

**ANÁLIA CARMEM SILVA DE ALMEIDA**

**A HETEROGENEIDADE DE HABITAT E SUA INFLUÊNCIA NAS DIVERSIDADES  
TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM ÁREA DE FLORESTA  
OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**

RECIFE  
Pernambuco - Brasil  
Junho – 2021

**ANÁLIA CARMEM SILVA DE ALMEIDA**

**A HETEROGENEIDADE DE HABITAT E SUA INFLUÊNCIA NAS DIVERSIDADES  
TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM ÁREA DE FLORESTA  
OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Ciências Florestais da Universidade Federal  
Rural de Pernambuco, para obtenção do título de  
Doutor em Ciências Florestais, Área de  
Concentração: Ciências Florestais.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal

Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva

**RECIFE**  
**Pernambuco - Brasil**  
**Junho – 2021**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE  
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

A447h Almeida, Anália Carmem Silva de  
A heterogeneidade de habitat e sua influência nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética / Anália Carmem Silva de Almeida. – 2021.  
67 f. : il.  
Orientadora: Maria de Jesus Nogueira Rodal.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Recife, BR-PE, 2021.  
Inclui bibliografia e apêndice(s).  
1. Diversidade vegetal 2. Taxonomia vegetal 3. Filogenia  
4. Habitat 5. Ecologia florestal 6. Conservação da natureza  
7. Biodiversidade florestal 8. Análise cladística I. Rodal, Maria de Jesus Nogueira, orient. II. Título

CDD 634.9

**ANÁLIA CARMEM SILVA DE ALMEIDA**

**A HETEROGENEIDADE DE HABITAT E SUA INFLUÊNCIA NAS  
DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM  
ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**

Banca Examinadora

---

Profa. Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano Marangon  
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

---

Profa. Dra. Isabelle Maria Jacqueline Meunier  
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

---

Profa. Dra. Lúcia de Fátima Carvalho Chaves  
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

---

Profa. Dra. Suzene Izídio da Silva  
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco

---

Prof. Dr. Everson Batista de Oliveira, Colégio Agrícola Dom Agostinho Ikas

Orientadora:

---

Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal  
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

**RECIFE - PE**  
**Junho – 2021**

## AGRADECIMENTOS

Ao DEUS Criador de todo Universo, pelo dom da vida.

Aos meus familiares, pelo sacrifício pessoal deles em prol de promoverem, pra mim e meu irmão, o melhor que eles podiam nos oferecer e pelo incentivo para que sempre aproveitássemos as oportunidades de estudar.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da UFRPE, pela oportunidade concedida para fazermos o doutorado.

À orientadora Profa. Dra. Maria de Jesus Nogueira Rodal, pela sua paciência e por todas as valiosas contribuições dadas durante todo o processo de orientação.

À coorientadora Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva, pelo apoio e valiosas contribuições.

À Profa. Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva, por ter viabilizado e cuidado dos procedimentos necessários para nossa entrada na usina São José, para podermos realizar a coleta de dados da pesquisa.

À Profa. Dra. Cláudia Ulysses (responsável pelo Laboratório de Fisiologia e Cultivo *in vitro* de Plantas-UFRPE) , por ter disponibilizado o equipamento clorofilômetro.

À Profa. Dra. Isabelle Maria Jacqueline Meunier, pelas valiosas contribuições estatísticas.

Aos responsáveis da Usina São José, pela permissão da realização da pesquisa nas áreas da referida usina, e, em especial, meu profundo agradecimento ao seu Lenilson (mateiro da usina São José), que acompanhou a nossa equipe e colaborou em todas as atividades de campo que foram realizadas.

Ao Instituto Agrônomo de Pernambuco, pela liberação para fazer o doutorado e por todo apoio recebido para realizar a pesquisa, em especial, às seguintes pessoas: Dr. Geraldo Majella, gerente do departamento de pesquisa agropecuária no qual exerço minhas atividades profissionais; Dr. Manoel Américo de Carvalho Fonseca (gerente da Estação Experimental do IPA de Itapirema); à engenheira florestal do IPA, Tereza Cristina Soares de Albuquerque; ao biólogo do IPA, Luiz Gonzaga Mascarenhas; ao mateiro do IPA, Germano; à Dra. Marta dos Santos Assunção, responsável pelo laboratório de Pós-Colheita; ao laboratorista do IPA, Jairo Germano; à Dra. Maria Cristina Lemos, responsável pelo laboratório de Solos; à Almira Galdino, bibliotecária e à equipe do Laboratório de Botânica

do IPA (Dra. Rita de Cássia Araújo Pereira, Dra. Ana Luiza du Bocage Neta, Dr. Fernando Antônio Gallindo, Dra. Maria Olívia de Oliveira Cano, Dra. Maria do Carmo Santana dos Santos, aos assistentes técnicos Cheysa Figueredo, Luiz Carlos Ferreira e Alcina Maria Barbosa Viana).

Aos meus companheiros do doutorado, pelos conselhos de amigos, por terem feito parte da equipe de campo nos trabalhos realizados e suas valiosas contribuições na tese, assim como aos estudantes de graduação que nos acompanharam também nas coletas de dados de campo.

Aos membros da banca examinadora, pelas valiosas contribuições.

A todas as pessoas que, direta ou indiretamente, ajudaram-me durante toda a trajetória deste doutorado, em especial, à Profa. Dra. Lúcia de Fátima de Carvalho Chaves, ao Prof. Dr. Rinaldo Luiz Caraciolo Ferreira, ao Prof. Dr. Luíz Carlos Marangon, à Profa. Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano Marangon e a Juliana, Secretária da pós-graduação em Ciências Florestais.

## SUMÁRIO

|   | Página |
|---|--------|
| <b>LISTA DE TABELAS.....</b>  | 08     |
| <b>LISTA DE FIGURAS.....</b>  | 09     |
| <b>LISTA DE ABREVIATURAS, NOMENCLATURAS.....</b>  | 10     |
| <b>RESUMO GERAL.....</b>  | 11     |
| <b>ABSTRACT .....</b>   | 12     |
| <b>1.INTRODUÇÃO GERAL.....</b>  | 13     |
| <b>2.REVISÃO DA LITERATURA .....</b>  | 14     |
| 2.1. Montagem de comunidades e heterogeneidade ambiental.....                                       | 14     |
| 2.2. Variação da diversidade taxonômica em função da heterogeneidade ambiental.....                 | 16     |
| 2.3. Variação das diversidades funcional e filogenética em função da heterogeneidade ambiental..... | 17     |
| <b>REFERÊNCIAS.....</b>   | 22     |
| <b>CAPÍTULO 1.....</b>  | 27     |
| <b>RESUMO.....</b>  | 28     |
| <b>ABSTRACT.....</b>  | 29     |
| <b>1.INTRODUÇÃO.....</b>  | 30     |
| <b>2.MATERIAL E MÉTODOS.....</b>  | 32     |
| 2.1.Local de estudo .....   | 32     |
| 2.2.Desenho amostral, coleta e tratamento dos dados.....  | 32     |
| 2.3.Análise dos dados.....  | 33     |
| <b>3.RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>  | 34     |
| 3.1.Variáveis abióticas ao longo da topossequência.....   | 34     |
| 3.2.Variáveis bióticas e abióticas ao longo da topossequência .....                                 | 35     |
| 3.3.Diversidade alfa ao longo da topossequência.....  | 37     |
| 3.4.Diversidade beta ao longo da topossequência.....  | 38     |
| <b>4.CONCLUSÕES .....</b>   | 40     |
| <b>REFERÊNCIAS.....</b>   | 41     |
| <b>CAPÍTULO 2.....</b>  | 45     |
| <b>RESUMO.....</b>  | 46     |
| <b>ABSTRACT .....</b>   | 47     |
| <b>1.INTRODUÇÃO.....</b>  | 48     |
| <b>2.MATERIAL E MÉTODOS.....</b>  | 51     |
| 2.1.Local de estudo.....  | 51     |
| 2.2.Desenho amostral, coleta e tratamento dos dados.....  | 51     |
| 2.3.Análise dos dados.....  | 52     |
| <b>3.RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>  | 55     |
| 3.1.Diversidade funcional ao longo da topossequência.....   | 55     |
| 3.2.Diversidade e estrutura filogenética ao longo da topossequência.....                            | 56     |
| 3.3.Diversidade funcional <i>versus</i> diversidade filogenética.....                               | 57     |
| <b>4.CONCLUSÕES.....</b>  | 59     |
| <b>REFERÊNCIAS.....</b>   | 60     |
| <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>  | 65     |
| <b>APÊNDICE.....</b>  | 66     |

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

|   |        |
|---|--------|
| <b>Tabela 1</b> - Valores dos atributos químicos do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil. I=Mata de Itapirema; P=Mata de Piedade; Z=Mata de Zambana. pH=Potencial de Hidrogênio do solo; Al=Alumínio; P=Fósforo; K=Potássio..... | Página |
|   | 35     |
| <b>Tabela 2</b> - Valores médios das cotas de altitude (metros) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 35     |
| <b>Tabela 3</b> - Médias da riqueza e diversidade de espécies e das variáveis químicas do solo das topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 36     |
| <b>Tabela 4</b> Parâmetros da regressão linear múltipla da riqueza em relação às variáveis químicas do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 36     |
| <b>Tabela 5</b> - Parâmetros da regressão linear múltipla da diversidade em relação às variáveis químicas do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 36     |
| <b>Tabela 6</b> - Valores médios da Série de Hill (riqueza, diversidade e dominância de espécies) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 38     |
| <b>Tabela 7</b> - Resultados da análise de Kruskal-Wallis dos valores médios da Série de Hill encontrados em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 38     |
| <b>Tabela 8</b> - Diversidade beta em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....  | 39     |

### Capítulo 2

|  |        |
|--|--------|
| <b>Tabela 1</b> - Lista de características funcionais analisadas, adaptada de Malhi et al. (2020).....   | Página |
|  | 52     |
| <b>Tabela 2</b> - Médias ponderadas (CWM) das características funcionais – AF= Área foliar; AFE=Área foliar específica; MSF=Matéria seca da folha; CCmass=Concentração de clorofila; DMC=Densidade de madeira; H=Altura e Índice de Rao funcional das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil..... | 56     |
| <b>Tabela 3</b> - Resultados da Anova com média e desvio padrão de Rao filogenético e NRI das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 57     |
| <b>Tabela 4</b> - Valores de Rao filogenético e NRI das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.....   | 58     |

### Apêndice

|   |        |
|---|--------|
| <b>Tabela 1</b> - Lista florística e abundância das espécies em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil. P = Plano com água; E = Encosta; T = Topo..... | Página |
|   | 66     |



**LISTA DE FIGURAS**

## Capítulo 1

|   |              |
|---|--------------|
| <b>Figura 1</b> – Curva do coletor (espécie-área) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil..... | Página<br>37 |
|---|--------------|

## Capítulo 2

|   |              |
|---|--------------|
| <b>Figura 1</b> - Árvore filogenética das espécies distribuídas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco..... | Página<br>58 |
|---|--------------|

## Apêndice

|  |              |
|--|--------------|
| <b>Figura 1</b> - Matas de Piedade, Zambana e Itapirema, Pernambuco, Brasil..... | Página<br>67 |
|--|--------------|

**LISTA DE ABREVIATURAS, NOMENCLATURAS**

|                          |   |
|--------------------------|---|
| AF                       | Área foliar (cm <sup>2</sup> )                            |
| AFE                      | Área foliar específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ) |
| Al                       | Alumínio (cmolc/dm <sup>3</sup> )                         |
| ANOVA                    | Análise de variância                                      |
| CAP                      | Circunferência do tronco a 1,30 m do nível do solo        |
| Cc <sub>mass</sub> ou IC | Concentração de clorofila (nm)                            |
| DAP                      | Diâmetro do tronco a 1,30 m do nível do solo              |
| DMC                      | Densidade da madeira (g.cm <sup>-3</sup> )                |
| EMBRAPA                  | Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária               |
| RAO                      | Entropia quadrática de Rao                                |
| H                        | Altura (m)  |
| IPA                      | Instituto Agronômico de Pernambuco                        |
| K                        | Potássio (cmolc/dm <sup>3</sup> )                         |
| Mg                       | Magnésio (cmolc/dm <sup>3</sup> )                         |
| P                        | Fósforo (mg/dm <sup>3</sup> )                             |
| pH                       | Potencial de hidrogênio (mol/L)                           |
| MSF                      | Matéria seca da folha (mg.g <sup>-1</sup> )               |
| UFRPE                    | Universidade Federal Rural de Pernambuco                  |

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **A HETEROGENEIDADE DE HABITAT E SUA INFLUÊNCIA NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO.** Recife, PE: UFRPE, 2021. Orientadora: Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

### RESUMO GERAL

As comunidades podem variar em riqueza e diversidade em função da disponibilidade de recursos a qual pode ser modificada de acordo com a heterogeneidade de habitat. Foi investigado se a heterogeneidade de habitat (representada pela topossequência) interfere na montagem de comunidades arbóreas em três áreas de Floresta Ombrófila (duas localizadas em Igarassu e uma em Goiana). No primeiro capítulo foi testada a hipótese que a variação das variáveis químicas do solo ao longo de uma topossequência (plano com água, encosta e topo) possibilita a existência de diferentes padrões de riqueza e diversidade de espécies arbóreas e, neste caso, a previsão adotada foi que nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH) seriam encontradas menores riqueza e diversidade de espécies. No segundo capítulo foi avaliada a resposta dos traços funcionais de plantas arbóreas ao longo de uma topossequência (topo, encosta e plano com água), portanto a expectativa era que seria encontrada menor diversidade funcional e menor dispersão filogenética nas áreas com ambientes mais restritivos (áreas planas com água) como os encontrados nas parcelas das áreas planas com água. Para o estudo taxonômico foram incluídos indivíduos arbóreos com a circunferência do fuste  $\geq 15$  cm nas 45 parcelas (15 em cada mata estudada subdividida em cinco parcelas em cada área da topossequência), sendo as parcelas lançadas a partir de 50 m de distância em relação à borda das áreas das matas com distância de 10 m entre as mesmas. Nas parcelas foram coletadas amostras de solos na profundidade de 0-20 cm para análises químicas da fertilidade (pH, Al, P e K). Analisou-se a diversidade alfa através da Série de Hill e a diversidade beta foi analisada a partir do seu particionamento usando-se os Índices  $\beta_{sor}$ ,  $\beta_{jac}$  e  $\beta_{nes}$ . A lista florística foi elaborada pelo sistema APG-IV. Para o estudo das diversidades funcional foram analisados seis traços funcionais (área foliar, área foliar específica, matéria seca da folha, conteúdo de clorofila da folha, densidade da madeira e altura). A estrutura da diversidade funcional foi analisada pelo índice de entropia quadrática de Rao e a estrutura da diversidade filogenética foi verificada pelo índice de Rao filogenético e pelo Índice de Parentesco Líquido (NRI). O estudo da diversidade taxonômica e sua relação com a heterogeneidade de habitat não comprovou a previsão inicial de que seria encontrado menor riqueza e diversidade de espécies nas áreas com ambientes mais restritivos, mas comprovou a relação da diversidade beta com a variação topográfica, pois o processo de *turnover* é predominante nas comunidades estudadas, sinalizando assim que outros fatores abióticos/bióticos não identificados nesta pesquisa podem estar atuando no processo de montagem de comunidades em conjunto com fatores bióticos. Foi observado que a diversidade funcional não está associada às diferentes situações topográficas, e que possivelmente processos estocásticos podem estar sendo mais importantes na estruturação das comunidades. Em relação ao Rao filogenético não ocorreram diferenças significativas entre as comunidades planas com água, encosta e topo, sendo as comunidades filogeneticamente similares. A estrutura filogenética das comunidades arbóreas avaliada pelo NRI apontou que o valor de NRI da encosta foi significativamente distinto das áreas planas com água e topo. Os resultados da pesquisa mostraram que as abordagens filogenéticas não devem ser consideradas como substitutas da diversidade funcional, pois tratam de processos distintos.

**Palavras-chave:** Gradiente ambiental, Montagem de comunidades.

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **THE HETEROGENEITY OF HABITAT AND ITS INFLUENCE ON TAXONOMIC, FUNCTIONAL AND PHILOGENETIC DIVERSITIES IN THE OMBROPHILOUS FOREST AREA IN PERNAMBUCO.** Recife, PE: UFRPE, 2021. Advisor Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-advisor: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

### ABSTRACT

Communities can vary in richness and diversity depending on the availability of resources which can be modified according to habitat heterogeneity. It was investigated whether habitat heterogeneity (represented by the toposequence) interferes in the assembly of tree communities in three areas of Ombrophilous Forest (two located in Igarassu and one in Goiana). In the first chapter, the hypothesis was tested that the variation of soil chemical variables along a toposequence (flat with water, slope and top) allows the existence of different patterns of richness and diversity of tree species and, in this case, the adopted forecast was that in more restrictive environments (areas with low levels of phosphorus and potassium, with high aluminum saturation and low pH) lower species richness and diversity were found. In the second chapter, the response of functional traits of arboreal plants along a toposequence (top, slope and plane with water) was evaluated, therefore, the expectation was that less functional diversity and less phylogenetic dispersion would be found in areas with more restrictive environments (flat areas with water) such as those found in the plots of flat areas with water. For the taxonomic study, arboreal individuals with a stem circumference  $\geq 15$  cm were included in the 45 plots (15 in each forest studied, subdivided into five plots in each area of the toposequence), with the plots being launched at a distance of 50 m in relation to the edge of the forest areas, with a distance of 10 m between them. In the plots, soil samples were collected at a depth of 0-20 cm for chemical analyzes of fertility (pH, Al, P and K). Alpha diversity was analyzed using the Hill Series and beta diversity was analyzed from its partitioning, using the  $\beta_{sor}$ ,  $\beta_{jac}$  and  $\beta_{nes}$  indices. The floristic list was prepared by the APG-IV system. For the study of functional diversity, six functional characteristics were analyzed (leaf area, specific leaf area, leaf dry matter, leaf chlorophyll content, wood density and height). The structure of functional diversity was analyzed by the Rao quadratic entropy index and the structure of phylogenetic diversity was verified by the Rao phylogenetic index and the Net Relatedness Index (NRI). The study of taxonomic diversity and its relationship with habitat heterogeneity did not prove the initial prediction that there would be less species richness and diversity in areas with more restrictive environments, but it did prove the relationship of beta diversity with topographic variation, as the process turnover is predominant in the communities studied, therefore signaling that other abiotic/biotic factors not identified in this research may be acting in the assembly process of communities together with biotic factors. It was observed that functional diversity is not associated with different topographic situations and that, possibly, stochastic processes may be more important in the structuring of communities. In relation to the phylogenetic Rao, there were no significant differences between the flat communities with water, slope and top, being the communities phylogenetically similar. The phylogenetic structure of tree communities evaluated by the NRI indicated that the slope NRI value was completely different from the flat areas with water and top. The research results showed that phylogenetic approaches should not be considered as a substitute for functional diversity, as they deal with distinct processes.

