

VALDEMIR FERNANDO DA SILVA

**PADRÕES E PROCESSOS ECOLÓGICOS RELACIONADOS À MONTAGEM DE  
COMUNIDADES NO SEMIÁRIDO TROPICAL BRASILEIRO**

RECIFE  
Pernambuco - Brasil  
Junho – 2020

VALDEMIR FERNANDO DA SILVA

**PADRÕES E PROCESSOS ECOLÓGICOS RELACIONADOS À MONTAGEM DE  
COMUNIDADES NO SEMIÁRIDO TROPICAL BRASILEIRO**

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: Ecologia e Conservação da Natureza

Orientadora: Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal

Co-orientadores: Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza

**RECIFE**  
**Pernambuco - Brasil**  
**Junho – 2020**

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

S586p Silva, Valdemir Fernando da  
Padrões e processos ecológicos relacionados à montagem de  
comunidades no semiárido tropical brasileiro / Valdemir Fernando  
da Silva. – 2020.  
101 f. : il.

Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.  
Coorientadores: André Luiz Alves de Lima, Thiago Gonçalves  
Souza.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco,  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Recife, BR-PE,  
2020.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Ecologia florestal 2. Diversidade das  
plantas – Conservação 3. Vegetação - Classificação 4. Florestas –  
Conservação 5. Regiões áridas – Brasil I. Rodal, Maria Jesus  
Nogueira, orient. II. Lima, André Luiz Alves de, coorient. III. Souza,  
Thiago Gonçalves, coorient. IV. Título

CDD 634.9

VALDEMIR FERNANDO DA SILVA

**PADRÕES E PROCESSOS ECOLÓGICOS RELACIONADOS À  
MONTAGEM DE COMUNIDADES NO SEMIÁRIDO TROPICAL  
BRASILEIRO**

Banca Examinadora

---

Profa. Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva  
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco

---

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

---

Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barreto Sampaio  
Departamento de Energia Nuclear, Universidade Federal de Pernambuco

---

Prof. Dr. Mario Marcos Espirito Santo  
Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Montes Claros

Orientadora:

---

**Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal**  
Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco

RECIFE  
Junho/2020

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por sempre me ajudar nas difíceis trilhas encontradas no desenvolvimento desta tese, assim como aos momentos de felicidade;

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, pela oportunidade de mais uma concretização dessa pesquisa e formação acadêmica;

À Fundação de Amparo à ciência Tecnologia do Estado de Pernambuco-FACEPE, pela concessão da bolsa de doutorado durante três anos e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior-CAPES, pela concessão da Bolsa no último ano do doutoramento;

Ao Projeto Nordeste: um bioma negligenciado, pelo financiamento da pesquisa de campo;

Aos professores do Pós-Graduação em Ciências Florestais, pela formação de qualidade e dedicação no ensino e na pesquisa. Agradeço por tudo que pude aprender por meio das disciplinas e em discussões;

Ao professor Dr. Rafael Leite Braz, pela ajuda com os procedimentos de coleta de madeira e atividades no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeira da UFRPE;

A minha orientadora Professora Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, pela orientação, sempre disponível em me atender, pelas sugestões, pela compreensão e principalmente por ser essa pessoa incentivadora;

Aos meus co-orientadores Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima e Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza, por todo apoio, discussões sobre as hipóteses, previsões e métodos de análise;

À professora Ana Lícia, por todos os ensinamentos durante minha trajetória acadêmica, minha tutora do PET Engenharia Florestal-UFRPE, um exemplo de profissional, muitas das coisas que aprendi durante minha vida acadêmica foram resultado de suas orientações;

Ao Prof. Dr. Tomas Domingues, da Universidade de São Paulo, pelas discussões científicas durante as viagens de campo;

Ao Prof. Dr. Everardo Sampaio, pelas sugestões e discussões que contribuíram na concretização dessa pesquisa;

Aos membros da banca de tese, os professores Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva, Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano Marangon, Dra. Lúcia de Fatima de Carvalho, Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio e Dr. Mario Marcos Espirito Santo, pelas valiosas sugestões;

Aos meus pais, José Antônio da Silva e Maria José da Silva, e irmãos Valdson Silva, Valdicleide Silva e Valdineide Silva, pelo apoio e incentivo em todos os momentos;

A minha filha Camila Ferreira, que chegou para dar brilho e estímulo na reta final do doutorado;

A Ângela Miranda, obrigado por todas as conversas científicas e não científicas durante minha vida acadêmica;

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Funcional de Plantas/UFRPE, que fizeram parte dessa jornada e que têm um espaço reservado em meu coração. Em especial, a Augusto Queiroz, Carla Daniela, Fernanda Galvão, Gyslayne, Izabelle Nascimento, Lyanne Alencar, Maria José Leite e Paulo Sérgio;

A todos os integrantes do Projeto Nordeste: um bioma negligenciado, pela troca de conhecimento durante todos os encontros. Em especial à equipe Binhos: Raquel Miatto, Dessiré Marques, Marcelo Mizushima, Alexandre Brunelo (Padre) e Daniele Pinho. O árduo trabalho de campo com vocês ficava mais leves;

A Ana Carla Aquino, te conhecer nesse projeto foi show, durante o campo, você me proporcionou muitas risadas;

Aos amigos do Piauí, Tony Oliveira, Vanessa Souza e Darlene Santos, que muito me ajudaram durante minhas noites mais duras, processando as coletas de campo até a madrugada;

Ao escalador de árvore Cunha, um profissional dedicado. Obrigado por ter subido nas árvores 100 vezes para coletar as melhores amostras;

Aos amigos Sidney Bezerra e Marcelo Mizushima, pela ajuda no processamento das amostras em vários locais visitados;

Aos amigos Adriana Miranda, Marcelo Miranda, José Nailson, Nathan Castro, Uilian Barbosa, Jessica Cunha, Marília Oliveira e Rodrigo Queiroz, pelos momentos informais e formais, sempre me incentivaram durante essa etapa acadêmica; e

A todos que não foram citados, mas de alguma forma contribuíram com esse trabalho, meu muito obrigado!

*“Ao superar contratempos, não se detenha na lembrança dos momentos difíceis, mas na alegria de haver atravessado mais essa prova em sua vida. Leve na sua memória as coisas boas que surgiram nas dificuldades. Elas serão uma prova de sua capacidade e lhe darão confiança diante de qualquer obstáculo.”*

**Chico**

**SILVA, VALDEMIR FERNANDO DA.** Padrões e processos ecológicos relacionados à montagem de comunidades no semiárido tropical brasileiro. 2020. Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadores: André Luiz Alves de Lima; Thiago Gonçalves Souza

## **RESUMO**

A ecologia de comunidades estuda padrões de diversidade e processos subjacentes a esses padrões. Muitos estudos consideram somente a diversidade taxonômica (TD), mas a história evolutiva (diversidade filogenética, PD) e os traços funcionais (diversidade funcional, FD) das espécies também podem ser utilizados para entender os processos que estruturam padrões de diversidade, especialmente levando em conta os componentes alfa e beta da diversidade. O uso dessas abordagens permite compreender melhor as relações entre espécies e o ambiente, uma vez que os traços funcionais das espécies podem ser resultado tanto da relação de parentesco quanto das respostas das espécies ao ambiente. Dessa forma, essa tese teve os seguintes objetivos: (i) testar se as variações dos traços funcionais no semiárido tropical são respostas às variáveis abióticas, à história evolutiva ou a eventos estocásticos e (ii) analisar a congruência entre TD, PD e FD em diferentes condições de disponibilidade hídrica e de solo. Para responder a estes objetivos, foram estimadas as variáveis climáticas, determinadas as variáveis químicas e físicas do solo e mensurados oito traços funcionais em 20 áreas distribuídas em um gradiente de precipitação (502 a 1.423 mm. ano<sup>1</sup>) no semiárido do Nordeste do Brasil. Considerando o objetivo (i), constatou-se que não houve influência da história evolutiva na variação dos traços funcionais e que os fatores climáticos e de solo influenciaram uma combinação de traços funcionais que permitiram identificar dois *trade-offs*: um entre área foliar e densidade de madeira do ramo e outro entre área foliar e altura. Considerando o objetivo (ii), as três facetas da diversidade mostraram diferentes padrões de mudança no semiárido tropical. No componente alfa, houve congruência entre as diferentes facetas da diversidade. No componente beta, as áreas mais secas apresentaram diminuição da diversidade taxonômica e funcional e aumento da diversidade filogenética, indicando um padrão de incongruência entre essas facetas da diversidade. A montagem de comunidades no semiárido nordestino foi impulsionada por diferentes processos ecológicos, uma vez que se constatarem contribuições de processos relacionadas ao nicho e a eventos estocásticos. Assim, conclui-se que as variações dos traços funcionais foram respostas às variações do ambiente e não à história evolutiva e que os padrões de montagem de comunidades no semiárido diferem quanto às facetas da diversidade. O estudo apontou que os processos que atuam promovendo a montagem de comunidades no semiárido tropical variam com a disponibilidade hídrica.

**Palavras-chave:** Filtro ambiental; Traços funcionais; Diversidade filogenética; Diversidade funcional; Diversidade taxonômica.



