

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**MORFOLOGIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE RUBIACEAE EM UM
GRADIENTE TOPOGRÁFICO DE UMA FLORESTA TROPICAL**

NATÁLIA COELHO FERREIRA

VILA VELHA
JUNHO / 2019

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**MORFOLOGIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE RUBIACEAE EM UM
GRADIENTE TOPOGRÁFICO DE UMA FLORESTA TROPICAL**

Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecossistemas, para a obtenção do
grau de Mestre em Ecologia.

NATÁLIA COELHO FERREIRA

VILA VELHA
JUNHO / 2019

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

F383m Ferreira, Natália Coelho.
Morfologia foliar de espécies de *rubiceae* em um gradiente topográfico de uma floresta tropical / Natália Coelho Ferreira. – 2019.
33 f. : il.

Orientador: Mário Luís Garbin.
Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ecossistemas) - Universidade Vila Velha, 2019.
Inclui bibliografias.

1. Ecologia vegetal. 2. *Rubiaceae*. 3. Habitat (Ecologia)
I. Garbin, Mário Luís. II. Universidade Vila Velha. III. Título.
CDD 581.7

NATÁLIA COELHO FERREIRA

**MORFOLOGIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE RUBIACEAE EM UM
GRADIENTE TOPOGRÁFICO DE UMA FLORESTA TROPICAL**

Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecosistemas, para a obtenção do
grau de Mestra em Ecologia de
Ecosistemas.

Aprovada em 14 de junho de 2019,

Banca Examinadora:



Prof. Dr. Paulo César Cavatte – (UFES)



Prof. Dr. Alessandro Coutinho Ramos – (UVV)



Prof. Dr. Mário Luís Garbin – (UFES)

Orientador

Dedicatória: Dedicado a minha avó
Derlene Coser Coelho e ao meu pai Osmar
Vieira Ferreira.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus por ser meu porto seguro e guia nesse caminho que escolhi trilhar da biologia. Pois, apesar das tribulações ele jamais me abandonou, me dando sempre forças e perseverança para continuar. Meu “muito obrigada” à minha família e amigos, de forma especial ao meu pai Osmar Vieira Ferreira e a minha vó Derlene Coser Coelho, eu amo vocês. Agradeço a Capes, órgão de fomento que financiou a minha bolsa. Aos laboratórios LEVEG e LABOT, por me inserirem em um projeto tão belo. Por fim, gostaria de agradecer a UVV pela oportunidade a mim concedida.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
2.1.Área de estudo.....	13
2.2.Procedimentos	de
amostragem.....	13
2.3.Análise de dados.....	14
3. RESULTADOS.....	15
4. DISCUSSÃO.....	17
5. CONCLUSÃO.....	
21	
6. REFERÊNCIAS.....	22
7. ANEXOS.....	29

RESUMO

COELHO-FERREIRA, NATÁLIA, M.Sc, Universidade Vila Velha – ES, março de 2019. MORFOLOGIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE RUBIACEAE EM UM GRADIENTE TOPOGRÁFICO DE UMA FLORESTA TROPICAL (2017-2019). Orientador: Mário Luís Garbin.

A morfologia foliar compreende um conjunto de traços que auxiliam a sobrevivência das espécies de plantas em um dado habitat. Esses atributos podem diferir entre as espécies devido ao fluxo gênico, o qual promove diferentes respostas aos fatores estocásticos por parte das plantas. Devido a essas diferenças, mesmo que as espécies de plantas sejam muito próximas geneticamente, elas podem coocorrer num mesmo habitat. Porém, as plantas podem ser selecionadas por filtros ambientais ao longo de um gradiente ambiental. O gradiente ambiental pode variar com a topografia proporcionando mudanças nas condições de habitat e, conseqüentemente, promovendo diferentes respostas nas plantas. Neste estudo, identificamos padrões de variação morfológica foliar em espécies congênicas de Rubiaceae ao longo de um gradiente topográfico. A área de estudo é o Parque Estadual Mata das Flores, localizado no município de Castelo, no estado do Espírito Santo, Sudeste do Brasil. Foram determinados três habitats topográficos: área de baixada, área de relevo inclinado e topo de morro. Foram selecionadas seis espécies da família Rubiaceae distribuídas em três pares congênicos. De cada espécie, foram selecionados cinco indivíduos em cada habitat e coletadas dez folhas de cada indivíduo. Foram mensurados: área foliar específica, peso saturado, peso seco, turgescência, conteúdo de massa seca foliar, diâmetro do pecíolo, espessura foliar e comprimento da nervura principal. Os dados foram organizados em duas matrizes: de indivíduos por atributos e de habitat por indivíduo. Eles foram analisados via Análise de Coordenadas Principais (PCoA), *Box-plots*, análise de variância multivariada por permutação (PERMANOVA) teste de Dunn e correlação de Pearson. Com isso, foi possível identificar padrões de variação entre as espécies, os gêneros e os habitats topográficos. Os resultados mostraram que os atributos da morfologia foliar mudam entre os habitats, e que os pares não congênicos tendem a ser mais similares entre si do que os pares congênicos.

Palavras chaves: *Filogenia, subosque, ecologia vegetal, arquitetura foliar.*

ABSTRACT

COELHO-FERREIRA, NATÁLIA, M.Sc, University of Vila Velha – ES, march de 2019. **Leaves morphology of Rubiaceae speacies in a topographyc gradient from tropical forest.** Advisor: Mário Luís Garbin.

Leaf morphology is composed by attributes that help the species to survive in a given location. These attributes may change with gene flow and promote different responses of plants to the environmental factors. Because these differences, even species plants being genetically approximated, nay occur at the same habitat. However, the plants can be selected with environmental filters along the environmental gradient. The environmental gradient may vary with the topography providing changes in habitats conditions and, consequently, promoting different responses in plants. We identify different patterns in leaf morphology variation in congeneric species of Rubiaceae along a topographic gradient. The studied site is the Mata das State Flores Park, in Castelo municipality, Espírito Santo sate, Southeast Brazil. We delimited three topography habitats: valley, slope and ridge. Six species were selected in three congeneric pairs. Five individuals were selected, for each plant species, in each habitat and six leaves were collected per individual plant. The following traits were measured: specific leaf area, saturated mass, dry mass, turgescence, leaf dry mass content, diameter of petiole, leaf thickness and the lenght of the main vein. Data were organized in two matrices of individuals per attributes and habitat per individuals. Data was analyzed using Principal Coordinates Analysis (PCoA), Box-plots, permutation multivariate analysis (PERMANOVA), Dunn test and Pearson correlation. The analysis were run in R with the vegan package. With that, it was possible to identify patterns of variation between species, genera and topographic habitats. The results showed that leaf morphology attributes changed depending on the topographic habitat, and that non congeneric species were more similar than congeneric species.

Keywords: *Phylogeny, sub-forest, vegetal ecology, leaf architecture.*

1. INTRODUÇÃO

A morfologia foliar pode se distinguir entre as espécies de acordo com o formato, a textura e as diferentes estruturas, dependendo das condições ambientais (Boeger & Wisniewski 2003). Esses atributos podem explicar padrões de adaptação das plantas em diferentes ecossistemas (Coelho *et al.* 2002). Deste modo, as folhas contribuem para a sobrevivência e o desenvolvimento das plantas em diferentes habitats (Grassi & Bagnaresi 2001). Sendo assim, esses atributos são características filogenéticas e podem se expressar de forma distintas entre indivíduos congêneros (Day *et al.* 2001). Essas características exibem certa plasticidade de forma que as espécies consigam suportar as variações ambientais e persistirem no habitat (Watson 1947). Porém, fatores como luminosidade, qualidade do solo e topografia podem servir como filtro ambiental selecionando algumas espécies (Sédio *et al.* 2012). Podemos avaliar, então, a variação dessas características através da quantidade e qualidade da luz disponível no habitat por exemplo (Abrams & Kubiski 1990). Diferenças topográficas podem afetar a composição de espécies, de tal maneira que a disponibilidade, qualidade e quantidade de solo e luz variem gerando diferentes habitats topográficos (Oberbauer & Billings 1981). Desta maneira, pode-se mensurar a qualidade do solo através do desempenho dos atributos presentes nas plantas, que variam no gradiente topográfico (Ryser & Lamber, 1995). Assim, a avaliação de como esses atributos se expressam em espécies congêneras, dentro de um gradiente de variação topográfica, permite um melhor entendimento da organização de comunidades vegetais.