Keywords: Assembly communities, Environmental gradient.

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Uma das questões centrais em ecologia de comunidades consiste em compreender a influência dos processos estocásticos como limitação de dispersão e estocasticidade demográfica e determinísticos, como diferenciação de nicho e filtragem abiótica nos padrões de distribuição e abundância das espécies, e sua relação com as condições bióticas e abióticas. Todavia, alguns autores observam que esses processos podem atuar concomitantemente no tempo e no espaço na montagem de comunidades, alterando os padrões de riqueza de espécies na mesma (AUGUSTYN et al., 2016; FAVRETTO, 2017), valendo salientar que tais processos estocásticos e determinísticos podem variar em função de diferentes contextos e gradientes ambientais.

Pesquisas realizadas em diferentes ecossistemas do mundo têm demonstrado que as mudanças topográficas em diferentes escalas espaciais podem afetar de distintas formas a estruturação de comunidades vegetais naturais, podendo revelar situações ecológicas mais ou menos favoráveis para as espécies (SUZUKI, 2011). Vários são os estudos que têm tratado de compreender os processos que influenciam a diversidade taxonômica e funcional em escalas espaciais (como, por exemplo, numa topossequência) nas florestas no mundo e também como as propriedades químicas do solo influenciam a montagem das comunidades, procurando compreender as respostas das espécies em função de variações existentes no ambiente (SOUZA et al., 2017).

Existe um consenso na literatura científica de que as propriedades dos ecossistemas podem ser controladas por diversos fatores, entre eles por condições bióticas e abióticas, as quais podem influenciar na estruturação das comunidades, além dos aspectos históricos (SOUZA et al., 2017; MÜNKEMÜLLER et al., 2020). Estudos realizados em diferentes ecossistemas no mundo mostram que a riqueza e a diversidade taxonômica e funcional de espécies vegetais podem aumentar ou diminuir de acordo com diversos fatores, entre eles em função da heterogeneidade ambiental e seus filtros abióticos e bióticos (XU et al., 2017).

O estudo do processo de montagem de comunidades, na perspectiva da diversidade taxonômica e funcional, possibilita o conhecimento dos fatores ambientais que exercem influência na distribuição e funcionamento das plantas. Portanto, com isto, pode-se entender a dinâmica dos serviços ecossistêmicos, tais como ciclagem de nutrientes, regulação e potabilidade da água, regulação do clima, estabilização do solo, polinização, produção de fibras etc. (ODUM; BARRET, 2008), e, assim, é possível obter informações valiosas para o planejamento e monitoramento da restauração dos ecossistemas e também para a implantação

e gestão das ações de conservação em áreas protegidas, tendo em vista que a escolha destas áreas deve ser baseada nas análises de diferentes componentes da biodiversidade, garantindo, assim, a proteção integral da diversidade biológica (CARVALHO; FELFILI, 2011; ROSENFELD; MÜLLER, 2020).

A tese está dividida em dois capítulos: o objetivo deste primeiro capítulo foi investigar a riqueza e diversidade taxonômica ao longo de uma topossequência (topo, encosta e plano com água, também chamada de área de várzea ou baixada). Para isto, foi testada a hipótese de que a variação dos atributos químicos do solo, ao longo de uma topossequência (plano com água, encosta e topo), possibilita a existência de diferentes padrões de riqueza e diversidade de espécies arbóreas. Prevemos que, nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH), seriam encontradas menores riqueza e diversidade de espécies e que menores valores de riqueza e diversidade ocorreriam na cota de menor altitude da topossequência.

O objetivo do segundo capítulo foi avaliar a resposta dos traços funcionais de plantas arbóreas ao longo de uma topossequência (topo, encosta e plano com água). Para isto, foi formulada a seguinte pergunta: como a variação da estrutura da comunidade (funcional e filogenética) está associada a diferentes situações topográficas em uma floresta úmida tropical? Com base na literatura acima apresentada, esperou-se: 1) Uma menor diversidade funcional nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH); e 2) Maior dispersão filogenética nos ambientes menos restritivos (áreas com altos teores de fósforo e potássio, com baixa saturação de alumínio e alto pH).

## **1. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1 Montagem de comunidades e heterogeneidade ambiental**

Biologicamente, pode-se definir uma comunidade como um conjunto de populações de diferentes espécies que coexistem no mesmo espaço e tempo (BEGON et al., 2006). A montagem de comunidades, de acordo com HilleRisLambers et al. (2012); Menezes et al. (2016), refere-se a qualquer processo ecológico que possibilita a seleção de espécies de um conjunto ou banco regional (*pool*), para formar comunidades locais, com espécies tolerantes ao estresse nas fases de germinação, estabelecimento e reprodução e que também conseguem gerar descendentes nestes locais. Além disso, Vellend (2010) ressaltou que estudos de comunidades procuram compreender como os fatores históricos, estocásticos e determinísticos estão associados aos padrões na composição e diversidade de espécies. Por sua vez, os processos determinísticos mostram a correlação entre gradientes ambientais (água,

energia, altitude etc.) e padrões de riqueza de espécies, enquanto que os processos estocásticos (aleatórios) indicam como fenômenos, tais como dispersão e estocasticidade demográfica, influenciam os padrões de riquezas de espécies numa comunidade (TERRA et al., 2015).

A abordagem contemporânea para entender a montagem de comunidades sinaliza que as comunidades são sistemas abertos e que a coexistência de espécies é consequência de processos históricos de especiação e migração, da dispersão, de fatores abióticos e de interações bióticas, que interatuam em diferentes escalas de tempo e espaço (VELLEND, 2010; GOTZENBERG et al., 2012). HilleRisLambers et al. (2012) ainda destacam que as alterações climáticas, fragmentação de habitats, a eutrofização e a presença de espécies invasoras promovem grandes impactos sobre as comunidades locais de plantas, alterando tanto o ambiente como o meio biótico, que operam durante a montagem da comunidades. Portanto, conhecendo-se todas as espécies que compõem a comunidade e sistematizando informações sobre as suas características morfológicas, fisiológicas e ecológicas e sobre as linhagens evolutivas dos seus táxons, seria possível prever o efeito de diferentes processos ecológicos em sua montagem (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009).

A heterogeneidade ambiental, ou seja, a heterogeneidade de habitat, pode ser definida como a variação das propriedades de um sistema no espaço ao longo do tempo (BILIA, et al., 2015), podendo ser caracterizada de muitas formas, como, por exemplo, gradientes de altitude, declividade, umidade do ar, propriedades químicas e físicas do solo, luminosidade, altura da lâmina de água no lençol freático conforme a topografia, entre outros (VIANNA, et al., 2015). Neste contexto, vale ressaltar que o gradiente ambiental consiste em qualquer variação de fatores abióticos num determinado local (PRESLEY et al., 2010), assim, as diferentes variações de solo associadas ao relevo em uma determinada escala são denominadas de topossequência, a qual pode abrigar diferentes superfícies geomórficas, definidas espacialmente através do tempo (JUHÁSZ et al., 2006; CAMPOS et al., 2012). Portanto, o estudo de comunidades com enfoque em gradiente ambiental busca entender a estrutura e a variação da vegetação de uma paisagem, utilizando a heterogeneidade de habitat para explicar a distribuição espacial das espécies, das populações e características como cobertura, produtividade e diversidade de espécies das comunidades (WHITTAKER, 1967).

É importante ressaltar que os processos de montagem e composição de comunidades vegetais resultam da história evolutiva dos seres vivos em interação com os processos ecológicos, os quais influenciam na ocorrência, na coexistência e na funcionalidade das espécies (LUNDHOLM, 2009). Portanto, a heterogeneidade ambiental, além de atuar como

filtro abiótico e de influenciar diretamente no processo de montagem de comunidades alterando a disponibilidade de recursos, também pode atuar em qualquer etapa da vida de um organismo e envolver vários fatores isolados ou combinados (KRAFT; ACKERLY, 2014).

## **2.2 Variação da diversidade taxonômica em função da heterogeneidade ambiental**

A diversidade biológica é definida como a variedade e abundância de espécies numa determinada área (MAGURRAN, 2013), representando, assim, a complexidade da vida na Terra em suas dimensões fenotípica, genotípica e taxonômica (WILSEY et al., 2005). Whittaker (1960) classificou a diversidade biológica em diversidade  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ . A diversidade “ $\alpha$ ” corresponde à diversidade dentro de um habitat, a diversidade “ $\beta$ ” corresponde à diversidade entre habitats e a diversidade “ $\gamma$ ” é o conjunto de diversidades “ $\alpha$ ” dentro de uma paisagem (WHITTAKER, 1960; MAGURRAN, 2013). É importante ainda destacar que o valor da diversidade  $\beta$  pode ser oriundo da substituição ou aninhamento de espécies (BASELGA, 2010), valendo salientar que este processo de substituição de espécies consiste na troca de espécies entre dois locais, enquanto que o aninhamento mostra a perda de espécies por processos não aleatórios, como por exemplo, devido à pressão antrópica (TRAVASSOS, 2011). Também é importante salientar que Tello et al. (2015) destacam que a diversidade  $\beta$  é considerada um componente crítico da biodiversidade, pois reflete a variação na composição das espécies entre as assembleias locais, bem como a relação entre a diversidade local (“ $\alpha$ ”) e regional (“ $\gamma$ ”).

A estimativa da diversidade taxonômica pode ser medida pela riqueza e abundância das espécies. A riqueza consiste no número total de espécies existentes numa determinada comunidade ou área de interesse (CIANCIARUSO et al., 2009), enquanto a abundância reflete a distribuição do número de indivíduos ou biomassa das espécies na comunidade (MAGURRAN, 2013). Quando se pretende estudar as métricas da diversidade taxonômica, Magurran (2013) e Chao et al. (2014) mencionam que a estimativa desta diversidade pode ser feita por diversas formas, entre as quais pode ser destacada a Série de Hill, que inclui as três principais medidas de diversidade: riqueza ( $q=0$ ), diversidade (Shannon corrigido,  $q=1$ ) e dominância (Simpson,  $q=2$ ).

No processo de montagem de comunidades, a influência da topografia e dos atributos químicos do solo tem sido um dos fatores abióticos mais estudados, pois os efeitos das diferentes cotas de altitude e da fertilidade do solo podem influenciar na variação de riqueza e diversidade de espécies (BUDKE et al., 2007; SIQUEIRA; ROCHA, 2013; BALDECK, et al., 2013).



Botrel et al. (2002), investigando, na região Sudeste do Brasil, a relação entre estrutura de comunidades arbóreas associada à topografia e fatores edáficos, encontraram menor riqueza e maior dominância de espécies nas áreas com baixa fertilidade química do solo.

Estudos realizados por Carvalho et al. (2009) detectaram menor diversidade de espécies nas áreas com maior saturação de Al (relacionadas a menor cota de altitude). Resultado similar foi encontrado por Grasel et al. (2020), eles mostraram que os fatores edáficos influenciaram na distribuição de espécies em diferentes estratos de uma floresta aluvial no Sul do Brasil, onde relataram menor riqueza de espécies nos locais com maior saturação de Al (relacionados a menor cota de altitude).

Matos (2012) e Souza et al. (2015), empregando técnicas de rarefação, relataram menores valores de riqueza e diversidade nas cotas de menor altitude da topossequência em áreas de Floresta Ombrófila.

Caglione et al. (2015), pesquisando estrutura e diversidade taxonômica de componente arbóreo em Mata Atlântica e usando técnicas de rarefação, relataram que as áreas mais baixas da topossequência apresentaram menores valores de riqueza e diversidade. Entretanto, Rezende et al. (2015), estudando composição e riqueza de espécies arbóreas em gradientes topográficos em área de Mata Atlântica e usando técnicas de rarefação, encontraram maior riqueza de espécies nas áreas mais baixas das topossequências estudadas.

Mendes et al. (2017), estudando, na região amazônica, a relação entre as diferentes formações de Campinaranas e gradiente topográfico, encontraram, nas áreas com baixa fertilidade do solo (associadas ao topo da topossequência), menor diversidade de espécies. Resultados similares foram relatados por Pereira et al. (2020), em uma topossequência na região amazônica, onde os autores detectaram a predominância da vegetação Campinarana florestada associada a solos com baixa fertilidade e acidez elevada.

Crespo-Mendes et al. (2019), estudando, nas florestas tropicais brasileiras, a relação entre a riqueza de espécies e o pH do solo nos diferentes biomas do Brasil, observaram que a diminuição ou o aumento do pH do solo pode proporcionar redução ou aumento no número de espécies que ocorrem nessas áreas.

### **2.3 Variação das diversidades funcional e filogenética em função da heterogeneidade ambiental**

Estudos relacionados às diversidades funcional e filogenética têm surgido como complemento ao estudo da diversidade taxonômica de espécies, proporcionando, assim, novos conhecimentos sobre os mecanismos de montagem de comunidades (CHUN; LEE, 2017). A diversidade funcional corresponde ao valor e à amplitude das características funcionais (*sensu*

VIOLLE et al., 2007), presentes num ecossistema ou numa comunidade (TILMAN et al., 2001). Por sua vez, os traços funcionais são quaisquer características mensuráveis (morfológica, fisiológica ou fenológica), desde o nível de uma célula até o nível de todo o organismo, que influenciam no estabelecimento, crescimento e reprodução dos indivíduos (VIOLLE et al., 2007). Autores, como Garnier et al. (2014), observaram que os filtros abióticos e bióticos podem interferir na expressão dos valores dos traços, selecionando espécies com tolerâncias ecológicas semelhantes. Assim, por exemplo, alguns estudos mostram que plantas com maiores teores de nitrogênio foliar apresentam crescimento rápido, alto conteúdo de clorofila foliar, baixa densidade da madeira e baixo conteúdo de matéria seca foliar, valores de características/traços comuns nas plantas de ambientes com maior disponibilidade de recursos (WESTOBY et al., 2002; POORTER; MARKESTEIJN, 2008; ZHANG et al., 2020).

A heterogeneidade de habitat pode funcionar como filtro abiótico, influenciando na composição das espécies, que podem mudar ao longo de gradientes ambientais e estas mudanças são também frequentemente refletidas em alterações nos valores dos traços funcionais das espécies (LORTIE et al., 2004). Estes valores de traços que mudam de acordo com a heterogeneidade de habitat são chamados de “atributos de respostas”, portanto, a abordagem da diversidade funcional sinaliza que ao longo de gradientes ambientais podem ocorrer alterações nos valores de traços funcionais das plantas (GARNIER et al., 2016). Os valores dos traços, que, em conjunto, definem as estratégias funcionais, ao serem relacionados à diversidade e riqueza taxonômica fornecem informações importantes sobre a distribuição de espécies e seu desempenho em diferentes ambientes, valendo salientar que a distribuição de espécies é bastante influenciada pelos seus traços funcionais (SILVA et al., 2017).

É importante destacar que a medição da diversidade funcional permite o conhecimento a respeito da extensão das diferenças ecológicas entre as espécies de uma assembleia e as estratégias utilizadas pelas plantas e, assim, através destas estratégias é possível estabelecer o grau de similaridade entre as espécies, conectando a estratégia com a maneira como as espécies interagem com o meio biótico e abiótico (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012).

Na diversidade funcional, são considerados os traços que possuem relações com o funcionamento das comunidades (CIANCIARUSO et al., 2009). A diversidade funcional pode ser medida por diferentes índices (PEIXOTO, 2020): FD (dendrograma funcional); FDQ (entropia quadrática de Rao's); FEve (equitabilidade funcional); FRic (riqueza funcional); FDiv (divergência funcional); e FDIS (dispersão funcional).

Os estudos sobre a diversidade funcional são necessários porque eles mostram a importância das diferentes funções que as espécies exercem num ecossistema, levando em consideração os efeitos que a extinção ou introdução de novas espécies possam causar nos processos e serviços ecossistêmicos (DÍAZ et al., 2007). Portanto, diversos autores têm observado que analisar os diferentes componentes da diversidade (taxonômico, funcional e filogenético) é mais eficiente do que substituir uma medida por outra (LOSOS, 2008), ajudando, assim, a esclarecer os processos ecológicos que podem afetar a montagem das comunidades (PAVOINE; BONSALL, 2011).

Estudos recentes também mostram que a diversidade funcional tende a correlacionar mais fortemente com funções dos ecossistemas, como produtividade, resiliência a perturbações e regulação biogeoquímica, do que com a diversidade taxonômica, como também pode ser uma ferramenta para prever as consequências funcionais da mudança biótica dos ecossistemas provocadas pelo ser humano (ROCCHINI et al., 2018), assim os estudos sobre a diversidade funcional possibilitam a obtenção de conhecimento de grupos (tipos) funcionais. Estes tipos funcionais (espécies independentes das relações filogenéticas), pelo fato de possuírem atributos funcionais similares em relação às variações ambientais (edáficas, topográficas, climáticas, etc.), permitem prever consequências das mudanças globais sobre a vegetação e identificar espécies com estruturas e estratégias adaptadas a estas mudanças (PILLAR, 1999), informação esta muito útil em ações de restauração de ecossistemas florestais.

Nesta perspectiva, Souza et al. (2017), estudando, na região Sul, a variação de traços funcionais de espécies arbóreas ao longo de duas posições topográficas, em uma área de vegetação ripária ao longo do Rio Pelotas, detectaram que enquanto na área mais baixa da topossequência, que apresentava solo com maior teor de umidade e maior fertilidade, predominou a ocorrência de espécies com estratégias aquisitivas, representadas por indivíduos arbóreos com maior porte de altura, menor densidade da madeira e folhas de maior tamanho, na área de encosta, predominaram espécies com estratégias conservadoras, caracterizadas por indivíduos arbóreos de menor porte, maior densidade da madeira e folhas de menor tamanho, revelando, assim, que as espécies apresentaram partição de nichos ecológicos para ocuparem os diferentes setores topográficos.

Nardoto et al. (2008), analisando a influência de uma topossequência na disponibilidade de nitrogênio, fósforo e cálcio foliares nas plantas na bacia Amazônica brasileira, detectaram maior quantidade de nitrogênio nas plantas localizadas em áreas do topo do que nas espécies que ocupavam áreas planas mais baixas, inundadas durante o inverno,

mostrando, assim, que as diferenças de altitude do relevo, o tipo de solo e o nível do lençol freático atuam sobre o teor de nitrogênio das plantas.

