

Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Disciplina: NT238 – Ecologia de Populações de Plantas

Triângulo de Grime vs. triângulo demográfico: qual a melhor forma de agrupar espécies com histórias de vida semelhante?

Aluno: Maurício Bonesso Sampaio

Professor: Flavio Antonio Maës dos Santos

Dezembro de 2009

TRIÂNGULO DE GRIME

Grime (1974, 1977) propôs três estratégias que as espécies de plantas poderiam possuir para ocupar diferentes ambientes: competição (C), tolerância ao estresse (S) ou ruderal (R). Para chegar nessas estratégias, ele partiu da observação de que existem duas categorias de fatores que limitam a biomassa das plantas:

- 1 – Estresse, que consiste das condições que restringem o crescimento, como por exemplo, restrições de luz, água, nutrientes e condições sub-ótimas de temperatura;
- 2 – Distúrbios, que são associados com a destruição parcial ou total da biomassa da planta causada pela atividade de herbívoros, patógenos, atividades humanas, vento, geadas, dessecação, erosão no solo, fogo, etc.

A combinação de intensidades altas e baixas dessas duas categorias de fatores externos possibilita somente três condições que são viáveis como habitats para plantas (Tabela 1). Em um ambiente sujeito a forte distúrbio, o estresse severo impediria o re-estabelecimento da vegetação e, portanto, nessas condições nenhuma estratégia seria viável. Cada um dos três habitats viáveis está associado à evolução de um tipo distinto de estratégia que são extremos de um continuum.

Tabela 1: Base para a evolução de três estratégias em plantas vasculares.

Intensidade de distúrbio	Intensidade de estresse	
	Baixa	Alta
Baixa	Estratégia competitiva	Estratégia de tolerância ao estresse
Alta	Estratégia ruderal	Nenhuma estratégia viável

Embora a competição, principalmente por água e nutrientes, não seja restrita a habitats produtivos, ou seja, onde há baixa intensidade de estresse e baixa intensidade de distúrbios, sua importância em habitats não produtivos é pequena em relação aos impactos diretos sobre as plantas provocados pelos fatores que causam a infertilidade no ambiente. As plantas melhores competidoras compartilham algumas características como copa densa, espalhamento lateral tanto das raízes quanto da parte aérea e pequeno investimento em produção de sementes.

As espécies de plantas podem diferir na sua susceptibilidade a um determinado tipo de estresse. Assim, cada tipo e intensidade de estresse pode exercer um efeito diferente na composição de espécies de uma comunidade. O estresse severo pode eliminar as espécies melhor competidoras em detrimento das espécies mais tolerantes. Em locais cujo solo é pobre em nutrientes, as plantas mais frequentes apresentam algumas características similares, principalmente em relação à

morfologia das folhas (pequenas, estreitas e coriáceas), hábito sempreverde, com folhas de longa duração, baixa taxa de crescimento, não há sazonalidade no crescimento, baixa plasticidade fenotípica, baixa palatabilidade, entre outros.

Os distúrbios diferem em relação à seletividade, por exemplo, enquanto os herbívoros se restringem a determinadas espécies, outros distúrbios, como o fogo, influenciam todos os componentes da vegetação. A intensidade de um distúrbio está relacionada em parte à sua seletividade. Distúrbios brandos podem alterar o balanço entre espécies competitivas, enquanto que em ambientes sujeitos a distúrbios severos e frequentes, as espécies predominantes teriam ciclo de vida curto (geralmente anual), alto investimento em produção de sementes nos períodos favoráveis sendo as sementes de alta longevidade, que proporcionariam a sobrevivência nos períodos desfavoráveis.

Com sua teoria, Grime (1977) estendeu a idéia de estratégia de seleção r-K proposta inicialmente por MacArthur e Wilson (1967). As espécies estrategistas r, que são caracterizadas por um curto ciclo de vida e grande investimento em reprodução seriam análogas às espécies ruderais (R) de Grime. As espécies estrategistas K, caracterizadas por baixas taxas de crescimento e ciclo de vida longo seriam análogas às espécies tolerantes ao estresse (S) de Grime. Porém entre esses dois extremos existiriam muitas espécies que se enquadrariam ao longo de um gradiente de condições ambientais, conforme sugerido por Pianka (1970).

Grime assumiu que mesmo as suas três categorias ainda representam extremos de um continuum de estratégias que as plantas podem adotar em resposta às condições intermediárias entre competição, estresse e distúrbios e propôs o modelo triangular (Figura 1). Neste modelo além das estratégias primárias C, S e R, são propostas quatro estratégias secundárias:

- 1 - ruderal competidora (C-R), que são frequentes em ambientes de baixo estresse e competição, mas sujeitas a níveis intermediários de distúrbios;
- 2 - competidora tolerante ao estresse (C-S), que ocorre em condições não perturbadas, mas com nível intermediário de estresse;
- 3 - ruderais tolerantes ao estresse (S-R), ocorrem em habitats com estresse moderado e sujeitos a pequenos distúrbios;
- 4 - plantas C-S-R, plantas que ocorrem em habitats sujeitos à competição moderada, perturbação e estresse.

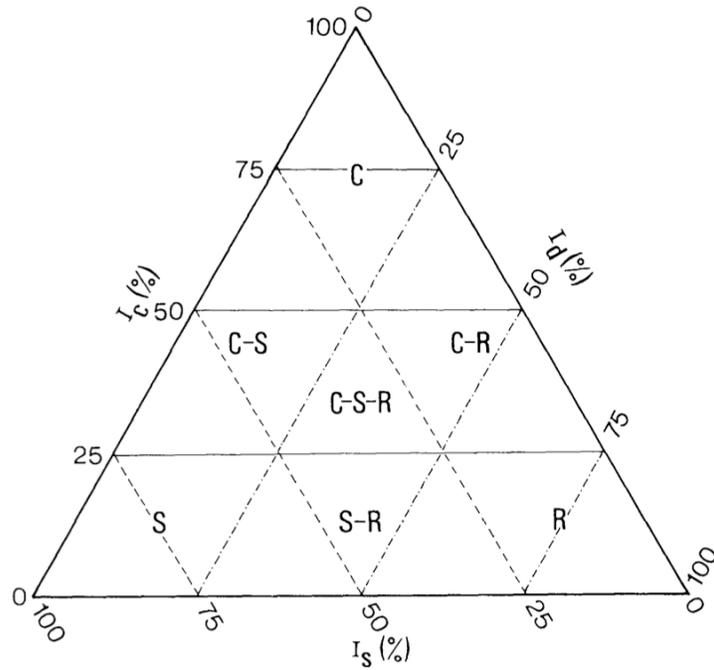


Figura 1: Triângulo de Grime que descreve os vários pontos de equilíbrio entre as estratégias de competição (C), tolerância ao estresse (S) e ruderal (R), onde I_c é a importância relativa da competição, I_s é a importância relativa do estresse e I_r é a importância relativa dos distúrbios.

