrófito, situado nos estratos inferiores de florestas primárias bem desenvolvidas, sendo planta classificada como uma espécie secundária tardia e/ou clímax. Sua estratégia de ocupação do sub-bosque com alto número de plantas é uma característica que representa sucesso na exploração de recursos do hábitat, mantendo um grande banco de plântulas. *P. clavatum* apresenta porte arbustivo, é heliófita facultativa a esciófita, com grande adaptabilidade em ambientes que passaram por distúrbios antrópicos, tais como áreas de mineração (SATO, 2007).

O grupo de espécies que apresentam estratégia ruderal (R) foi composto por apenas *Hyeronima alchorneoides* e *Piper cernuum*. A espécie *H. alchorneoides* está presente no território catarinense, sendo uma árvore abundante nas formações costeiras da floresta atlântica, e é tida como dominante no estágio de sucessão inicial e no clímax de florestas secundárias (EMBRAPA, 2003), o que mostra a sua versatilidade em relação ao requerimento lumínico e ao potencial colonizador de áreas degradadas. *P. cernuum* apresenta forma de vida arbustiva ou arvoreta, com destaque no ambiente sombreado do sub-bosque de florestas primárias e secundárias da mata atlântica (MARIOT *et al.*,

2003), mas depende da formação de clareiras para a sua manutenção na paisagem, com melhor desenvolvimento sob condições de alta luminosidade (MARIOT *et al.*, 2003).

Pierce *et al.* (2017) apontaram certa correlação entre a estratégia CSR e as categorias de hábitos de crescimento adotados pelas plantas, em que diferentes hábitos de crescimento exibem variação nas estratégias gerais e medianas de CSR. Para alguns hábitos avaliados, evidenciou-se que as árvores se agruparam em torno de uma estratégia competidora tolerante ao estresse (CS) e sem fatores de ruderalismo; os arbustos centralizaram-se em torno de uma estratégia tolerante ao estresse e foram competidores em ambientes sujeitos a estresse e distúrbios (S/CSR); as lianas agruparam-se em competidoras tolerantes ao estresse em ambientes sujeitos a estresse e distúrbios (CS/CSR). No presente estudo, as espécies possuem preponderantemente hábito arbustivo, uma vez que ocupam o sub-bosque florestal, exceto *I. edulis* e *H. alchoneiodes*, que exibem hábito arbóreo e ocupam o estrato superior da floresta. Nesse contexto, as espécies arbustivas corroboram a estratégia esperada de tolerância ao estresse, enquanto as espécies arbóreas não correspondem ao esperado, mostrando forte tendência ao ruderalismo (*H. alchoneiodes*) e à tolerância ao estresse (*I. edulis*).

Ainda que muito se tenha avançado na compreensão do papel da diversidade na estrutura das comunidades biológicas e no funcionamento dos ecossistemas (TILMAN *et al.*, 1997; FARGIONE *et al.*, 2003), os resultados dos estudos acerca do CSR têm sido ainda muito debatidos (HUSTON, 1997; LOREAU *et al.*, 2001; HOOPER *et al.*, 2005; KREFT & JETZ, 2007), especialmente na compreensão de grupos que têm a capacidade de fertilização do solo e fixação de nitrogênio (TILMAN *et al.*, 1997), e, de forma mais geral, do funcionamento dos ecossistemas (SRIVASTAVA *et al.*, 2012).

Por outro lado, a mensuração de atributos funcionais pelo método CSR tem sido aplicada em uma ampla gama de situações ecológicas, servindo para entender processos no nível de comunidade e de ecossistemas, como a sucessão ecológica em ambientes que sofreram algum distúrbio (PINHO, 2014). Em perspectiva mais ampliada, tais estudos são capazes de sinalizar importantes características sobre a estrutura e a dinâmica das comunidades vegetais e suas interações com os fatores abióticos, contribuindo para embasar iniciativas de conservação da biodiversidade e uso manejado dos remanescentes florestais da mata atlântica (VIBRANS *et al.*, 2012).