As folhas são a parte mais exposta da planta e elas refletem em sua morfologia toda uma estrutura que influencia o padrão de distribuição espacial das plantas (Castroz-Díez *et al.* 1997). Através dos atributos que compõem a morfologia foliar das angiospermas, podemos perceber como essas estruturas promoveram o sucesso evolutivo das diferentes espécies de plantas (Dilcher 1974). Sendo assim, podemos utilizar métodos de análises eficientes, considerando as diferentes características das espécies expressas em seus

atributos (Ertan 2007). Essas variações das características podem ser ocasionadas devido a fatores ambientais (Green *et al.* 2003). Por exemplo, alterações morfológicas contribuem para sobrevivência das espécies de plantas como, por exemplo, uma redução na área foliar pode contribuir para redução da perda de água por transpiração (Smith & Nobel 1977). Contudo, aspectos como o tamanho e o formato das folhas podem afetar o desenvolvimento da planta influenciando suas taxas vitais (Sisó *et al.* 2001). Fatores ambientais, como recursos disponíveis no solo (água e nutrientes), luminosidade, e a capacidade de captação e absorção destes elementos pelas plantas através das folhas podem afetar o desenvolvimento da planta (Witkoeski & Lamont 1991).

As relações filogenéticas entre as espécies contribuem para o entendimento sobre o desenvolvimento das comunidades devido às diferenças em atributos morfo-fisiológicos (Hérendez *et al.* 2010). Deste modo, características genéticas permitem diferenciar, entre as espécies, atributos que permitem sobrevivência no habitat (Goodwin *et al.* 1999). Utilizando os atributos conferidos pela análise da morfologia foliar e a filogenia de angiospermas conseguimos não apenas entender a evolução das espécies vegetais, mas como as relações planta-planta se desenvolvem (Doyle 2007). Essas relações planta-planta podem se dar de diversas formas, contudo quanto mais próximas elas são, geneticamente negativa é a relação entre elas (Béltran *et al.* 2012). Contudo, mesmo que as espécies sejam fortemente próximas geneticamente, elas podem se diferenciar nas respostas demográficas e coocorrerem num mesmo habitat (Gerlach & Rise 2003). A análise das características morfológicas combinada a fatores filogenéticos confere um maior entendimento da interação de espécies congênicas (Doyle & Endress 2000). A partir disso, podemos entender como as relações filogenéticas afetam a sobrevivência das espécies de plantas que ocorrem no mesmo local (Wahl *et al.* 2001).

Numa floresta tropical, nós temos uma grande diversidade de espécies que ocorrem juntas fazendo uso dos mesmos tipos de recursos disponíveis

(Aiba *et al.* 2004). Através dos fatores ambientais avaliados em gradientes, podemos observar a diferenciação da comunidade ao longo de uma distribuição geográfica (Blonder *et al.* 2017). Para entender a ocorrência espacial de espécies de plantas em uma floresta tropical, consideramos a topografia muito influente na determinação da distribuição de plantas (Miyamoto *et al.* 2003). Sendo assim, fatores de topografia (clima e recursos disponíveis) nos permitem avaliar a relação das espécies com o habitat topográfico (Scherrer & Korner 2011). Além disso, a análise de diferentes espécies ao longo de um gradiente geográfico pode auxiliar a montar o cenário do habitat ocupado pelas espécies de plantas (Savage & Cavander-Bares 2011). A partir disso, podemos entender a relação de competição entre espécies geneticamente próximas ao longo desse gradiente topográfico (Debussche & Thompson 2003). Associando os padrões de coocorrência de espécies congênicas aos aspectos morfológicos dessas espécies podemos entender relações planta-planta.

A família de Rubiaceae possui grande diversidade de espécies e ocorre em todos os continentes do globo (Bremer & Ericksson 2009). As espécies de Rubiaceae podem diferir no formato de suas folhas, além de possuírem portes diferentes em comporem diferentes estratos da vegetação (McClatchey 2002). Os atributos morfológicos das folhas de espécies da família Rubiaceae advêm de carácter monofilético, os quais proporcionam gêneros com características morfológicas distintas (Bremer 1999). Tais atributos morfológicos podem auxiliar na dispersão das espécies e determinar a distribuição espacial permitindo que haja o fluxo gênico e evolução das espécies (Loiselle *et al.* 1995). Por ter ampla representatividade em florestas tropicais, a família Rubiaceae se torna influente na diversidade local, não apenas com respeito à flora, mas também à fauna por conta das interações com organismos herbívoros e dispersores (Bremer & Olsson 1995). Considerando essa representatividade, se faz cada vez mais necessário o estudo dessa família e de como elas se distribuem geograficamente (Andersson 1999).

O objetivo deste estudo foi identificar padrões de variação morfológica foliar em espécies congênicas de Rubiaceae ao longo de um gradiente topográfico. Espera-se que diferenças entre os habitats sejam importantes em explicar as variações nos atributos (com plantas nas baixadas apresentando maiores valores para os atributos foliares à exceção de espessura e massa foliar, as quais se espera serão maiores nos habitats mais elevados). Dessa forma, espera-se que pares congênicos de espécies não difiram entre si.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata das Flores, localizado no município de Castelo entre as coordenadas geográficas 20°35'54"S e 22°41'10'53"W (Figura 1). Este Parque foi criado segundo a lei nº 4.617 de 1992, sua importância está no cenário florestal, que proporciona um corredor ecológico com dois outros Parques, Parque Estadual de Forno Grande e o Parque Estadual da Pedra Azul (IEMA, 2017). A vegetação do Parque Estadual de Mata das Flores é classificada como Floresta Ombrófila de Terras Baixas (Oliveira-Filho *et al.* 2005).

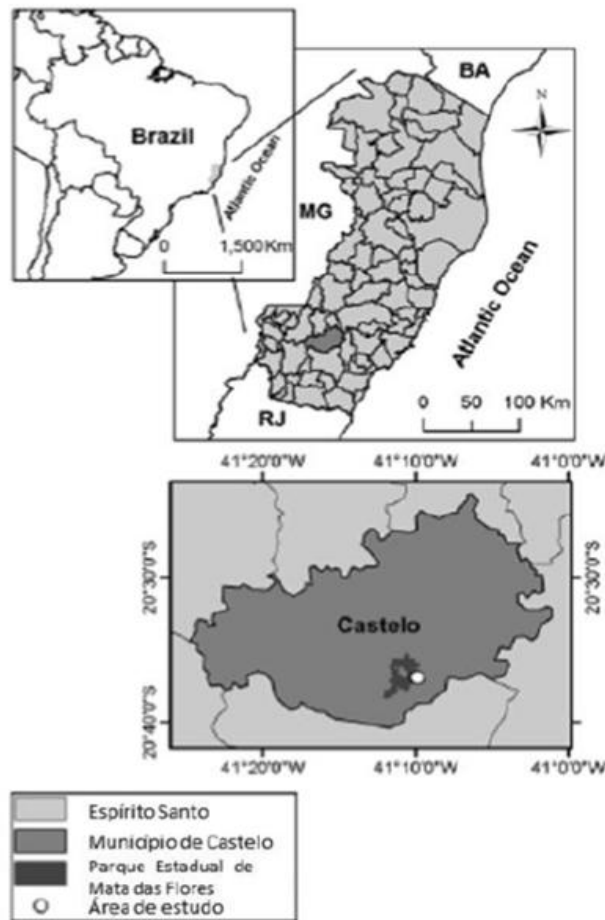


Figura 1. Mapa do Brasil evidenciando o estado do Espírito Santo, o município de Castelo e o Parque Estadual de Mata das Flores. Modificado de Luber *et al.* 2016.

2.2. Procedimentos de amostragem

Cinco indivíduos de seis espécies da família Rubiaceae foram selecionados aleatoriamente em três habitats topográficos (baixada, área inclinada e topo de morro; Tabela 1). As espécies foram: *Faramea involucellata* Müll. Arg., *Faramea oligantha* Müll. Arg., *Psychotria subspathacea* Müll. Arg. , *Psychotria rhytidocarpa* Müll. Arg., *Rudgea reflexa* Zappi e *Rudgea sp.* Assim, um total de 55 indivíduos foram estudados e uma mesma espécie foi amostrada mais de uma vez de acordo com sua ocorrência nos ambientes

topográficos (Tabela 1). De cada indivíduo, foram coletadas dez folhas de distribuição aleatória, maduras, completamente expandidas, do terceiro verticilo a partir do ápice do ramo.

Tabela 1. Número de folhas coletadas por espécies e a localidade de cada espécie dentro do gradiente topográfico.