Espécies de diferentes grupos taxonômicos ou formas de vida podem ocupar diferentes posições no triângulo de Grime (Figura 2), sendo que estratégias ruderais compreendem um grupo bastante homogêneo de plantas efêmeras e com histórias de vida bastante semelhante, composto principalmente por ervas anuais, as competidoras incluem uma ampla gama de histórias de vida, desde ervas perenes até arbustos e árvores. A classificação das espécies em estratégias seria feita utilizando-se uma chave dicotômica (Grime 1984; Tabela 2).

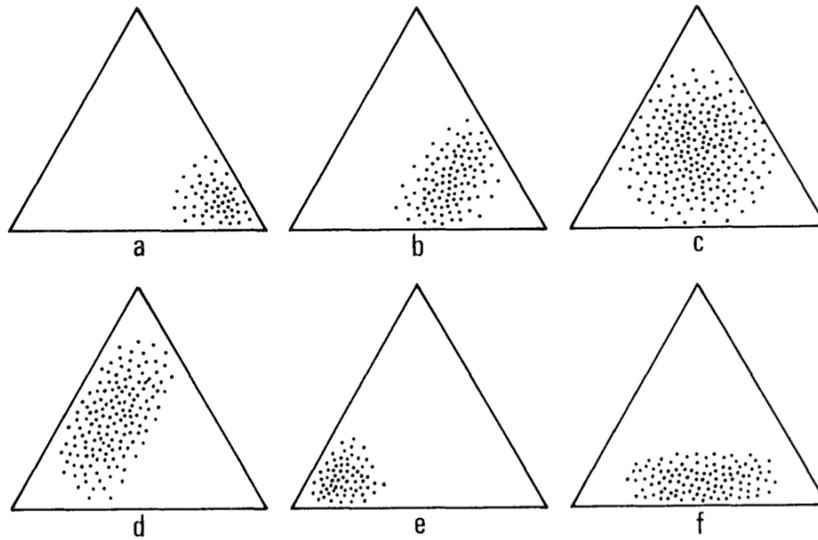


Figura 2: Posição no triângulo de Grime de ervas anuais (a), ervas bianuais (b), ervas perenes e pteridófitas (c), árvores e arbustos (d), líquens (e) e briófitas (f).

Tabela 2: Chave dicotômica proposta por Grime (1984) para classificar as espécies nas diferentes estratégias: R ruderal; C-R ruderal competidora; S-R ruderal tolerante ao estresse; C competidora; C-S-R competidoras em ambiente sujeito ao estresse e distúrbios; C-S competidora tolerante ao estresse e; S tolerante ao estresse.

Annuals and monocarpic perennials	
Annuals	
Fast growing	
Precocious flowering	R
Delayed flowering	CR
Slow growing	SR
Monocarpic perennials	
Fast growing	CR
Slow growing	SR
Perennials	
Spring flowering	SR
All other plants	
Rapid leaf turnover	
Rapid shoot proliferation	CR
Shoots not proliferating rapidly	
Shoots tall and laterally extensive	C
Shoots short or creeping	CSR
Slow leaf turnover	
Shoots tall and laterally extensive	CS
Shoots short or crowded	S

A utilização de variáveis quantitativas para classificar as espécies foi implementada por Grime *et al.* (1997). Em seu estudo foram analisadas 67 variáveis de características morfológicas,

fisiológicas e nutricionais, cuja maioria foi medida em laboratórios, para 34 espécies que ocorrem na Inglaterra. Utilizando uma análise de componentes principais (PCA) detectaram a ordenação no espaço definido pelo primeiro e terceiro eixo análogo à ordenação das espécies no triângulo de Grime (Figura 3). O eixo 1 representou a variação na história de vida das espécies em função da intensidade de estresse causado por déficit de nutrientes e separou as espécies de crescimento rápido de ambientes férteis, das espécies de crescimento lento de ambientes sujeitos ao estresse. O eixo 3 separou as espécies anuais características da estratégia ruderal, das espécies perenes que apresentam a estratégia de competição (Figura 3).