REFERÊNCIAS

- Almeda, F., Goldenberg, R., Michelangeli, F. A., Cifuentes, H. M., Renner, S. S., Stone, D., Ulloa, C. U. & Triebel, D. [Acesso em: 12 out. 2015]. Disponível em: www.melastomataceae.net.
- Amorim, M. W. & Melo Júnior, J. C. F. de. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. *Rodriguésia*. 2017; 68(2): 545-555.
- Ângelo, J. G. M., Lena, J. C., Dias, L. E. & Santos, J. B. Diversidade vegetal em áreas em reabilitação de mineração de ferro, na mina de Alegria, em Mariana, MG. *Revista Árvore*. 2002; 26(2): 183-192.
- Anne, C.E S. M. Análise florística e fitossociológica de um remanescente de mata atlântica localizado no Instituto Federal de Sergipe, Campus São Cristóvão. Relatório final. São Cristóvão; 2017. [Acesso em: 23 ago. 2022]. Disponível em: <https://ri.ufs.br/bitstream/riufs/7953/2/An%C3%A1liseFlor%C3%ADsticaFitossociol%C3%B3gica.pdf>.
- Arriola, I. A. & Melo Jr., J. C. F. de. A diversidade de galhas pode prever o estado de conservação de remanescentes florestais da mata atlântica? Patrimônio natural, cultural e biodiversidade da restinga do Parque Estadual Acaraí. In: Melo Jr., J. C. F. de & Oliveira, T. M. N. (org.). *Ciências ambientais: ensaios e perspectivas*. Joinville: Editora Univille; 2017. 478 p.
- Baumgratz, J. F. A. *Leandra*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Acesso em: 23 ago. 2022]. Disponível em: <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB9515>.

- BGF – Brazilian Flora Group. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*. 2015; 66: 1085-1113.
- Bradshaw, A. D. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist*. 2006; 170: 644-648. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x
- Candido, J. F. & Griffith, J. J. Recomendações para recuperação de superfícies mineradas de bauxita. Viçosa: Escola Superior de Florestas; 1978. 170 p.
- Carvalho, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; 2014. v. 5, 634 p.
- Carvalho-Sobrinho, J. G. de & Queiroz, L. P. de. Composição florística de um fragmento de mata atlântica na Serra da Jiboia, Santa Terezinha, Bahia, Brasil. *SITIENTIBUS série Ciências Biológicas*. 2005; 5(1): 20-27.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A. & Batalha, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*. 2009; 9(3): 93-103. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n3/pt/abstract?article+bn01309032009>.
- Climate-Data. Dados climáticos para cidades mundiais. 2022. [Acesso em: 18 ago. 2022]. Disponível: <https://pt.climate-data.org/>.
- De Mattos, E. A., Braz, M. I. G., Cavalin, P. O., Rosado, B. H. P., Gomes, J. M., Martins, L. S. T. & Arruda, R. C. O. Variação espacial e temporal em parâmetros fisioccológicos de plantas. In: Rocha, C. F. D., Esteves, F. R. & Scarano, F. R. (ed.). *Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação*. São Carlos: RiMa; 2004. p. 99-116.
- Díaz, S. & Cabido, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001; 16(11): 646-655. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Duarte, V. P. Modificações anatômicas e ecofisiológicas de *Piper aduncum* (L.) em diferentes pontos de uma voçoroca [Dissertação de Mestrado]. Alfenas: Universidade Federal de Alfenas; 2015
- Eltink, M., Torres, R. B. & Ramos, E. *Piper cernuum* Vell. Guia de árvores da mata atlântica. 11 jul. 2008. [Acesso em: 21 ago. 2022]. Disponível em: <http://www.bdc.unicamp.com.br/gama/visualizarMaterial.php?idMaterial=688>.
- Embrapa – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília; 2003. 1044 p.
- Fargione, J., Brown, C. S. & Tilman, D. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Science*. 2003; 100: 8916-8920.
- Fazolin, M., Estrela, J. L. V., Catani, V. & da Costa, C. R. Potencialidades da pimenta-de-macaco (*Piper aduncum* L.): características gerais e resultados de pesquisa. Rio Branco: Embrapa; 2006. 56 p.
- Ferreira, B. G. A. Estaquia de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltld.) Wawra: influência do ambiente de coleta, fenofases, nutrição mineral e fator genético [Tese de Doutorado]. Curitiba: Universidade Federal do Paraná; 2013. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/bitstream/handle/1884/30028/R%20-%20T%20-%20BARBARA%20GUERREIRA%20ALPANDE%20FERREIRA.pdf?sequence=1>.
- Flores, E. M. *Hyeronima alchorneoides* Allemão. San José: Academia Nacional de Ciências da Costa Rica; 1993. p. 514-517.
- Franco, M. & Silvertown, J. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*. 2004; 85(2): 531-538.
- Franke, C. R., Rocha, P. L. B. D., Klein, W. & Gomes, S. L. Mata atlântica e biodiversidade. Salvador: Editora da UFBA; 2005. 461 p.
- Garcia, F. C. P. & Bonadeu, F. *Inga*. In: *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Acesso em: 21 ago. 2022]. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB23000>.