Código	Espécie	Habitat topográfico		
		Baixada	Inclinado	Topo
Fin	<i>Faramea involucellata</i>	X	X	
Fol	<i>Faramea oligantha</i>	X	X	X
Pnov	<i>Psychotria subspathacea</i>	X		
Prh	<i>Psychotria rythidocarpa</i>	X		
Rno1	<i>Rudgea reflexa</i>		X	X
Rno2	<i>Rudgea sp</i>	X	X	

As folhas foram acondicionadas e armazenadas em sacos plásticos identificados de acordo com a espécie e o habitat topográfico. As áreas foliares foram medidas em cinco folhas com base em fotografias digitais e auxílio do software ImageJ (Rasband 2004). A espessura foliar (EF) foi medida com auxílio de um medidor de espessura (Digimess, São Paulo, precisão de 0,005 mm). O comprimento da nervura principal (CNP) e o diâmetro do pecíolo (DP) foram medidos com um paquímetro digital (Mitutoyo, Japão, resolução de 0,005 mm). Em outras cinco folhas, após hidratação das folhas por 12h (*overnight*), as folhas foram pesadas (peso saturado, PSAT). Posteriormente, essas folhas foram secas em estufa (60° C) para obtenção do peso seco (PSEC) e

armazenadas. Foi medida a elasticidade das células vegetais em turgor através da turgescência por unidade de medida mme o conteúdo de massa seca foliar mg g^{-1} . A Tabela 2 apresenta uma lista completa dos traços utilizados, seguida de uma breve descrição de como foram mensuradas e de referência

Tabela 3. Probabilidades das diferentes combinações entre espécies e atributos foliares obtidas a partir do teste de Dunn.

Espécies	CMSF	CNP	AEF	EF	PSEC	PSAT	DP	TURG
Fin - Fol	0.4731	0.2703	0.0081	0.0030	0.0650	0.0893	0.0560	0.0771
Fin - Pnov	0.0000	0.0004	0.0427	0.0823	0.0051	0.0004	0.0004	0.0002
Fol - Pnov	0.0000	0.0014	0.0001	0.1744	0.0702	0.0074	0.0139	0.0044
Fin - Prh	0.0004	0.0109	0.0593	0.3560	0.0634	0.0148	0.0344	0.0064
Fol - Prh	0.0002	0.0289	0.0006	0.0035	0.3720	0.1198	0.2137	0.0745
Pnov - Prh	0.2016	0.1772	0.4557	0.0604	0.1670	0.1444	0.1837	0.1607
Fin - Rno1	0.0005	0.0008	0.0171	0.0000	0.0001	0.0000	0.0001	0.0000
Fol - Rno1	0.0003	0.0028	0.4447	0.0092	0.0045	0.0011	0.0076	0.0008
Pnov - Rno1	0.0636	0.2518	0.0002	0.0017	0.2559	0.4641	0.4293	0.4930
Prh - Rno1	0.2817	0.3515	0.0011	0.0000	0.0400	0.0980	0.2009	0.1341
Fin - Rno2	0.0039	0.0527	0.1711	0.0001	0.1175	0.2219	0.2444	0.3577
Fol - Rno2	0.0028	0.0103	0.1109	0.1701	0.0017	0.0145	0.0115	0.0341
Pnov - Rno2	0.0248	0.0000	0.0070	0.0419	0.0001	0.0000	0.0001	0.0000
Prh - Rno2	0.1499	0.0001	0.0139	0.0003	0.0041	0.0022	0.0110	0.0025
Rno1 - Rno2	0.2900	0.0000	0.1512	0.0865	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

2.3. Análises de dados

Foi montada uma matriz de espécies por traços morfológicos (Tabela 3). Esta matriz foi padronizada pela dispersão (Legendre & Legendre 2012) e submetida à análise de coordenadas principais (PCoA; Legendre & Legendre 2012). Um teste multivariado de comparação de grupos (PERMANOVA; Anderson 2001) foi utilizado para comparar os habitats topográficos e as espécies. Posteriormente, foram montados *box-plots* para avaliar a variação morfológica entre as espécies e como elas suas relações com os habitats topográficos. As diferenças na dispersão de cada espécie em relação aos atributos foram calculadas via PERMDISP (Anderson *et al.* 2006). Em todas essas análises, foi utilizada a distância euclidiana como medida de dissimilaridade entre grupos de espécies. Foi utilizada correlação de Pearson para avaliar as associações entre os atributos. Todas as análises foram feitas no ambiente R (R Core Team, 2018) com auxílio do pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2018).

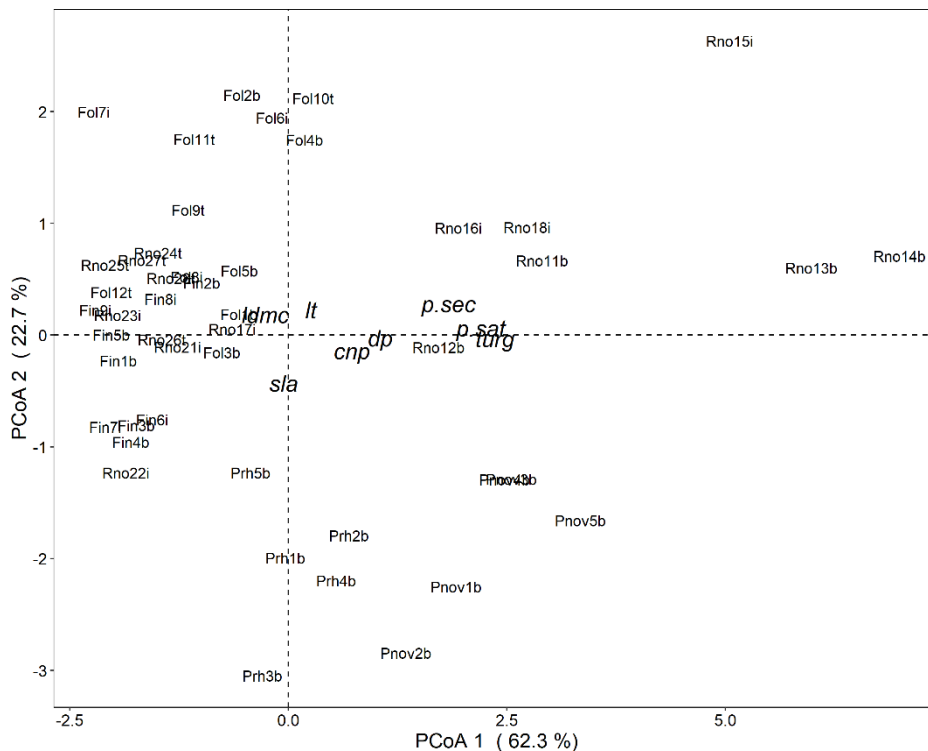
Tabela 3. Probabilidades das diferentes combinações entre espécies e atributos foliares obtidas a partir do teste de Dunn.

Espécies	CMSF	CNP	AEF	EF	PSEC	PSAT	DP	TURG
Fin - Fol	0.4731	0.2703	0.0081	0.0030	0.0650	0.0893	0.0560	0.0771
Fin - Pnov	0.0000	0.0004	0.0427	0.0823	0.0051	0.0004	0.0004	0.0002
Fol - Pnov	0.0000	0.0014	0.0001	0.1744	0.0702	0.0074	0.0139	0.0044
Fin - Prh	0.0004	0.0109	0.0593	0.3560	0.0634	0.0148	0.0344	0.0064
Fol - Prh	0.0002	0.0289	0.0006	0.0035	0.3720	0.1198	0.2137	0.0745
Pnov - Prh	0.2016	0.1772	0.4557	0.0604	0.1670	0.1444	0.1837	0.1607
Fin - Rno1	0.0005	0.0008	0.0171	0.0000	0.0001	0.0000	0.0001	0.0000
Fol - Rno1	0.0003	0.0028	0.4447	0.0092	0.0045	0.0011	0.0076	0.0008
Pnov - Rno1	0.0636	0.2518	0.0002	0.0017	0.2559	0.4641	0.4293	0.4930
Prh - Rno1	0.2817	0.3515	0.0011	0.0000	0.0400	0.0980	0.2009	0.1341
Fin - Rno2	0.0039	0.0527	0.1711	0.0001	0.1175	0.2219	0.2444	0.3577
Fol - Rno2	0.0028	0.0103	0.1109	0.1701	0.0017	0.0145	0.0115	0.0341
Pnov - Rno2	0.0248	0.0000	0.0070	0.0419	0.0001	0.0000	0.0001	0.0000
Prh - Rno2	0.1499	0.0001	0.0139	0.0003	0.0041	0.0022	0.0110	0.0025
Rno1 - Rno2	0.2900	0.0000	0.1512	0.0865	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

4. RESULTADOS

Os resultados não corroboraram a hipótese de que espécies congêneras teriam uma maior similaridade. De uma forma em geral, houve uma grande variação no padrão de resposta por atributo das espécies. Ao mesmo tempo, houve similaridades significativas entre espécies não congêneras, distribuídas em habitats topográficos distintos. A análise de coordenadas principais (PCoA; Fig. 2a) e gráfico de dispersão (Fig. 2b) demonstraram que turgescência e SLA foram mais importantes em explicar os indivíduos das áreas de baixada, enquanto o conteúdo de massa seca e a espessura da folha foram mais importantes na área de topo.