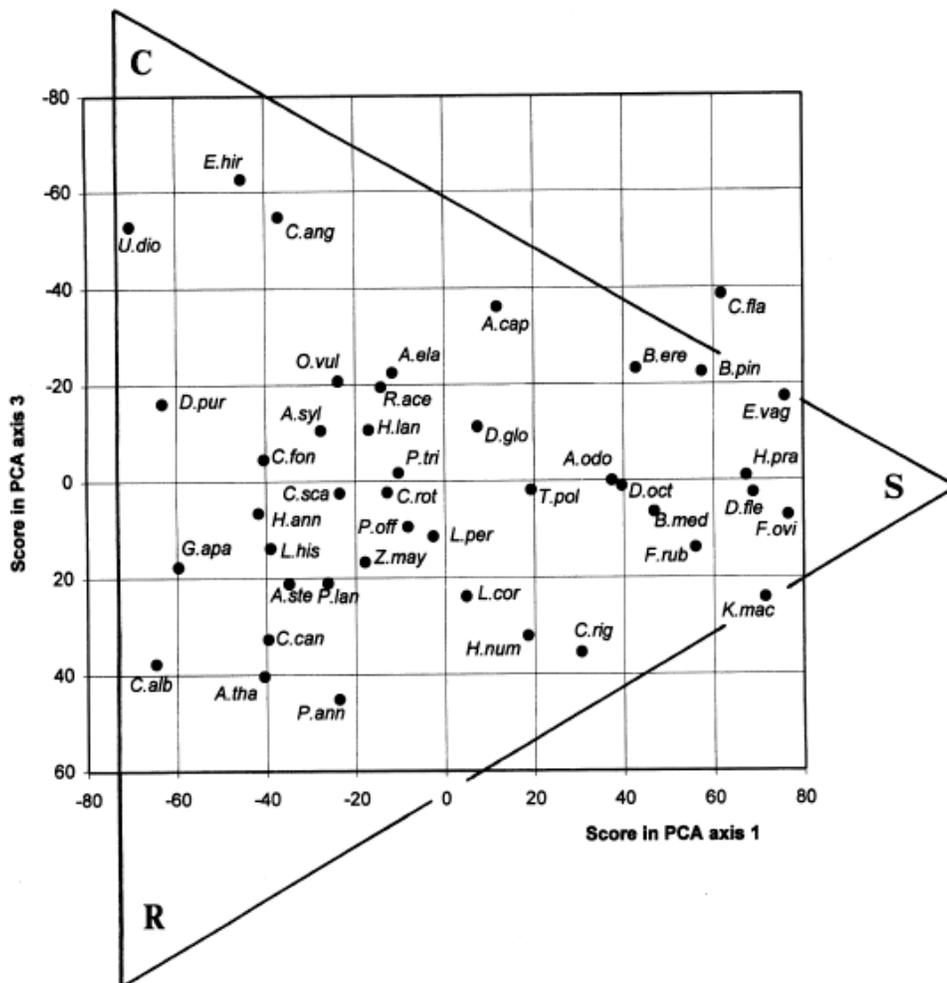


Figura 3: Posição das espécies nos eixos 1 e 3 da PCA sobreposto ao triângulo de Grime, com as estratégias C, S e R.

Um exemplo da aplicação do triângulo de Grime é o estudo de Bonham *et al.* (1991), cujo objetivo era classificar as estratégias de três subespécies de *Artemisia tridentata* na bacia Piceance,

Colorado – EUA. As subespécies ocorrem espacialmente segregadas em um gradiente altitudinal e os habitats de cada subespécie diferem em precipitação, fertilidade, profundidade e umidade do solo. Como possuem morfologia e história de vida bastante similar, os autores classificaram a estratégia das subespécies baseado nas estratégias das espécies associadas das comunidades de plantas onde cada uma ocorre. Além disso, utilizaram dados de cobertura das espécies de cada comunidade, textura, fertilidade do solo e altitude para entender os fatores ambientais que promovem o estresse e os distúrbios. A comunidade associada à *A. tridentata tridentata* foi classificada mais próxima do vértice de espécies ruderais no triângulo de Grime (Figura 4). Essa subespécie ocorre na parte mais baixa do gradiente altitudinal e é sujeita ao pastejo de animais domésticos e também a enxurradas de um córrego. *A. tridentata wyomingensis* ocorre em altitudes intermediárias e foi classificada mais próxima da área de tolerantes ao estresse (Figura 4), possivelmente devido ao solo nesse habitat ter grande proporção de silte e as plantas sofrerem estresse hídrico mais facilmente. *A. tridentata vaseyana* ocorre nas maiores altitudes e foi classificada mais próxima da estratégia de competidoras (Figura 4), possivelmente causado por menor estresse e intensidade de distúrbios, que favorece as espécies competidoras.

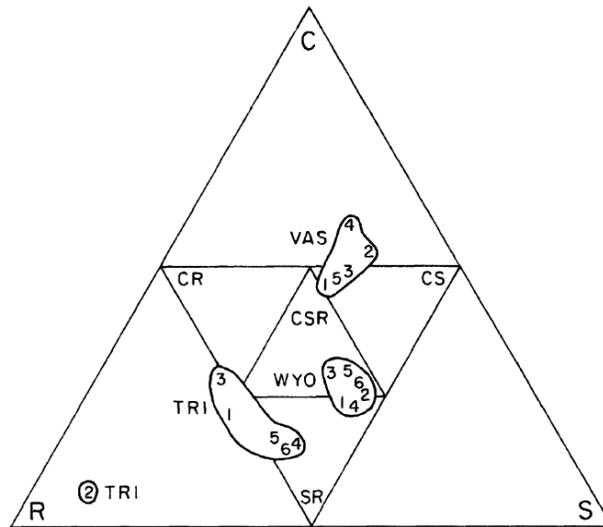


Figura 4: Ordenação dos valores de cobertura da comunidade no modelo triangular de Grime. TRI = *Artemisia tridentata tridentata*; VAS = *Artemisia tridentata vaseyana*; WYO = *Artemisia tridentata wyomingensis*. Os números referem-se aos transectos utilizados para a amostragem de cada comunidade.

As estratégias de crescimento de Grime têm sido bastante usadas também como uma forma de classificar as plantas em grupos funcionais e assim, avaliar a influência de processos ecossistêmicos nesses grupos e extrapolar os resultados para a vegetação como um todo. P'yankov e Ivanov (2000) testaram a eficiência do modelo de Grime para formar grupos funcionais de espécies. Neste estudo foram utilizadas 35 espécies que ocorrem na zona Boreal nas montanhas Urais da Rússia. Cada espécie foi classificada de acordo com Grime *et al.* (1988) em três grupos, sendo 11 competidoras, 14 ruderais e 10 tolerantes ao estresse. Foram também realizadas medições de alocação de biomassa, área foliar, peso total, razão de massa foliar (LMR), razão de massa de raízes (KMR), razão de massa de caule (SMR), razão de massa de órgãos reprodutivos e gemas (GMR), área foliar específica (SLA) e razão de área foliar (LAR) em 5 a 10 indivíduos adultos de cada espécie. Os parâmetros foram utilizados para verificar se existe uma separação entre grupos utilizando-se uma função discriminante. Os grupos foram relativamente diferentes, sendo que as espécies ruderais foram mais distintas do que as tolerantes ao estresse e competidoras (Figura 5). Essa diferença refletiu principalmente os resultados de alocação de biomassa entre os diferentes grupos, sendo que novamente ruderais foram mais distintas do que as tolerantes ao estresse e competidoras (Figura 6).