- Gartner, B. L. Breakage and regrowth of *Piper* species in rain forest undestory. *Biotropica*. 1989; 21(4): 303-307.
- Goldenberg, R. O gênero *Miconia* (Melastomataceae) no estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 2004; 18: 927-947.
- Gorenstein, M. R. Estrutura populacional de *Psychotria nuda* (Cham & Schlecht.) Wawra, *Hyeronima alchorneoides* Allemão e *Marlierea obscura* Berg. em floresta ombrófila densa submontana na Ilha do Cardoso, litoral sul de São Paulo. *Ecologia da mata atlântica*. 2007. [Acesso em: 10 ago. 2022]. Disponível em: http://web01.ib.usp.br/curso/2007/pdf/individuais/i_mauricio_romero.pdf.
- Greig, N. Regeneration mode in neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology*. 1993; 74(7): 2125-2135.
- Grime, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 1977; 111(982): 1169-1194.
- Grime, J. P. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. 2. ed. Chichester: John Wiley & Sons; 2001. 466 p.
- Grime, J. P. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester: John Wiley & Sons; 2006. 464 p.
- Grime, J. P. The ecology of species, families and communities of the contemporary British flora. *New Phytologist*. 1984; 98: 15-33.
- Grime, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. 1974; 250: 26-31.
- Grime, J. P., Hodson, J. G. & Hunt, R. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman; 1988. 742 p.
- Grime, J. P. & Pierce, S. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Chichester, UK: John Wiley & Sons; 2012. 264 p.
- Guimarães, E. F. & Giordano, L. C. S. Piperaceae do nordeste brasileiro. I: Estado do Ceará. *Rodriguésia*. 2004; 55: 21-46.
- Guimarães, E. F., Medeiros, E. V. S. S. & Queiroz, G. A. *Piper*. In: *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Acesso em: 19 ago. 2022]. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB12738>.
- Guimarães, E. F. & Valente, M. C. Piperaceae – *Piper*. In: Reitz, R. (ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues; 2001. 104 p.
- Guimarães, P. J. F. & Martins, A. B. *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae) no estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*. 1997; 20: 11-33.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Carlos, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Banda, S. R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M. C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres, L. E. & Royo Pla, F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*. 2011; 108: 1337-1345.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, R., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 2005; 75: 3-35.
- Huston, M. A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997; 110: 449-460.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Biomás*. [Acesso em: 23 ago. 2022]. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/geociencias/cartas-e-mapas/informacoes-ambientais/15842-biomas.html?edicao=16060&t=downloads>.

- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Manuais técnicos de Geociências, n. 1: manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro; 2012. 91 p.
- IFFSC – Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina / Vibrans, A. C., Sevegnani, L., Gasper, A. L., Lingner, D. V. Floresta ombrófila densa. v. IV. Blumenau: Edifurb; 2013. 293 p.
- Koch, A. K., Silva, P. C. & Silva, C. A. Biologia reprodutiva de *Psychotria carthagenensis* (Rubiaceae), espécie distílica de fragmento florestal de mata ciliar, Centro-Oeste do Brasil. *Rodriguésia*. 2010; 61(3): 551-558.
- Kreft, H. & Jetz, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007; 104(14): 5925-5930.
- Lombardi, J. A. & Gonçalves, M. Composição florística de dois remanescentes de mata atlântica do sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 2000; 23: 255-282.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. Ecology – biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*; 2001; 294(5543): 804-808.
- Mariot, A., Di Stasi, L. C. & dos Reis, M. S. Genetic diversity in natural populations of *Piper cernuum*. *Journal of Heredity*. 2002; 93(5): 365-369.
- Mariot, A., Mantovani, A. & Reis, M. S. Uso e conservação de *Piper cernuum* Vell. (Piperaceae) na mata atlântica: I. Fenologia reprodutiva e dispersão de sementes. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*. 2003; 1-10.
- Mariot, A., Odorizzi, J. V., Nascimento, J. & Reis, M. S. Uso e conservação de *Piper cernuum* Vell. (Piperaceae) na mata atlântica: II. Estrutura demográfica e potencial de manejo em floresta primária e secundária. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*. 2007; 9(1): 13-20.
- Matsuura, H. N. Ciclotídeos e alcalóides de *Psychotria* spp. do Sul do Brasil: características e possíveis funções [Tese de Doutorado em Botânica]. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul; 2016. Disponível em: <https://www.lume.ufrgs.br/bitstream/handle/10183/210076/000990605.pdf?sequence=1&isAllowed=y>.
- Moreno, M. R., Nascimento, M. T. & Kurtz, B. C. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na mata atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. *Acta Botanica Brasilica*. 2003; 17: 371-386.
- Niklas, K. J. & Christianson, M. L. Differences in the scaling of area and mass of *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) leaves and their relevance to the study of specific leaf area. *American Journal of Botany*. 2011; 98: 1381-1386.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. & Cornelissen, J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Botany*. 2013; 61:167-234.
- Pickup, M., Westoby, M. & Basden, A. Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*. 2005; 19: 88-97.
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M. & Tampucci, D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*. 2017; 31(2): 444-457.
- Pinho, B. X. Diversidade funcional de plantas lenhosas em resposta a gradientes sucessionais e edáficos [Dissertação de Mestrado]. Recife: Universidade Federal de Pernambuco; 2014. Disponível em: <https://attena.ufpe.br/bitstream/123456789/11922/1/DISSERA%c3%87%c3%830%20Bruno%20Ximenes%20Pinho.pdf>.
- Potzernheim, M. C. L., Bizzo, H. R., Silva, J. P. & Vieira, R. F. Chemical characterization of essential oil constituents of four populations of *Piper aduncum* L. from Distrito Federal, Brazil. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2012; 42(1): 25-31.
- Prudente, C. M. Produção e germinação de sementes, morfologia de plântulas e regeneração natural de *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack. (Melastomataceae) em área de restinga degradada pela mineração [Dissertação de Mestrado]. Jaticabal: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista; 2005.