(a)



(b)

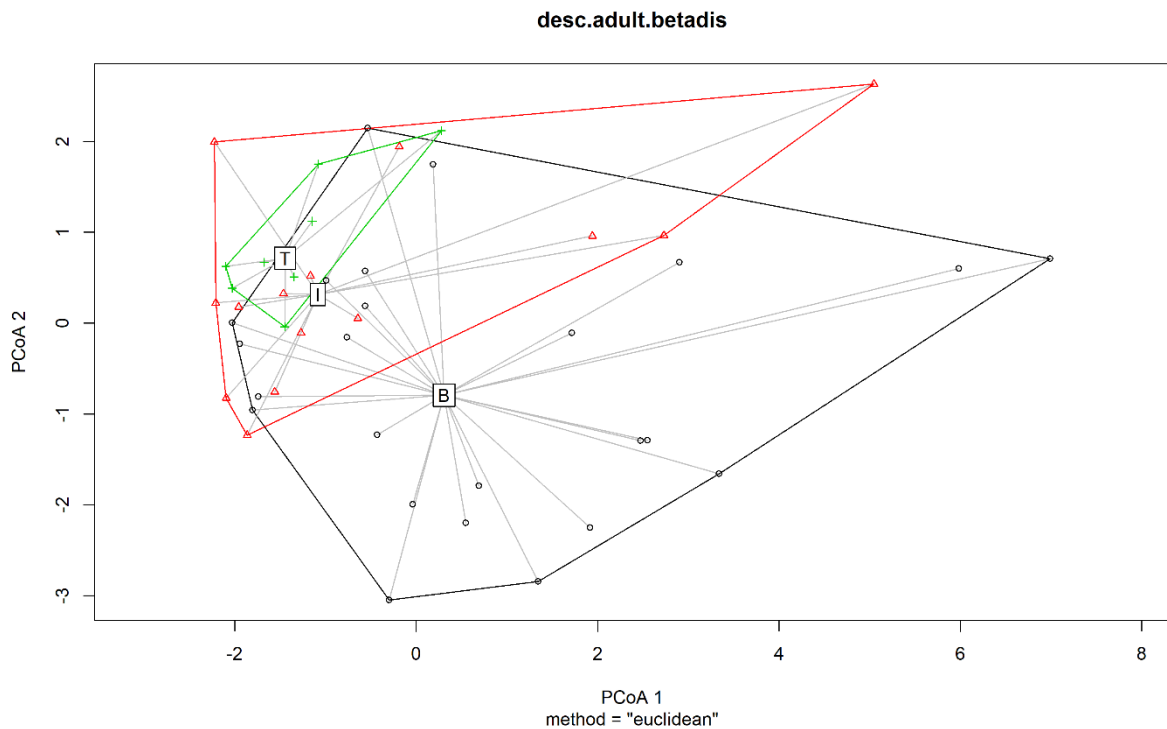


Figura 2. Em (a), Análise de Coordenadas Principais (PCoA) de indivíduos descritos por seus traços. Ver Tab. 1 para códigos das espécies. It, espessura da folha; cnp, comprimento da nervura principal; dp, diâmetro do pecíolo; p.sec, peso seco; p.sat, peso saturado; turg, turgescência; sla, área foliar específica; ldmc, conteúdo de massa seca. Em (b), análise de dispersão dos atributos no espaço multivariado (linhas contínuas indicam o *convex hull*) dos indivíduos em cada habitat. B, baixada; I, inclinado; T, topo. Observa-se uma distinção entre os indivíduos presentes nos habitats e uma maior dispersão nos valores dos traços para indivíduos de baixada em relação aos demais habitats.

No gradiente topográfico nós observamos que a área de baixada possui uma riqueza de espécies maior, onde nós encontramos todas as seis espécies do nosso estudo presentes: *Faramea involucellata* Müll. Arg., *Faramea oligantha* Müll. Arg., *Psychotria subspathacea* Müll. Arg. , *Psychotria rhytidocarpa* Müll. Arg., *Rudgea reflexa* Zappi e *Rudgea sp.* Na área de inclinado encontramos quatro espécies sendo dois pares congêneros, *Faramea involucellata* Müll. Arg. e *Faramea oligantha* Müll. Arg.; *Rudgea reflexa* Zappi e *Rudgea sp.* Por fim, na área de topo de morro encontramos apenas duas espécies não congêneras, *Faramea oligantha* Müll. Arg. e *Rudgea reflexa* Zappi. Associamos essa distribuição das espécies características dos atributos, nesse intuito fizemos testes e medições para averiguar essa possibilidade.

As correlações de Pearson (Fig.3) mostraram quais os atributos que estão positivamente e negativamente relacionados, através da análise de correlação de Pearson. Esta imagem também nos proporciona visualizar a intensidade com que ocorre essa relação. Assim vemos que a figura é feita por dois eixos com os atributos em ambos os eixos, e à medida que eles se cruzam, tem-se círculos de cor preta ou cinza que mostrarão se a correlação entre os traços é positiva (cinza) ou negativa (preta). A medida que esse círculo aumenta ou diminui temos a intensidade dessa relação, círculo pequeno significa correlação fraca, círculo grande, correlações mais fortes. Pôde-se evidenciar que o conteúdo de massa foliar seca (CMSF) está negativamente relacionado com os demais traços. Sendo estes atributos Comprimento da nervura principal (CNP), diâmetro do pecíolo (DP), área específica foliar (AFE), espessura foliar (EF), peso seco (PSEC), peso saturado (PSAT) e turgescência (TURG). Importante dizer que a intensidade dessa relação para PSAT, PSEC, TURG e CNP está num intervalo de médio para altamente negativa, enquanto para EF, AFE e DP estão numa intensidade média. Quando avaliamos a linha da AFE em horizontal, vemos que ela é positivamente relacionada com os atributos de CNP e DP em intensidade média/baixa e com a turgescência em baixo nível de relação. Ainda na AFE, vemos que ela interage negativamente

com LT e PSAT em baixa intensidade e com a PSEC numa intensidade média para alta. Quando passamos para linha horizontal da EF, vemos que os atributos passam a ser todos positivamente relacionado. Em LT, vemos essa relação positiva em intensidade média para CNP, DP, PSEC, PSAT e TURG. A partir da linha da CNP temos as relações fortes positivamente que não entre CNP e DP, PSEC, PSAT e TURG. Na linha debaixo entre DP e PSEC, PSAT e TURG. Na penúltima linha entre Psec e PSAT e TURG, finalizando então entre PSAT e TURG.

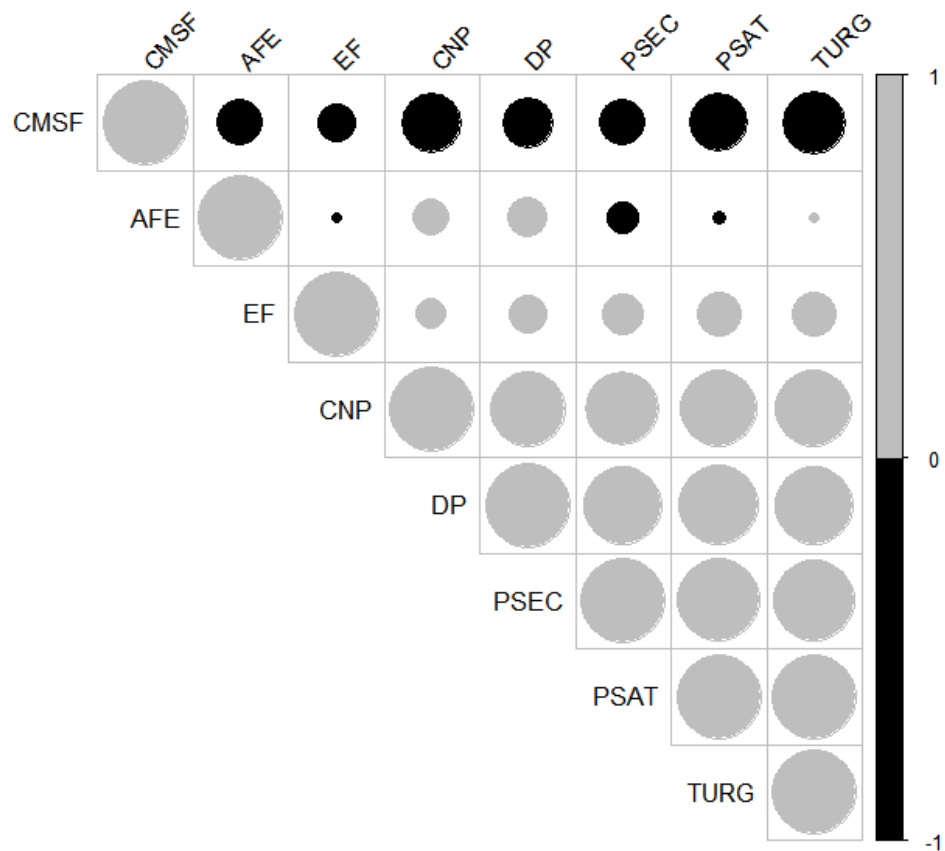


Figura 3. Matriz de correlação de Pearson entre os traços medidos. Círculos de cores cinza e preta representam correlações positivas ou negativas, respectivamente. Quanto maior o círculo, mais correlacionados são os atributos e quanto menores os círculos, menor a intensidade dessa relação. Ver Tab. 2 para códigos dos traços.