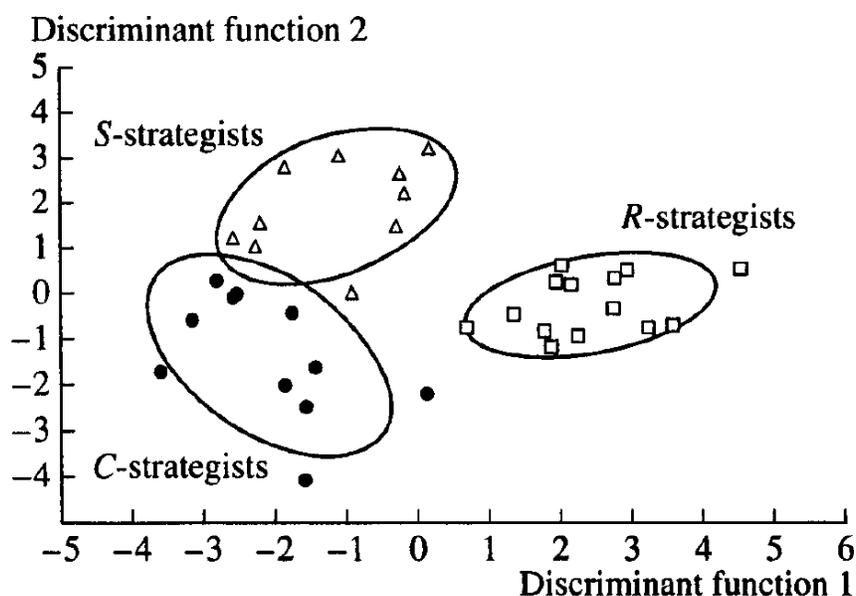


Figura 5: Análise discriminante para 35 espécies classificadas em três tipos de estratégia de acordo com Grime, com relação aos parâmetros morfológicos e fisiológicos das espécies.

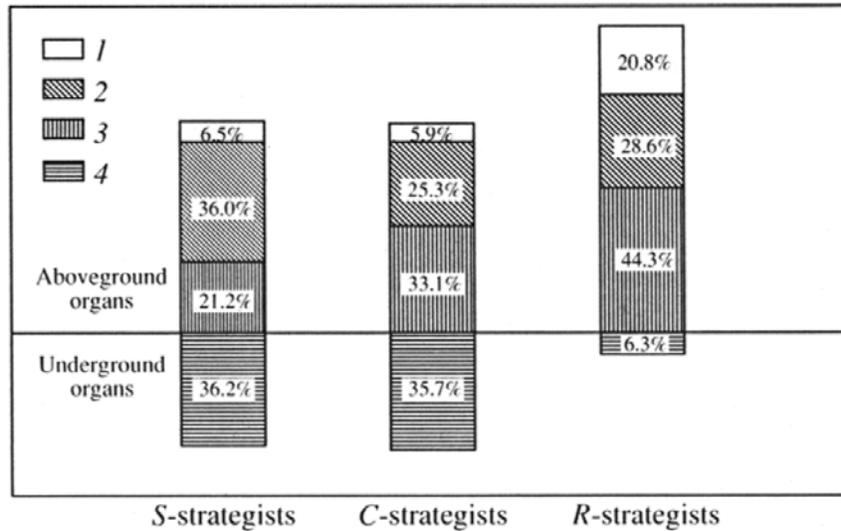


Figura 6: Alocação de biomassa para órgãos reprodutivos e gemas (1), folhas (2), caule (3) e raízes (4), para 35 espécies classificadas de acordo com as três estratégias primárias propostas por Grime.

O triângulo de Grime foi usado por Willey e Wilkins (2008) para estabelecer grupos funcionais. Nesse estudo foram usados dados da literatura para avaliar como as plantas de diferentes estratégias são influenciadas pela toxidez por cobalto (Co). A absorção de poluentes inorgânicos foi diferente entre as plantas de diferentes estratégias, sendo que as tolerantes ao estresse foram as que tiveram maior capacidade de absorver poluentes, enquanto que as plantas competidoras tenderam a acumular menos nutrientes e investir mais em crescimento (Figura 7).

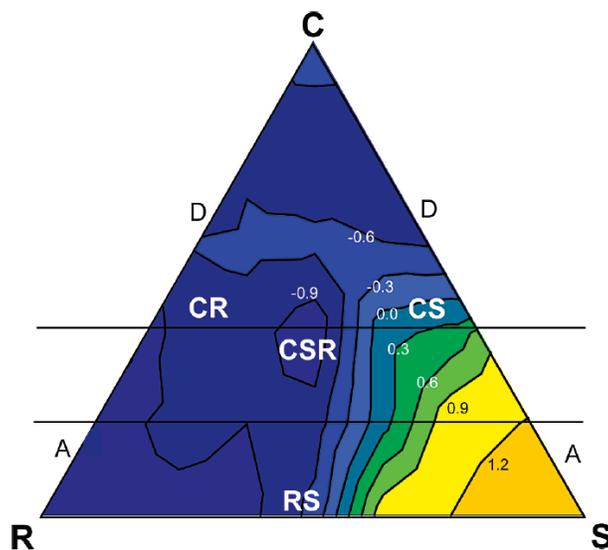


Figura 7: Concentração média estimada ($\mu\text{g/g}$) de cobalto em 26 espécies de plantas classificadas de acordo com as estratégias de Grime. Espécies na zona A tendem a acumular os nutrientes, enquanto que as espécies na zona D tendem a investir os nutrientes em crescimento.

Apesar de ser bastante utilizado até hoje, por mais de 35 anos desde que foi proposto, o modelo de Grime recebeu algumas críticas (Loehle 1988; Silvertown *et al.* 1992; Wilson e Lee 2000):

1 – muitos fatores podem promover estresse nas plantas e cada espécie responde de forma diferente a esses fatores;

2 – para plotar uma espécie no triângulo a soma do valor da intensidade de cada variável (competição, estresse e distúrbio) precisa ser igual à unidade. Para que isso ocorra é necessário relativizar as variáveis, o que implica em perda e distorção das informações;

3 – apenas os estádios finais do ciclo de vida são considerados para classificar as espécies nas estratégias e os estádios iniciais são ignorados.