**SILVA, VALDEMIR FERNANDO DA.** Ecological patterns and processes related to the assembly of communities in the tropical semiarid. 2020. Advisor: Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-advisors: André Luiz Alves de Lima; Thiago Gonçalves Souza;

## **ABSTRACT**

Community ecology studies patterns of diversity and processes underlying those patterns. Many studies only consider taxonomic diversity (TD), but the evolutionary history (phylogenetic diversity, PD) and functional traits (functional diversity, FD) of species can also be used to understand the processes that structure diversity patterns, especially taking into account the alpha and beta components of diversity. The use of these approaches allows a better understanding of the relationships between species and the environment since the functional traits of the species can be the result of both the relationship and the species' responses to the environment. Thus, this thesis had the following objectives: (i) test if the variations of the functional traits in the tropical semiarid are responses of the abiotic variables, evolutionary history or by stochastic events and (ii) analyze the congruence between TD, PD and FD different conditions of water and soil availability. In order to answer these objectives, the climatic variables were estimated, the chemical and physical variables of the soil were determined and eight functional traits were measured in 20 areas distributed in a precipitation gradient (502 to 1,423 mmyear<sup>-1</sup>) in the semiarid region of northeastern Brazil. Considering aim (i) it was found that there is no influence of the evolutionary history on the variation of the functional traits and that the climatic and soil factors influenced a combination of functional traits that allowed to identify two trade-offs one between leaf area and basic density of branch wood and other leaf area and height. Considering the objective (ii) the three facets of diversity showed different patterns of change in the tropical semiarid. In the alpha component, there was congruence between the different facets of diversity. However, in the beta component in the drier areas, they showed a decrease in taxonomic and functional diversity and an increase in phylogenetic diversity, indicating a pattern of mismatch between these facets of diversity. Different ecological processes drove the communities' assembly of in the northeastern semiarid, since there were contributions from processes related to the niche and stochastic events. Thus, it is concluded that the variations of the functional traits were responses to the variations of the environment and not to the evolutionary history and that the patterns of assembly of communities in the semiarid differ in the aspects of diversity. The study pointed out that the processes that act to promote the assembly of communities in the tropical semiarid vary with water availability.

**Keywords:** Environmental filter; Functional traits; Phylogenetic diversity; Functional diversity; Taxonomic diversity.

## SUMÁRIO

	Página
<b>1. INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	12
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	16
2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES .....	16
2.2 TRAÇO FUNCIONAL .....	20
2.3 DIVERSIDADE TAXONÔMICA, FILOGENÉTICA E FUNCIONAL .....	25
REFERÊNCIAS .....	29
<b>CAPITULO 1</b> .....	41
<b>INFLUÊNCIA DO GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO, VARIÁVEIS DE SOLO E HISTÓRIA EVOLUTIVA NA VARIAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAS NO SEMIÁRIDO TROPICAL BRASILEIRO</b> .....	42
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	42
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	45
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	45
2.2 DESENHO AMOSTRAL E CRITÉRIO DE INCLUSÃO .....	47
2.3 MENSURAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS.....	48
2.3 VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E EDÁFICAS .....	49
2.3 ANÁLISE DE DADOS.....	50
<b>2. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	52
3.1 SINAL FILOGENÉTICOS DOS OITOS TRAÇOS FUNCIONAIS .....	52
3.2 VARIAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS EM RESPOSTA VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E DE SOLO .....	55
<b>3. CONCLUSÃO</b> .....	62
REFERÊNCIAS.....	63
<b>CAPITULO 2</b> .....	71
<b>INFLUÊNCIA DA ESCALA NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FILOGÊNÉTICA E FUNCIONAL E OS PROCESSOS ECOLÓGICOS ENVOLVIDOS NA MONTAGEM DE COMUNIDADES</b> .....	72

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	72
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	74
2.1 ÁREA DE ESTUDO .....	74
2.2 DESENHO AMOSTRAL E DADOS AMBIENTAIS .....	76
2.4 ANÁLISES DE DADOS.....	77
<b>3.RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	79
3.1 DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS.....	79
3.2 RELAÇÃO ENTRE FATORES ABIOTICOS E OS COMPONENTES ALFA E BETA DAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA NAS DIFERENTES CONDIÇÕES DE RECURSO .....	80
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	85
<b>3.CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	92
<b>APÊNDICES</b> .....	93

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais objetivos da ecologia é entender os padrões e os processos que determinam composição, distribuição, abundância e coexistência de espécies em comunidades ecológicas (KEDDY, 1992; GÖTZENBERGER et al., 2012). Diversas teorias e hipóteses têm sido levantadas e testadas com o objetivo de elucidar essas questões em diferentes escalas espaciais; a teoria de montagem de comunidade é uma delas (ULRICH; GOTELLI, 2013). Para compreender a montagem de comunidades, deve-se olhar além da distribuição espacial das espécies, buscando entender a estruturação das comunidades em relação aos seus traços funcionais e à história de vida dos organismos (CADOTTE et al., 2015).

Existem duas teorias sobre os processos principais de montagem de comunidades: a) a de processo neutro, que enfatiza a importância da deriva genética aleatória de espécies (HUBBELL, 2001); e b) a de processo determinístico, que considera que o padrão de quais e quantas espécies vivem em uma comunidade está relacionado às suas condições abióticas e bióticas (CORNWELL; ACKERLY, 2009), ou seja, ao nicho (CHESSON, 2000). Diversos estudos consideram que é o conjunto dos processos neutros e determinísticos que levam à montagem da comunidade (KRAFT et al., 2015).

De acordo com Vellend (2010), os processos que estruturam comunidades vegetais são conduzidos por fatores biogeográficos, que atuam sobre o conjunto regional de espécies, e processos comunitários, que influenciam a composição e diversidade de comunidades de espécies locais. Ao longo da sua evolução, diferentes variáveis abióticas e processos evolutivos afetam de forma contínua os padrões de distribuição de espécies (DEXTER et al., 2018). Os solos desempenham eventos evolutivos ocasionados pela disponibilidade de água e pelo relevo, influenciando a diversificação de espécies e variações em diversos fatores ecológicos.

A região semiárida brasileira é caracterizada por possuir formações vegetais tropicais sazonalmente secas e pela sazonalidade na distribuição de chuvas (PENNINGTON et al., 2009). O clima da região é predominantemente quente e seco, apresenta como característica marcante apenas duas estações: a chuvosa, que dura entre três a cinco meses, e a seca, que dura de sete a nove meses (DEXTER et al., 2018). Está submetida a parâmetros meteorológicos críticos como altas taxas de radiação solar e temperatura média anual (em torno de 28°C), baixa nebulosidade e pluviosidade (260-800 mm), com grande variabilidade

interanual, longos períodos de seca e intermitência de seus rios, solos rasos e ecossistemas xerófilos (ARAÚJO, 2003). A heterogeneidade na fitofisionomia da região semiárida tem forte relação no tempo e no espaço (SOUZA et al., 2016). No tempo, devido à distribuição irregular do regime chuvoso, proporciona respostas diferentes no ritmo biológico de muitas espécies, em termos de crescimento e reprodução (SAMPAIO, 1995; ARAÚJO; FERRAZ, 2003). E no espaço, sendo resultado das variações topográficas e do tipo de substrato que influenciam a fertilidade do solo e a capacidade de retenção de água (SAMPAIO; GAMARRA-ROJAS, 2003).

Em ambientes com fortes restrições abióticas, supõe-se que o processo determinístico predomine durante a montagem das comunidades (LE BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017). A hipótese de filtragem ambiental apresenta um importante arcabouço teórico, com implicações em processos ecológicos e projeção em diferentes escalas espaciais (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017). Condições climáticas mais severas podem atuar como filtros ambientais sobre propriedades ecológicas da vegetação (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010), moldando os componentes de diversidade e os valores dos traços funcionais nas comunidades ecológicas (CORNWELL et al. 2006). Estudos apontam que os valores dos traços funcionais respondem de forma distinta à disponibilidade de recurso, como água e luz, entre outros (LOHBECK et al., 2013; OTTAVIANI et al., 2019). Essas respostas se revelam nos distintos padrões de sobrevivência, como resultado de seu potencial de aquisição e de uso do recurso em questão (LASKY et al., 2013). Conhecer os valores dos traços funcionais das espécies da comunidade ajuda a entender as respostas das plantas às mudanças na disponibilidade do recurso em análise (LETCHER et al., 2015).

Uma das formas de estudar a variação estrutural em comunidades é a investigação de como os processos influenciam os diferentes componentes da diversidade. Há três formas principais de medir esses componentes da biodiversidade. A mais tradicional é a diversidade de espécies ou diversidade taxonômica (TD). Existem ainda, a diversidade filogenética (PD) (WEBB et al. 2002) e a diversidade funcional (FD) (ŠÍMOVÁ et al., 2015).

Estudos de comunidades de plantas no semiárido brasileiro, geralmente, se concentraram em padrões de diversidade de espécies, sendo quantificados usando a riqueza de espécies e/ou composição e o índice de Shannon (ARAÚJO et al., 1999; RODAL et al. 2008;

RITO et al., 2017; VASCONCELOS et al., 2019). No entanto, novas métricas de diversidade, que incorporam informações sobre diversidade filogenética e diversidade funcional, podem revelar mais informações sobre organização da comunidade em diferentes contextos (WEBB et al., 2002).