Os boxplots (Fig. 4) mostraram que pares congênericos, em geral, tiveram distribuições dos valores medidos diferentes entre si. Na primeira prancha (Fig. 4) vemos os gráficos das espécies por atributos. De uma forma

geral, as espécies congênicas, diferiram em termos de atributo. O que se observa é que, em termos de congênicas, as Faraméas são mais similares, as Psychotrias são intermediariamente similares e as Rudgeas são completamente distintas. Isso foi ressaltado depois que realizado o teste de Dunn (Tab. 3), a qual forneceu o p-valor das combinações de espécies par-a-par por cada atributo. Os pares de espécies mais similares se apresentam em habitats diferentes como é o caso da Fin e da Rno1. Quando observamos a Fig. 4A, vemos que o peso saturado da Fin e da Rno1, Rno2 e Pnov, Prh e Fol apresentam similaridades nas médias estando dentro do mesmo espaço de variação. Isso também acontece nos outros gráficos, porém com mudanças nas combinações de espécies com atributos similares, como por exemplo, no Fig. 4B, as combinações de maior similaridade são de Fin e Rno1, Prh e Fol. Na Fig. 4C, as combinações são entre Fin e Rno1, Fol e Rno1, Pnov e Rno1. Na Fig. 4D só houve uma combinação entre espécie similar que foi da Prh e Rno2. Na Fig. 4E, as combinações foram da Rno2 e Fol, Rno2 e Fin, Fin e Rno1. A Fig. 4F, mostra similaridades entre Prh e Fin, Fol e Rno1, contudo vale ressaltar que as espécies variam muito, então a similaridade não é tão grande. Na Fig. 4G, observamos que as espécies mais semelhantes são as Rno1 e Fin, Rno1 e Fol, Pnov e Rno2. Por fim, na Fig. 4H da Figura 4, houve apenas uma combinação similar entre espécies Rno2 e a Pnov.

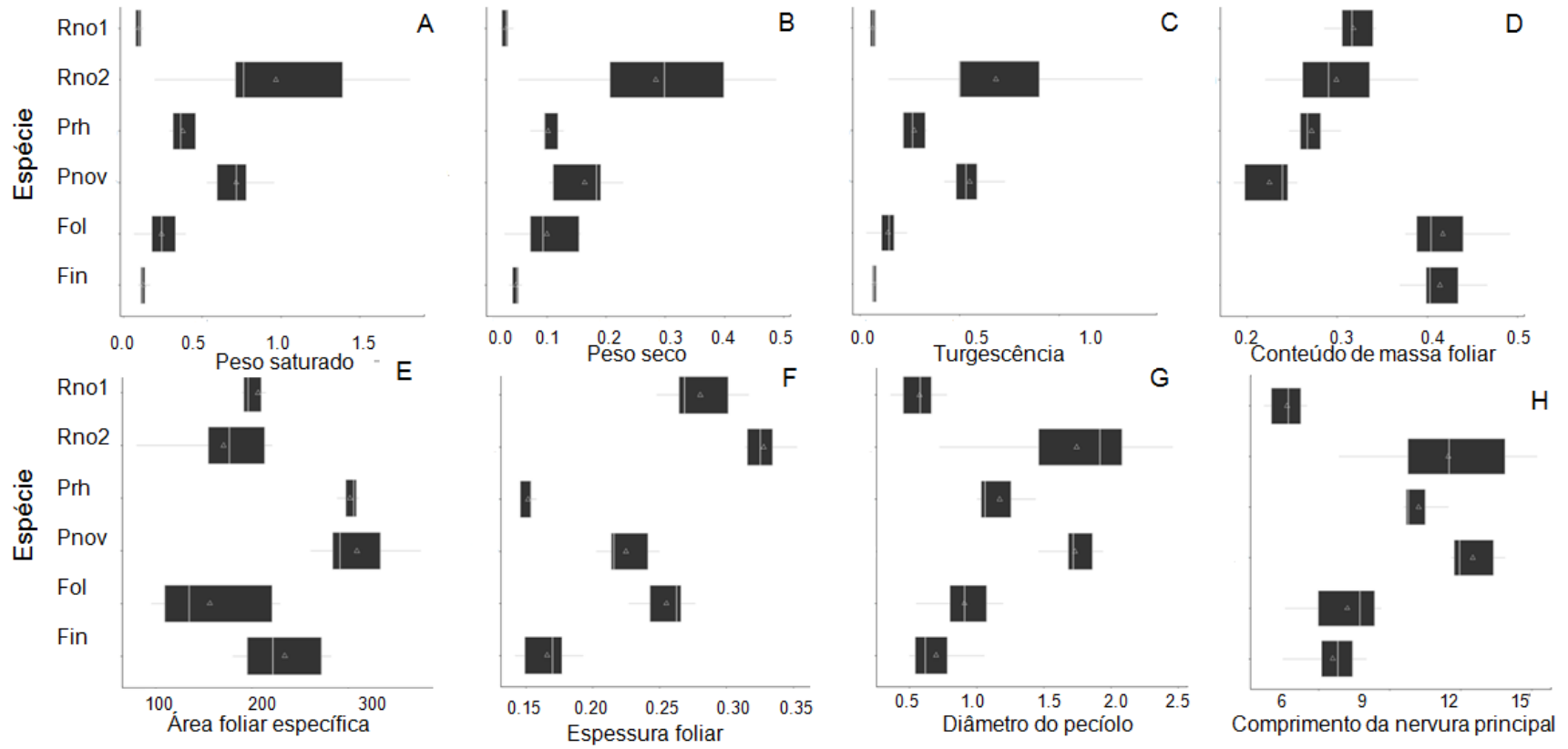


Figura 4. Box-plots com as distribuições de cada atributo por espécie. No eixo y são mostrados os acrônimos das espécies e no eixo x os atributos medidos em casa traço. As médias (triângulos) apresentadas são de todos os indivíduos de cada espécie encontradas ao longo do gradiente ambiental. Ver Tab.2 para códigos dos traços.

Na Figura 5, vemos a distribuição dos valores dos atributos por habitat topográfico. Observou-se que os atributos na baixada tem um maior intervalo de variação. O conteúdo de massa foliar e a espessura foliar diminuem seus valores na baixada, enquanto os demais atributos têm seus valores aumentados nesse habitat.