Estudos realizados têm avaliado a diversidade filogenética, além das diversidades taxonômica e funcional, como forma de se ter uma maior compreensão dos processos envolvidos na diversidade (XU et al., 2017). A diversidade filogenética pode ser definida como uma medida da diversidade da comunidade, que incorpora as relações filogenéticas das espécies, expressando as diferenças entre os organismos devido a sua história evolutiva (PELLENS; GRANDCOLAS, 2016). Na diversidade funcional, são considerados os traços que possuem relações com o funcionamento das comunidades, porém, na diversidade filogenética, as relações de parentesco entre as espécies é que são consideradas (CIANCIARUSO et al., 2009).

Estudos mostram que, em escalas regionais, os gradientes de diversidade são fortemente influenciados por fatores evolutivos, como variação no tempo e na taxa de diversificação de linhagem e fatores ecológicos (GRAHAM; FINE, 2008). Entretanto, em escalas locais, as pesquisas realizadas em diferentes ecossistemas no mundo revelam a importância das interações bióticas e abióticas, com a evolução das características funcionais em determinadas linhagens filogenéticas, gerando diferentes padrões de riqueza e diversidade de espécies na montagem das comunidades (WEBB et al., 2006; KEMBEL; HUBBELL, 2006). Portanto, medir a diversidade beta filogenética, ou seja, a distância filogenética entre as comunidades, permite conectar processos locais, como interações bióticas e filtragem ambiental, com processos regionais, incluindo evolução e especiação das características filogenéticas das comunidades (GRAHAM; FINE, 2008).

É importante salientar que os habitats com diferentes graus de fertilidade e acidez do solo, disponibilidade de água e luminosidade podem proporcionar, em florestas tropicais, variação das estruturas taxonômica, funcional e filogenética, pois estas estruturas das assembleias dependem da forma como as características ecológicas evoluíram durante a história evolutiva das plantas (XU et al., 2017).

Neste sentido, a análise de uma topossequência realizada por Kembel; Hubbell (2006), estudando uma topossequência numa floresta tropical úmida no Panamá, apontou evidências de filtragem ambiental, atuando entre habitats e na história filogenética. Os autores detectaram que, nas áreas do topo, as comunidades eram agrupadas filogeneticamente, mostrando, assim, que as árvores estavam mais estreitamente relacionadas aos seus vizinhos, enquanto que as comunidades dos habitats das áreas inundadas e da encosta eram filogeneticamente superdispersas, ou seja, mais distantes em grau de parentesco. Mudanças da

estrutura filogenética, em função da topografia, também foram encontradas por Bin et al. (2010), numa floresta subtropical, pois os autores detectaram diferenças da anatomia das sementes em todas as plantas catalogadas ao longo do topossequência.

Asefa et al. (2018), pesquisando, numa floresta na China, os traços funcionais e as relações filogenéticas de indivíduos arbóreos ao longo de um topossequência encontraram padrões não aleatórios de *turnover* filogenético e funcional nas comunidades arbóreas e verificaram que os filtros ambientais estruturaram a diversidade beta filogenética e funcional nesta floresta. Por outro lado, Ribeiro et al. (2018), estudando uma floresta tropical no Sudeste do Brasil não detectaram evidências de filtragem ambiental estruturando as comunidades arbóreas, mas sim a presença de processos neutros, competição intraespecífica e competição difusa resultantes da interação entre indivíduos de diferentes espécies estruturando as comunidades. Assim, os filtros ambientais podem estruturar ou não a diversidade funcional e filogenética de comunidades em ecossistemas florestais, uma vez que processos históricos ou neutros podem interferir na montagem de comunidades (GIARETTA, et al., 2016).

Diante do que foi exposto, é possível perceber também que a abordagem integrada de diferentes facetas e padrões de diversidade (taxonômica, funcional e filogenética), em função da heterogeneidade ambiental e seus filtros (abióticos e bióticos), é bastante útil para entender o processo de montagem de comunidades (SOUZA et al., 2017; MÜNKEMÜLLER et al., 2020).

## REFERÊNCIAS

- ASEFA, M. et al. Contrasting effects of space and environment on functional and phylogenetic dissimilarity in a tropical forest. **Journal of Plant Ecology**, v. 10. p. 314-326, 2018. DOI: 10.1093/jpe/rty026.
- AUGUSTYN, W. J. et al. Experimental evidence for fundamental, and not realized, niche partitioning in a plant-herbivore community interaction network. **Journal of Animal Ecology**, v. 85, p. 994-1003, 2016. DOI: 10.1111/1365-2656.12536.
- BALDECK, C. A. et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, p. 1-7, 2013. DOI: 10.1098/rspb.2012.2532.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- BEGON, M. et al. **Ecology: From individuals to ecosystems**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 759p. Disponível em <[http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo\\_thumb/](http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/)> Acesso em 24 fev. 2021.
- BILIA, C. G. et al. Influência da heterogeneidade ambiental sobre os atributos da comunidade de Chironomidae em lagoas de inundação neotropicais. **Heringia**, v. 105, p. 20-27, 2015. DOI: 10.1590/1678-4766201510512027.
- BIN, Y. et al. The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. **Plant Ecology**, v. 209, p. 237-256, 2010. DOI: 10.1007/s11258-009-9708-y.
- BOTREL, R. T. et al. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma Floresta Estacional Semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 195-213, 2002. DOI: 10.1590/S0100-84042002000200008.
- BUDKE, J. C. et al. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucara, Southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 189, p. 187-200, 2007. DOI: 10.1007/s11258-006-9174-8.
- CAMPOS, M. C. C. et al. Topossequência de solos na transição campos naturais-floresta na região de Humaitá, Amazonas. **Acta Amazônica**, v. 42, p. 387-398, 2012. DOI: 10.1590/S0044-59672012000300011.
- CARVALHO, J. et al. Relações entre a distribuição das espécies de diferentes estratos e as características do solo de uma floresta aluvial no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 1-9, 2009. DOI: 10.1590/S0102-33062009000100002.
- CARVALHO, F. A.; FELFILI, J. M. Aplicação da diversidade alfa e beta para definição de áreas prioritárias para conservação: uma análise das florestas deciduais sobre afloramentos calcários no Vale do Paranã, Goiás. **Bioscience Journal**, v. 27, p. 830-838, 2011. Disponível em <<http://www.seer.ufu.br/index.php/biosciencejournal/article/view/11696>> Acesso em 12 dez. 2020.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693-715, 2009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.

- CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, p. 45-67, 2014. DOI: 10.1890/13-0133.1.
- CHUN, J.; LEE, C. Disentangling the local-scale drivers of taxonomic, phylogenetic and functional diversity in woody plant assemblages along elevational gradients in South Korea. **PLOS ONE**, v. 12, p. 1-18, 2017. DOI: 10.1371/journal.pone.0185763.
- CIANCIARUSO, M. C. et al. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropical**, v.9, p.93-103, 2009. DOI: 10.1590/S1676-06032009000300008.
- CURCIO, G. R. et al. A floresta fluvial em dois compartimentos do rio Iguçu, Paraná, Brasil. **Revista Floresta**, v.37, p.125-147, 2007. DOI: 10.5380/rev.v37i2.8645.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **PNAS**, v. 104, p. 20684-20689, 2007. DOI: 10.1073/pnas.0704716104.
- FAVRETTO, M. A. Neutral theory of biodiversity: Controversies and a transvaluation of species conservation. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 12, p. 224-231, 2017. DOI: 10.4013/nbc.2017.123.09.
- GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, p. 2630-2637, 2004. DOI: 10.1890/03-0799.
- GARNIER, E. et al. **Plant functional diversity - Organism traits, community structure and ecosystem properties**. Oxford: Oxford University, 2016. 249p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001.
- GIARETTA, A. et al. Processos históricos influenciando a elevada riqueza arbórea na Floresta Atlântica do Sul da Bahia. **Antrópica**, v. 28, p. 169-178, 2016. DOI: 10.21757/0103-3816.2016v28n2p169-178.
- GOTZEMBERG, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, p. 111-127, 2012. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x.
- GRAHAM, C.H.; FINE, P.V.A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, p. 1-13, 2008. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x.
- GRASEL, D. et al. Tree community patterns along pond-upland topographic gradients, upper Uruguay River basin, southern Brazil. **Folia Geobotanica**, v. 55, p. 109-126, 2020. DOI: 10.1007/s12224-020-09368-2.
- HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 227-248, 2012. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411.
- JUHÁSZ, C. E. et al. Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob Savana florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 30, p. 401-412, 2006. DOI: 10.1590/S0100-06832006000300002.
- KEMBEL, S.W.; HUBBELL, S.P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, v. 87, p. 86-99, 2006. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87.

KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. The assembly of plant communities. In: MONSON, R. (Ed.). **The plant sciences - ecology and the environment**. Berlin: Springer-Verlag, 2014. p. 67-88. DOI: 10.1007 / 978-1-4614-7501-9\_1.

LORTIE, C. J. et al. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, p. 433-438, 2004. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, p. 995-1007, 2008. DOI: 10.1111 / j.1461-0248.2008.01229.x.

LUNDHOLM, J. T. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scales and competing hypothesis. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 377-391, 2009. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.05577.x.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. Curitiba: Editora da UFPR. 2013, 261 p.

MENEZES, B. S et al. Montagem de comunidades: conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, v. 20, p. 1-17, 2016. DOI: 10.4257/oeco.2016.2001.01.

MENDES, D. S. O. et al. Os solos e geoambientes das campinaranas amazônicas: relação genética entre os geoambientes e a evolução da paisagem em um transecto na bacia do Alto Rio Negro, Amazônia. **Revista Brasileira de Geomorfologia**, v. 18, p. 547-559, 2017. DOI: 10.20502/rbg.v18i3.1192.

MÜNCKEMÜLLER et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, p. 1-18, 2020. DOI: 10.1111/geb.13098.

NARDOTO et al. Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems**, v. 11, p. 1234-1246, 2008. DOI: 10.1007/s10021-008-9189-1.

NASCIMENTO, M. T; CUNHA, C. N. Estrutura e composição florística de um cambazal no Pantanal de Poconé-MT. **Acta**, v. 3, p. 3-23, 1989. DOI: 10.1590/S0102-33061989000100001.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de Ecologia**. São Paulo: Cengage Learning, 2008. 612 p.

PAVOINE, S.; BONSALE, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, p. 792-812, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x.

PEIXOTO, G. M. Medidas de diversidade funcional: uma estratégia para a conservação da biodiversidade. **Revista Meio Ambiente e Sustentabilidade**, v. 9, p. 92-104, 2020. DOI: 10.22292/mas.v9i18.890.

PELLENS, R.; GRANDCOLAS, P. **Biodiversity conservation and phylogenetic systematic – preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis**. Paris: Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB-UMR, 2016. 390 p. DOI: 10.1007/978-3-319-22461-9.

PEREIRA, S. S. et al. Caracterização de atributos de solos ao longo de uma topossequencia em ambiente de Campinarana na Amazônia Sul Ocidental, Brasil. **Revista Caminhos de Geografia**. v. 21, p. 90-101, 2020. DOI: 10.14393/RCG217550732.

PILLAR, V. P. On the identification of optimal plant functional types. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 631-640, 1999. DOI: 10.2307/3237078.



- POORTER, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**, v. 40, p. 321-331, 2008. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x.
- PRESLEY, S. J. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908-917. 2010. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x.
- RIBEIRO, K. F. O. et al. Competição interespecífica não é um processo estruturador importante em uma comunidade arbórea tropical. **Oecologia Australis**, v. 22, p. 477-488, 2018. DOI: 10.4257/oeco.2018.2204.10.
- ROCCHINI, D. et al. Remotely sensed spatial heterogeneity as an exploratory tool for taxonomic and functional diversity study. **Ecological Indicators**, v. 85, p. 983-990, 2018. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.09.055.
- ROSENFELD, M. F.; MÜLLER, S. C. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. **Oecologia Australis**, v. 24, p. 550-565, 2020. DOI: 10.4257/oeco.2020.2403.02.
- SILVA, M. A. M. et al. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, p. 761-770, 2017. DOI: 10.1007 / s40415-017-0389-9.
- SIQUEIRA, C. C.; ROCHA, C. F. D. Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. **Oecologia Australis**, v. 17, p. 282-302, 2013. DOI: 10.4257/oeco.2013.1702.09.
- SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (re) montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, p. 617-631, 2012. Disponível em: <<http://www.seer.ufu.br/index.php>> Acesso em 12 dez. 2020.
- SOUZA, K. et al. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, v. 68, p. 1165-1175, 2017. DOI: 10.1590/2175-7860201768401.
- SWENSON, N. G.; ZAMBRANO, J. Why wood density varies across communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, p. 4-6, 2017. DOI: 10.1111/jvs.12510.
- SUZUKI, M. Effects of the topographic niche differentiation on the coexistence of major and minor species in a species-rich temperate forest. **Ecological Research**, v. 26, p. 317-326, 2011. DOI: 10.1007/s11284-010-0786-z.
- TELLO, X. et al. Elevational Gradients in  $\beta$ -Diversity Reflect Variation in the Strength of Local Community Assembly Mechanisms across Spatial Scales. **PLOS ONE**. v. 10, p. 1-17, 2015. DOI: 10.1371/journal.pone.0121458.
- TERRA, M. C. N. S. et al. Influência topo-edafo-climática na vegetação de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Mantiqueira, MG. **Ambiente e Água**, v. 10, p. 928-942, 2015. DOI: 10.4136/ambi-agua.1705.
- TILMAN, D. et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. **Science**, v. 294, p. 843-845, 2001. DOI: 10.1126/science.1060391.
- TRAVASSOS, L. Impacto da sobrecaça em populações de mamíferos e suas interações ecológicas nas florestas neotropicais. **Oecologia Australis**, v. 15, p. 380-411, 2011. DOI: 10.4257/oeco.2011.1502.14.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **Quarterly Review of Biology**, v. 85, p.1-30, 2010. DOI: 10.1086/652373.

VIANNA, L. F. N. et al. Aplicação de descritores de heterogeneidade ambiental na seleção de áreas para sistemas de parcelas amostrais: um estudo de caso para a determinação de *hotspots* potenciais de biodiversidade. **Geografia**, v. 40, p. 211-239, 2015. Disponível em: < <https://www.researchgate.net>.> Acesso em 03 fev. 2021.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, v. 116, p. 882-892, 2007. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

XU, J. et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. **Ecology and Evolution**, v. 7, p. 5056-5069, 2017. DOI: 10.1002/ece3.3068.

ZHANG, S. et al. Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. **Global Ecology and Conservation**, v. 24, p. 1-14, 2020, DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e01381.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475-505, 2002. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.

WEBB, C. O. et al. Integrating phylogenies into community ecology. **Ecology**, v. 87, p. 1-2, 2006. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1:IPICE]2.0.CO;2.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 33, p. 125-159, 2002. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.

WILSEY, B. J. et al. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. **Ecology**, v. 86, p. 1178-1184. 2005. DOI: 10.1890/04-0394.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 279-338, 1960. DOI: 10.2307/1943563.

WHITTAKER, R. H. Gradient analysis of vegetation. **Biological Reviews**, v. 40, p. 207-264, 1967. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419.x.

## **CAPÍTULO 1**

### **DIVERSIDADE TAXONÔMICA EM TOPOSSEQUÊNCIA EM ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **DIVERSIDADE TAXONÔMICA EM TOPOSEQUÊNCIA EM ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**. Recife, PE: UFRPE, 2021. Orientadora: Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

## RESUMO

Compreender os fatores e processos que interferem na montagem das comunidades são importantes para estabelecerem estratégias de conservação de espécies e implementar ações de restauração de ecossistemas florestais. Foi investigado se a heterogeneidade de habitat (representada pela topossequência) interfere na montagem de comunidades arbóreas em três áreas de Floresta Ombrófila (duas localizadas em Igarassu e uma em Goiana) em Pernambuco, Brasil. Foi testada a hipótese que a variação das variáveis químicas do solo ao longo de uma topossequência (plano com água, encosta e topo) possibilita a existência de diferentes padrões de riqueza e diversidade de espécies arbóreas. A previsão adotada foi que nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH) seriam encontradas menores riqueza e diversidade de espécies. Para o estudo taxonômico foram incluídos indivíduos arbóreos com a circunferência do fuste  $\geq 15$  cm nas 45 parcelas (15 em cada mata estudada subdividida em cinco parcelas em cada área da topossequência), sendo as parcelas lançadas a partir de 50 m de distância em relação à borda das áreas das matas com distância de 10 m entre as mesmas. Nas parcelas foram coletadas amostras de solos na profundidade de 0-20 cm para análises químicas da fertilidade (pH, Al, P e K). Analisou-se a diversidade alfa através da Série de Hill e a diversidade beta foi analisada a partir do seu particionamento usando-se os Índices  $\beta_{sor}$ ,  $\beta_{jac}$  e  $\beta_{nes}$ . A lista florística foi elaborada pelo sistema APG-IV. O estudo da diversidade taxonômica e sua relação com a heterogeneidade de habitat não confirmou a previsão inicial de que seria encontrado menor riqueza e diversidade alfa de espécies nas áreas com ambientes mais restritivos, como a área plana com água. Todavia, com relação da diversidade beta, os resultados apontam que o processo de *turnover* é predominante nas comunidades estudadas, sinalizando assim que outros fatores abióticos/bióticos não identificados nesta pesquisa podem estar atuando no processo de montagem de comunidades.

**Palavras-chave:** Comunidades, Diversidade beta, Filtros abióticos, Série de Hill.

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **TAXONOMIC DIVERSITY IN TOPOSEQUENCE IN OMBROPHILAL FOREST AREA IN PERNAMBUCO.** Recife, PE: UFRPE, 2021. Advisor Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-advisor: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

### ABSTRACT

Understanding the factors and processes that interfere in the assembly of communities are important to establish species conservation strategies and implement actions to restore forest ecosystems. It was investigated whether habitat heterogeneity (represented by the toposequence) interferes in the assembly of tree communities in three areas of Ombrophilous Forest (two located in Igarassu and one in Goiana) in Pernambuco, Brazil. It was tested the hypothesis that the variation of soil chemical variables along a toposequence (flat with water, slope and top) allows the existence of different patterns of tree species richness and diversity. The forecast adopted was that in more restrictive environments (areas with low levels of phosphorus and potassium, with high aluminum saturation and low pH) lower species richness and diversity would be found. For the taxonomic study, arboreal individuals with a bole circumference  $\geq 15$  cm were included in the 45 plots (15 in each studied forest subdivided into five plots in each area of the toposequence), with the plots being launched from 50 m away from the edge of the forest areas with a distance of 10 m between them. In the plots soil samples were collected at a depth of 0-20 cm for chemical analyzes of fertility (pH, Al, P and K). Alpha diversity was analyzed through the Hill Series and beta diversity was analyzed from its partitioning using the  $\beta_{sor}$ ,  $\beta_{jac}$  and  $\beta_{nes}$  indices. The floristic list was prepared by the APG-IV system. The study of taxonomic diversity and its relationship with habitat heterogeneity did not confirm the initial prediction that lower species richness and alpha diversity would be found in areas with more restrictive environments, such as the flat area with water. However, with regard to beta diversity, the results indicate that the turnover process is predominant in the communities studied, thus signaling that other abiotic/biotic factors not identified in this research may be acting in the process of assembly of communities.