A diversidade filogenética (PD) reflete a acumulação da história evolutiva de uma comunidade (WEBB et al., 2002), enquanto a diversidade funcional (FD) reflete a variedade de aspectos morfológicos, fisiológicos e características ecológicas nela encontrada (PETCHEY; GASTON, 2006). É, geralmente, aceito que o aumento na TD leva ao aumento da PD e FD, já que a presença de mais espécies deve significar que mais linhagens e funções são representadas. Todavia, esses relacionamentos nem sempre são lineares. Duas comunidades com igual diversidade taxonômica podem diferir bastante em PD e FD (ARNAN et al., 2017), devido a diferentes níveis de funcionalidade, diferentes histórias evolutivas e/ou condições ambientais contrastantes. Contudo, seria esperada uma forte correlação entre FD e PD, se os traços funcionais que permitissem às espécies persistir no ambiente fossem conservados evolutivamente, ou seja, se eles exibissem sinais filogenéticos (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009). Notavelmente, muito pouco se sabe sobre como a diversidade filogenética e a composição funcional de plantas mudam em resposta às condições ambientais, especialmente em regiões com restrição hídrica, como é o caso do semiárido brasileiro (MORO et al. 2015; SFAIR et al., 2018).

Nessa tese foram considerados diferentes conjuntos de fatores abióticos. Por exemplo, fatores edáficos (propriedades físico-químicas: teor de areia, densidade do solo, pH etc.) e climáticos (e.g., precipitação média anual, variação da temperatura e índice de aridez), por serem apontados como fortes impulsionadores da diversidade local e regional. Assim, espera-se que as determinações dos traços funcionais das plantas aliadas à medição dos componentes da diversidade sejam fundamentais para relevar padrões e processos ecológicos envolvidos na montagem de comunidades na região semiárida no Nordeste do Brasil.

Baseado nesse contexto, este estudo teve como objetivo geral investigar a influência dos fatores abióticos na variação dos traços funcionais e na diversidade taxonômica, filogenética e funcional de plantas no semiárido tropical Brasileiro. Especificamente no capítulo 1, avaliou-se a resposta dos traços funcionais ao gradiente de precipitação. Para isso, foi formulada a seguinte pergunta: Como o estresse hídrico e a história filogenética afetam a

montagem de traços funcionais na região semiárida? Assim, foram testadas três hipóteses concorrentes: (H1) as variáveis ambientais afetam a variação dos traços funcionais. Caso essa hipótese seja confirmada, espera-se que os traços funcionais associados à retenção de água (por exemplo, menor área específica da folha, menor teor de matéria seca da folha, menor altura da planta e maior densidade de madeira) beneficiem a ocorrência de uma montagem não aleatória de espécies; (H2) a história filogenética determina a variação de traços. Caso seja confirmada essa hipótese, espera-se que exista conservadorismo do nicho filogenético na escala semiárida, significando que a variação de traços funcionais no gradiente de estresse hídrico seja correlacionada com linhagens estreitamente próximas como resultado da história evolutiva compartilhada; (H3) a variação dos traços funcionais independe das variáveis ambientais e da história evolutiva. Caso seja verdade, espera-se que a variação dos traços funcionais seja guiada pela neutralidade, ou seja, os traços funcionais no semiárido tropical são o resultado de um processo demográfico puramente aleatório que emerge da forte competição e limitação da dispersão de espécies funcionalmente equivalentes e, portanto, sem filtro direcional.

No capítulo 2, buscou-se entender os processos que influenciam a diversidade alfa e beta nas diferentes intensidades hídricas, para isso, testaram-se as seguintes hipóteses: (H1) diferentes intensidades hídricas afetam a diversidade alfa e beta das facetas taxonômicas, filogenética e funcional. Caso isso seja verdade, espera-se que nos ambientes mais secos apresentem baixos valores de diversidades taxonômicas, filogenéticas e funcional, independentemente da escala. Espera-se ainda que na escala alfa as variáveis do solo sejam mais importantes, enquanto na escala beta as facetas da diversidade sejam influenciadas apenas pelas variáveis climáticas; (H2) eventos estocásticos afetam as facetas da diversidade. Caso seja verdade, espera-se que os processos puramente aleatórios estejam atuando nas comunidades, quer na diversidade alfa, como na beta.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES

Diversas teorias e hipóteses, ao longo dos anos, têm sido levantadas e testadas com o objetivo de elucidar quais padrões e processos que determinam a composição, distribuição, abundância e coexistência em comunidades locais. A teoria de montagem de comunidade tem focado em fornecer uma base conceitual para a compreensão dos processos de colonização de plantas (CHASE, 2003). Baseados nessa teoria, existem dois processos principais de montagem: o processo neutro, que enfatiza a grande importância da derivação genética aleatória de espécies e não a influência do meio ambiente (HUBBELL, 2001), e o processo determinístico, que considera que o padrão de quais e quantas espécies que vivem em comunidade está intimamente relacionado ao ambiente abiótico e biótico, cuja a influência desse processo pode mudar ao longo dos gradientes ambientais (CORNWELL; ACKERLY, 2009). Em outras palavras, o processo determinístico é baseado em nicho (KEDDY, 1992).

O nicho de uma espécie é determinado pelas características que permitem que ela reúna recursos, evite inimigos e qualquer outro fator que influencie suas taxas relativas de nascimento e mortalidade (HUTCHINSON, 1959; CHASE; MYERS, 2011). Outra definição é que o nicho pode ser descrito como as interações de uma espécie com seu ambiente biótico e abiótico (ELTON, 2001). Os conceitos de nicho foram fundamentais para o desenvolvimento da 'perspectiva local' das comunidades ecológicas, uma vez que ver as comunidades como um conjunto de indivíduos limitados em que as interações bióticas interespecíficas e as condições abióticas são os principais fatores que influenciam a composição e diversidade da comunidade (TIMAN, 1997; HUBBELL 2001). Atualmente, os conceitos de nicho são amplamente utilizados em ecologia (CHASE; LEIBOLD, 2003), biogeografia (PETERSON, 2001) e no estudo de processos evolutivos que moldam a estrutura de conjuntos ecológicos (WEBB et al. 2002; WIENS et al., 2010).

Desde que Diamond (1975) propôs um quadro para avaliar as regras que regem a montagem da comunidade, a maior parte das discussões se centrou em entender os padrões espaciais de agregação e segregação de espécies (PRESLEY et al., 2010; ULRICH; GOTELLI, 2013). Em particular, as espécies com padrões equivalentes de morfologia, uso de recursos ou aspectos essenciais da história de vida podem competir mais intensamente do que



as espécies que diferem naquelas características, independentemente das condições do habitat e história evolutiva (CAHILL JUNIOR, et al., 2008). Isso sugere que os estudos que investigam as regras de montagem devem olhar para além da distribuição espacial das espécies e, indo além, considerando como as comunidades de plantas estão estruturadas em relação aos seus traços funcionais e de história de vida (CADOTTE et al., 2015).

Chesson (2000) traz um arcabouço teórico da coexistência de espécies na comunidade e combina um modelo clássico de nicho, postulando a teoria da coexistência. O modelo de filtro descreve um conjunto regional de espécies das quais os membros das comunidades locais são selecionados passando por filtros abióticos e bióticos. Teoria da coexistência aborda interações na escala local, que surgem de diferenças de nicho e semelhanças de adequação. Os processos regionais e locais são conectados pelo processo neutro de dispersão. O modelo de nicho é ainda mais diferenciado, levando em consideração *feedbacks*, quando os organismos não são apenas influenciados, mas também têm um impacto em seus filtros abióticos e bióticos.

Cavender-Bares et al. (2009) incorporaram a estocasticidade no conceito de montagem de comunidades, afirmando que dispersão, extinção e especiação também influenciam os padrões observados em comunidades estabelecidas. Gotzemberg et al. (2012) sintetizaram as ideias e afirmaram que a comunidade seria montada por filtros ligados à dispersão, condições abióticas ou bióticas que seriam fatores responsáveis pela limitação da coexistência das espécies, podendo atuar no tempo e no espaço.

Os processos descritos acima se encaixam perfeitamente na recente síntese de Vellend (2010), que discute os quatro processos gerais que influenciam a estrutura da comunidade: seleção, deriva, dispersão e especiação. A seleção é análoga à 'seleção de nicho', um processo determinístico no qual fatores ambientais interagem com características das espécies para determinar quais espécies (e quantas) ocorrem em áreas diferentes; dentro da estrutura da comunidade, este processo é referido como “classificação de espécies” (THOMPSON et al. 2020). Além disso, a deriva ecológica, a dispersão (por exemplo, colonização aleatória) e a especiação podem ser vistas como componentes de processos mais estocásticos, que criam desvios das expectativas com base apenas na teoria de nicho.

Embora esses quatro processos atuem em conjunto, salienta-se que eles também podem interagir direta ou indiretamente entre si. A seleção e a deriva podem ser vistas como dois

lados da mesma moeda. Se a seleção for forte, a deriva será necessariamente mais fraca e vice-versa. Além disso, a deriva pode interagir com a seleção para criar vários equilíbrios estáveis (CHASE; MYERS, 2011). A dispersão altera a natureza pela qual, tanto a seleção quanto a deriva, podem agir alterando a dinâmica da colonização e extinção. Finalmente, a especiação influencia o tamanho do *pool* regional de espécies e áreas com maiores taxas de especiação (ou menores taxas de extinção) têm *pools* de espécies maiores e, portanto, uma maior propensão para exercer fortes influências regionais sobre a importância relativa de deriva *versus* seleção. Em regiões com *pools* de espécies maiores, a deriva terá necessariamente um papel mais forte na criação de variações entre as comunidades locais, embora isso não implique necessariamente que a seleção seja mais fraca em relação às regiões com *pools* de espécies menores.