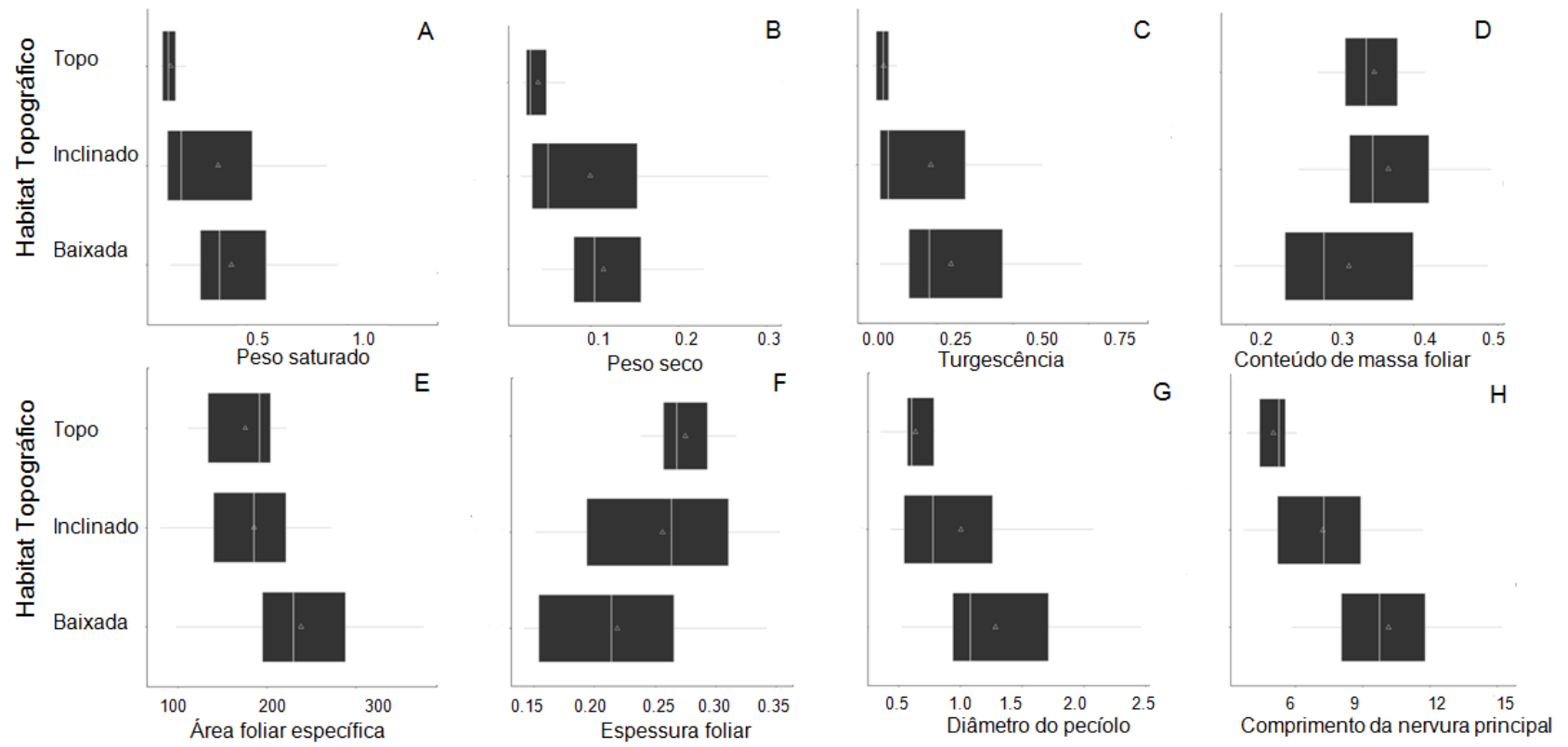


Figura 5. Box-plots com as distribuições de cada atributo por habitat topográfico. Em geral, massa e espessura foliares diminuem na baixada, enquanto os demais atributos aumentam de valor nesse habitat. A área de topo possui a menor variação dos atributos e por vezes se sobrepõe a média (triângulos) do habitat inclinado. O intervalo de variação dos ambientes de inclinado e baixada variam de atributo para atributo, contudo a média do habitat de baixada tende mostrar variação maior, mostrando que os organismos de baixada tendem a ter maior plasticidade quanto a seus atributos morfológicos.

Podemos evidenciar então, que tanto os boxplots por área (Fig. 5) quanto a análise de dispersão multivariada (Fig. 2b) que os habitats topográficos inclinado e topo têm uma tendência convergente com pouca variação nas amplitudes dos valores. Entretanto, quando consideramos a baixada com relação tanto ao inclinado quanto ao topo, a tendência é divergir com uma maior variação ou dispersão dos valores medidos. A PERMANOVA mostrou que os habitats diferem significativamente entre si ($p = 0,01617$) e que as dispersões, diferenças dadas pela distribuição dos valores no espaço multivariado, também foi significativa ($p = 0,011$).

4. DISCUSSÃO

Anten (2005) coloca que as estruturas das plantas permitem que elas façam fotossíntese, cresçam e compitam com os organismos ao seu redor. Logo. Podemos dizer que os atributos foliares, podem atuar em conjunto melhorando o desempenho das respostas dos organismos às pressões ambientais. Tomlinson (1987), Bodribb & Holbrook (2003) Bodribb & Holbrook (2004) corroboram esta afirmação dizendo que estudos biológicos dessas atividades dos atributos foliares, permitem o entendimento da dinâmica de comunidades tropicais, onde espécies semelhantes convivem em um espaço próximo e competem entre si. Isso chama a atenção para o nosso estudo nas quais, os atributos morfológicos estudados mostraram maior variação na baixada, o que demonstra também uma certa plasticidade dessas plantas. Sack e colaboradores (2005) colocam essa variação como uma diversidade funcional, na qual permite uma maior partição dos recursos, seja ele temporal ou espacialmente. O fator topográfico nos proporcionou um gradiente de análise, com três habitats cujo ao longo se distribuem espécies da família Rubiaceae. O que foi observado e mostrado nos resultados é que, embora as espécies do estudo sejam congêneras, elas não necessariamente apresentam fortes semelhanças. McClatchey (2002), observou que essas diferenças permitem que as espécies da mesma família, respondam ao ambiente de formas distintas. Por isso, tais distinções entre as espécies de Rubiaceae podem explicar padrões de coexistência local observados nessa família, como corroborado por Sedio e colaboradores (2012).

As espécies estudadas apresentaram atributos morfológicos foliares distintos dentro de um mesmo gênero. O que já fora previsto e evidenciado por Bremer (1999) que corroborou que a família Rubiaceae possui características morfofisiológicas semelhantes evolutivamente, contudo elas possuem estruturas funcionais variadas. Wittman e colaboradores (2006) explicam isso afirmando que um gradiente ambiental, como o habitat topográfico, exerce uma pressão nas plantas. Collet e colaboradores (2014) também colocam que a

interação de organismos com estruturas diferentes em um habitat proporciona uma maior produtividade ecológica, o que é positivo para a relação planta-ambiente. Fazendo com que os atributos das plantas sejam ajustados ao ambiente, para que as plantas respondam de forma eficaz ao ambiente e possam desenvolver como referido por Potter e colaboradores (2016). Assim, plantas que se estabelecem em ambientes com maior disponibilidade de luz, como exemplifica Brodribb e colaboradores (2007) podem possuir estruturas distintas das plantas que ficam na sombra. Desta forma, o ambiente funcionaria como um filtro no qual aquelas espécies que conseguem passar por ele permaneceriam nesse ambiente como sugeridos por Kraft e colaboradores (2015). Sendo assim, a variação da morfologia foliar permitiria a coexistência de um número maior de espécies. O que pode estar relacionado ao fato de as espécies aqui estudadas apresentarem pouca similaridade entre si.

Mishra e colaboradores (2005) colocaram que a comunidade vegetal caracteriza o ambiente em que habita através da riqueza de espécies, aspectos filogenéticos e morfológicos. Logo, pode-se dizer que as características ambientais, além de determinarem as espécies que residem no local, influenciam as características estruturais da planta como a morfologia das folhas. Isso afeta a sobrevivência e coexistência de espécies num mesmo habitat como afirma Hernández e colaboradores (2010) que propõem que as variações na morfologia foliar fazem, com as espécies respondam de formas distintas ao consumo de recursos disponíveis no ambiente. Então, quando olhamos a Figura 2, podemos analisar que por a área de inclinado ter aspecto de zona de transição entre os dois extremos (baixada e topo), a variação média dos atributos foliares das plantas pode apresentar similaridades entre o habitat topográfico inclinado com o habitat topográfico de topo ou baixada. Johansson e Keddy (1991) eles colocam que à medida que espécies similares ocorrem em um determinado espaço, pode haver áreas em que as espécies coexistam. Desta maneira a morfologia tem forte correlação com a umidade do solo, níveis de precipitação, disponibilidade de luz e com a distribuição das espécies ao

longo de gradientes influenciando a diversidade biológica local, como colocado por Savage & Cavender-Bares(2011).

Sobrado (1997) vai além afirmando que a morfologia foliar está relacionada com aspectos como : hábito (se decíduo ou não), estações de seca ou chuva, topografia e morfologia foliar. No nosso estudo vemos isso relacionado as características morfológicas aos diferentes habitats topográficos que analisamos. Como pudemos observar nos resultados, as características morfológicas se assemelham mais entre as espécies que ocupam o mesmo habitat do que as suas parentes congênicas. Provavelmente isso dá por conta das funções das estruturas morfológicas em melhorar o *fitness* da planta, como colocada por Scoffoni colaboradores (2011). Desta maneira ainda podemos observar que a morfologia foliar possuem aspectos que são influenciados por fatores de solo e luz, uma vez que consideramos estes fatores que são ligados a topografia. Saliendra e colaboradores (1995) corroboram dizendo que as estruturas que formam a morfologia foliar da planta são influenciadas pelos fatores ambientais, e que atuam de forma estratégica para a sobrevivência da planta.