TRIÂNGULO DEMOGRÁFICO

Como tentativa de minimizar alguns desses problemas, Silvertown *et al.* (1992, 1993, 1996) uniram as características demográficas de todo o ciclo de vida das espécies à história de vida e propuseram um triângulo demográfico baseado na fecundidade (F), crescimento (G) e sobrevivência (L) dos indivíduos de uma população. De acordo com esta abordagem, as espécies melhor competidoras teriam maior investimento em crescimento ($C \approx G$), aquelas mais tolerantes ao estresse investiriam em sobrevivência ($S \approx L$), enquanto que as ruderais seriam mais eficientes na fecundidade ($R \approx F$). Porém o triângulo demográfico de Silvertown teve resultados bastante diferentes do triângulo de Grime, para a maior parte das espécies avaliadas Silvertown *et al.* (1992).

As contribuições relativas de F, G e L podem ser facilmente calculadas para qualquer população cujos dados demográficos estão disponíveis. F, G e L são obtidos da matriz de elasticidade (e_{ij}) através de análise matricial a partir da matriz de transição (a_{ij}) (Caswell 2001). A análise de elasticidade indica o efeito proporcional na taxa de crescimento populacional (λ) de pequenas mudanças nos parâmetros demográficos de uma população (Caswell 2001). Como os valores de elasticidade são proporcionais, as contribuições de F, G e L são complementares, ou seja, a soma é sempre igual à unidade. Assim, na diagonal principal de uma matriz hipotética (Figura 8) estão os valores de elasticidade de λ à sobrevivência e permanência em um mesmo estágio (região 5 da matriz). Nas duas primeiras linhas da matriz, à direita da diagonal principal, estão os valores de fecundidade (regiões 1 e 2). As taxas de reprodução vegetativa estão na região 3 da matriz, a retrogressão à um estágio anterior está na região 4, enquanto que as contribuições das taxas de transição de estádios menores para maiores estão abaixo da diagonal principal (região 6). A

contribuição da fecundidade (F) é igual à soma das elasticidades nas células das regiões 1 e 2 da matriz. A contribuição da sobrevivência (L) é igual à soma das elasticidades nas regiões 4 e 5, enquanto que a contribuição do crescimento (G) é igual à soma da elasticidade das regiões 3 e 6 da matriz (Figura 8).

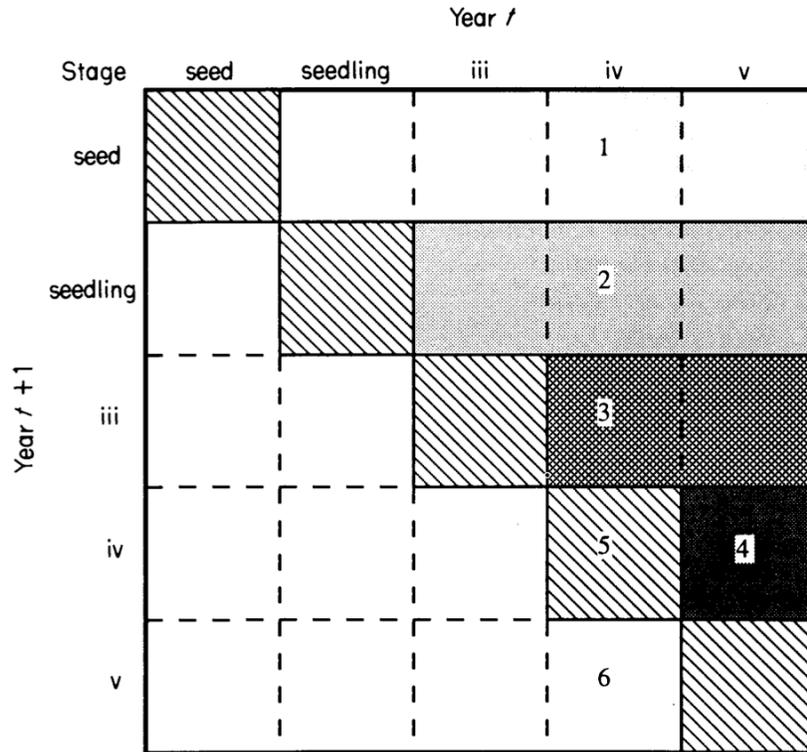


Figura 8: Matriz de elasticidade para uma população classificada em cinco estádios mostrando os seis compartimentos que compõem as contribuições de F, G e L.

As elasticidades de F, G e L de uma população podem ser plotadas em um triângulo demográfico similar ao proposto por Grime (Figura 9). Silvertown *et al.* (1996) plotaram no triângulo 86 espécies de diferentes histórias de vida, cujos dados demográficos eram conhecidos e separaram as espécies em quatro grupos: ervas perenes semélparas, ervas iteróparas de habitats abertos, ervas iteróparas de habitats florestais, plantas lenhosas e árvores (Figura 9). Cada um dos grupos de plantas ocupou uma área diferente no triângulo demográfico, sendo que ervas deveriam investir mais em fecundidade e crescimento para ter um crescimento no tamanho da população em relação à árvores e arbustos que deveriam investir muito em sobrevivência para aumentar a taxa de crescimento populacional.