**Keywords:** Abiotic filters, Assembly communities, Beta diversity, Series Hill.

## 1. INTRODUÇÃO

Biologicamente uma comunidade pode ser definida como um conjunto de populações de diferentes espécies que coexistem no mesmo espaço e tempo (BEGON, et al., 2006). A estruturação de comunidades analisada a partir do enfoque da heterogeneidade ambiental pode esclarecer como processos estocásticos e determinísticos (filtragens abiótica e biótica) interagem fazendo emergir diferentes padrões (BRAGA et al., 2017). Neste sentido, estudos da distribuição e abundância de organismos em gradientes ambientais representam uma oportunidade de analisar como o ambiente influencia na formação de comunidades locais (MAGNAGO et al., 2013), dando-lhe uma configuração específica de composição, diversidade e abundância relativa de espécies (HILLRISLAMBERS et al., 2012).

A heterogeneidade ambiental, ou seja, a heterogeneidade de habitat, pode ser definida como a variação das propriedades de um sistema no espaço ao longo do tempo (BILIA, et al., 2015), podendo ser caracterizada de muitas formas como, por exemplo, gradientes de altitude, declividade, umidade do ar, propriedades químicas e físicas do solo, luminosidade, altura da lâmina de água no lençol freático conforme a topografia, entre outros (VIANNA, et al., 2015). Neste contexto vale ressaltar que o gradiente ambiental consiste em qualquer variação de fatores abióticos num determinado local (PRESLEY et al., 2010). As diferentes variações de solo associadas ao relevo em uma determinada escala são denominadas de topossequência a qual pode abrigar diferentes superfícies geomórficas definidas espacialmente através do tempo (JUHÁSZ et al., 2006; CAMPOS et al., 2012). Portanto, o estudo de comunidades com enfoque em gradiente ambiental busca entender a estrutura e a variação da vegetação de uma paisagem utilizando a heterogeneidade de habitat para explicar a distribuição espacial das espécies, das populações e características como cobertura, produtividade e diversidade de espécies das comunidades (WHITTAKER, 1967).

A análise de diversidade taxonômica é considerada uma medida tradicional de diversidade biológica, abrangendo a distribuição, composição, riqueza, abundância e dominância de espécies nas comunidades (MAGURRAN, 2013). Estudos mostram que a riqueza, diversidade e a distribuição de espécies podem ser influenciadas por diferentes fatores, presentes nos gradientes ambientais, (precipitação, temperatura, diferentes condições topográficas, altitude, umidade, variáveis químicas e drenagem do solo, altura da lâmina de água no lençol freático conforme a topografia, etc.) que podem influenciar diretamente na estruturação ou montagem das comunidades (EISERHARDT et al., 2011; SIQUEIRA; ROCHA, 2013; TERRA et al., 2015).

No processo de montagem de comunidades, a influência da topografia e das variáveis químicas do solo tem sido um dos fatores abióticos mais estudados, pois os efeitos das diferentes cotas de altitude e da fertilidade do solo podem influenciar na variação de riqueza e diversidade de espécies (BUDKE et al., 2007; SIQUEIRA; ROCHA, 2013; BALDECK, et al., 2013).

Botrel et al. (2002), investigando na região Sudeste do Brasil a relação entre estrutura de comunidades arbóreas associada a topografia e fatores edáficos, encontraram menor riqueza e maior dominância de espécies nas áreas de menor altitude (área úmidas, ciliares) as quais também apresentaram baixa fertilidade química do solo.

Estudos realizados por Carvalho et al. (2009) detectaram menor diversidade de espécies nas áreas com maior saturação de Al (relacionadas à menor cota de altitude). Resultado similar foi encontrado por Grasel et al. (2020) mostraram que fatores edáficos influenciaram na distribuição de espécies em diferentes estratos de uma floresta aluvial no Sul do Brasil, onde relataram menor riqueza de espécies nos locais com maior saturação de Al (relacionados à menor cota de altitude).

Matos (2012) e Souza et al. (2015) empregando técnicas de rarefação, relataram menores valores de riqueza e diversidade nas cotas de menor altitude da topossequência em áreas de Floresta Ombrófila.

Caglione et al. (2015), pesquisando estrutura e diversidade taxonômica de componente arbóreo em Mata Atlântica e usando técnicas de rarefação, relataram que as áreas mais baixas da topossequencia apresentaram menores valores de riqueza e diversidade. Entretanto, Rezende et al. (2015) estudando composição e riqueza de espécies arbóreas em gradientes topográficos em área de Mata Atlântica e usando técnicas de rarefação encontraram maior riqueza de espécies nas áreas mais baixas das topossequências estudadas.

Mendes et al. (2017), estudando na região amazônica a relação entre as diferentes formações de Campinaranas e gradiente topográfico, encontraram nas áreas com baixa fertilidade do solo (associadas ao topo da topossequência) menor diversidade de espécies. Resultados similares foram relatados por Pereira et al. (2020) em uma topossequência na região amazônica onde os autores detectaram a predominância da vegetação Campinarana florestada associada a solos com baixa fertilidade e acidez elevada.

O objetivo deste primeiro capítulo foi investigar a riqueza e diversidade taxonômica ao longo de uma topossequência (topo, encosta e plano com água também chamada de área de várzea ou baixada). Para isto foi testada a hipótese de que a variação das variáveis químicas do solo ao longo de uma topossequência (plano com água, encosta e topo) possibilita a

existência de diferentes padrões de riqueza e diversidade de espécies arbóreas. Prevemos que nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH) seriam encontradas menores riqueza e diversidade de espécies e que menores valores de riqueza e diversidade ocorreriam na cota de menor altitude da topossequencia.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Local de estudo**

O estudo foi realizado em três áreas de Floresta Ombrófila (IBGE, 2012) situadas na zona da mata norte de Pernambuco (Figura-1 do APÊNDICE): Mata de Zambana (07° 41' 29.13" e 07° 43' 17.09" S; 35° 00' 08.75" e 34° 58' 38.78" W) e Mata de Piedade (07° 49' 12.66" e 07° 50' 55.43" S; 34° 59' 21.29" e 35° 00' 35.92" W), ambas situadas na Usina São José, em Igarassu-PE, e Mata de Itapirema, localizada na Estação Experimental do IPA (07° 38' 57" S; 34° 56' 55" W), localizada em Goiana-PE. Nesta região de estudo prevalece o Grupo Barreiras, constituídos por sedimentos areno-argilosos não consolidados, de origem continental, com declividade constituída por tabuleiros de topo plano, entrecortados por vales estreitos e profundos, com vertentes que exibem declividade acima de 30% e altitudes entre 20 m a pouco mais de 200 m (CPRH, 2003; NUNES et al., 2011).

O clima geral da zona da mata norte de Pernambuco é do tipo Am' de Köppen (quente tropical e úmido, com chuvas no outono e inverno), com temperatura média anual de 24,9° C (ÁLVARES et al., 2013; MENEZES et al., 2016). No município de Igarassu, onde se localizam a maior parte das terras da Usina São José, a temperatura média anual é de 25,5° C e a precipitação média anual da Usina São José é de 1.501,55 mm. No município de Goiana, onde se localiza a Estação Experimental do IPA de Itapirema, a temperatura média anual corresponde a 24,9° C e a precipitação média anual desta Estação Experimental é de 1.887, 81 mm (CLIMATE-DATA, 2018; APAC, 2021).

As Matas de Piedade e Zambana possuem respectivamente 305,78 e 387,85 hectares e têm como matriz circundante a cultura da cana-de-açúcar (SILVA, 2010; GUERRA et al., 2012). A Mata da Estação Experimental de Itapirema possui 95,82 hectares e está rodeada por uma área que tem como histórico de uso a produção de cana-de-açúcar, inhame, frutas tropicais, eucalipto, café, feijão, mandioca, sorgo e coco (IPA, 2015). As três matas estudadas não possuem histórico de uso com finalidades agrícolas ou pecuárias.

### **2.2 Desenho amostral, coleta e tratamento dos dados**

No desenho amostral as posições da topossequência (topo, encosta e plano com água) foram consideradas fatores que promovem a heterogeneidade de habitat e as três matas foram



consideradas as repetições deste desenho amostral. Foram coletadas plantas lenhosas com a circunferência do fuste  $\geq 15$  nas 45 parcelas (15 em cada mata estudada subdividida em cinco parcelas em cada área da topossequência), sendo as parcelas lançadas a partir de 50 m de distância em relação à borda da área das matas. O tamanho de cada parcela foi de 10 x 10 m com distância de 10 m entre as mesmas (MURCIA, 1995; GUERRA et al., 2012). O desenho amostral adotado foi o de blocos casualizados (ZIMMERMANN, 2014). A altitude média de cada uma das 45 parcelas foi obtida com receptor GPS.

A altura das árvores foi medida com telêmetro a laser DLE-40. O material botânico foi coletado e herborizado seguindo as técnicas utilizadas em taxonomia. A identificação do material botânico ocorreu por meio de comparação com material já identificado e depositado no Herbário Dárdano de Andrade Lima localizado no Laboratório de Botânica do IPA e a nomenclatura atual das espécies foi conferida por consultas ao banco de dados do Royal Botanic Gardens, Kew (Royal Botanic Gardens, Kew - <http://www.plantsoftheworldonline.org>) e ao banco de dados do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (Herbário Virtual, <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>), sendo em seguida elaborada a lista florística ordenada por famílias e respectivas espécies, seguindo a proposta do “Angiosperm Phylogeny Group” (APG IV, 2016).

A coleta de solo para análise da fertilidade (pH, Al, P e K) de cada parcela foi realizada de acordo com o protocolo da EMBRAPA onde em cada uma das 45 parcelas foram coletas cinco amostras simples de solo, na profundidade de 0-20 cm, para formar uma amostra composta (EMBRAPA, 2014).

### **2.3 Análise dos dados**

A diversidade alfa nas três áreas da topossequência (topo, encosta e plano com água) foi calculada através dos valores médios da Série de Hill, que inclui as três principais medidas de diversidade: riqueza ( $q=0$ ), diversidade (Shannon corrigido,  $q=1$ ) e dominância (Simpson,  $q=2$ ), conforme Chao, et al. (2014). Os valores médios da Série de Hill dos tratamentos foram calculados pela análise estatística não paramétrica de Kruskal-Wallis para verificar se as comunidades possuem a mesma distribuição de riqueza, diversidade e dominância de espécies nos tratamentos (VIEIRA, 2010). As altitudes médias de cada área da topossequência tiveram a sua similaridade avaliada pelo Teste de Kruskal-Wallis.

A diversidade beta nos três tratamentos foi analisada a partir do seu particionamento (BASELGA, 2010; CUBINO et al., 2021), sendo calculados: o índice de similaridade de

Sorensen ( $\beta_{sor}$ ), o índice de dissimilaridade de Jaccard ( $\beta_{jac}$ ) e depois foi calculado o componente referente ao *turnover* ou aninhamento ( $\beta_{nes}$ ) pela equação  $\beta_{nes} = \beta_{sor} - \beta_{jac}$ .

Os dados das variáveis químicas do solo tiveram a sua normalidade verificada pelo Teste de Shapiro-Wilk e, no caso de não serem normais, aplicou-se a transformação da raiz quadrada. Em seguida estes dados foram submetidos a uma análise de variância paramétrica acompanhada do Teste de Tukey (com  $p \leq 0,05$ ) para verificar se foram significativamente distintos na topossequência (áreas planas com água, encosta e topo). Posteriormente, foi realizada uma análise de regressão linear múltipla (com  $p \leq 0,05$ ) para verificar as correlações entre riqueza, diversidade e as variáveis químicas do solo. No processamento de todos os dados deste primeiro capítulo foram usados os seguintes softwares: Excel (MICROSSOFT, 2018) e Past (HAMMER et al., 2001).

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1 Variáveis abióticas ao longo da topossequência**

Os fatores abióticos (variáveis químicas do solo) submetidos à análise de variância e ao Teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ) mostraram que não ocorreram diferenças significativas destes fatores abióticos nos três tratamentos (parcelas planas com água, encosta e topo) em Itapirema, Piedade e Zambana (Tabela 1).

As cotas de altitudes dos ambientes estudados (Tabela 2) revelaram que nas áreas planas com água a maior cota de altitude foi encontrada na Mata de Piedade e a menor na Mata de Zambana. Nas áreas de encosta a maior cota foi encontrada na Mata de Zambana e a menor na Mata de Piedade. Nas áreas do topo a maior cota foi detectada na Mata de Piedade e a menor cota na Mata de Itapirema.

**Tabela 1** – Valores das variáveis químicas do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil. I=Mata de Itapirema; P=Mata de Piedade; Z=Mata de Zambana. pH=Potencial de Hidrogênio do solo; Al=Alumínio; P=Fósforo; K=Potássio.

| Topossequência  | pH (mol/L) |       |       | Al (cmolc/dm <sup>3</sup> ) |       |       | P (mg/dm <sup>3</sup> ) |       |       | K (cmolc/dm <sup>3</sup> ) |       |       |
|-----------------|------------|-------|-------|-----------------------------|-------|-------|-------------------------|-------|-------|----------------------------|-------|-------|
|                 | I          | P     | Z     | I                           | P     | Z     | I                       | P     | Z     | I                          | P     | Z     |
| Planas com água | 5,40       | 3,90  | 3,80  | 0,40                        | 1,40  | 2,05  | 2,00                    | 2,00  | 2,00  | 0,05                       | 0,18  | 0,15  |
| Planas com água | 5,40       | 4,00  | 3,70  | 0,50                        | 0,75  | 1,80  | 2,00                    | 2,00  | 2,00  | 0,03                       | 0,39  | 0,12  |
| Planas com água | 4,70       | 4,30  | 3,80  | 2,50                        | 0,50  | 1,45  | 3,00                    | 3,00  | 1,00  | 0,13                       | 0,12  | 0,08  |
| Planas com água | 4,70       | 3,40  | 4,50  | 1,40                        | 2,40  | 0,30  | 2,00                    | 2,00  | 1,00  | 0,07                       | 0,13  | 0,07  |
| Planas com água | 4,90       | 4,40  | 4,30  | 0,90                        | 1,00  | 0,75  | 2,00                    | 4,00  | 1,00  | 0,06                       | 0,19  | 0,10  |
| Média           | 5,02a      | 4,00a | 4,02a | 1,14a                       | 1,21a | 1,27a | 2,20a                   | 2,60a | 1,40a | 0,07a                      | 0,20a | 0,10a |
| Encosta         | 4,60       | 3,60  | 3,50  | 0,80                        | 2,65  | 1,35  | 1,00                    | 2,00  | 2,00  | 0,04                       | 0,17  | 0,03  |
| Encosta         | 4,90       | 3,70  | 4,00  | 0,30                        | 1,70  | 1,30  | 2,00                    | 1,00  | 1,00  | 0,04                       | 0,09  | 0,04  |
| Encosta         | 4,50       | 4,00  | 4,70  | 0,85                        | 1,50  | 0,20  | 2,00                    | 2,00  | 1,00  | 0,04                       | 0,17  | 0,07  |
| Encosta         | 4,30       | 3,70  | 4,40  | 0,75                        | 1,50  | 0,45  | 1,00                    | 2,00  | 1,00  | 0,02                       | 0,09  | 0,06  |
| Encosta         | 4,30       | 3,90  | 4,50  | 0,95                        | 0,85  | 0,30  | 1,00                    | 2,00  | 1,00  | 0,03                       | 0,08  | 0,06  |
| Média           | 4,52a      | 3,78a | 4,22a | 0,73a                       | 1,64a | 0,72a | 1,40a                   | 1,80a | 1,20a | 0,03a                      | 0,12a | 0,05a |
| Topo            | 5,00       | 3,80  | 4,10  | 0,65                        | 0,75  | 0,80  | 1,00                    | 1,00  | 2,00  | 0,04                       | 0,03  | 0,05  |
| Topo            | 4,70       | 3,70  | 3,70  | 0,90                        | 0,90  | 1,30  | 2,00                    | 1,00  | 2,00  | 0,04                       | 0,03  | 0,03  |
| Topo            | 5,00       | 3,70  | 3,70  | 0,55                        | 1,05  | 1,00  | 2,00                    | 1,00  | 1,00  | 0,05                       | 0,03  | 0,04  |
| Topo            | 4,90       | 3,80  | 3,60  | 0,50                        | 0,75  | 1,35  | 1,00                    | 1,00  | 2,00  | 0,04                       | 0,02  | 0,03  |
| Topo            | 5,00       | 3,50  | 4,10  | 0,50                        | 1,65  | 0,50  | 1,00                    | 2,00  | 1,00  | 0,04                       | 0,04  | 0,03  |
| Média           | 4,92a      | 3,70a | 3,84a | 0,62a                       | 1,02a | 0,99a | 1,40a                   | 1,20a | 1,60a | 0,04a                      | 0,03a | 0,04a |

Médias seguidas por letras iguais na mesma coluna não diferem pelo teste de Tukey ( $p \geq 0,05$ ).

**Tabela 2** – Valores médios das cotas de altitude (metros) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Topossequência | Mata de Itapirema | Mata de Piedade | Mata de Zambana | Média geral (m) |
|----------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Plano com água | 45                | 56              | 40              | 47              |
| Encosta        | 79                | 63              | 99              | 80              |
| Topo           | 100               | 147             | 128             | 125             |

### 3.2 Variáveis bióticas e abióticas ao longo da topossequência

A Tabela 3 mostra os valores das variáveis independentes (abióticas - solo) e as variáveis dependentes (bióticas - riqueza e diversidade de espécies) nas topossequências estudadas. Os modelos gerados pela análise de regressão multivariada entre as aquelas variáveis mostraram baixos valores de coeficiente de correlação, tanto para riqueza como para para diversidade.

Os valores da riqueza de espécies e dos variáveis químicas do solo (Tabela 3) submetidos a uma regressão linear múltipla mostraram os seguintes resultados (Tabela 4): a) baixa correlação entre a riqueza e as variáveis químicas, o que pode ser observado pelo  $R^2(0,61)$ ; b) Correlação entre riqueza e variáveis químicas fora do limite de significância expresso pelo F de significação maior que 0,05 (0,10), revelando assim que variáveis químicas analisadas não estão diretamente relacionados com a riqueza; c) Confirmação de que

variáveis químicas analisadas não estão diretamente relacionados com os valores obtidos da riqueza de espécies, pois os valores de “p” do pH, do Al, do P e do K foram maiores do que 0,05.