Assim, podemos explicar, porque embora as espécies congênicas apresentem uma certa similaridade, em muitos casos elas são mais parecidas com as espécies de outro gênero. Os atributos que as plantas desenvolvem são estruturas que têm como função captar recursos, água e nutrientes dentro de seu habitat de forma que elas sobrevivam e aprimorem seu *fitness* (Bloom et al. 1985). A maior diferença nos atributos entre espécies congênicas permite uma partição de recursos eficaz. Isso é corroborado por Anten (2005), que coloca que os recursos limitantes são diferentes para cada espécie, uma vez que essas respondem diferentemente às pressões ambientais. Desta maneira, as espécies de plantas determinam uma heterogeneidade temporal e/ou espacial. Além disso, como colocado por Valladares e colaboradores (2007), as diferenças morfológicas entre os pares congênicos, possibilitam a manutenção da biodiversidade de espécie no habitat, além de conceder uma maior variabilidade de características derivadas dos atributos genéticos. Esses atributos genéticos contribuem para caracterizar as espécies que vão ocorrer

naquele habitat, como colocado por Aerts e Chapin (1999). Na publicação de Aerts e Chapin (1999), eles colocam os recursos como uma implicação ecológica para a busca de estratégias que melhorem o fitness num dado ambiente. Sendo assim, as plantas ampliam sua plasticidade às variáveis ambientais através dos seus atributos morfológicos, o que, com o tempo, podem vir a tornar-se adaptações, levando à especiação.

Os atributos morfológicos estudados, como a área específica foliar, comprimento da nervura principal, diâmetro do pecíolo e turgescência são atributos que podem auxiliar diretamente no desenvolvimento da planta tendo influência sobre o organismo em toda a sua história de vida. Os atributos são elementos importantes para a sobrevivência da planta nos locais que habitam (Reich e Walters, 1992), como mostrado nas ordenações. Assim, um atributo se vincula a outro aumentando a eficiência de resposta da planta. Isso pode ser demonstrado através da intensidade da relação das estruturas na Fig. 3. Loret e Vilà (2003) respaldam que os atributos foliares são estruturas que auxiliam no processo de resposta da planta às variações ambientais. Deste modo, essas estruturas atuam conjuntamente para sobrevivência da planta, melhorando o fitness do organismo. Uma vez que tais atributos vão atuar de forma a maximizar a captação e utilização dos recursos necessários para a existência do indivíduo no ambiente. No estudo feito por Pillar e Sosinski (2003), os autores relatam que as similaridades podem ser entre espécies filogeneticamente próximas ou por atributos das plantas que vivem num habitat semelhante, o que caracteriza as espécies que vão existir no local. No nosso estudo, espécies, mesmo que congênicas foram menos semelhantes entre si do que aquelas que habitam o mesmo ambiente em que estão inseridas. Essas similaridades são apresentadas nas Figuras 4 e 5, onde foram plotados a variação média de espécie por atributo (Fig. 4) e de habitat por atributo (Fig. 5). Através do teste de Dunn, pudemos observar estatisticamente quais espécies são mais similares entre si, com a mostra do *p-valor*. Por conseguinte, podemos corroborar a afirmação de Cornwell e Ackerly (2009), que as espécies habitantes de um mesmo habitat topográfico contêm maior similaridade na média dos atributos. Isso faz com que essas plantas possuam

uma morfologia foliar semelhante. Essa similaridade se expressa em seus atributos foliares, e é causada pelas condições do ambiente que atua como filtro ambiental na seleção das espécies, como colocado por Silva e Brandão (2010).

Foi observado que nem todos os atributos foram positivamente correlacionados entre si. Reich e Watters (1992) não salientaram como um atributo de morfológico funcional na planta o peso seco, peso saturado e espessura foliar. O fato desses atributos não serem mencionado por tais autores, pode ser justificado pelo fato deles não se apresentarem como atributos morfológicos funcionais diretamente. Tais elementos também foram utilizados por Ennahjeh e colaboradores (2010), para montar índices que calculassem o efeito do estresse hidráulico em plantas. O que justifica o uso desses elementos no presente estudo, uma vez que analisamos estruturas da morfologia foliar que têm relação com a captação de recursos como água e nutrientes. De acordo com Givinish (1987), embora as plantas possuam um padrão morfológico foliar entre as espécies, a pressão ambiental faz com que elas sofram alterações para garantir sobrevivência daquela espécie no habitat. Assim, nós visualizamos como as espécies respondem às diferenças ambientais com relação à disponibilidade de recursos através de sua distribuição em um gradiente ambiental. No presente estudo, o componente genérico foi incluído na análise. No estudo feito por Doyle e colaboradores (2007), eles apontam como considerar aspectos filogenéticos associados com fatores como a morfologia, os quais podem complementar um estudo, trazendo informações mais consistentes. Porém, o peso seco, peso saturado, conteúdo de massa foliar seca e a espessura foliar, podem ser na verdade elementos de respostas para subsidiar esses atributos morfológicos.

Como já supracitado neste estudo, pesquisamos em três habitats topográficos com diferenças estruturais, as quais refletem nas espécies que moldam a comunidade e nas estruturas morfológicas que elas possuem. A estratégia das espécies em termos de captação desses recursos é que determina sua sobrevivência. Num estudo comparativo realizado por Funk e Vitousek (2007), eles estudaram como a eficiência dos atributos foliares das

plantas influenciam a sua permanência no habitat, e como a abundância dos recursos podem ser um filtro ambiental para as espécies de plantas. Pela Tabela 1, podemos ver onde as espécies do nosso estudo ocorrem e observar que o lugar onde mais as espécies coocorrem é na zona de baixada onde se tem uma disponibilidade de recursos maior e quando chegamos os atributos vemos que a variação morfológica é muito mais plástica nessa área. Essa variação morfológica vai diminuindo ao longo do gradiente, bem como os recursos disponíveis. De acordo com Sierget e colaboradores (2016), o recurso disponível no topo e no inclinado é lixiviado para zona de baixada, logo temos diferentes habitats moldados por diferentes teores de recurso caracterizando a comunidade de plantas local da Reserva de Mata das Flores. Esses aspectos do ambiente demonstram as estratégias de sobrevivência das plantas. Pierce e colaboradores (2012) constataram que atributos foliares podem evidenciar elementos pelos quais as plantas estrategicamente melhoram seu *fitness* para permanecer naquele local através da sua variação média. Isso foi evidenciado neste estudo e discutido através dos atributos como a área específica foliar, diâmetro do pecíolo, turgescência e comprimento da nervura e os elementos de resposta desses atributos: peso seco, peso saturado, conteúdo de massa foliar e espessura foliar.

5. CONCLUSÕES

Neste trabalho, pudemos concluir que pares congêneros de Rubiaceae não são necessariamente, mais semelhantes entre si em relação aos pares não congêneros. Pares congêneros raramente apresentaram similares entre si. Contudo, o ambiente funcionou como filtro ambiental selecionando as espécies e sua distribuição dentro do gradiente topográfico. Pares não congêneros, porém, foram de atributos semelhantes. O ambiente exerceu um efeito maior na morfologia foliar e nos tipos de espécies que vão coocorrer. Logo, a disponibilidade de recursos presentes no solo como água e nutrientes, características da microbiota e serrapilheira podem influenciar na comunidade vegetal existente. Embora esse estudo não tenha avaliado diretamente as questões anteriormente citadas, vemos o efeito desses fatores através da diferença topográfica como habitat sob a morfologia foliar da planta.

6. REFERÊNCIAS

(Normas da revista *Plant, Cell and Environment*)

- Abrams M. D. & Kubiske M. E. (1990) Leaf structural characteristics of 31 Hardwood and conifer treespecies in central Wisconsin: Influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology and Management*, 31, 245-253.
- Aerts R. & Chapin III F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. In *Advances in ecological research* ,Vol. 30, 1-67. Academic Press.
- Aiba S. I., Kitayama K. & Takyu M. (2004) Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 174, 147-161.
- Andersson L. & Rova J. H. E. (1999) The rps 16 intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 214, 161-186.
- Anderson M. J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Anten N. P. R. (2005) Optimal photosynthetic characteristics of individual plant in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany*, 95, 495-506.
- Anderson M. J., Ellingsen K. E. & McArdle B. H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity.. *Ecology Letters*, 9, 683-693.
- Barcelar E. A., Correi C. M., Moutinho-Pereira J. M., Gonçalves B. C., Lopes J. I. & Torres-Pereira J. M. G.(2004) Sclerophylly and leaf anatomical traits of five Field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology*, 24, 233-239.