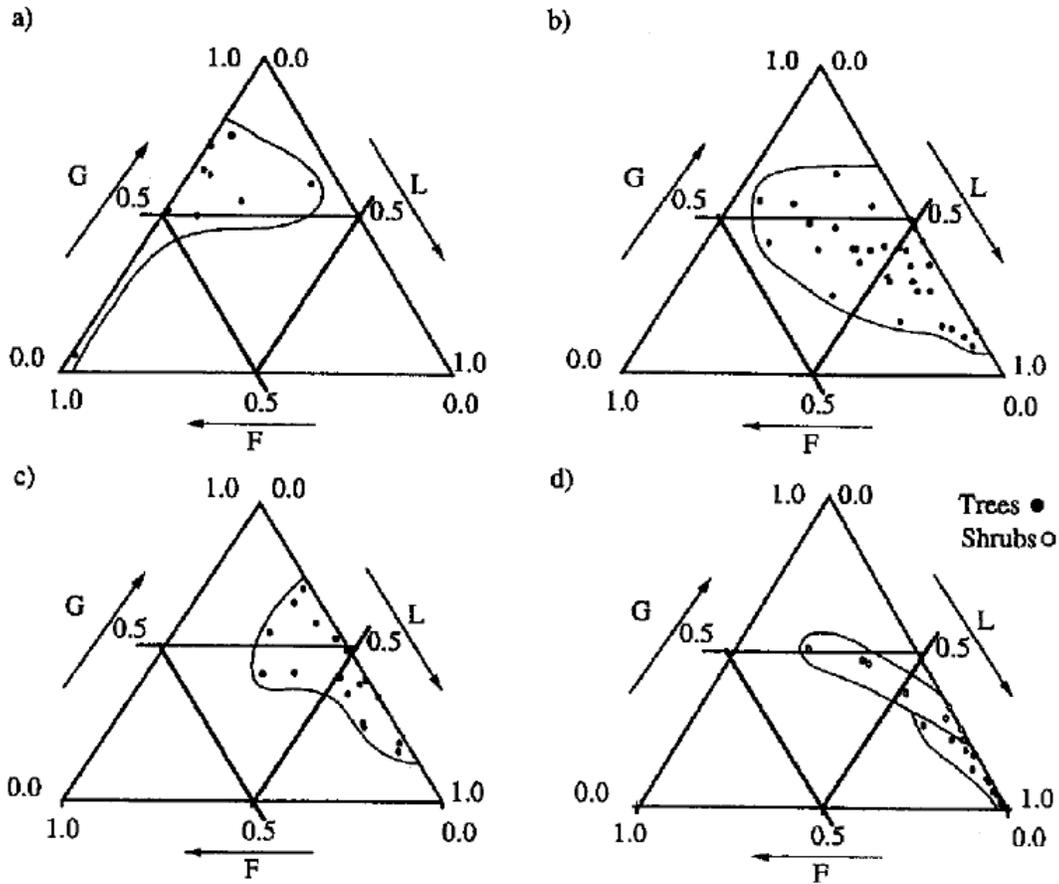


Figura 9: Triângulo demográfico com a representação da posição de 84 espécies de plantas, sendo 10 ervas perenes semélparas (a), 32 ervas iteróparas de habitats abertos (b), 18 ervas iteróparas de habitats florestais (c), 24 plantas lenhosas, 8 arbustos e 16 árvores (d).

As populações com taxas de crescimento altas são aquelas que possuem elasticidade intermediária nas taxas de crescimento e fecundidade e mínima para a sobrevivência, que é característico de ervas iteróparas de habitats abertos. As populações de espécies arbóreas, que possuem alta elasticidade das taxas de sobrevivência e baixa elasticidade em crescimento e fecundidade, tendem a apresentar populações em equilíbrio (Figura 10a). O valor reprodutivo líquido é maior para as populações que ocupam a posição central do triângulo, ocupada por ervas e arbustos, enquanto que as populações que ocupam os extremos do triângulo tendem a apresentar menor valor reprodutivo líquido (Figura 10b).

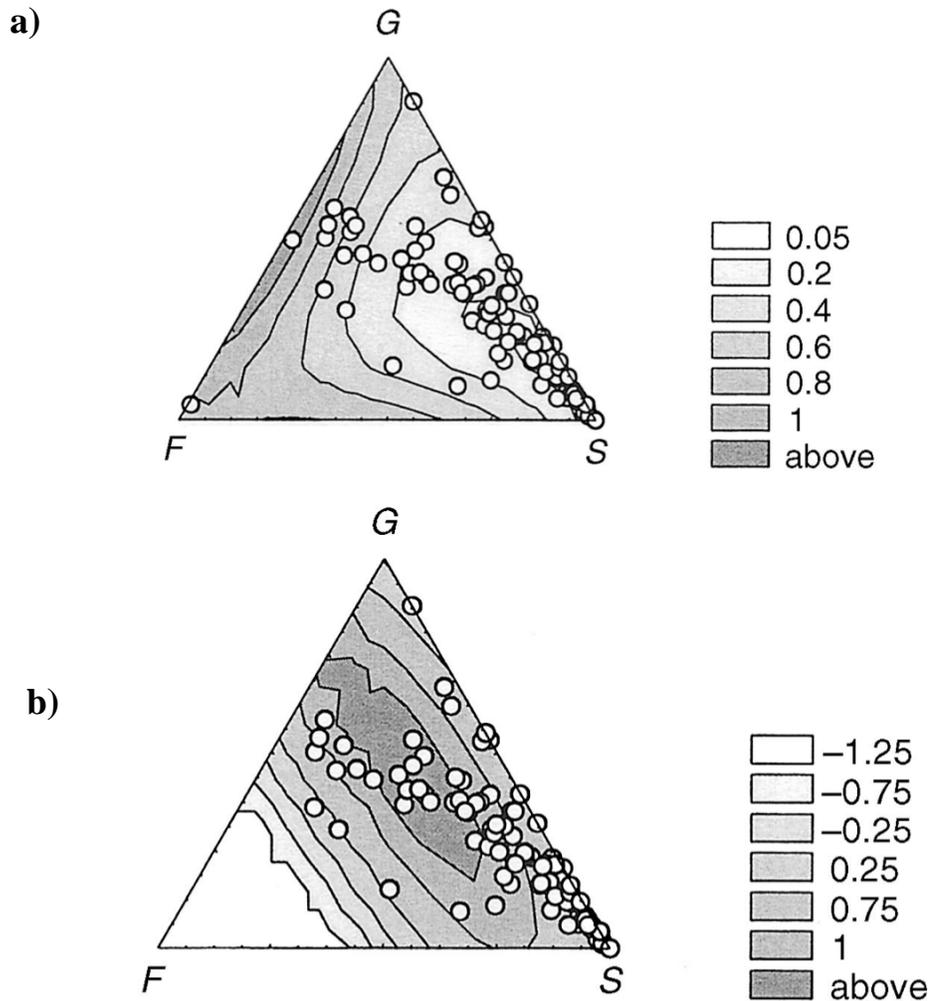


Figura 10: Variação na taxa intrínseca de crescimento populacional (r) (a) e na taxa reprodutiva líquida (em escala logarítmica) para 102 espécies de plantas de diferentes histórias de vida.