Hillerislanders et al. (2012) afirmam que na montagem de comunidades, as espécies do *pool* regional passam por múltiplos filtros abióticos e bióticos, que favorecem traços específicos antes de entrar na comunidade local. Dessa forma, as comunidades ecológicas devem, portanto, conter espécies com traços funcionais mais parecidos entre si do que o esperado para comunidades formadas pela estocasticidade (VELÁZQUEZ et al., 2015). Uma visão alternativa baseada no princípio da exclusão competitiva (HUTCHINSON, 1959), que prever que as espécies coexistentes deveriam diferir do que o esperado em características ecologicamente relevantes (ABRAMS; RUEFFLER, 2009), produzindo um padrão sobredispersão ao invés de agrupamento. No entanto, o maior suporte para essas hipóteses vem de modelos teóricos e estudos de simulação (VAN LEEUWEN; ETIENNE, 2013), enquanto a evidência empírica vem principalmente de comunidades de plantas e permanece inconsistente (SOLIVERES et al., 2015).

Na sua essência, o conceito de filtragem abiótica se concentra na relação entre o organismo e o meio, reconhecendo que nem todos os organismos serão capazes de estabelecer e persistir com sucesso em todas as condições abióticas. Nessa perspectiva, o ambiente é visto como uma força seletiva, eliminando espécies incapazes de tolerar condições em um local específico (KRAFT et al., 2015). Se espécies capazes de sobreviver em um local compartilham características fenotípicas comuns que conferem tolerância abiótica, certas similaridades fenotípicas que refletem essa tolerância podem ser vistas entre os membros da comunidade. Essa lógica leva a algumas das previsões mais amplamente testadas em estudos

de filtragem abióticas, especificamente que as espécies em um local exibem convergência fenotípica nas principais dimensões ecológicas, em relação a uma expectativa nula baseada em amostragem aleatória do conjunto de espécies (SWENSON et al., 2012). Se essas características fenotípicas mostram sinal filogenético (BLOMBERG et al., 2003), pela mesma lógica, esse sucesso diferencial das espécies também pode levar a mudanças na abundância (WHITAKE, 1960) e no traço funcional das plantas (CORNWELL; ACKERLY, 2009; CARVAJAL et al., 2019).

Kratf et al. (2015) relataram que existe um grande desafio de encontrar um terreno comum entre a teoria da coexistência e o conceito de filtragem ambiental e que muitas discussões existentes sobre filtragem ambiental assumem que fatores abióticos e bióticos do padrão comunitário podem ser separados em efeitos independentes (MAIRE et al., 2012). Por exemplo, muitos estudos de montagem da comunidade representam filtragem abiótica e interações bióticas como etapas sequenciais no processo de montagem. Na realidade, ambos os fatores interagem dinamicamente para conduzir o padrão da comunidade, pois a força e a direção das interações bióticas podem ser fortemente influenciadas pelo contexto abiótico (CALLAWAY et al., 2002) e eventos abióticos ao longo da história de vida pode ter fortes influências na montagem de comunidade (ENGELBRECHT et al. 2007).

Existe ainda uma grande discussão sobre a filtragem abiótica possuir forte dependência de escala (KRAFT et al., 2015; BERGHOLZ et al., 2017). O conceito de filtragem abiótica está intimamente ligado à escala espacial, pois muitas vezes requer a identificação de espécies que poderiam estar presentes em um local (via dispersão), mas não estão. Em escalas mais amplas (regional), é provável que a filtragem abiótica seja comum, entretanto relata-se que a designação do *pool* de espécies pode ter implicações críticas na força da filtragem relatada (KRAFT; ACKERLY, 2010). Essas considerações significam que é preciso ter cuidado ao combinar escalas espaciais, ao fazer comparações entre estudos ou abordagens.

Levando em consideração apenas o filtro abiótico, a hipótese de filtragem ambiental prevê que as características das espécies são selecionadas tornando-as adaptadas a sobreviver e crescer em ambientes específicos (GRIFFIN-NOLAN et al., 2019). Os fatores abióticos atribuídos na mudança da vegetação em regiões semiáridas foram a variação da precipitação, diferentes tipos de solo e de clima, profundidade e aspectos da qualidade físico-química do solo (FERRAZ et al., 2003).

A precipitação também está relacionada com a disponibilidade de nutrientes no solo (ORDOÑEZ et al., 2009; AVERILL et. al., 2016), uma vez que, até certo ponto, o aumento na precipitação, gerado pela elevação da declividade do terreno (MARTÍNEZ-CAMILO et al., 2018), pode gerar uma menor disponibilidade de nutrientes no solo, seja por ação direta, como lixiviação e intemperismo, ou indireta como *turnover* e absorção de nutrientes pelas plantas (REICH et al., 2003; WEI et al., 2017). A baixa disponibilidade de nutrientes no solo ainda pode prejudicar o acesso à água, por reduzir a taxa de crescimento de raízes, o que consequentemente pode dificultar a absorção de nutrientes no solo pelas plantas (WANG, et al. 2019).

No semiárido brasileiro, o fator limitante e variável para a montagem das comunidades é a água, que varia muito no tempo e no espaço. Variam não só as chuvas, mas também a sua drenagem, sendo que os solos e a topografia podem alterar a disponibilidade da água (ARNAN et al. 2018; PINHO et al., 2018;2019).

## 2.2 TRAÇO FUNCIONAL

O traço funcional é definido como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível individual, desde o nível da célula até o organismo inteiro, sem referência ao meio ambiente ou a qualquer outro nível de organização que influenciam o crescimento, a sobrevivência e a reprodução das plantas (VIOLLE et al., 2007).

Em um cronograma ecológico, os traços funcionais podem mediar as interações das espécies, influenciando a distribuição dos organismos e a estrutura das comunidades locais. As interações entre as espécies e o ambiente são mediadas por traços funcionais e têm o potencial de afetar os processos evolutivos, que, por sua vez, atuam sobre os papéis ecológicos das espécies e a diversidade de características disponíveis no *pool* regional (CAVENDER-BARES et al., 2009). Dessa forma, os traços funcionais das espécies formam um vínculo entre a história evolutiva e os processos ecológicos (VIOLLE et al. 2007; MOUILLOT et al., 2013). Esses traços funcionais são usados como moeda nas comparações feitas entre conjuntos de espécies, muitas vezes como uma medida de diversidade funcional (McGILL et al., 2006).

Uma abordagem baseada em traços funcionais é considerada uma ferramenta relevante para avaliar as respostas das plantas às mudanças ambientais, uma vez que um determinado traço funcional pode ser diretamente relacionado a restrições abióticas ou bióticas

(GARNIER; NAVAS, 2012). Algumas listas de traços funcionais e suas respostas a mudanças nos processos abióticos foram publicadas (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; LOHBECK et al. 2015; POORTER et al., 2019).

O uso de informações de traços funcionais dos diferentes órgãos da planta (folhas, caules e sementes) pode oferecer informações complementares sobre as respostas funcionais da planta às condições abióticas. Assim, dada a multidimensionalidade das funções da planta, a falta de consideração de vários traços funcionais chaves pode influenciar fortemente a estimativa da estrutura funcional e da diversidade da comunidade (LAUGHLIN, 2014).

Os traços funcionais ligados a folhas são fundamentais para captura de luz e armazenamento de nutrientes essenciais ao processo fotossintético (FORTUNEL et al., 2012). Os traços funcionais área foliar, área foliar específica e teor de matéria seca foliar estão relacionados principalmente à obtenção de energia solar e economia de água, sendo muito importantes para realização da fotossíntese (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Os valores desses traços funcionais podem variar com mudanças ambientais, sendo que, em ambientes com maiores taxas de radiação solar, espera-se plantas com menor área foliar específica e alto teor de matéria seca (WRIGHT et al., 2004). A precipitação também é citada como fator estruturador para área foliar específica, concentrações de nitrogênio e fósforo foliar, sendo esperadas baixas áreas foliares específicas e altas concentrações de N e P em áreas com baixa precipitação (WRIGHT et al., 2005).

Em muitos estudos ecológicos, a área foliar (AF) é considerada um traço ecológico chave, por afetar a termodinâmica, a eficiência do uso da água, a arquitetura e a biomecânica das plantas e a vulnerabilidade à herbivoria (CROFT et al. 2017). Vale salientar que a AF é moldada por vários aspectos do ambiente abiótico, incluindo disponibilidade de água, temperatura e irradiação (MOLES et al., 2014; GUITTAR et al., 2016).

Área foliar específica (AFE) corresponde à área foliar por massa seca foliar (o inverso da massa específica por área), é uma medida da quantidade de biomassa investida na construção de uma determinada área de folha. O espectro econômico foliar evidencia a presença de *trade-offs*, custos e benefícios associados à construção de folhas com alta *versus* baixa AFE. Folhas com baixa AFE geralmente apresentam alto conteúdo de nitrogênio (WRIGHT et al., 2004; HIKOSAKA; SHIGENO, 2009) e cerca de metade do nitrogênio foliar é alocado para a fotossíntese (HIKOSAKA; SHIGENO, 2009). Maior teor de nitrogênio,

combinado com altas taxas de troca gasosa, através da baixa densidade e/ou tecido de folhas finas, permite que espécies com baixos valores de AFE alcancem uma taxa de eficiência fotossintética (WRIGHT et al., 2004; HIKOSAKA; SHIGENO, 2009).