- Prudente, C. M., Sader, R. & Barbosa, J. M. Produção de sementes e comportamento germinativo de *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack. (Melastomataceae). *Scientia Forestalis*. 2012; 40(94): 241-248.
- Reflora. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB252>.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*; 2003; 164: 5143-5164.
- Reis-Duarte, R. M. Estrutura da floresta de restinga do Parque Estadual da ilha Anchieta (SP): bases para promover o enriquecimento com espécies arbóreas nativas em solos alterados [Tese de Doutorado]. Rio Claro: Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista; 2004.
- Rodrigues, E. B. Ecologia reprodutiva de espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) em fragmentos de floresta estacional semidecidual [Dissertação de Mestrado]. Uberlândia: Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais; 2013.
- Rosado, B. H. P. & De Mattos, A. M. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 2017; 31(10): 1969-1974.
- Rossetto, E. F. S., Sá, C. F. C., Souza, F. S. & Coelho, A. A. O. P. *Guapira*. In: Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Acesso em: 21 ago. 2022]. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB10913>.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Leitão-Filho, H., De Freitas & Cesar, O. Composição florística de um trecho de floresta ripária na mata atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. *Brazilian Journal of Botany*, 1999; 22: 31-42.
- Santiago, L. S. & Wright, S. J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 2007; 21: 19-27.
- Santos, M., Fermino Junior, P. C. P., Vailati, M. G. & Paulilo, M. T. S. Aspectos estruturais de folhas de indivíduos de *Guapira opposita* (Vell) Reitz (Nyctaginaceae) ocorrentes em restinga e na floresta ombrófila densa. *Insula – Revista de Botânica*. 2010; 39: 59-78.
- Sato, C. A. Caracterização da fertilidade do solo da composição mineral de espécies arbóreas de restinga do litoral paulista [Dissertação de Mestrado]. Rio Claro: Universidade Federal Paulista; 2007.
- Sedio, B. E., Wright, S. J. & Dick, C. W. Trait evolution and the coexistence of a species swarm in the tropical forest understorey. *Journal of Ecology*. 2012; 100(5): 1183-1193.
- Shipley, B., Lechowicz, M. J., Wright, I. & Reich, P. B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*. 2006; 87: 535-541.
- Silvertown, J. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004; 19(11): 605-611.
- SIMgeo – Sistema de Informações Municipais Georreferenciais da Prefeitura de Joinville. [Acesso em: 18 ago. 2022]. Disponível em: <https://geoprocessamento.joinville.sc.gov.br>.
- Souza, L. P. Manejo da irrigação na cultura de *Piper aduncum* L. [Tese de Doutorado]. Botucatu: Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"; 2016.
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G. & Mirotnick, N. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*. 2012; 15(7): 637-648.
- Tilman, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*. 1996; 77(2): 350-363.
- Tilman, D. Functional diversity. *Encyclopaedia of Biodiversity*. 2001; 10(1): 109-120. doi: 10.1016/B0-12-226865-2/00132-2

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 1997; 277: 1300-1302.

Valladares, F., Saldaña, A. & Gionoli, E. Costs versus risks: architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*. 2011; 17: 49-55.

Vibrans, A. C., Sevegnani, L., Gasper, A. L. & Lingner, D. V. Diversidade e conservação dos remanescentes florestais. v. I. Blumenau: Edifurb; 2012. 344 p.

Vitarelli, N. C. & Santos, M. Anatomia de estípulas e coléteres de *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 2009; 23(4): 923-928. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/abb/a/ZXprp8xdPJ6hLWbgtG4M3vs/?format=pdf&lang=pt>.

Wright, J. S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 2002; 130(1): 1-14.

Wurdack, J. J. Melastomataceae of Santa Catarina. *Sellowia*. 1962; 14: 109-217.

Yuncker, T. G. The Piperaceae of Brazil. *Hoehnea* 2. São Paulo: Instituto de Botânica; 1972. p. 19-366.