O triângulo demográfico pode também ser interpretado como um gradiente de sucessão (Figura 11), onde as plantas pioneiras teriam maior investimento em fecundidade e crescimento, enquanto que as espécies clímax teriam maior investimento em sobrevivência. Marcante *et al.* (2009) avaliaram a influência de um gradiente sucessional na dinâmica populacional de quatro espécies de ervas perenes nos Alpes Austríacos, sendo uma pioneira, uma sucessional inicial, outra sucessional tardia e a última indiferente ao gradiente sucessional. Apesar disso, todas as populações das quatro espécies se concentraram em uma pequena porção do triângulo demográfico (Figura 12), caracterizada por alta contribuição da sobrevivência e baixa contribuição de fecundidade, que seria esperado para espécies arbustivas e arbóreas (Figura 9d) em uma comunidade clímax (Figura 11) e não para espécies de ervas perenes que deveria ocupar a região indicada na Figura 9a. Portanto, o modelo proposto por Silvertown *et al.* (1996) não se ajusta aos resultados. Duas possibilidades para

isso são: (i) mesmo o hábitat em sucessão pioneira nos Alpes pode estar em um estágio sucessional mais avançado do que o considerado por Silvertown *et al.* (1996); (ii) as condições nos Alpes são muito restritivas ao recrutamento de plântulas, e assim, mesmo as espécies pioneiras desse hábitat teriam baixo investimento em fecundidade.

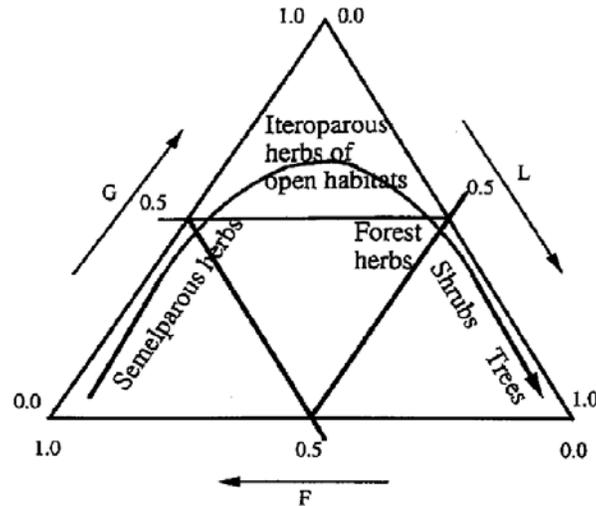


Figura 11: Relação sucessional hipotética dos grupos funcionais de plantas, desde ervas semélparas, que seriam mais frequentes em locais de sucessão pioneira, até árvores e arbustos, que seria a forma de vida mais característica de comunidades clímax.

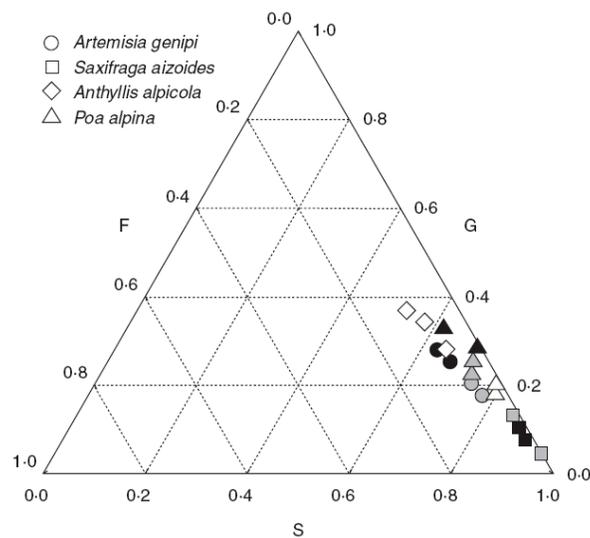


Figura 12: Posição no triângulo demográfico de 18 populações de quatro espécies de ervas perenes em três estágios sucessionais, sendo preto para o estágio pioneiro, cinza para o estágio sucessional inicial e branco para o estágio sucessional tardio. *Saxifraga aizoides* é uma espécie pioneira, *Artemisia genipi* é sucessional inicial, *Anthyllis alpicola* é tardia, enquanto que *Poa alpina* é generalista.

O triângulo demográfico poderia funcionar também para representar o comportamento de populações de uma mesma espécie sujeitas a diferentes condições. Silva Matos *et al.* (1999) avaliaram o efeito da dependência da densidade na dinâmica populacional de palmiteiro (*Euterpe edulis*) na mata de Santa Genebra, Campinas-SP. Eles fizeram uma simulação para verificar o que aconteceria com a elasticidade caso a densidade de plântulas variasse na população. Encontraram uma maior contribuição do crescimento e da fecundidade para populações com baixa densidade de plântulas, enquanto que em alta densidade a contribuição para λ foi quase totalmente da sobrevivência de indivíduos adultos (Figura 13). Isso aconteceu, pois a mortalidade de adultos determinou a aberturas de clareiras que possibilitaram o crescimento de plântulas. Assim, quando os adultos morrem a contribuição da sobrevivência diminui e aumenta a contribuição da fecundidade e crescimento.

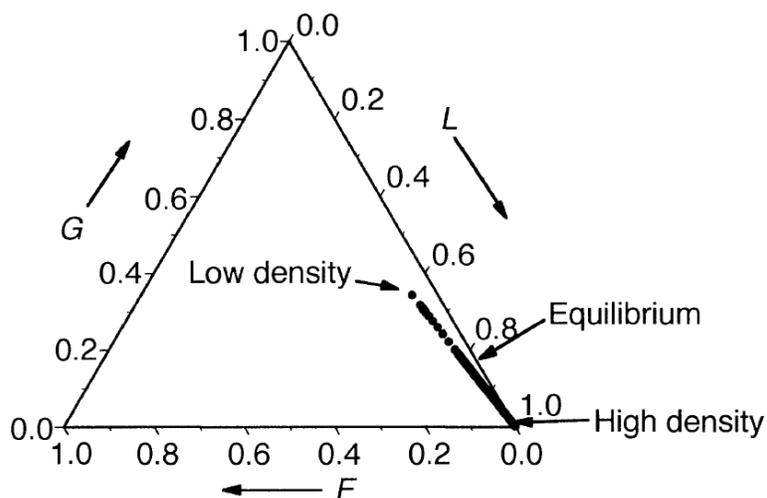


Figura 13: Triângulo demográfico para populações simuladas contendo diferentes densidades de plântulas de palmiteiro (*Euterpe edulis*) na mata de Santa Genebra, Campinas-SP.