**Tabela 3** – Médias da riqueza e diversidade de espécies e das variáveis químicas do solo das topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Topossequências   | Riqueza | Diversidade | pH   | Al   | P    | K    |
|-------------------|---------|-------------|------|------|------|------|
| Plano-Itapirema   | 7,0     | 4,6         | 5,02 | 1,14 | 2,20 | 5,02 |
| Plano-Piedade     | 5,6     | 4,9         | 4,00 | 1,21 | 2,60 | 4,00 |
| Plano-Zambana     | 5,8     | 4,3         | 4,02 | 1,27 | 1,40 | 4,02 |
| Encosta-Itapirema | 6,8     | 5,8         | 4,52 | 0,73 | 1,40 | 4,52 |
| Encosta-Piedade   | 4,0     | 3,3         | 3,78 | 1,64 | 1,80 | 3,78 |
| Encosta-Zambana   | 6,6     | 5,1         | 4,22 | 0,72 | 1,20 | 4,22 |
| Topo-Itapirema    | 7,2     | 5,9         | 4,92 | 0,62 | 1,40 | 4,92 |
| Topo-Piedade      | 6,4     | 6,0         | 3,70 | 1,02 | 1,20 | 3,70 |
| Topo-Zambana      | 6,0     | 4,2         | 3,84 | 0,99 | 1,60 | 3,84 |

**Tabela 4** - Parâmetros da regressão linear múltipla da riqueza em relação às variáveis químicas do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Parâmetros              | Valores |
|-------------------------|---------|
| R <sup>2</sup> ajustado | 0,61    |
| F de significação       | 0,10    |
| p do pH                 | 0,42    |
| p do Al                 | 0,18    |
| p do P                  | 0,63    |
| p do K                  | 0,50    |

Os valores da diversidade de espécies e das variáveis químicas do solo (Tabela 3) submetidos a uma regressão linear múltipla mostraram os seguintes resultados (Tabela 5): a) fraca correlação entre a diversidade e das variáveis químicas, fraqueza esta a qual pode ser observada pelo R<sup>2</sup>(0,30); b) Correlação entre diversidade e as variáveis químicas fora do limite de significância expresso pelo F de significação maior que 0,05 (0,28), revelando assim que as variáveis químicas (variáveis independentes) não estão diretamente relacionados com a diversidade (variável dependente); c) Confirmação de que as variáveis químicas do solo analisados não estão diretamente relacionados com os valores da diversidade de espécies, pois os valores de “p” do pH, do Al, do P e do K foram maiores do que 0,05.

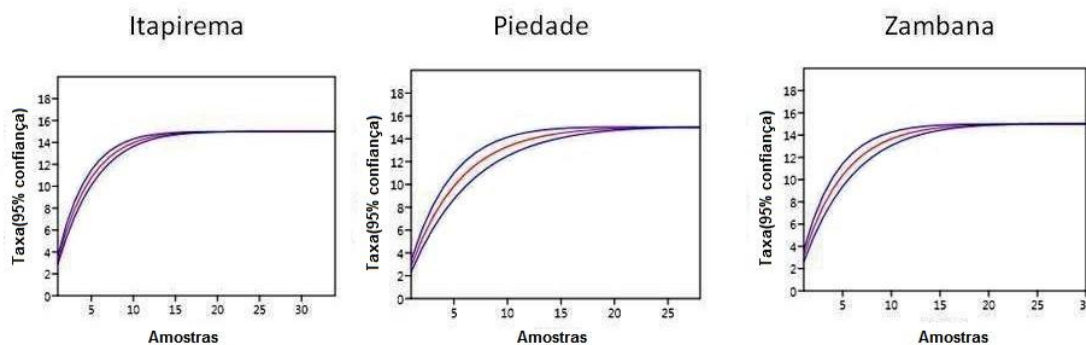
**Tabela 5-** Parâmetros da regressão linear múltipla da diversidade em relação às variáveis químicas do solo em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Parâmetros              | Valores |
|-------------------------|---------|
| R <sup>2</sup> ajustado | 0,30    |
| F de significação       | 0,28    |
| p do pH                 | 0,80    |
| p do Al                 | 0,14    |
| p do P                  | 0,84    |
| p do K                  | 0,94    |

### 3.3. Diversidade alfa ao longo da topossequência

A curva do coletor (espécie-área) mostrou que o delineamento experimental atendeu a suficiência (esforço) amostral nas três repetições dos tratamentos, pois a assíntota mostra a estabilidade da curva de riqueza de espécies com o número de parcelas lançadas (15 parcelas) em cada repetição dos tratamentos (Figura 1).

**Figura 1** – Curva do coletor (espécie-área) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.



Nas matas estudadas foram registrados 605 indivíduos arbóreos distribuídos em 29 famílias e 48 espécies (Tabela 1 do APÊNDICE). Na Mata de Itapirema foram anotadas 20 famílias e 31 espécies, em um total de 256 indivíduos. Na Mata de Piedade 21 famílias e 27 espécies, em um total de 148 indivíduos. Na Mata de Zambana 21 famílias e 27 espécies, em um total de 201 indivíduos. De um modo geral, o maior número de indivíduos foi encontrado nas áreas planas com água, com exceção do topo de Itapirema (Tabela 1 do APÊNDICE).

Os resultados da análise da diversidade alfa não comprovaram a previsão que seria encontrada menor riqueza e diversidade de espécies nas áreas planas com água da topossequência nem a previsão de que haveria relação entre os teores dos nutrientes e a riqueza e a diversidade. Quando se avalia estatisticamente os valores médios da Série de Hill em termos de riqueza e diversidade de espécies (Tabela 6) pela análise de Kruskal-Wallis (Tabela 7) das topossequências apenas na Mata de Piedade foi encontrado diferença significativa entre os tratamentos ocorrendo a menor riqueza, diversidade e dominância de espécies nas áreas de encosta.

A comparação dos nossos resultados com a literatura que também utilizaram a Série de Hill ou empregaram técnicas de rarefação na análise da distribuição de plantas arbóreas em topossequência, revelou padrões distintos do encontrado neste trabalho. Por exemplo, Carvalho et al. (2009), em estudo de Floresta Ombrófila, relataram menor diversidade de espécies nas áreas mais baixas da topossequência onde registraram, como na área de estudo, maior saturação de Al. Resultados semelhantes foram encontrados por Matos (2012);

Caglione et al. (2015); Rezende et al. (2015); Souza et al. (2015); Grasel et al. (2020).

As comparações acima apresentadas indicam claramente um padrão distinto do nosso trabalho, uma vez que a maioria dos trabalhos consultados registra menor riqueza e diversidade nas áreas mais baixas, onde geralmente há cursos de água como na área de estudo, situação que exige adaptações morfo-fisiológicas das plantas para que se desenvolvam sob inundação, onde o suprimento de oxigênio é precário (GRANDIS, et al., 2010; LUO, et al., 2016; ARTUSI, et al., 2020). Assim, podemos concluir que nas áreas estudadas riqueza e diversidade alfa parecem não responder a heterogeneidade de habitats.

Diversos autores destacam que os fatores bióticos podem atuar em conjunto com os fatores abióticos no processo de montagem de comunidades e que é muito difícil separar-los e individualiza-los para explicar a influência destes fatores na montagem da comunidade (XU et al., 2017; SOUZA et al., 2017; MÜNKEMÜLLER et al., 2020). Assim, a pesquisa revelou que os fatores abióticos isolados não são suficientes para entender a diversidade alfa dos ambientes da topossequência da Floresta Ombrófila estudada.

**Tabela 6-** Valores médios da Série de Hill (riqueza, diversidade e dominância de espécies) em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Série de Hill | Mata de Itapirema |         |      | Mata de Piedade |         |      | Mata de Zambana |         |      |
|---------------|-------------------|---------|------|-----------------|---------|------|-----------------|---------|------|
|               | Plano com água    | Encosta | Topo | Plano com água  | Encosta | Topo | Plano com água  | Encosta | Topo |
| Riqueza       | 7,0               | 6,8     | 7,2  | 5,6             | 4,0     | 6,4  | 5,8             | 6,6     | 6,0  |
| Diversidade   | 4,6               | 5,8     | 5,9  | 4,9             | 3,3     | 6,0  | 4,3             | 5,1     | 4,2  |
| Dominância    | 3,4               | 5,2     | 5,0  | 4,3             | 2,9     | 5,7  | 3,4             | 4,3     | 3,3  |

**Tabela 7-** Resultados da análise de Kruskal-Wallis dos valores médios da Série de Hill encontrados em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Locais    | Parâmetros da análise Kruskal-Wallis |                    |
|-----------|--------------------------------------|--------------------|
|           | H ( $\chi^2$ )                       | p                  |
| Itapirema | 1,16                                 | 0,56 <sup>ns</sup> |
| Piedade   | 7,20                                 | 0,03*              |
| Zambana   | 1,41                                 | 0,49 <sup>ns</sup> |

Onde: ns = não significativo ( $p \geq 0,05$ ); \* = significativo ( $p \leq 0,05$ ).

### 3.4 Diversidade beta ao longo da topossequência

Os resultados do particionamento da diversidade beta (Tabela 8) revelaram que o processo de *turnover* se repetiu nos três tratamentos (parcelas planas com água, encosta e topo). Isto significa que aquele processo é o principal fator gerador da diversidade beta (existindo apenas uma pequena fração derivada do agrupamento de espécies) e, assim, os filtros abióticos (restrições ambientais, geográficas ou espaciais e temporais) não identificados nesta pesquisa podem estar promovendo a estruturação da diversidade beta destas comunidades. O *turnover* revela ainda que enquanto determinadas condições e gradientes

ambientais não são tolerados por algumas espécies, outras espécies podem tolerar as mesmas condições, ou seja, podem substituir ocasionando assim a substituição de espécies (BASELGA, 2010), sendo importante salientar que interações competitivas entre as espécies também podem proporcionar *turnover* (MÜNKEMÜLLER et al., 2020).

O particionamento da diversidade beta (Tabela 8) mostrou que a maior similaridade ( $\beta_{sor}$ ) ocorreu nas áreas planas com água para as Matas de Piedade e Zambana e nas áreas de encosta para a Mata de Itapirema. Já, a menor dissimilaridade ( $\beta_{jac}$ ) ocorreu nas áreas de encosta para as Matas de Piedade e Zambana. Na Mata de Itapirema a dissimilaridade foi menor nas áreas do topo. A maior taxa de aninhamento ( $\beta_{nes}$ ) foi encontrada nas áreas planas com água para as Matas de Piedade e Zambana e, na Mata de Itapirema a taxa de aninhamento foi semelhante nas áreas planas com água, encosta e topo.

Os resultados da nossa pesquisa mostraram que nas Matas de Piedade e Zambana a menor diversidade beta ocorreu na área plana com água. Padrão distinto do relatado para a Mata de Itapirema, onde menor diversidade beta foi encontrada nas áreas de encosta.

Das três topossequências estudadas, duas (Matas de Piedade e Zambana), apresentaram um padrão semelhante ao relatado por Gomes et al. (2020) em Mata Atlântica em Santa Catarina, onde registraram menor diversidade beta nas áreas mais baixas da topossequência. Os autores relataram que essa baixa diversidade beta está associada à filtragem ambiental (baixas temperaturas e umidade relativa perto de 100%). Assim, podemos presumir que menor diversidade beta encontrada nas áreas planas com água (nas Matas de Piedade e Zambana) e nas áreas de encosta (Mata de Itapirema) pode ser consequência da atuação de filtragem ambiental causada por fatores abióticos, como por exemplo, umidade do solo (MÜNKEMÜLLER et al., 2020). Todavia, o fato da área plana com água de Itapirema não seguir o mesmo padrão de diversidade beta das demais matas permanece desconhecido.

**Tabela 8** - Diversidade beta em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil

| Áreas da topossequência | Itapirema     |               |               | Piedade       |               |               | Zambana       |               |               |
|-------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|                         | $\beta_{sor}$ | $\beta_{jac}$ | $\beta_{nes}$ | $\beta_{sor}$ | $\beta_{jac}$ | $\beta_{nes}$ | $\beta_{sor}$ | $\beta_{jac}$ | $\beta_{nes}$ |
| Plana com água          | 0,61          | 0,50          | 0,12          | 0,55          | 0,43          | 0,12          | 0,68          | 0,54          | 0,13          |
| Encosta                 | 0,67          | 0,55          | 0,12          | 0,33          | 0,28          | 0,05          | 0,36          | 0,30          | 0,06          |
| Topo                    | 0,52          | 0,41          | 0,12          | 0,50          | 0,39          | 0,11          | 0,49          | 0,38          | 0,11          |

#### 4. CONCLUSÕES

A diversidade taxonômica das comunidades arbóreas da Floresta Ombrófila estudada não comprovou a previsão inicial de que seria encontrado menor riqueza e diversidade de espécies nas áreas nas áreas mais baixas e planas com água onde haveria baixos teores de fósforo e potássio e com alta saturação de alumínio e baixo pH, como registrado na maioria dos trabalhos analisados. Além disso, este estudo comprovou a relação da diversidade beta com a heterogeneidade de habitat, pois o processo de *turnover* é predominante nas comunidades analisadas, sinalizando assim que outros fatores abióticos não identificados nesta pesquisa podem estar atuando no processo de montagem de comunidades ou que fatores bióticos também estejam envolvidos.



## REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711-728, 2013. DOI: 10.1127/0941-2948 / 2013/0507.
- APAC-AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA. Sistema de geoinformação hidrometeorológico de Pernambuco. Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/sighpe/>> Acesso em 15 julho 2021.
- APG IV. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016. DOI: 10.1111/boj.12385.
- ARTUSI, A. C. et al. Respostas morfológicas ao alagamento em espécies arbóreas de florestas ribeirinhas subtropicais brasileiras. **Iheringia**, v. 75, p. 1-7, 2020. DOI: 10.21826/2446-82312020v75e2020001.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- BEGON, M. et al. **Ecology: From individuals to ecosystems**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 759p. Disponível em <[http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo\\_thumb/Ecology-From-Individuals-to-Ecosystems-by-Michael-Begon--2006-.pdf](http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Ecology-From-Individuals-to-Ecosystems-by-Michael-Begon--2006-.pdf)> Acesso em 24 fev. 2021.
- BILIA, C. G. et al. Influência da heterogeneidade ambiental sobre os atributos da comunidade de Chironomidae em lagoas de inundação neotropicais. **Heringia**, v. 105, p. 20-27, 2015. DOI: 10.1590/1678-4766201510512027.
- BOTREL, R. T. et al. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma Floresta Estacional Semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p. 195-213, 2002. DOI: 10.1590/S0100-84042002000200008.
- BRAGA, C. et al. Metacomunidades: Uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, v. 21, p. 108-118, 2017. DOI: 10.4257/oeco.2017.2102.02.
- BUDKE, J. C. et al. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucara, Southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 189, p. 187-200, 2007. DOI: 10.1007/s11258-006-9174-8.
- CAGLIONE, E. et al. Estrutura e diversidade do componente arbóreo de Floresta Atlântica no Parque Nacional da Serra do Itajaí, Santa Catarina. **Floresta**, v. 45, p. 289-302, 2015. DOI: 0.5380/rf.v45i2.33499.
- CAMPOS, M. C. C. et al. Topossequência de solos na transição campos naturais-floresta na região de Humaitá, Amazonas. **Acta Amazônica**, v. 42, p. 387-398, 2012. DOI: 10.1590/S0044-59672012000300011.
- CARVALHO, J. et al. Relações entre a distribuição das espécies de diferentes estratos e as características do solo de uma floresta aluvial no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 1-9, 2009. DOI: 10.1590/S0102-33062009000100002.
- CLIMATE-DATA. Clima: Pernambuco. Disponível em: <<https://pt.climate-data.org/>>. Acesso em: 26 maio 2018.

CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, p. 45-67, 2014. DOI: 10.1890/13-0133.1.

CPRH-AGÊNCIA ESTADUAL DE MEIO AMBIENTE. **Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco**. Recife: CPRH, 2003. 214 p.

CUBINO, J. P. et al. Plant taxonomic and phylogenetic turnover increases toward climatic extremes and depends on historical factors in European beech forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 31, p. 1-12, 2021. DOI: 10.1111/jvs.12977.

EMBRAPA-EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Amostragem e cuidados na coleta de solo para fins de fertilidade**. Manaus, Embrapa Amazônia Ocidental, 2014. 18 p. Disponível em <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>> Acesso em: 26 maio 2018.

GOMES, J. P. et al. Beta diversity as an indicator of priority areas for Myrtaceae assemblage conservation in Subtropical Araucaria Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, p. 1361–1379, 2020. DOI: 10.1007/s10531-020-01940-8

GRANDIS, A. et al. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, p. 1-12, 2010. DOI: 10.1590 / S0100-84042010000100002

GRASEL, D. et al. Tree community patterns along pond-upland topographic gradients, upper Uruguay River basin, southern Brazil. **Folia Geobotanica**, v. 55, p. 109-126, 2020. DOI: 10.1007/s12224-020-09368-2.

GUERRA, T.N.V. et al. Influence of edge and topography on the vegetation in an Atlantic Forest remnant in northeastern Brazil. **Journal of Forest Research**, v. 18, p. 200-208, 2012. DOI: 10.1007 / s10310-012-0344-3.

HAMMER, O. et al. **Past: Paleontological statistic software package for education and data analysis**. Disponível em: <[http://palaeoelectronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)> Acesso em 20 jan. 2019.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 227-248, 2012. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411.

IBGE-INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, 2012. 271 p.

IPA-INSTITUTO AGRONÔMICO DE PERNAMBUCO. **Catálogo das áreas das estações experimentais do IPA**. Recife, 2015. 44 p.

JUHÁSZ, C. E. et al. Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob Savana florestada (Cerradão) em Assis, SP. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 30, p. 401-412, 2006. DOI: 10.1590/S0100-06832006000300002.

LUO, F. L. et al. Responsiveness of performance and morphological traits to experimental submergence predicts field distribution pattern of wetland plants. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 340-351, 2016. DOI: 10.1111 / jvs.12352.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern Brazil. **Acta**. v. 27, p. 801-809. 2013. DOI: 10.1590/S0102-33062013000400020.

- MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. Curitiba: Editora da UFPR. 2013, 261 p.
- MATOS, F. A. R. **Gradiente e diversidade numa Floresta Atlântica primária do Sul da Bahia**. 2012. 83f. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade federal de Viçosa-UFV. 2012. Disponível em: < <https://www.locus.ufv.br/bitstream/123456789/2538/1/texto%20completo.pdf/>> Acesso em 15 ago. 2021.
- MENDES, D. S. O. et al. Os solos e geoambientes das campinaranas amazônicas: relação genética entre os geoambientes e a evolução da paisagem em um transecto na bacia do Alto Rio Negro, Amazônia. **Revista Brasileira de Geomorfologia**, v. 18, p. 547-559, 2017. DOI: 10.20502/rbg.v18i3.1192.
- MENEZES, B. S. et al. Montagem de comunidades: conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, v. 20, p. 1-17, 2016. DOI: <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2001.01>.
- MICROSOFT. **Excel, microsoft corporation**, Washington, EUA, 2018. 1 CD-ROM.
- MÜNKEMÜLLER et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, p. 1-18, 2020. DOI: 10.1111/geb.13098.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 58-62, 1995. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6.
- NASCIMENTO, M. T; CUNHA, C. N. Estrutura e composição florística de um cambazal no Pantanal de Poconé-MT. **Acta**, v. 3, p. 3-23, 1989. DOI: 10.1590/S0102-33061989000100001.
- NUNES, et al. **Grupo Barreiras: Características, gênese e evidências de neotectonismo**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011. 31p. - (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Solos,194). Disponível em: <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>> Acesso em 20 jan. 2019.
- PRESLEY, S. J. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, p. 908-917. 2010. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x.
- REZENDE, V. L. et al. Tree species composition and richness along altitudinal gradients as a tool for conservation decisions: the case of Atlantic Semideciduous Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, p. 2149–2163, 2015. DOI: 10.1007/s10531-015-0939-z.
- SILVA, A. C. B. L. **Influência da área e da heterogeneidade de habitats na diversidade vegetal em fragmentos de Floresta Atlântica**. 2010. 181f. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 2010. Disponível em: <<http://www.dominiopublico.gov.br/>> Acesso em 12 dez. 2020.
- SIQUEIRA, C. C.; ROCHA, C. F. D. Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. **Oecologia Australis**, v. 17, p. 282-302, 2013. DOI: 10.4257/oeco.2013.1702.09.
- SOUZA, K. et al. Estrutura e estratégias de dispersão do componente arbóreo de uma floresta subtropical ao longo de uma topossequência no Alto-Uruguai. **Revista Scientia Forestalis**, v. 43, p. 321-332, 2015. Disponível em: < <https://www.ipef.br/publicacoes/scientia/nr106/cap08.pdf>> Acesso em 13 ago. 2021.
- SOUZA, K. et al. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, v. 68, p. 1165-1175, 2017. DOI: 10.1590/2175-7860201768401.

TERRA, M. C. N. S. et al. Influência topo-edafo-climática na vegetação de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Mantiqueira, MG. **Ambiente e Água**, v. 10, p. 928-942, 2015. DOI: 10.4136/ambi-agua.1705.

VIANNA, L. F. N. et al. Aplicação de descritores de heterogeneidade ambiental na seleção de áreas para sistemas de parcelas amostrais: um estudo de caso para a determinação de hotspots potenciais de biodiversidade. **Geografia**, v. 40, p. 211-239, 2015. Disponível em: < <https://www.researchgate.net>.> Acesso em 03 fev. 2021.

VIEIRA, S. **Bioestatística: Tópicos avançados**. Rio de Janeiro: Elsevier, 2010. 278p.

XU, J. et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. **Ecology and Evolution**, v. 7, p. 5056-5069, 2017. DOI: 10.1002/ece3.3068.

ZIMMERMANN, F. J. P. **Estatística aplicada à pesquisa agrícola**. Brasília, Embrapa, 2014. 582 p.

WHITTAKER, R. H. Gradient analysis of vegetation. **Biological Reviews**, v. 40, p. 207-264, 1967. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419.x.

## **CAPÍTULO 2**

### **DIVERSIDADE FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM TOPOSSEQUÊNCIA EM ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **DIVERSIDADE FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM TOPOSSEQUÊNCIA EM ÁREA DE FLORESTA OMBRÓFILA EM PERNAMBUCO**. Recife, PE: UFRPE, 2021. Orientadora: Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadora: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

## RESUMO

Para compreender os processos envolvidos na montagem de comunidades em áreas de topossequência (topo, encosta e área plana com água) em três áreas de Floresta Ombrófila em Pernambuco foram analisadas as diversidades funcional e filogenética. Para isso, foram analisados seis traços funcionais (área foliar, área foliar específica, matéria seca da folha, conteúdo de clorofila da folha, densidade da madeira e altura). A expectativa era que seria encontrada menor diversidade funcional e menor dispersão filogenética nas áreas com ambientes mais restritivos (áreas planas com água) como os encontrados nas parcelas das áreas planas com água. Para o estudo das diversidades funcional e filogenética foram amostradas as plantas lenhosas (circunferência do fuste a altura do peito  $\geq 15$  cm) presentes nas 45 parcelas de 10 x 10m (15 em cada mata estudada subdividida em cinco parcelas em cada área da topossequência). A estrutura funcional foi analisada pelo índice de entropia quadrática de Rao e a estrutura filogenética pelo índice de Rao filogenético e pelo Índice de Relacionamento (NRI). Foi observado que a diversidade funcional não está associada às diferentes situações topográficas, e que possivelmente aponta que processos estocásticos (neutros) podem estar sendo mais importantes na estruturação das comunidades. Em relação ao Rao filogenético não ocorreram diferenças significativas entre as comunidades planas com água, encosta e topo, sendo as comunidades filogeneticamente similares. A estrutura filogenética das comunidades arbóreas avaliada pelo NRI apontou que o valor de NRI da encosta foi significativamente distinto das áreas planas com água e topo. Os resultados da pesquisa mostraram que as abordagens filogenéticas não devem ser consideradas como substitutas da diversidade funcional, pois tratam de processos distintos.

**Palavras chave:** Gradiente Topográfico, Similaridade ecológica, Traços funcionais.

ALMEIDA, ANÁLIA CARMEM SILVA. **FUNCTIONAL AND PHYLOGENETIC DIVERSITY IN TOPOSEQUENCE IN AN OMBROPHILAL FOREST AREA IN PERNAMBUCO**. Recife, PE: UFRPE, 2021. Advisor Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-advisor: Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva.

### ABSTRACT

To understand the processes involved in the assembly of communities in toposequence areas (top, slope and flat area with water) in three areas of Ombrophilous Forest in Pernambuco, functional and phylogenetic diversity were analyzed. For this, six functional traits were analyzed (leaf area, specific leaf area, leaf dry matter, leaf chlorophyll content, wood density and height). The expectation was that less functional diversity and less phylogenetic dispersion would be found in areas with more restrictive environments (flat areas with water) such as those found in plots of flat areas with water. To study the functional and phylogenetic diversity, woody plants were sampled (boil circumference at breast height  $\geq 15$  cm) present in 45 plots of 10 x 10m (15 in each studied forest subdivided into five plots in each area of the toposequence). The functional structure was analyzed by the Rao's quadratic entropy index and the phylogenetic structure by the Rao's phylogenetic index and the Relationship Index (NRI). It was observed that functional diversity is not associated with different topographic situations, and that it possibly points out that stochastic (neutral) processes may be more important in the structuring of communities. In relation to the phylogenetic Rao there were no significant differences between the flat communities with water, slope and top, being the communities phylogenetically similar. The phylogenetic structure of tree communities evaluated by the NRI indicated that the slope NRI value was significantly different from the flat areas with water and top. The research results showed that phylogenetic approaches should not be considered as a substitute for functional diversity, as they deal with distinct processes.

**Keywords:** Ecological similarity, Functional traits, Topographical gradient

## 1. INTRODUÇÃO

As suposições mais comumente consideradas para explicar variação da diversidade funcional em ambientes com diferente disponibilidade de recursos relatam que quando os filtros abióticos são mais fortes na estruturação das comunidades há uma tendência de predomínio de espécies com valores de traços funcionais semelhantes como resposta ao estresse ambiental levando a uma menor diversidade funcional (KRAFT; ACKERLY 2014, MUNKEMULLER et al. 2020). Considera-se ainda que à medida que os ambientes vão se tornando menos restritivos os filtros bióticos se tornam cada vez mais importantes, já que o ambiente vai se tornando mais propício para uma diversidade funcional com estratégias de sobrevivência diferenciadas, aumentando assim a diferença de parentesco filogenético entre as linhagens (maior dispersão filogenética) (MEINERS et al. 2015; STADLER et al. 2017).

Tem sido reconhecido que individualizar os componentes da diversidade além da faceta taxonômica possibilita o entendimento de distintos processos que atuam na estruturação das comunidades ecológicas (PAVOINE; BONSALE, 2011). A esses respeito, diferentes autores têm observado que os padrões de seleção de espécies por filtragem ambiental (nicho) são melhor visualizados quando a comunidade é analisada no nível funcional e filogenético (LEIBOLD et al., 2017).

A diversidade funcional corresponde ao valor e amplitude dos traços funcionais (*sensu* VIOLLE et al., 2007) presentes num ecossistema ou numa comunidade (TILMAN et al., 2001; MAGURRAN, 2013) e, pode ser mensurada através dos traços funcionais os quais consistem em quaisquer características mensuráveis (morfológica, fisiológica ou fenológica), desde o nível de uma célula até o nível de todo o organismo, que influenciam no estabelecimento, crescimento e reprodução dos indivíduos (VIOLLE et al., 2007), podendo serem influenciados por filtros bióticos ou abióticos que selecionam espécies com tolerância ecológicas semelhantes (GARNIER et al., 2004).

A idéia de que comunidades mais diversas serem menos filogeneticamente relacionadas vem da premissa do conservadorismo filogenético de nicho, que considera que traços funcionais das espécies são conservadas durante sua história evolutiva e, portanto, as espécies mais relacionadas filogeneticamente são mais semelhantes funcionalmente, sobrepondo mais seu nicho ecológico, do que as menos relacionadas (SRIVASTAVA et al., 2012). Aceitando essa premissa, considera-se que uma comunidade com espécies mais relacionadas filogeneticamente do que o esperado em uma comunidade aleatória ou nula resulta da filtragem abiótica, enquanto o padrão oposto resulta da filtragem biótica, a qual



pode aumentar a diversidade de espécies por exclusão competitiva de espécies mais relacionadas filogeneticamente e, portanto, mais funcionalmente similares (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009).

A variação da disponibilidade de recursos está diretamente relacionada com a heterogeneidade de habitat e pode funcionar como filtro abiótico, influenciando na composição das espécies que podem mudar ao longo de gradientes ambientais e, estas mudanças são também frequentemente refletidas em alterações nos valores dos traços funcionais da comunidade (LORTIE et al., 2004). Estes valores de traços que mudam de acordo com a heterogeneidade de habitat são chamados de “atributos de respostas” (GARNIER et al., 2016). Segundo os autores, a abordagem da diversidade funcional sinaliza que ao longo de gradientes ambientais podem ocorrer alterações nos valores de traços funcionais das plantas.

Como exemplo de trabalhos estudando a influencia de uma topossequencia nos valores de traços funcionais Souza et al. (2017) detectaram que enquanto na área mais baixa da topossequência que apresentava solo com maior teor de umidade e maior fertilidade predominou a ocorrência de espécies com maior porte de altura, menor densidade da madeira e folhas de maior tamanho, na área de encosta predominaram espécies com menor porte, maior densidade da madeira e folhas de menor tamanho. Entretanto, Nardoto et al. (2008) estudando topossequência não detectaram diferenças estatísticas significativas nos conteúdos de nitrogênio e fósforo foliares entre áreas planas (ocupadas por floresta de terra firme) e áreas inundadas (ocupadas por floresta campinanara) na região amazônica, embora tenham encontrado maior teor de cálcio foliar nas áreas inundadas.

Vários estudos têm avaliado a diversidade filogenética, além das taxonômica e funcional, como forma de se ter uma melhor compreensão dos processos envolvidos na diversidade (XU et al., 2017). A diversidade filogenética pode ser definida como uma medida da comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies expressando as diferenças entre os organismos devido à sua história evolutiva (MAGURRAN, 2013; PELLENS; GRANDCOLAS, 2016). Portanto, é importante destacar que diferentes autores observaram que estudando os comprimentos e diversificação dos ramos da filogenia consegue-se obter informações sobre a forma como estes atributos variaram ao longo do tempo (SRIVASTAVA et al., 2012; PELLENS; GRANDCOLAS, 2016).

Neste sentido, alguns autores relatam que as variações nos valores dos traços funcionais podem ser explicadas pela história filogenética (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009). A esse respeito, Webb et al. (2002); Cadotte (2013) argumentam que a

estrutura filogenética pode ser um *proxy* da similaridade ecológica quando há conservadorismo de nicho filogenético. Portanto, haveria uma seleção de linhagens específicas com determinados valores de traços, os quais apresentariam valores mais semelhantes (PURSCHKE et al., 2013). Sendo assim, a distância filogenética entre as espécies seria proporcional ao tempo evolutivo durante o qual os distintos valores desses traços e preferências ambientais poderiam ter evoluído (LOSOSOVÁ et al., 2016). Neste contexto, por exemplo, Cadotte et al. (2008) detectaram que a diversidade filogenética foi um preditor significativamente melhor de variação na biomassa vegetal do que o número de espécies ou grupos funcionais.

É importante também lembrar que estudiosos em ecologia de comunidades destacam que na abordagem filogenética é necessário considerar o conservadorismo de nicho filogenético pelo fato do mesmo se referir à expectativa de que num ambiente estável as espécies relacionadas tenderão a ocupar os mesmos tipos de ambientes e, assim o processo de especiação pode ocorrer regularmente sem grandes mudanças de nicho (WEBB, 2000; DONOGHUE, 2008; QIAN et al., 2019). Também estes estudiosos destacam que o conservadorismo de nicho influencia a composição da comunidade tanto pela filtragem abiótica do pool regional de espécies quanto por meio da competição e outras interações bióticas e, os sinais desses processos podem ser refletidos na distribuição de espécies em toda a filogenia do pool regional de espécies e quantificado através de medidas de diversidade filogenética, valendo ainda salientar que quanto maior o estresse ambiental se espera encontrar parentesco filogenético mais próximo e diversidade filogenética reduzida.

Neste segundo capítulo foi avaliado a resposta dos traços funcionais de plantas arbóreas ao longo de uma topossequência (topo, encosta e plano com água). Para isto, foi formulada a seguinte pergunta: como a variação da estrutura da comunidade (funcional e filogenética) está associada a diferentes situações topográficas em uma floresta úmida tropical? Com base na literatura acima apresentada esperou-se encontrar: 1) Uma menor diversidade funcional nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH); 2) Maior dispersão filogenética nos ambientes menos restritivos (áreas com altos teores de fósforo e potássio, com baixa saturação de alumínio e alto pH).

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Local de estudo**

O estudo foi realizado em três áreas de Floresta Ombrófila (IBGE, 2012) situadas na zona da mata norte de Pernambuco (Figura-1 do APÊNDICE): Mata de Zambana (07° 41' 29.13" e 07° 43' 17.09" S; 35° 00' 08.75" e 34° 58' 38.78" W) e Mata de Piedade (07° 49' 12.66" e 07° 50' 55.43" S; 34° 59' 21.29" e 35° 00' 35.92" W), ambas situadas na Usina São José, em Igarassu-PE, e Mata de Itapirema, localizada na Estação Experimental do IPA (07° 38' 57" S; 34° 56' 55" W), localizada em Goiana-PE. Nesta região de estudo prevalece o Grupo Barreiras, constituídos por sedimentos areno-argilosos não consolidados, de origem continental, com declividade constituída por tabuleiros de topo plano, entrecortados por vales estreitos e profundos, com vertentes que exibem declividade acima de 30% e altitudes entre 20 m a pouco mais de 200 m (CPRH, 2003; NUNES et al., 2011).

O clima geral da zona da mata norte de Pernambuco é do tipo Am' de Köppen (quente tropical e úmido, com chuvas no outono e inverno), com temperatura média anual de 24,9° C (ÁLVARES et al., 2013; MENEZES et al., 2016). No município de Igarassu, onde se localizam a maior parte das terras da Usina São José, a temperatura média anual é de 25,5° C e a precipitação média anual da Usina São José é de 1.501,55 mm. No município de Goiana, onde se localiza a Estação Experimental do IPA de Itapirema, a temperatura média anual corresponde a 24,9° C e a precipitação média anual desta Estação Experimental é de 1.887, 81 mm (CLIMATE-DATA, 2018; APAC, 2021).

As Matas de Piedade e Zambana possuem respectivamente 305,78 e 387,85 hectares e têm como matriz circundante a cultura da cana-de-açúcar (SILVA, 2010; GUERRA et al., 2012). A Mata da Estação Experimental de Itapirema possui 95,82 hectares e está rodeada por uma área que tem como histórico de uso a produção de cana-de-açúcar, inhame, frutas tropicais, eucalipto, café, feijão, mandioca, sorgo e coco (IPA, 2015). As três matas estudadas não possuem histórico de uso com finalidades agrícolas ou pecuárias.

### **1.2. Desenho amostral, coleta e tratamento dos dados**

No desenho amostral as posições da topossequência (topo, encosta e plano com água) foram consideradas fatores que promovem a heterogeneidade de habitat e as três matas foram consideradas as repetições deste desenho amostral. Foram coletadas plantas lenhosas com a circunferência do fuste  $\geq 15$  nas 45 parcelas (15 em cada mata estudada subdividida em cinco parcelas em cada área da topossequência), sendo as parcelas lançadas a partir de 50 m de distância em relação à borda da área das matas. O tamanho de cada parcela foi de 10 x 10 m com distância de 10 m entre as mesmas (MURCIA, 1995; GUERRA et al., 2012). O desenho

amostral adotado foi o de blocos casualizados (ZIMMERMANN, 2014). A altitude média das 45 parcelas foi obtida com receptor GPS.

A altura das árvores foi medida com telêmetro a laser DLE-40. O material botânico foi coletado e herborizado seguindo as técnicas utilizadas em taxonomia. A identificação do material botânico ocorreu por meio de comparação com material já identificado e depositado no Herbário Dárdano de Andrade Lima localizado no Laboratório de Botânica do IPA e a nomenclatura atual das espécies foi conferida por consultas ao banco de dados do Royal Botanic Gardens, Kew (Royal Botanic Gardens, Kew - <http://www.plantsoftheworldonline.org>) e ao banco de dados do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (Herbário Virtual, <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>), sendo em seguida elaborada a lista florística ordenada por famílias e respectivas espécies, seguindo a proposta do “Angiosperm Phylogeny Group” (APG IV, 2016).

### 2.3 Análise dos dados

Com a finalidade de compreender a influência da heterogeneidade ambiental na estrutura funcional das comunidades foram calculadas médias das características funcionais das espécies por topossequência. Os traços ou características funcionais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) usados para verificar as respostas das plantas à heterogeneidade de habitat foram os descritos na Tabela-1.