A espessura foliar (EF) está ligada à estratégia de aquisição e usos de recursos como: luz, água e nutrientes (VILE et al. 2005). De acordo com Vedramini et al. (2002), folhas espessas são mais resistentes à herbivoria e à dessecação, portanto, devem ser mais vantajosas no ambiente onde os recursos são mais limitantes. Outra abordagem potencial baseada em plantas é usar as variações da espessura da folha para estimar o *status* da água na planta, diversos estudos relataram uma forte relação positiva entre a espessura da folha e o teor de água na folha (SCOFFONI et al., 2014).

Chave et al. (2009) afirmaram que as características de madeira são essenciais para o desempenho da planta. A madeira fornece apoio mecânico acima do solo, possibilitando às plantas ter copas maiores e mais altas, logo, maior interceptação da radiação solar (ROWE; SPECK, 2005). Ela armazena e conduz água e nutrientes (KOZLOWSKI, 1992), além de enfrentar demandas conflitantes fisiológicas, estruturais e defensivas. Portanto, as características da madeira refletem importantes papéis funcionais, e, por isso, são consideradas de extrema importância pelos ecólogos (CHAVE et al., 2009).

Estudos que avaliam traços funcionais de madeira em diversos ecossistemas no mundo têm mostrado que tecidos do caule e da raiz são adaptados para a captação e o armazenamento de água (CHAVE et al., 2009).

A densidade básica da madeira (DM) está associada à eficiência do uso da água pelas plantas e a disponibilidade hídrica do solo (CHAVE et al., 2009), a aquisição de nutrientes e alocação de biomassa, a produtividade (PRESTON et al., 2006), além de ser um bom indicador de durabilidade e força estrutural do vegetal. Plantas com alta densidade de madeira apresentam maior resistência física e resistência a patógenos (VAN GELDER et al., 2006), sendo vantajosa em ambientes onde o recurso é limitante. Wright et al. (2007) afirmam que com o aumento da densidade da madeira, a área foliar específica diminui substancialmente e a folha é mais resistente. Segundo Coomes et al. (2008), essa relação pode ser explicada pelo tamanho e forma dos sistemas hidráulicos das espécies, uma vez que folhas de maior tamanho exigem mais seiva. Elas raramente coexistem com madeiras densas que a conduzem com menor intensidade. A alta densidade de madeira também tende a estar associada a uma maior

densidade de vasos menores (HIETZ et al. 2017) e a um menor risco de cavitação (CHAVE et al. 2009). Alguns estudos descobriram que a densidade da madeira é mais alta em regiões mais áridas (SWENSON; ENQUIST, 2009; PFAUTSCH et al. 2016) e espécies com menor densidade de madeira são mais suscetíveis à mortalidade induzida pela seca (GREENWOOD et al. 2017).

A casca desempenha muitas outras funções, incluindo defesa contra herbívoros e patógenos, evita lesões mecânicas de grandes mamíferos, redução da perda de água nos caules, fornecimento de suporte estrutural e reparo após lesões (PAINE et al., 2010). É provável que características da casca façam parte de uma síndrome geral de defesa do tronco (BARALOTO et al. 2010).

A condutância hidráulica, também chamada de valor de Huber (área de alburno e a razão entre o alburno e as áreas foliares), desempenha papel importante na modulação do transporte de água e do crescimento das árvores (GLEASON et al. 2012). E é considerado um aspecto estrutural importante da arquitetura hidráulica de uma planta (BUCKLEY; ROBERTS 2006). Vários autores estabeleceram que o valor de Huber varia entre os locais com diferenças na precipitação (KELLEY et al., 2007). Gazal et al. (2006) descobriram que o valor Huber aumenta à medida que a profundidade da água subterrânea diminuía, ou seja, é uma medida sensível à mudança da disponibilidade hídrica.

A altura da planta (H) está associada ao potencial competitivo, à capacidade de dispersão, à duração do período de crescimento, à tolerância aos estresses climáticos e nutricionais (TAMME et al., 2014). A altura é considerada como a distância entre o tecido fotossintético mais alto nas copas das árvores e o solo (C PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Deste modo, espécies com copas em diferentes alturas devem operar em diferentes intensidades luminosas, temperaturas, turbulências de vento e umidade relativa e, portanto, com diferentes custos para sustentar as folhas e transportar água a elas (POORTER et al., 2005). Estudos apontam que a altura da planta possui uma relação positiva com a precipitação média anual (SWENSON et al., 2012; ŠÍMOVÁ et al., 2015).

Lohbeck et al. (2013) previram que, em ambientes secos, espécies conservativas dominariam no início da sucessão, sendo substituídas por espécies aquisitivas no final da sucessão, favorecendo a utilização dos recursos. Os autores observaram que as diferentes características respondiam de forma diferenciada às modificações abióticas e que em

ambientes secos não era possível classificar as espécies como aquisitivas ou conservativas (LOHBECK et al., 2015). Uma das explicações seria a alta plasticidade que a folha possui (VALLADARES et al., 2014), tornando difícil o estabelecimento de padrões gerais.

Alguns estudos empíricos relataram a interação entre as variáveis abióticas e os traços funcionais, por exemplo, Cunningham et al. (1999), avaliando como a disponibilidade de nutrientes no solo e de água influenciam os traços funcionais, constataram que, em ambientes mais secos, os nutrientes exerciam maior efeito nos traços funcionais do que em ambientes com maior disponibilidade de água. Ordoñez et al. (2009) relataram uma relação positiva entre nutrientes no solo e área foliar específica.

Ambientes com maior ou menor disponibilidade hídrica sofrem influências mecanicistas específicas na aquisição de recurso, crescimento e tolerância ao *stress*. Conferindo, dessa forma, variação nos valores dos traços no ambiente. Em ambientes com maior disponibilidade hídrica, as plantas mudam seus valores de traços funcionais na direção benéfica para sua adaptação a uma maior disponibilidade de água e nutrientes do solo. Tais mudanças dos traços funcionais incluíam maior altura da planta (KOCH et al., 2004), menor densidade de madeira (GLEASON et al., 2016), folhas mais finas e maior área foliar, baixo teor de matéria seca foliar (BARTLETT et al., 2012). Estudos ainda apontam hipóteses contrastantes nas quais as espécies de ambientes mais secos (menor disponibilidade hídrica) ganham tolerância à seca ao alcançar maior atividade fotossintética, quando a água está disponível, folhas grossas e pequenas (SACK et al., 2012) e alta densidade de madeira (CHAVE et al., 2009; GLEASON et al., 2016).

Assim, em áreas com menos chuvas (áridas e semiáridas), adaptações específicas às restrições climáticas impostas refletem diferentes compensações funcionais entre a aquisição de nutrientes, o crescimento ou o tempo de vida (DONOHUE et al., 2013). Desse modo, comunidades em ambientes secos tendem a ser dominadas por espécies de crescimento lento, com maior conteúdo de matéria seca nos tecidos e maior eficiência de uso da água, o que é conhecido como uma estratégia conservadora de captação de recursos (DE LA RIVA et al., 2016; FRESCHET et al. 2017). Em contraste, ecossistemas altamente produtivos são dominados por comunidades de plantas com espécies altas e de crescimento rápido com grande superfície de absorção por unidade de biomassa de tecido (alta área foliar específica, alta capacidade fotossintética, alta concentração de nitrogênio ou clorofila) indicando uma



estratégia de captação de recursos aquisitivos (WRIGHT et al., 2004). Apesar dessa tendência geral nas estratégias de captação de recursos, algumas evidências sugerem que diferentes fatores são capazes de conduzir processos de montagem opostos para traços relacionados (MASON et al., 2013).

### 2.3 DIVERSIDADE TAXONÔMICA, FILOGENÉTICA E FUNCIONAL

A diversidade se refere à variedade de todas as formas de vida no planeta e abrange vários componentes, de genes a espécies e ecossistemas (GOTELLI; COLWELL, 2001). Frequentemente, é equiparada à riqueza de espécies ou ao número total de espécies presentes em um sistema. Muitos estudos tentam, implícita ou explicitamente, maximizar a riqueza de espécies como um dos critérios de conservação (VEACH et al., 2017), uma vez que é, sem dúvida, a maneira mais simples de descrever a variedade de vida (GOTELLI; COLWELL, 2001). No entanto, caracterizar a diversidade apenas pela riqueza de espécies ou diversidade taxonômica (TD), de maneira mais geral, ignora os vários outros tipos de variabilidade que os seres vivos exibem, principalmente as facetas funcionais e filogenéticas da diversidade (PAVOINE et al., 2011).

A diversidade filogenética (PD) é uma medida que explica as relações filogenéticas entre os táxons e facilita as investigações sobre os impactos da história evolutiva na montagem de comunidades (WEBB et al., 2002; D'AMEN et al., 2018). Sabe-se que, para uma espécie coexistir, a mesma deve apresentar distribuições geográficas sobrepostas e sobreposição de afinidades de habitat. Quando os nichos ecológicos de espécies se sobrepõem excessivamente, a exclusão competitiva pode limitar a coexistência. Os nichos ecológicos dependem das semelhanças entre as características das espécies. Conhecer a filogenia da espécie pode fornecer *insights* sobre o tempo de divergência entre as espécies e, portanto, é um *proxy* para a similaridade biogeográfica interespecífica, bem como para a similaridade ecológica, se o conservadorismo de nicho ocorrer durante a evolução. A investigação da estrutura filogenética das comunidades pode fornecer uma visão útil para compreender os fatores históricos e ecológicos que moldam a comunidade de espécies (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009).