- Béltran E., Valiente-Banuet A. & Verdú M. (2012) Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of Botany*, 110, 1369-1376.
- Boeger R. M. & Wisniewski, C. (2003) Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica.*, 1, 61-72.
- Brodrribb T. J. & Holbrook N. M. (2003) Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist* 158, 295–303.
- Brodrribb T. J. & Holbrook N. M.(2004) Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant, Cell & Environment* 27, 820–827.
- Brodrribb T. J., Field T. T. & Jordan G.J.(2007) Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology* 144, 1889-1898
- Bremer B., Andreasen K. & Olsson D. (1995) Subfamilial and tribal relationships in the Rubiaceae based on rbcL sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 3, 383-397.
- Bremer B., Jansen R. K., Oxelman B., Backlund M., Lantz H. & Kim, K. J. (1999) More characters or more taxa for a robust phylogeny--case study from the coffee family (Rubiaceae). *Systematic Biology* 48, 413–435.
- Bremer B. & Eriksson T. (2009) Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *International Journal of Plant Sciences*, 6, 766-793.
- Bloom A. J. (1985) Resource limitation in plants- an economic analogy. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 16, 363-92._

- Blonder B., Salinas N., Bentley L. P., Shenkin A., Porroa P. O. C., Tejeira Y. V., Violle C., Fyllas N. M., Goldsmith G. R., Martin R., Asner G. P., Enquist B. J. & Malhi Y. (2017) Predicting trait-environment relationships for vegetation networks along an Andes-Amazon elevation gradient. *Ecological Society of America*, 5, 1239-1255.
- Castro-Díez P., Villar-Salvador P., Pérez-Rontomé C., Martínez-Maestro M. & Montserrat-Martí G. (1997) Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus*(Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 11, 127-134.
- Coelho C. G., Mariath J. E. A. & Schenkel E. P. (2002) Population diversity on leaf morphology of Maté (*Ilex paraguariensis* A. St.-Hil., Aquifoliaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 1, 47-51.
- Cornwell W. K. & Ackerly D. D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109-126.
- Collet C., Ningre F., Barbeito I., Arnaud A. & Piboule A. (2014) Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. *Annals of Botany* 113, 711–719.
- Day M. E., Greenwood M. S. & White A. S. (2001) Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology*, 21, 1195-1204.
- Debussche M. & Thompson J.D. (2003) Habita differentiation between two closely related Mediterranean plant species, the endemic *Cyclamen balearicum* and the widespread *C. repandum*. *Acta Oecologica*, 24, 35-45.
- Dilcher D. L. (1974) Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*, 1, 1-157.

- Doyle J. A. & Endress P. K. (2000) Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data. *International Journal of Plant Sciences*, 161, 121-153.
- Doyle J. A. (2007) Systematic value and evolution of leaf architecture across the angiosperms in light of molecular phylogenetic analyses. *Courier Forshungsinsitut Senckenberg*, 258, 21-37.
- Ertan E. (2007) Variability in leaf and fruit morphology and in fruit composition of chestnuts (*Castanea sativa* Mill.) in the Nazilli region of Turkey. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54, 691-699.
- Ennahej M., Vadel A. M., Cochard H. & Khemira H. (2010) Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticulural Science and Biotechnology*, 85, 289-294.
- Funk J. I. & Vitousek P. M. (2007) Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Letters*, 446, 1079-1081.
- Givnish T. J. (1987) Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106, 131-160.
- Gerlach Jr. J. D. & Rice K. J. (2003) Testing life history correlates of invasiveness using congeneric plant species. *Ecological Applications*, 1, 167-179.
- Grassi G. & Bagnaresi U. (2001) Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 21, 959-967.
- Green D. S., Erickson J. E. & Kruger E. L. (2003) Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Mereorology*, 115, 163-171.

- Hernández E. I., Vilagrosa A., Pausas J. G. & Bellot J. (2010) Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207, 233-244.
- IEMA (Instituto Estadual do Meio Ambiente) (2017) Parque Estadual de Matas das Flores. Disponível em <<http://www.meioambiente.es.gov.br/default.asp?pagina=16706>>.
- Johansson M. E., & Keddy P. A. (1991). Intensity and asymmetry of competition between plant pairs of different degrees of similarity: an experimental study on two guilds of wetland plants. *Oikos*, 27-34.
- Kraft N. J. B., Adler, Peter B., Godoy O., James E. C., Fuller, S. & Levine, J. M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599.
- Landahl S., Herppich W. B., Herold B., Geyer m. & DeBaerdemaeker J. (2004) A comprehensive evaluation of interactions between produce elasticity and water status, *European Journal of Horticultural Science*, 69, 250-257
- Legendre P. & Legendre L. (2012). Complex ecological data sets. In *Developments in environmental modelling Elsevier*,. 24, 1-57.
- Loiselle B. A., Sork V. L., Nason J. & Graham C. (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82, 1420–1425.
- Lloret F. & Vilà M. (2003) Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 14, 387-398.
- Luber J., Tuler A. C., Torres F., Christ J. A., Guidoni-Martins K. G., Zanetti M., Hollunder R. K., Manhães V. C., Zorzanelli J. P. F., Mendonça E. S., Garbin M. L. & Carrijo T. T. (2016) Check List, 1,1-10.

- McClatchey W. (2002) From Polynesian healers to health food stores: changing perspectives of *Morinda citrifolia* (Rubiaceae). *Integrative Cancer Therapies* 1, 110–120.
- Miyamoto K., Suzuki E., Kohyama T., Seino T., Mirmanto E. & Simbolon H. (2003) Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath Forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 43-54.
- Mishra B. P., Tripathi O. P. & Laloo R. C. (2005) Community characteristics of a climax subtropical humid forest of Meghalaya and population of ten important tree species. *Tropical Ecology*, 46, 241-251.
- Oberbauer S. F. & Billings W. D. (1981) Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *Oecologia*, 50, 325-331.
- Oliveira-Filho A. T., Tameirão-Neto E., Carvalho W. A. C., Werneck M., Brina A. E., Vidal C. V., Rezende S. C. & Pereira J. A. A. (2005) Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de floresta atlântica sensu lato na região das Bacias do Leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguésia*, 87, 185-235.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E. & Wagner H. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pillar V. D. & Sosinski-Jr E. E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis, 14, 323-332.
- Pierce S., Brusa G., Sartori M. & Cerabolini B. E. L. (2012) Combined use of leaf size and economics traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous adaptive strategies. *Annals of Botany*, 1-7.
- Poorter H., Fiorani F., Pieruschka R., Wojciechowski T., Putten W. H., Killeyer M., Schurr U. & Postma J. (2016) Pampered inside, pestered outside?

Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. *New Phytologist*, 1-18.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rasband W. (2004) ImageJ: Image Process and Analysis in Java. Natl. Inst. of Health, Bethesda (MD).

Reich P. B., Walters M. B. & Ellsworth D. S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Society of America*, 62, 365-392.

Ryser P. & Lambers H. (1995) Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow –growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170, 251-265.

Saliendra N., Sperry J. & Comstock J. (1995) Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta* 196, 357–366.

Sack L., Tyree M. T. & Holbrook N. M.(2005) Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist* 167, 403–413.

Savage J. A. & Cavender-Bares J. M.(2011) Contrasting drought survival strategies of sympatric willows (genus: *Salix*): Consequences for coexistence and habitat specialization. *Tree Physiology* 31, 604–614.

Savage J. A. & Cavender-Bares J. M.(2011) Contrasting drought survival strategies of sympatric willows (genus: *Salix*): Consequences for coexistence and habitat specialization. *Tree Physiology* 31, 604–614.

- Scherrer D. & Korner C. (2011) Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, 38, 406-416.
- Sobrado M. A. (1997) Hydraulic conductance and water potential differences inside leaves of tropical evergreen and deciduous species. *Biologia Plantarum* 40, 633–637 .
- Sedio B. E., Wright S. J. & Dick C. W. (2012) Trait evolution and the coexistence of a species swarm in the tropical forest understorey. *Journal of Ecology*, 100, 1183-1193.
- Sisó S., Camarero J. J., Gil-Pelegrín E. (2001) Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees*, 15, 341-345.
- Silva R. R. & Brandão (2010) Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80, 107-124.
- Siegert C. M., Levia D. F., Hudson S. A., Dowtin, A. L., Zhang F., & Mitchell M. J. (2016). Small-scale topographic variability influences tree species distribution and canopy throughfall partitioning in a temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 359, 109-117.
- Tomlinson P. B. (1987) Architecture of Tropical Plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 18, 1–21.**
- Valladares F., Gianoli E. & Gómez . M. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749-763.
- Watson D. J. (1947) Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in the net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, 41, 41-76.

- Wahl S., Ryser P. & Edwards P. J. (2001) Phenotypic plasticity of grass root anatomy in response to light intensity and nutrient supply. *Annals of Botany*, 88, 1071-1078.
- Witkowski E. T. F. & Lamont B. B. (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486-493.
- Wittmann F., Schongart J., Montero J.C., Motzer T., Junk W. J., Piedade T. F., Queiroz H. L. & Worbes M. (2006) *Journal of Biogeography*, 33, 1334-1347.