**Tabela 1** - Lista de características funcionais analisadas, adaptada de Malhi et al.(2017).

| Característica funcional | Descrição   | Importância funcional   |
|--------------------------|---|---|
| AF                       | Área foliar (cm <sup>2</sup> )                                      | Absorção e uso de luz solar e capacidade de perda de água pelas folhas.   |
| AFE                      | Área foliar específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )           | Longevidade da folha, defesas estruturais da folha, positivamente correlacionada com a taxa máxima fotossintética e de crescimento relativo da planta.  |
| MSF                      | Matéria seca da folha (peso úmido–peso seco; (mg.g <sup>-1</sup> )) | Suporte estrutural e armazenamento de energia e água relacionado ao estresse nutricional e perturbações ambientais.   |
| Cc_mass ou IC            | Concentração de clorofila (nm)                                      | Processo fotossintético atuando na conversão de energia luminosa em energia química.  |
| DMC                      | Densidade de madeira (g.cm <sup>-3</sup> )                          | Armazenamento de nutrientes (principalmente carbono), suporte mecânico, eficiência hidráulica (distribuição de água na planta) e vigor estrutural da planta (capacidade de defesa e resistência aos danos físicos).   |
| H                        | Altura da árvore (m)  | Resposta às mudanças climáticas, resposta aos níveis de CO <sub>2</sub> , resposta para os recursos existentes no solo, tempo de resposta da espécie diante de distúrbios, biomassa acima do solo, profundidade da raiz, tamanho das folhas, vigor competitivo, capacidade de dispersão de sementes, mecanismos de defesa / proteção da planta, efeitos sobre ciclos bioquímicos e efeitos sobre o regime de perturbação. |

Para analisar a clorofila, área foliar e área foliar específica foram coletadas folhas maduras expostas ao sol de cinco indivíduos por espécie e cinco folhas por indivíduo. Para assegurar a medição do melhor ramo da planta o procedimento adotado foi o seguinte: a base do ramo principal onde se inicia a primeira ramificação lateral (secundária) foi o ponto inicial de partida. A partir desta primeira ramificação lateral seguiu-se em frente até chegar à última ramificação, descartando-se os ramos mortos (secos) ou que tenham sofrido algum dano, como, ataque por inseto, por doença ou cujas folhas estivessem faltando algum pedaço.

A análise da clorofila das folhas foi realizada com o aparelho Clorofilômetro (Clorofilog - CFL 1030), sendo executada a medição em campo logo após a coleta das folhas. A mensuração da área foliar foi realizada com um scanner e software específico, posteriormente estas folhas foram levadas ao laboratório de pós-colheita do IPA, foram pesadas em balança analítica e colocadas em estufa a 70°C durante 72 h. Em seguida, as folhas foram novamente pesadas em balança analítica para então calcular a área foliar específica (AFE), que consiste na razão entre a área da folha e a massa seca. As dimensões das imagens das folhas foram medidas através do programa de computador Determinador Digital de Áreas (FERREIRA et al., 2017). A matéria seca da folha (MSF) foi obtida pela subtração da massa úmida da folha em relação a sua massa seca.

Para obtenção da densidade da madeira, dada pela razão entre massa seca de uma secção do caule pelo seu volume ainda fresco foram coletados galhos a partir de 5 cm de CAP de cinco indivíduos de cada espécie em cada parcela, que foram armazenados em sacos plásticos fechados até a medição (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Os galhos foram transformados em discos com 5 cm de espessura (SILVA et al., 2015), formando as amostras que, em seguida, foram levadas ao laboratório de pós-colheita do IPA, onde foram colocadas em recipiente com água, por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário à medição. Posteriormente, cada peça foi retirada do recipiente e posta para escorrer o excesso de umidade por 5-10 minutos. Em seguida, foi mergulhada em outro recipiente com água para determinação do volume (baseado no deslocamento do líquido provocado pela imersão da peça). Após esta fase, cada amostra foi seca em estufa à temperatura de 103° C durante 72 h, depois pesada em balança analítica, (TRUGILHO et al., 1990) e, assim, a densidade de madeira foi obtida dividindo-se a massa seca pelo volume saturado de umidade, conforme Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

O traço funcional altura de cada espécie foi calculado a partir média das alturas, medidas com telêmetro a laser DLE-40, dos indivíduos de cada espécie nas cinco parcelas de cada ambiente da topossequência, sendo que a média utilizada foi a altura média das 100

árvores mais altas (altura dominante) de cada área da topossequência (plano com água, encosta e topo).

Com a finalidade de compreender quais características influenciaram nas mudanças na diversidade funcional foram calculadas as médias ponderadas (CWM), conforme Lavorel et al. (2007); Pla et al. (2011); Pérez-Harguindeguy et al. (2013), de seis atributos funcionais (AF, AFE, MSF, Cc\_mass, DMC, H). Os valores do CWM tiveram a sua normalidade verificada pelo Teste de Shapiro-Wilk e, no caso de não serem normais, aplicou-se a transformação da raiz quadrada. Em seguida estes dados foram submetidos ao Teste T para verificar se foram significativamente distintos nos tratamentos (plano com água, encosta e topo).

Para analisar a estrutura da diversidade funcional das comunidades usou-se a entropia quadrática de Rao (RAO, 1982) a qual mede a diversidade das comunidades através da abundância relativa de espécies (BELLO et al., 2010). O Índice de Rao é uma medida da dissimilaridade funcional que varia de 0 a 1, onde quanto mais próximo de 1 as comunidades possuem maior diversidade funcional. Para obter o Índice de Rao foram utilizadas as médias ponderadas (CWM) dos atributos funcionais das comunidades arbóreas e a abundância relativa das espécies (CASANOVES, et al., 2008). O Índice de Rao foi submetido ao teste de Fisher.

Para calcular a estrutura filogenética foi reconstruída uma árvore filogenética a partir de secções da megatree ALLMB (356.305 espécies), fruto de uma iniciativa que busca promover a elucidação das relações macroevolutivas dos grupos de Spermatophyta (SMITH; BROWN, 2018) e conta com táxons presentes no GenBank e na Tree of Life versão 9.1 e backbone (três genes plastidiais de codificação de proteínas: atpB, rbcL e matK; e dois marcadores nucleares: 18S e 26S) identificados por Magallón et al. (2015). Para quantificar a diversidade filogenética e funcional ao longo da topossequência usou-se a entropia quadrática de Rao (RAO, 1982). É importante ainda destacar que das 48 espécies detectadas na pesquisa (capítulo 1) foram encontradas 39 espécies catalogadas no GenBank e na Tree of Life e, a partir delas, foi confeccionada a árvore filogenética (Figura 1).

A estrutura filogenética de cada um dos três tratamentos foi analisada usando as seguintes medidas: MPD (Mean Pairwise Distance), que representa a distância filogenética média entre todas as espécies que ocorrem em um ambiente e Índice NRI (Net Relatedness Index ou Índice de Relacionamento Líquido), métrica derivada do MPD, que mede a distância filogenética média entre dois pares de táxons dentro de uma comunidade, onde valores acima de zero indicam agrupamento filogenético (espécies filogeneticamente similares) e valores

abaixo de zero indicam superdispersão filogenética (espécies filogeneticamente diferentes). A diversidade filogenética foi calculada através do Índice de Rao filogenético que mede a dissimilaridade entre as comunidades, variando de 0 a 1 (onde quanto mais próximo de 1 as comunidades possuem maior diversidade filogenética) (CIANCIARUSO et al., 2009; GOMEZ et al., 2010; DUNCK et al., 2016).

Para as análises funcionais e filogenéticas foram usados os seguintes softwares: Excel (MICROSSOFT, 2018), DDA (FERREIRA et al., 2017); FDiversity (DI RIENZO, et al., 2008); Angiosperm Phylogeny Website versão 14 (STEVENS, 2001) e os pacotes ‘ape’ (PARADIS et al., 2004), ‘phytools’ (REVELL, 2011) e ‘phylotools’ (ZHANG, 2017) do software “R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics” versão 3.6.3 (R-DEVELOPMENT CORE TEAM, 2018).

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1 Diversidade funcional ao longo da topossequência**

Os resultados da tabela 2 mostraram que os valores da área foliar (AF), matéria seca da folha (MSF) e o Rao funcional não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos. Entretanto, os valores da área foliar específica (AFE), densidade da madeira (DMC), concentração de clorofila (CCmass) e altura (H) apresentaram diferenças significativas entre os três tratamentos. Neste caso, os maiores valores de AFE e H foram encontrados nas áreas planas com água, o maior valor de DMC nas áreas de encosta e o maior teor de CCmass nas áreas do topo.

O registro de maior valor de AFE e menor valor de DMC nas áreas planas com água, aponta para um comportamento mais aquisitivo dos indivíduos desse ambiente (*sensu* GARNIER et al., 2016). Todavia, ao contrário do esperado, esse ambiente não apresentou o menor valor de MSF e maior valor de CCmass, o que seria esperado caso a estratégia aquisitiva predomina-se naquele ambiente.

Apesar de quatro (AFE, DMC, CCmass, H) dos seis traços analisados apresentarem diferenças significativas entre os tratamentos, isso não foi suficiente para que os valores do índice de diversidade de Rao funcional fossem distintos. Esses resultados apontam para duas questões: 1) a amplitude da variação de alguns traços pode ter sido suficiente forte para que no conjunto dos traços não houvesse diferença significativas do índice de Rao entre os tratamentos; 2) as respostas funcionais não serem distintas entre os tratamentos, ou seja, a heterogeneidade ambiental não foi suficientemente forte para que ocorresse filtragem ambiental (WEBB et al., 2002) e, conseqüentemente, a convergência funcional (*sensu* MÜNKEMÜLLER et al., 2020) como resposta ao estresse ambiental.

Tais resultados e o fato da diversidade taxonômica (capítulo 1) revelar que não existe relação entre a diversidade e a heterogeneidade de habitats (variáveis químicas do solo) nos diferentes ambientes da topossequência (plano com água, encosta e topo) sugere que processos estocásticos (neutros) podem estar sendo mais importantes na estruturação das comunidades naqueles ambientes. Resultados similares foram encontrados por Ribeiro et al. (2018) que não detectaram evidências de filtragem ambiental estruturar as comunidades arbóreas em uma topossequência de floresta tropical no Brasil, mas sim processos neutros.

**Tabela 2** – Médias ponderadas (CWM) das características funcionais – AF= Área foliar; AFE=Área foliar específica; MSF=Matéria seca da folha; CCmass=Concentração de clorofila; DMC=Densidade de madeira; H=Altura e Índice de Rao funcional das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Topossequência        | AF       | AFE     | MSF     | DMC    | CCmass  | H      | Rao funcional |
|-----------------------|----------|---------|---------|--------|---------|--------|---------------|
| Áreas planas com água | 262,52 a | 72,37 a | 8,65 a  | 0,43 a | 50,42 a | 21,3 a | 0,30 a        |
| Áreas de encosta      | 202,27 a | 62,69 b | 10,96 a | 0,48 b | 52,51 b | 15,1 b | 0,20 a        |
| Áreas do topo         | 87,65 a  | 42,39 c | 4,43 a  | 0,47 c | 52,86 c | 15,2 c | 0,24 a        |

Médias seguidas por letras minúsculas iguais na mesma coluna não diferem pelo teste de Tukey ( $p > 0,05$ ).

### 3.2 Diversidade e estrutura filogenética ao longo da topossequência

Das 48 espécies amostradas neste estudo 39 foram encontradas no catálogo do GenBank e na Tree of Life e, a partir delas, foi confeccionada a árvore filogenética (Figura 1).

Os resultados da análise de variância do Rao filogenético das comunidades arbóreas (Tabela 3) mostraram que não ocorreram diferenças significativas entre as parcelas planas com água, encosta e topo, sendo assim filogeneticamente similares. A estrutura filogenética avaliada pela distância filogenética média entre dois pares de táxons, ou seja, pelo NRI (Tabela 3) apontou que o valor de NRI da encosta foi significativamente distinto dos demais ( $p=0,0006$ ) com o teste de Tuckey apontando que o topo-encosta ( $p= 0,0008$ ) e topo-plano ( $p= 0,0094$ ) não diferiram significativamente.

A análise do NRI (Tabela 4) revelou a existência de parcelas com padrão de superdispersão filogenética (representadas pelos números negativos), ou seja, espécies filogeneticamente diferentes (GOMEZ et al., 2010; DUNCK et al., 2016). Das 15 parcelas por tratamento, oito apresentaram superdispersão filogenética nas áreas planas com água, nove na encosta e duas no topo. Os valores mais positivos de NRI encontrados no topo apontam que as espécies filogeneticamente mais próximas do que o esperado ao acaso (menor dispersão), quer sejam pertencentes ao mesmo gênero e/ou a mesma família de acordo com



Webb (2002). De acordo com Srivastava et al. (2012) a menor dispersão seria esperada em ambientes mais restritivos, no nosso caso (área plana com água) onde a filtragem abiótica seria mais importante, o que não ocorreu. Naquele ambiente, que em tese seria o mais restritivo, mais de 50% das parcelas tiveram padrão de superdispersão, indicando a importância das interações bióticas (MUNKEMULLER et al., 2020).

### 3.3 Diversidade funcional *versus* diversidade filogenética

Se forem comparados os valores do Rao funcional (Tabela 2) e do Rao filogenético (Tabela 3) constata-se que a área com maior Rao funcional (plano com água) é distinta da que apresentou maior Rao filogenético, apontando que o que este não pode ser um substituto para o Rao funcional diferentemente do relatado por Webb (2000). Isso é relevante por dois motivos: a) como já discutido na análise funcional acima o maior valor de Rao no ambiente plano com água não era esperado por tratar-se de um ambiente restritivo, devido a maior altura do lençol freático, já que o ambiente é periodicamente inundado; b) esses resultados sugerem que os processos ecológicos que estruturam a maior diversidade filogenética no topo e a maior diversidade funcional na encosta são distintos.

Os resultados da pesquisa confirmam as abordagens de Kraft et al. (2015); Gerhold et al. (2015) que apontaram a independência dessas duas abordagens de diversidade, as quais devem ser analisadas de forma complementar e não como substitutas. Pavoine et al. (2017) também afirmaram que, no geral, a abordagem filogenética pode ser usada em grandes escalas, mas não pode substituir as abordagens funcionais projetadas para representar a montagem das comunidades.

**Tabela 3** – Resultados da Anova com média e desvio padrão de Rao filogenético e NRI das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Índices          | Tratamentos    |                |               |
|------------------|----------------|----------------|---------------|
|                  | Plano com água | Encosta        | Topo          |
| Rao filogenético | 0,51 ± 0,11 a  | 0,54 ± 0,12 a  | 0,58 ± 0,11 a |
| NRI              | 0,29 ± 0,88 a  | -0,03 ± 1,18 * | 1,41 ± 1,18 a |

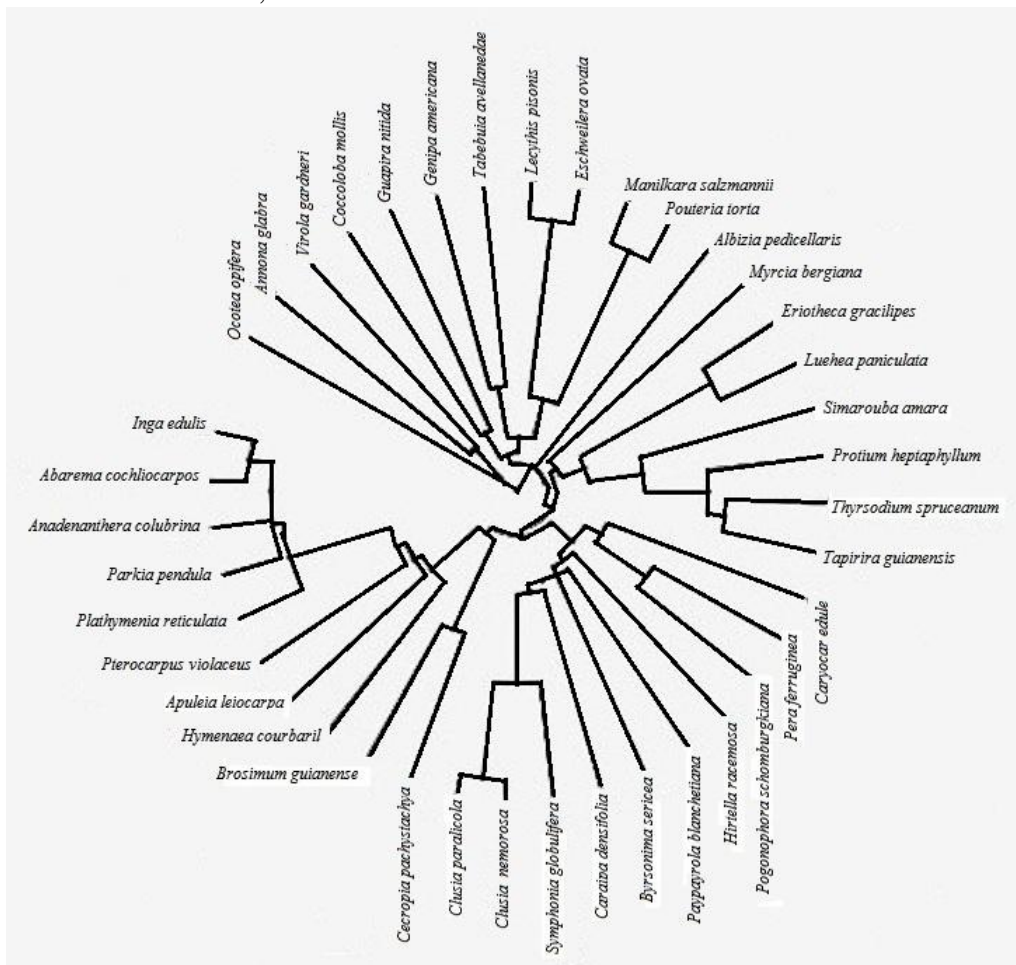
Médias seguidas por letras minúsculas iguais na mesma linha não diferem pelo teste de Tukey ( $p > 0,05$ ).