Desde o trabalho pioneiro de Webb (2000), avaliando a diversidade filogenética, a mensuração das distâncias filogenéticas das espécies tem sido usada como ferramenta que visa

substituir a mensuração direta da similaridade ecológica entre estas, dado o fato que quantificar diferenças ecológicas não é uma tarefa fácil (CADOTTE; DAVIES, 2016). No entanto, a estrutura filogenética como *proxy* dos padrões de atributos funcionais tem recebido críticas (GERHOLD et al., 2015). Dentre as críticas, pode-se destacar que a diversidade não necessariamente apresenta respostas lineares (MAYFIELD; LEVINE, 2010; STEUDEL et al., 2016).

Em escalas de tempo e espaço, a literatura relata que em comunidades locais com condições amenas e constantes, que reproduz as condições climáticas tropicais de *pools* de habitats, devem ser encontradas uma maior proporção de espécies localizadas em ramos mais basais da árvore filogenética (LOSOSOVÁ et al., 2015). Em contraste, em ambientes mais estressantes e variáveis, como os marcados de variação de precipitação e temperatura em espécies no início da sucessão (LI et al., 2017), as comunidades devem apresentar tendência à agregação, dado que apenas alguns ramos mais recentes teriam experimentado inovações em seus nichos para habilitar as espécies a essas condições (WIENS; DONOGHUE, 2004; KERKHOFF et al., 2014).

Diversidade funcional (FD) é definida como o componente da biodiversidade que influencia na forma que um ecossistema opera ou funciona (TILMAN, 2001). Em termos gerais, a variedade de traços funcionais encontrados em uma comunidade é quantificada por sua diversidade funcional (FD) que reflete a diversidade de nichos e funções das espécies (McGILL et al., 2006). A diversidade funcional informa sobre a importância das características dos indivíduos para o seu sucesso frente aos fatores limitantes impostos, independente da sua linhagem evolutiva (DÍAZ; CABIDO, 2001). E é definida como uma propriedade que expressa o valor, a distribuição e a abundância relativa dos traços funcionais dos organismos, sendo reconhecido como um elemento que afeta o funcionamento dos ecossistemas (DÍAZ et al., 2007).

Existem duas formas principais para expressar a diversidade funcional em plantas: 1) a descontínua, que trata dos tipos funcionais; e 2) a contínua, que quantifica a diversidade funcional a partir de índices (PETCHEY; GASTON, 2006). Tipos funcionais são formados por organismos que compartilham respostas semelhantes frente aos filtros e efeitos similares sobre o funcionamento dos ecossistemas, expressos na forma de traços funcionais com valores similares (LAVOREL et al., 2002). Os índices de diversidade funcional visam demonstrar o

quanto as espécies estão dispersas em um espaço de várias dimensões de traços funcionais (RICOTTA, 2005; PETCHEY; GASTON, 2006). Petchey e Gaston (2006) afirmam que uma das dificuldades na aplicação de índices para calcular a diversidade funcional é a definição de quais traços funcionais respondem a pergunta em questão, sendo esta escolha particularmente importante em regiões de alta diversidade, como em florestas tropicais (DÍAZ et al., 2006).

A utilização de índices de diversidade funcional permite não apenas a descrição de padrões, mas também fazer inferências sobre a influência relativa de processos estruturadores das comunidades, sendo eles determinísticos, como diferenciação de nicho (McGILL et al., 2006), e/ou estocásticos, como limitação de dispersão e processos demográficos (McGILL, 2003) em padrões de coexistência de espécies (KRAFT et al., 2008). Essas inferências são conseguidas a partir da comparação dos índices de diversidade funcional com expectativas nulas e vêm sendo amplamente utilizadas (MOUCHET et al., 2010).

De Bello et al. (2006), utilizando o índice de Rao em gradientes climáticos e em áreas de pastagem, observaram que não houve relação entre a diversidade de espécies e a diversidade funcional. Neste sentido, reconhece-se que o aumento da riqueza de espécies dentro de um *pool* homogêneo de características funcionais pode levar a uma divisão mais fina do nicho disponível entre as espécies semelhantes, em vez de uma maior diversidade funcional (DIAZ; CABIDO, 2001). Assim, o grau de dependência da diversidade funcional em relação à diversidade taxonômica pode relacionar, principalmente, a amplitude do *pool* de características das espécies e sobre como os nichos disponíveis estão divididos entre as espécies no espaço (DE BELLO et al., 2006). Isto pode ser um ponto interessante para estimar o mecanismo que regula o funcionamento da biodiversidade sob diferentes condicionantes abióticas (SCHMID; HECTOR, 2004). A independência demonstrada entre diversidade de espécies e diversidade funcional aponta que os estudos sobre diversidade biológica precisam associar seus diferentes componentes (DE BELLO et al., 2006).

Em escala global, é relatado que a diversidade funcional é amplamente condicionada pelo clima (KLEIDON; MOONEY 2000; THUILLER et al., 2006), provavelmente porque este é um dos principais fatores que determina a disponibilidade de recursos (SCHIMEL et al. 1996). Por um lado, de acordo com a teoria, espera-se maior diversidade funcional em ambientes ricos em recursos, que nesse caso é a água, como resultado da forte competição interespecífica que promove a partição de recursos (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Por

outro lado, em ambientes que são mais limitados do recurso água, as adaptações de plantas à tais condições estressantes são limitadas, restringindo o espaço fenotípico e diminuindo a diversidade funcional da planta (JACOBSEN et al., 2008).

Em uma abordagem proposta recentemente, foram utilizadas comparações entre a diversidade taxonômicas, filogenéticas e funcionais para testar até que ponto os processos estocásticos e de filtragem conduzem a montagem da comunidade (BARALOTO et al., 2012). Essa abordagem se baseia no pressuposto de que um processo de montagem específico gerará um padrão espacial específico (PAUSAS; VERDU, 2010). Essa metodologia usa diferenças entre espécies (filogenéticas ou funcionais) para dividir a diversidade em componentes da comunidade dentro (alfa) e entre (beta) da comunidade. Se as espécies que coexistem nas comunidades locais são funcionalmente mais semelhantes do que o esperado, dados os níveis de diversidade de espécies, isso sugere uma filtragem ambiental e/ou limitação de dispersão baseada em traços funcionais (WEBB et al., 2002; DE BELLO et al., 2009).

A diversidade observada em uma paisagem pode ser dividida em três componentes, sendo eles: diversidade alfa ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) e gama ( $\gamma$ ) (WHITTAKER, 1972). A diversidade alfa é definida como a diversidade de uma amostra representando uma única comunidade (GUREVITCH et al., 2009). A diversidade beta mede as substituições, ou dissimilaridades, de espécies entre as comunidades, ou seja, quanto é adicionado de diversidade de espécies quando se agrupam comunidades diferentes (DE BELLO et al., 2009) ou, mede as variações na distribuição ou abundância de espécies entre comunidades (LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013). E a diversidade gama é a diversidade de uma paisagem ou de um grupo de amostras que inclui mais de uma comunidade (GUREVITCH et al., 2009).

Diante de todo contexto apresentado, vale salientar que tanto a diversidade taxonômica quanto a diversidade funcional e filogenética são componentes complementares da biodiversidade e suas relações entre si foram quantificadas em vários grupos de organismos, incluindo plantas (CADOTTE et al., 2009; FLYNN et al., 2011), aves (DEVICTOR et al., 2010). Esses estudos revelaram padrões de incompatibilidade ou congruência entre os componentes da diversidade que podem estar relacionados a processos fundamentais para a montagem da comunidade (MOUCHET et al., 2010). Espera-se que as relações entre TD e FD da comunidade, bem como TD e PD, sejam positivas, uma vez que adicionar mais espécies a

uma comunidade não diminuiria sua variedade de traços funcionais nem sua cobertura da filogenia. Entretanto, comunidades com TD idêntico podem diferir em sua representação de traços; as espécies podem ter valores de traços funcionais semelhantes ou funções do ecossistema que conferem redundância funcional (ROSENFELD, 2002), e essas espécies podem estar super-representadas em algumas comunidades, mas não em outras (MOUILLOT et al., 2014). Da mesma forma, comunidades com TD igual podem compreender espécies filogeneticamente distintas entre si e em diferentes extensões (TUCKER et al., 2017). Para as comunidades nas quais os traços funcionais são conservados na filogenia, uma comunidade composta por espécies que estão intimamente relacionadas entre si pode ser impulsionada por filtragem ambiental, enquanto uma que contém espécies relacionadas a distância, pode indicar exclusão competitiva (WEBB et al., 2002). De maneira mais geral, a incongruência nos padrões de FD e PD é uma indicação de que alguns traços estão sob forte seleção estabilizadora (MAZEL et al., 2017) ou que o aglomerado em questão é composto por espécies muito distantes para que a filogenia seja informativa sobre seus traços funcionais (KELLY et al., 2014).