O modelo do triângulo demográfico serviria ainda para verificar a influência da variação anual das condições ambientais no comportamento de uma população. A dinâmica de uma população do arbusto *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* foi acompanhada no sudeste do deserto de Chihuahuan, México, durante quatro períodos anuais entre 1994 e 1998 e as elasticidades foram plotadas no triângulo demográfico. Entre 1994 e 1996, que foi um período úmido, a população teve dinâmica semelhante a espécies arbustivo-arbóreas, enquanto que entre 1996 e 1998, quando a precipitação foi menor, a espécie teve um comportamento semelhante à ervas de habitats florestais (Figura 14 e 9) (Golubov *et al.* 1999).

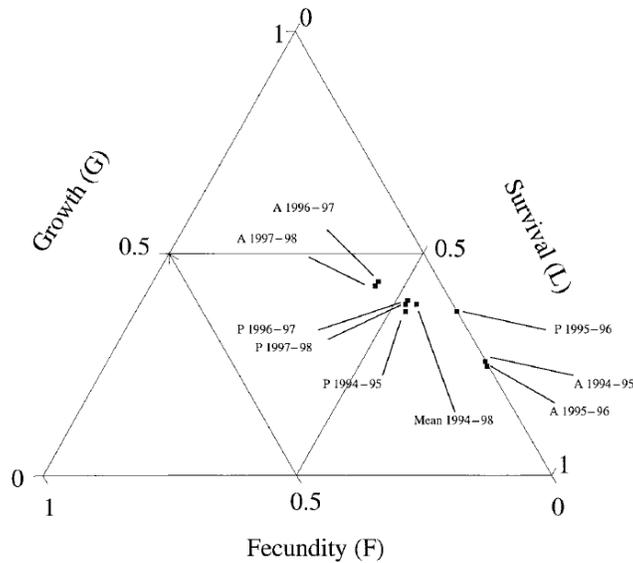


Figura 14: Posições de uma população do arbusto *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* no sudeste do deserto de Chihuahuan, avaliada em quatro períodos anuais entre 1994 e 1998 (A), média de todo o período amostral e projeções a partir de uma matriz periódica (P).

Tanto o triângulo demográfico quanto o triângulo de Grime podem ser usados para entender como que grupos de espécies de histórias de vida semelhantes podem ser influenciadas por processos ecossistêmicos. O triângulo demográfico usa a elasticidade das taxas vitais e assim, resume informações sobre a história de vida, demografia e processos em nível de populações, incluindo todos os indivíduos da população, mas também pode ajudar a entender mecanismos de montagem de comunidades, principalmente relacionados à sucessão (Franco e Silvertown 2004). O triângulo de Grime é uma ferramenta bastante útil para classificar as plantas em grupos funcionais de acordo com estratégias ecológicas. Serve pouco para entender os processos em nível de populações, pois agrega informações somente dos indivíduos adultos das espécies. Porém, tem sido uma ferramenta bastante utilizada para entender como os processos ecossistêmicos poderiam influenciar uma comunidade, enquanto que o triângulo demográfico tem sido pouco utilizado para este fim.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

Bonham, C. D.; Cottrell, T. R.; Mitchell, J. E. 1991. Inferences for life history strategies of *Artemisia tridentata* subspecies. *Journal of Vegetation Science* 2:339-344.

- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA.
- Franco, M.; Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85(2):531-538.
- Golubov, J.; Mandujano, M. C.; Franco, M.; Montaña, C.; Eguiarte, L. E.; Lopez-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* 87:965-962.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111(982):1169-1194.
- Grime, J. P. 1984. The ecology of species, families and communities of the contemporary British flora. *New Phytologist* 98:15-33.
- Grime, J. P.; Hodson, J. G.; Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*, London: Unwin Hyman.
- Grime, J. P.; Thompson, K.; Hunt, R.; Hodgson, J. G.; Cornelissen, J. H. C.; Rorison, I. H.; Hendry, G. A. F.; Ashenden, T. W.; Askew, A. P.; Band, S. R.; Booth, R. E.; Bossard, C. C.; Campbell, B. D.; Cooper, J. E. L.; Davison, A. W.; Gupta, P. L.; Hall, W.; Hand, D. W.; Hannah, M. A.; Hillier, S. H.; Hodgkinson, D. J.; Jalili, A.; Liu, Z.; Mackey, J. M. L.; Matthews, N.; Mowforth, M. A.; Neal, A. M.; Reader, R. J.; Reiling, K.; Ross-Fraser, W.; Spencer, R. E.; Sutton, F.; Tasker, D. E.; Thorpe, P. C.; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Loehle, C. 1988. Problems with the triangular model for representing plant strategies. *Ecology* 69(1):284-286.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. D. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Marcante, S.; Winkler, E.; Erschbamer, B. 2009. Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? *Annals of Botany* 103:1129-1143.
- P'yankov, V. I. e Ivanov, L. A. 2000. Biomass allocation in boreal plants with different ecological strategies. *Russian Journal of Ecology* 31(1):1-7.
- Pianka, E. R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *The American Naturalist* 104:592-597.
- Silva Matos, D. M.; Freckleton, R. P.; Watkinson, A. R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.

- Silvertown, J.; Franco, M.; McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's Triangle. *Functional Ecology* 6(2):130-136.
- Silvertown, J.; Franco, M.; Menges, E. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10(2):591-597.
- Silvertown, J.; Franco, M.; Pisanty, I.; Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81(3):465-476.
- Willey, N. J.; Wilkins, J. 2008. Phylogeny and growth strategy as predictors of differences in cobalt concentrations between plant species. *Environmental Science and Technology* 42(6):2142-2167.
- Wilson, J. B.; Lee, W. G. 2000. *C-S-R* triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos* 91:77-96.