**Tabela 4** – Valores de Rao filogenético e NRI das comunidades arbóreas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.

| Rao filogenético     |                      |      | NRI                  |                      |         |
|----------------------|----------------------|------|----------------------|----------------------|---------|
| Plano com água       | Encosta              | Topo | Plano com água       | Encosta              | Topo    |
| 0,60                 | 0,49                 | 0,56 | -0,08 *              | -0,56 *              | 1,14    |
| 0,46                 | 0,71                 | 0,56 | -0,41 *              | -0,10 *              | 1,90    |
| 0,53                 | 0,66                 | 0,38 | -0,55 *              | 1,33                 | 4,22    |
| 0,44                 | 0,26                 | 0,61 | 0,92                 | -0,24 *              | 2,87    |
| 0,56                 | 0,60                 | 0,69 | -0,51 *              | 0,03                 | 0,70    |
| 0,60                 | 0,43                 | 0,64 | 0,27                 | 0,39                 | 1,55    |
| 0,71                 | 0,63                 | 0,64 | -0,31 *              | -0,04 *              | -0,37 * |
| 0,54                 | 0,54                 | 0,74 | -0,08 *              | -0,45 *              | 1,55    |
| 0,48                 | 0,68                 | 0,62 | 1,59                 | -0,02 *              | 0,60    |
| 0,66                 | 0,53                 | 0,39 | -0,20 *              | 1,06                 | -0,27 * |
| 0,46                 | 0,54                 | 0,46 | -0,33 *              | -1,18 *              | 1,21    |
| 0,35                 | 0,53                 | 0,67 | 1,53                 | -0,25 *              | 1,68    |
| 0,31                 | 0,40                 | 0,62 | 1,90                 | -0,36 *              | 0,65    |
| padrão não detectado | padrão não detectado | 0,49 | padrão não detectado | padrão não detectado | 1,14    |
| padrão não detectado | padrão não detectado | 0,67 | padrão não detectado | padrão não detectado | 2,55    |

Onde: \* = Comunidades que apresentaram superdispersão filogenética (espécies filogeneticamente diferentes) pelo NRI

**Figura 1** – Árvore filogenética das espécies distribuídas em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil.



#### **4. CONCLUSÕES**

A pesquisa revelou que na Floresta Ombrófila situada em Igarassu e Goiana, Pernambuco, a diversidade funcional não está associada às diferentes situações topográficas, e que processos estocásticos (neutros) podem estar sendo mais importantes na estruturação das comunidades. Os resultados apontaram ainda para a independência das diversidades funcional e filogenética sugerindo que devem ser analisadas de forma complementar e não como substitutas por possivelmente representarem processos distintos.

## REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711-728, 2013. DOI: 10.1127 / 0941-2948 / 2013/0507.
- APAC-AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMA. **Sistema de geoinformação hidrometeorológico de Pernambuco**. Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/sighpe/>> Acesso em 22 jun. 2018.
- APG IV. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016. DOI: 10.1111/boj.12385.
- BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, p. 992-1000, 2010. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x.
- CASANOVE, F. et al. User Manual FDiversity: Statistical software for the analysis of functional diversity. Buenos Aires, 2008. 57p. Disponível em: <<http://www.fdiversity.nucleodiversus.org>> Acesso em 28 abr. 2021.
- CAVENDER-BARES, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693-715. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x.
- CADOTTE, M. W. et al. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, p. 17012–17017. 2008. DOI: 10.1073/pnas.0805962105.
- CADOTTE M. W. et al. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology Letters**, v. 16, p. 1234-1244, 2013. DOI: 10.1111/ele.12161.
- CIANCIARUSO, M.C. et al. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropical**, v. 9, p. 93-103, 2009. DOI: 10.1590/S1676-06032009000300008.
- CLIMATE-DATA. Clima: Pernambuco. Disponível em: <<https://pt.climate-data.org/>>. Acesso em: 26 maio 2018.
- CPRH-AGÊNCIA ESTADUAL DE MEIO AMBIENTE. **Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco**. Recife: CPRH, 2003. 214 p.
- DI RIENZO, J. A. et al. **FDiversity, version 2008**. Cordoba, Argentina. Disponível em: <<http://www.fdiversity.nucleodiversus.org>> Acesso em 28 abr. 2021.
- DONOGHUE, M. J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. **PNAS**, v. 105, p. 11549-11555, 2008. DOI: 10.1073/pnas.0801962105.
- DUNCK, B et al. Functional diversity and trait environment relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes. **Ecological Indicators**, v. 67, p. 257-266. 2016. DOI: 10.1590/1519-6984.17813.
- FERREIRA, O. G. L. et al. Leaf area determination by digital image analysis. **Archivos de Zootecnia**, v. 66, p. 593-597, 2017. DOI: 10.21071/az.v66i256.2777.
- GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, p. 2630-2637, 2004. DOI: 10.1890/03-0799.

GARNIER, E. et al. **Plant functional diversity - Organism traits, community structure and Ecosystem Properties**. Oxford: Oxford University, 2016. 249p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001.

GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, p. 600–614, 2015. DOI: 10.1111/1365-2435.12425.

GOMÉZ, J.P et al. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and hábitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, p. 1181-1192, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x

GUERRA, T. N. V. et al. Influence of edge and topography on the vegetation in an Atlantic Forest remnant in northeastern Brazil. **Journal of Forest Research**, v. 18, p. 200-208, 2012. DOI: 10.1007/s10310-012-0344-3.

IBGE-INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, 2012. 271 p.

IPA-INSTITUTO AGRONÔMICO DE PERNAMBUCO. **Catálogo das áreas das estações experimentais do IPA**. Recife, 2015. 44 p.

KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. **Assembly of plant communities**. In: Monson, R. K. (ed.). *Ecology and the environment*. New York: Springer, 2014, pp. 67–88. DOI: 10.1007/978-1-4614-7501-9\_1.

KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, p. 592–599, 2015. DOI: 10.1111/1365-2435.12345.

LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field- methodology matters! **Functional Ecology**, London, v. 22, p. 134-147, 2007. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x.

LEIBOLD, M. A. et al. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. **Ecology**, v. 98, p. 909-919, 2017. DOI: 10.1002/ecy.1697.

LORTIE, C. J. et al. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, p. 433–438, 2004. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x.

LOSOSOVÁ, Z. et al. Is phylogenetic diversity a good proxy for functional diversity of plant communities? A case study from urban habitats. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, p. 1036-1046, 2016. DOI: 10.1111/jvs.12414.

MAGALLÓN, S. et al. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. **New Phytologist**, v. 207, p. 437-453, 2015. DOI: 10.1111/nph.13264.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. Curitiba: Editora da UFPR. 2013, 261 p.

MALHI, Y. et al. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. **New Phytologist**, v. 214, p. 1019-1032, 2017. DOI: 10.1111/nph.14189.

MEINERS, S. J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, p. 154-164, 2015. DOI: 10.1111/1365-2435.12391.

MICROSOFT. **Excel, microsoft corporation**, Washington, EUA, 2018. 1 CD-ROM.

MÜNCKEMÜLLER et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, p. 1-18, 2020. DOI: 10.1111/geb.13098.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 58-62, 1995. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6.

NARDOTO et al. Understanding the influences of spatial patterns on N availability within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems**, v. 11, p. 1234-1246, 2008. DOI: 10.1007/s10021-008-9189-1.

NUNES, et al. Grupo Barreiras: Características, gênese e evidências de neotectonismo. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011. 31 p. - (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento/Embrapa Solos, 194). Disponível em: <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br>> Acesso em 20 jan. 2019.

PARADIS, E. et al. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R Language. **Bioinformatics**, v. 20, p. 289-290, 2004. DOI: 10.1093/bioinformatics/btg412.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, p. 792-812, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

PAVOINE, S. et al. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 165-175, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01743.x.

PAVOINE, S. et al. From phylogenetic to functional originality: Guide through indices and new developments. **Ecological Indicators**, v. 82, p. 196–205, 2017. DOI: 10.1016/j.ecoli nd.2017.06.056.

PELLENS, R.; GRANDCOLAS, P. **Biodiversity conservation and phylogenetic systematic – preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis**. Paris: Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, ISYEB-UMR, 2016. 390 p. DOI: 10.1007/978-3-319-22461-9.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167-234, 2013. DOI: 10.1071/BT12225.

PLA, L. et al. Cuantificación de la diversidad funcional. In: CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO (Eds.) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación com los servicios ecosistémicos. 1. ed. Turrialba, CR: CATIE. 2011, p. 33-44.

PURSCHE, O. et al. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 857-866, 2013. DOI: 10.1111/1365-2745.12098

QIAN, H. et al. Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China. **PNAS**, v. 116, p. 23192–23201, 2019. DOI: 10.1073/pnas.1822153116.

R-DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing**. Vienna, Austria. Disponível em: <<http://www.R-project.org>> Acesso em 11 jun. 2018.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical Population Biology**, v. 21, p. 24-43, 1982. DOI: 10.1016/0040-5809(82)90004-1.

REVELL, L. J. Package 'phytools': Phylogenetic Tools for Comparative Biology (and Other Things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 217–223, 2011. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x.

RIBEIRO, K. F. O. et al. Competição interespecífica não é um processo estruturador importante em uma comunidade arbórea tropical. **Oecologia Australis**, v. 22, p. 477-488, 2018. DOI: 10.4257/oeco.2018.2204.10.

SCHESSEL, M. et al. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rain forest in Pernambuco, Brazil. **Flora**, v. 203, p. 215-228, 2008. DOI: 10.1016/j.flora.2007.03.004.

SILVA, A. C. B. L. **Influência da área e da heterogeneidade de habitats na diversidade vegetal em fragmentos de Floresta Atlântica**. 2010. 181f. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ. 2010. Disponível em: <<http://www.dominiopublico.gov.br/>> Acesso em 12 dez. 2020

SILVA, C. J. et al. Densidade básica da madeira de espécies arbóreas de Cerradão no Estado de Tocantins. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 35, p. 63-75, 2015. DOI: 10.4336/2015.pfb.35.82.822

SMITH, S. A.; BROWN, J.W. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 3, p. 302-314, 2018. DOI: 10.1002/ajb2.1019.

SOUZA, K. et al. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, v. 68, p. 1165-1175, 2017. DOI: 10.1590/2175-7860201768401.

SRIVASTAVA, D. S. et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 637-648, 2012. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x.

STADLER, J. et al. Species richness and phylogenetic structure in plant communities: 20 years of succession. **Web Ecology**, v. 17, p. 37-46, 2017. DOI: 10.5194/we-17-37-2017.

STEVENS, P. F. Angiosperm Phylogeny Website - Version 12. Disponível em: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>> Acesso em 06 maio. 2021.

TILMAN, D. et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. **Science**, v. 294, p. 843-845, 2001. DOI: 10.1126 / science.1060391.

TRUGILHO, P. F. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v. 20, p. 307–319, 1990. DOI: 10.1590/1809-43921990201319.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional. **Oikos**, v. 116, p. 882–892, 2007. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

XU, J. et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. **Ecology and Evolution**, v.7, p. 5056 - 5069, 2017. DOI: 10.1002/ece3.3068.

ZHANG, J. et al. **Phylogenetic Tools for Eco-Phylogenetics**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/phytools/phytools.pdf>> Acesso em 10 maio. 2021.

ZIMMERMANN, F. J. P. **Estatística aplicada à pesquisa agrícola**. Brasília, Embrapa, 2014. 582 p.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, p. 145-155, 2000. DOI: 10.1086/303378.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p. 475–505, 2002. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O objetivo deste trabalho foi investigar se a heterogeneidade ambiental interfere na montagem de comunidades arbóreas em áreas de Floresta Ombrófila em Igarassu e Goiana e se a diversidade funcional é maior em comunidades em que as espécies são filogeneticamente mais distintas.

A previsão de que nos ambientes mais restritivos (áreas com baixos teores de fósforo e potássio, com alta saturação de alumínio e baixo pH) seria encontrada menor diversidade taxonômica de espécies não foi comprovada, revelando que não existe relação entre a diversidade alfa e a heterogeneidade de habitat representada pela topossequência e seus diferentes tratamentos. Foi constatado que os fatores abióticos estudados (atributos químicos do solo de solo) isolados não são suficientes para explicar a diversidade taxonômica. Entretanto, o fato de predominar o processo de *turnover* na análise da diversidade beta sinalizou que outros fatores abióticos não identificados nesta pesquisa podem estar atuando no processo de montagem de comunidades em conjunto com fatores bióticos.

Foi observado que a diversidade funcional não está associada às diferentes situações topográficas, mas que possivelmente processos estocásticos (neutros) podem estar sendo mais importantes na estruturação das comunidades neste ambiente. Os resultados da pesquisa também mostraram que as abordagens filogenéticas não devem ser consideradas como substituta da abordagem funcional.

## APÊNDICE

**Tabela 1-** Lista florística e abundância das espécies em topossequências de Floresta Ombrófila em Pernambuco, Brasil. P = Plano com água; E = Encosta; T = Topo.

| Famílias         | Espécies  | Abundância de espécies por mata e por área da topossequência |    |     |                 |    |    |                 |    |    |
|------------------|---|--|----|-----|-----------------|----|----|-----------------|----|----|
|                  |   | Mata de Itapirema  |    |     | Mata de Piedade |    |    | Mata de Zambana |    |    |
|                  |   | P  | E  | T   | P               | E  | T  | P               | E  | T  |
| Fabaceae         | <i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W.Grimes | 0  | 1  | 1   | 0               | 0  | 0  | 0               | 3  | 1  |
| Fabaceae         | <i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L. Rico                 | 1  | 1  | 0   | 2               | 0  | 0  | 6               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan             | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 1  | 0               | 0  | 0  |
| Annonaceae       | <i>Annona glabra</i> L.                                   | 1  | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.              | 0  | 0  | 6   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth                       | 0  | 1  | 0   | 0               | 0  | 1  | 0               | 1  | 2  |
| Moraceae         | <i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber                   | 0  | 0  | 1   | 0               | 1  | 9  | 0               | 0  | 0  |
| Malpighiaceae    | <i>Byrsonima sericea</i> DC.                              | 1  | 1  | 5   | 0               | 0  | 0  | 0               | 1  | 3  |
| Myrtaceae        | <i>Calyptanthes brasiliensis</i> Spreng.                  | 0  | 0  | 0   | 12              | 11 | 1  | 0               | 0  | 0  |
| Calophyllaceae   | <i>Caraipa densifolia</i> Mart                            | 44   | 0  | 0   | 13              | 9  | 0  | 11              | 0  | 1  |
| Caryocaraceae    | <i>Caryocar edule</i> Casar.                              | 0  | 0  | 0   | 0               | 1  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Urticaceae       | <i>Cecropia pachystachya</i> Trécul                       | 2  | 0  | 0   | 1               | 0  | 0  | 2               | 0  | 0  |
| Clusiaceae       | <i>Clusia cf. nemorosa</i> G.Mey                          | 17   | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Clusiaceae       | <i>Clusia paralicola</i> G. Mariz                         | 3  | 2  | 0   | 0               | 0  | 0  | 2               | 8  | 4  |
| Polygonaceae     | <i>Coccoloba mollis</i> Casar                             | 0  | 3  | 2   | 0               | 0  | 0  | 1               | 5  | 3  |
| Boraginaceae     | <i>Cordia nodosa</i> Lam.                                 | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 3  | 0  |
| Malvaceae        | <i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns         | 0  | 0  | 4   | 1               | 1  | 2  | 0               | 1  | 0  |
| Malvaceae        | <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.                             | 0  | 0  | 0   | 3               | 3  | 0  | 4               | 0  | 0  |
| Rubiaceae        | <i>Genipa americana</i> L.                                | 0  | 2  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Nyctaginaceae    | <i>Guappira opposita</i> (Vell.) Reitz                    | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 1  | 0               | 7  | 1  |
| Annonaceae       | <i>Guatteria pogonopus</i> Mart.                          | 3  | 1  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Apocynaceae      | <i>Himantus bracteatus</i> (A. DC.) Woodson               | 11   | 6  | 3   | 0               | 0  | 2  | 1               | 0  | 3  |
| Chrysobalanaceae | <i>Hirtella racemosa</i> Lam.                             | 3  | 2  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Ochnaceae        | <i>Ouratea cf. castaneifolia</i> (DC.) Engl.              | 0  | 6  | 1   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Hymenaea courbaril</i> L.                              | 0  | 0  | 2   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Inga edulis</i> Mart.                                  | 0  | 0  | 0   | 0               | 1  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Lecythidaceae    | <i>Lecythis pisonis</i> Cambess.                          | 0  | 1  | 2   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Chrysobalanaceae | <i>Licania tomentosa</i> (Benth.) Fritsch.                | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 2  | 0               | 5  | 0  |
| Malvaceae        | <i>Luehea ochrophylla</i> Mart.                           | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 3  | 0  |
| Sapotaceae       | <i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H. J. Lam            | 2  | 1  | 0   | 0               | 0  | 6  | 0               | 0  | 1  |
| Celastraceae     | <i>Maytenus distichophylla</i> Mart. ex Reissek           | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 1               | 0  | 4  |
| Myrtaceae        | <i>Myrcia bergiana</i> O. Berg                            | 1  | 0  | 9   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Lauraceae        | <i>Ocotea longifolia</i> Kunth                            | 0  | 0  | 0   | 2               | 2  | 0  | 0               | 2  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp             | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 1  | 0               | 0  | 0  |
| Violaceae        | <i>Paypayrola blanchetiana</i> Tul                        | 0  | 0  | 0   | 1               | 0  | 1  | 2               | 0  | 0  |
| Peraceae         | <i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill             | 0  | 0  | 1   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 1  |
| Fabaceae         | <i>Zygia cauliflora</i> (Willd.) Killip                   | 0  | 0  | 4   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Peraceae         | <i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.         | 1  | 16 | 3   | 0               | 0  | 3  | 0               | 10 | 3  |
| Sapotaceae       | <i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk                       | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 5  | 0               | 0  | 0  |
| Burseraceae      | <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand              | 1  | 3  | 23  | 0               | 0  | 3  | 0               | 0  | 0  |
| Fabaceae         | <i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel                        | 0  | 0  | 5   | 0               | 0  | 0  | 0               | 0  | 0  |
| Araliaceae       | <i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire              | 1  | 1  | 2   | 3               | 4  | 0  | 7               | 0  | 0  |
| Simaroubaceae    | <i>Simarouba amara</i> Aubl                               | 0  | 0  | 0   | 5               | 2  | 0  | 3               | 0  | 0  |
| Clusiaceae       | <i>Symphonia globulifera</i> L.F.                         | 7  | 0  | 0   | 5               | 6  | 0  | 44              | 0  | 0  |
| Bignoniaceae     | <i>Tabebuia avellanedae</i> Lorentz ex Griseb.            | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 0  | 0               | 6  | 0  |
| Anacardiaceae    | <i>Tapirira guianensis</i> Aubl.                          | 1  | 2  | 24  | 8               | 7  | 1  | 2               | 2  | 3  |
| Anacardiaceae    | <i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.                       | 0  | 3  | 5   | 0               | 0  | 4  | 0               | 16 | 12 |
| Myristicaceae    | <i>Virola gardneri</i> (A.DC) Warb.                       | 0  | 0  | 0   | 0               | 0  | 1  | 0               | 0  | 0  |
|                  | Subtotal  | 100  | 53 | 103 | 56              | 48 | 44 | 86              | 73 | 42 |
|                  | Total   | 256  |    |     | 148             |    |    | 201             |    |    |

**Figura 1-** Matas de Piedade, Zambana e Itapirema, Pernambuco, Brasil



Fonte: Google Maps