Um dos preditores climáticos mais importantes como ferramenta de conservação para a Caatinga é o das mudanças de elevação, que também é apontado como um dos condutores da limitação da produtividade vegetal, com impacto direto nos componentes da diversidade (MOURA; SAMPAIO, 2001). Esses efeitos indiretos sobre a vegetação podem ser representados pela distribuição heterogênea da umidade e nutrientes do solo, que estruturam diferentes ambientes para as plantas, apoiando uma ampla diversificação de estratégias ecológicas (BELLO et al., 2013). Essa heterogeneidade espacial na Caatinga foi alvo de ampla gama de estudos ecológicos. Mas, na maioria das vezes, as implicações da elevação regional e local associadas a diferentes contextos de ambientes edáficos sobre processos de organização espacial da diversidade biológica raramente foram abordadas.

## REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P. A.; RUEFFLER, C. Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 812-822, 2009.
- ARAÚJO, E. L.; FERRAZ, E. M. N. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na caatinga: estado atual do conhecimento. **Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação**, p. 115-128, 2003.

ARAÚJO, F. S. et al. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n.4, p. 663-678, 1999.

ARNAN, X. et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, v. 631, p. 429-438, 2018.

ARNAN, X.; CERDÁ, X.; RETANA, J. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 448-457, 2017.

AVERILL, C.; WARING, B. G.; HAWKES, C. V. Historical precipitation predictably alters the shape and magnitude of microbial functional response to soil moisture. **Global Change Biology**, v. 22, n. 5, p. 1957-1964, 2016.

BARALOTO, C. et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology Letters**, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010.

BARALOTO, C. et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 690-701, 2012.

BARTLETT, M. K. et al. Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 880-888, 2012.

BERGHOLZ, K. et al. Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid environment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 138-146, 2017.

BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.

BUCKLEY, T. N.; ROBERTS, D. W. How should leaf area, sapwood area and stomatal conductance vary with tree height to maximize growth?. **Tree Physiology**, v. 26, n. 2, p. 145-157, 2006.

CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PloS One**, v. 4, n. 5, p. e5695, 2009.

CADOTTE, M. W., et al. Predicting communities from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n.9, p. 510-511, 2015.

CADOTTE, M. W.; DAVIES, T. J. **Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods**. Princeton University Press, 2016.249f.

CAHILL JUNIOR, J. F. et al. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants?. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 41-50, 2008.

CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v. 417, n. 6891, p. 844, 2002.

- CARVAJAL, D. E. et al. A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast–slow plant economics spectrum for above, but not below-ground resource acquisition strategies. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 3, p. 1079-1092, 2019.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693–715, 2009.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2351-2363, 2011.
- CHASE, J.M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, Berlin, v.136, p.489–498, 2003.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n.1, p. 343-366, 2000.
- COOMES, D. A. et al. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. **Biology Letters**, v. 4, n. 3, p. 302-306, 2008.
- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, n.1, p. 109-126, 2009.
- CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D.D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1465-1471, 2006.
- CROFT, H. et al. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity. **Global Change Biology**, v. 23, n. 9, p. 3513-3524, 2017.
- CUNNINGHAM, S. A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOBY, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecological Monographs**, v. 69, n. 4, p. 569-588, 1999.
- D'AMEN, M. et al. Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. **Ecography**, v. 41, n. 8, p. 1233-1244, 2018.
- DE BELLO, F. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, v. 36, n. 3, p. 393-402, 2013.
- DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, v.20, n.3, p.475–486, 2009.
- DE BELLO, F.; LEPŠ, J.; SEBASTIÀ, M. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. **Ecography**, v. 29, n. 6, p. 801-810, 2006.

- DE LA RIVA, E. G. et al. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits?. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 1, p. 187-199, 2016.
- DEVICTOR, V. et al. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. **Ecology Letters**, v. 13, n. 8, p. 1030-1040, 2010.
- DEXTER, K. G. et al. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 6, p.1-7, 2018.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. (Eds), **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press. p. 342-444, 1975.
- DÍAZ, S. et al. Functional diversity at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 81-91, 2006.
- DIAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- DONOHUE, R.J. et al. Impact of CO<sub>2</sub> fertilization on maximum foliage cover across the globe's warm, arid environments. **Geophysical Research Letters**, v. 40, n. 12, p. 3031-3035, 2013.
- ELTON, C. S. **Animal Ecology**. Sidgwick and Jackson, London, UK, 1927, 256f
- ENGELBRECHT, B. M.J et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80, 2007.
- FERRAZ, E. M. N.; RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, v. 33, n. 1, p. 71-92, 2003.
- FLYNN, D.F.B. et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1573-1581, 2011.
- FORTUNEL, C.; FINE, P.V.A; BARALOTO, C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. **Functional Ecology**, v. 26, n. 5, p. 1153-1161, 2012.
- FRESCHET, G.T. et al. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 5, p. 1182-1196, 2017.
- GARNIER, E.; NAVAS, M. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 2, p. 365-399, 2012.
- GAZAL, R. M. et al. Controls on transpiration in a semiarid riparian cottonwood forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 137, n. 1-2, p. 56-67, 2006.



- GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600-614, 2015.
- GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123-136, 2016.
- GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, v. 4, n. 4, p. 379-391, 2001.
- GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 87, n. 1, p. 111-127, 2012.
- GREENWOOD, S. et al. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 539-553, 2017.
- GRIFFIN-NOLAN, R. J. et al. Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2133-2148, 2019.
- GUITTAR, J. et al. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change?. **Ecology**, v. 97, n. 10, p. 2791-2801, 2016.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia vegetal**. 2<sup>a</sup> ed., Porto Alegre, Artmed, p.592, 2009.
- HIETZ, P. et al. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. **New Phytologist**, v. 213, n. 1, p. 170-180, 2017.
- HIKOSAKA, K.; SHIGENO, A. The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. **Oecologia**, v. 160, n. 3, p. 443-451, 2009.
- HILLERISLAMBERS, J., P. B. ADLER, W. S. HARPOLE, J. M. LEVINE, MAYFIELD, M. M. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review in Ecology and Evolution Systematics**, Palo Alto, v.43, p. 227-248, 2012.
- HUBBELL, S. P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton, University Press. 2001.
- HUTCHINSON, G. E. Why are there so many kinds of animals. **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.
- JACOBSEN, A. L. et al. Comparative community physiology: nonconvergence in water relations among three semi-arid shrub communities. **New Phytologist**, v. 180, n. 1, p. 100-113, 2008.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.3, n.2, p. 157-164, 1992.
- KELLEY, G. et al. A comparison of tree water use in two contiguous vegetation communities of the seasonally dry tropics of northern Australia: the importance of site water budget to tree hydraulics. **Australian Journal of Botany**, v. 55, n. 7, p. 700-708, 2007.

- KELLY, S.; GRENYER, R.; SCOTLAND, R. W. Phylogenetic trees do not reliably predict feature diversity. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 5, p. 600-612, 2014.
- KERKHOFF, A. J.; MORIARTY, P. E.; WEISER, M. D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 22, p. 8125-8130, 2014.
- KLEIDON, A.; MOONEY, H. A. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modelling study. **Global Change Biology**, v. 6, n. 5, p. 507-523, 2000.
- KOCH, G. W. et al. The limits to tree height. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 851, 2004.
- KOZLOWSKI, T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review**, v. 58, n. 2, p. 107-222, 1992.
- KRAFT, N. J.B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.
- KRAFT, N. J.B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 401-422, 2010.
- KRAFT, N. J.B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v.322, n.5901, p. 580-582, 2008.
- LASKY, J. R. et al. Ontogenetic shifts in trait-mediated mechanisms of plant community assembly. **Ecology**, v. 96, n. 8, p. 2157-2169, 2015.
- LAUGHLIN, D. C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 1, p. 186-193, 2014.
- LAVOREL, S.; GARNIER, É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y. et al. Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 17, p. 8419-8424, 2019.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386-398, 2010.
- LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 951-963, 2013.
- LEPŠ, J. et al. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. **Ecography**, v. 34, n. 5, p. 856-863, 2011.

- LETCHER, S. G. et al. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1276-1290, 2015.
- LI, H. et al. Diverse belowground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient. **New Phytologist**, v. 216, n. 4, p. 1140-1150, 2017.
- LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PloS One**, v. 10, n. 4, p. e0123741, 2015.
- LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211-1216, 2013.
- LOSOSOVÁ, Z. et al. Alien plants invade more phylogenetically clustered community types and cause even stronger clustering. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 7, p. 786-794, 2015.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The American Naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MAIRE, V. et al. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 497-509, 2012.
- MARTÍNEZ-CAMILO, R. et al. Tropical tree species diversity in a mountain system in southern Mexico: local and regional patterns and determinant factors. **Biotropica**, v. 50, n. 3, p. 499-509, 2018.
- MASON, N. WH; DE BELLO, F. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 777-780, 2013.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.
- MAZEL, F. et al. Conserving phylogenetic diversity can be a poor strategy for conserving functional diversity. **Systematic Biology**, v. 66, n. 6, p. 1019-1027, 2017.
- MCGILL, B. J. A test of the unified neutral theory of biodiversity. **Nature**, v. 422, n. 6934, p. 881-885, 2003.
- MCGILL, B.J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- MOLES, A. T. et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation?. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1167-1180, 2014.
- MORO, M. F. et al. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.

MOUILLOT, D. et al. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 3, p. 167-177, 2013.

MOUILLOT, D. et al. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13757-13762, 2014.

MOURA, F. B. P.; SAMPAIO, E. V. S. B. Flora lenhosa de uma mata serrana semidecídua em Jataúba, Pernambuco. **Revista Nordestina de Biologia**, João Pessoa, v. 15, n. 1, p. 77-89, 2001.

ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 2, p. 137-149, 2009.

OTTAVIANI, Gianluigi et al. A multifaceted approach for beech forest conservation: Environmental drivers of understory plant diversity. **Flora**, v. 256, p. 85-91, 2019.

PAINE, C. E. T. et al. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. **Functional Ecology**, v. 24, n. 6, p. 1202-1210, 2010.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, v. 60, n. 8, p. 614-625, 2010.

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.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 437-457, 2009.

PETERSON, A. T. et al. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. **Ecological Modelling**, v. 144, n. 1, p. 21-30, 2001.

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.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PFAUTSCH, S.; HÖLTTÄ, T.; MENCUCCINI, M. Hydraulic functioning of tree stems fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. **Tree Physiology**, v. 35, n. 7, p. 706-722, 2015.

PINHO, B. X. et al. Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, p. 1-11, 2019.

- PINHO, B. X. et al. Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 1, p. 137-147, 2018.
- POORTER, L. et al. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 2, p. 256-267, 2005.
- POORTER, L. et al. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nature Ecology & Evolution**, p. 1, 2019.
- PRESLEY, S. J.; HIGGINS, C. L.; WILLIG, M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, n. 6, p. 908-917, 2010.
- PRESTON, K. A.; CORNWELL, W. K.; DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 807-818, 2006.
- REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.
- RICOTTA, C. A note on functional diversity measures. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 479-486, 2005.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828-838, 2017.
- RODAL, M. J. N.; MARTINS, F. R.; SAMPAIO, E. V. S. B. Levantamento quantitativo das plantas lenhosas em trechos de vegetação de caatinga em Pernambuco. **Revista Caatinga**, v. 21, n. 3, p. 192-205, 2008.
- ROSENFELD, Jordan S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, n. 1, p. 156-162, 2002.
- ROWE, N.; SPECK, T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. **New Phytologist**, v. 166, n. 1, p. 61-72, 2005.
- SACK, L. et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. **Nature Communications**, v. 3, p. 837, 2012..
- SAMPAIO, E. V. S. B.; GAMARRA-ROJAS, C. F. L. A vegetação lenhosa das ecorregiões da caatinga. **Desafios da Botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal**. Belém, Sociedade Botânica do Brasil, p. 85-90, 2003.
- SAMPAIO, E.V.S.B **Overview of the Brazilian Caatinga** H.A. Mooney, E. Medina, G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*, University Press, Cambridge 1995, pp. 35-63, 1995.
- SCHIMMEL, DAVID S. et al. Climate and nitrogen controls on the geography and timescales of terrestrial biogeochemical cycling. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 10, n. 4, p. 677-692, 1996.

- SCHMID, B.; HECTOR, A. The value of biodiversity experiments. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, n. 6, p. 535-542, 2004.
- SCOFFONI, C. et al. Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. **Plant Physiology**, v. 164, n. 4, p. 1772-1788, 2014.
- SFAIR, J. C. et al. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 2, p. 025005, 2018.
- ŠÍMOVÁ, I. et al. Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. **Ecography**, v. 38, n. 7, p. 649-658, 2015.
- SOLIVERES, S. et al. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. **Ecology Letters**, v. 18, n. 8, p. 790-798, 2015.
- SOUZA, R. et al. Vegetation response to rainfall seasonality and interannual variability in tropical dry forests. **Hydrological Processes**, v. 30, n. 20, p. 3583-3595, 2016.
- STEUDEL, B. et al. Contrasting biodiversity–ecosystem functioning relationships in phylogenetic and functional diversity. **New Phytologist**, v. 212, n. 2, p. 409-420, 2016.
- SWENSON, N. G. et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, v. 93, n. sp8, p. S112-S125, 2012.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. **Ecology**, v.90, n. 8, p. 2161-2170, 2009.
- TAMME, R. et al. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. **Ecology**, v. 95, n. 2, p. 505-513, 2014.
- THOMPSON, P. L. et al. A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. **bioRxiv**, p. 832170, 2020.
- THUILLER, W. et al. Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. **Diversity and Distributions**, v. 12, n. 1, p. 49-60, 2006.
- TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3, n. 1, p. 109-120, 2001.
- TUCKER, C. M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698-715, 2017.
- ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Pattern detection in null model analysis. **Oikos**, v. 122, n. 1, p. 2-18, 2013.
- VALLADARES, F. et al. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. **Ecology letters**, v. 17, n. 11, p. 1351-1364, 2014.

- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237-257, 2008.
- VAN GELDER, H. A.; POORTER, L.; STERCK, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist**, v. 171, n. 2, p. 367-378, 2006.
- VAN LEEUWEN, E.; ETIENNE, R. S. Caught in the middle: Asymmetric competition causes high variance in intermediate trait abundances. **Theoretical Population Biology**, v. 85, p. 26-37, 2013.
- VASCONCELOS, A. D. M. et al. Floristic analysis and phytosociology in an area of caatinga, Brazil. **Annual Research & Review in Biology**, p. 1-8, 2019.
- VEACH, Victoria et al. Species richness as criterion for global conservation area placement leads to large losses in coverage of biodiversity. **Diversity and Distributions**, v. 23, n. 7, p. 715-726, 2017.
- VELÁZQUEZ, E. et al. Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 6, p. 1068-1079, 2015.
- VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.
- VENDRAMINI, F. et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. **New Phytologist**, v. 154, n. 1, p. 147-157, 2002.
- VILE, D. et al. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. **Annals of Botany**, v. 96, n. 6, p. 1129-1136, 2005.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- WANG, J. et al. Different ecological processes determined the alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity for plant communities in dryland regions of Northwest China. **PeerJ**, v. 6, p. e6220, 2019.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.
- WEI, X. et al. Disentangling species and functional group richness effects on soil N cycling in a grassland ecosystem. **Global Change Biology**, v. 23, n. 11, p. 4717-4727, 2017.
- WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2-3, p. 213-251, 1972.
- WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WILSON, J. B. Shoot competition and root competition. **Journal of Applied Ecology**, v.25, n.1 p. 279-296, 1988.

WRIGHT, I. J. et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 5, p. 411-421, 2005.

WRIGHT, I. J. et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 1003-1015, 2007.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821, 2004.



## **CAPITULO 1**

**INFLUÊNCIA DO GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO, VARIÁVEIS DE SOLO E HISTÓRIA EVOLUTIVA NA VARIAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAS NO SEMIÁRIDO TROPICAL BRASILEIRO**

# INFLUÊNCIA DO GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO, VARIÁVEIS DE SOLO E HISTÓRIA EVOLUTIVA NA VARIAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS NO SEMIÁRIDO TROPICAL BRASILEIRO

## 1. INTRODUÇÃO

Compreender a importância dos fatores determinantes dos padrões de diversidade é uma questão relevante em ecologia de comunidades (LI et al., 2020), mas cujo entendimento ainda é limitado (THOMAS et al., 2020), especialmente em escala regional, como por exemplo na região semiárida tropical. Abordagens baseadas em traços funcionais foram propostas para entender a montagem de traços funcionais selecionados pelas condições ambientais (McGILL et al., 2006). Estudos apontam que as espécies vegetais diferem em seu sucesso em condições ambientais heterogêneas (WESTOBY; WRIGHT, 2006; LUZURIAGA et al., 2015), devido a seus diferentes traços morfológicos e fisiológicos (ACKERLY; CORNWELL, 2007).

Diferentes hipóteses são relacionadas à montagem de comunidades, como a hipótese baseada nos traços e no conservadorismo de nicho. A hipótese baseada em traços prevê que a relação entre *pool* regional e o conjunto de espécies dentro de uma comunidade é determinada pela seleção ecológica (filtragem biótica e abiótica). Conseqüentemente, essa seleção afeta os traços de espécies (LIMA et al., 2018; DEMALACH et al., 2019). Essa hipótese supõe que o *pool* de espécies representa o legado de condições históricas, enquanto que a média da distribuição dos traços e o valor ótimo dos traços determina quantas espécies são adaptadas ao habitat específico (MUSCARELLA; URIARTE, 2016; MUSCARELLA et al., 2020). Já a hipótese de conservadorismo de nicho assume que os traços funcionais são conservados ao longo de uma linhagem, o que faz com que as espécies aparentadas sejam funcionalmente semelhantes (WEBB et al., 2002; CRISP; COOK, 2012).

Os traços funcionais são definidos como quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas mensuráveis no nível individual (VIOLLE et al., 2007). Os traços funcionais das plantas foram amplamente incluídos nos estudos de montagem de comunidade porque afetam direta e indiretamente o condicionamento das plantas (CARMONA et al., 2019) e refletem as trocas entre diferentes fatores fisiológicos e funções ecológicas (DÍAZ; CABIDO, 2001; CADOTTE et al., 2015). O uso dos traços se baseia na teoria de que espécies

taxonomicamente não relacionadas podem apresentar traços semelhantes devido às adaptações convergentes a condições ambientais semelhantes. Tal fato sugere que as distribuições de traços funcionais de plantas em gradientes ambientais são previsíveis e explicam os mecanismos que definem o nicho de uma espécie (KEDDY, 1992; SHIPLEY et al., 2016). Fundamentalmente, supõe-se que as contribuições e vulnerabilidades das espécies dependem não apenas de traços funcionais individuais, mas de suas combinações. Pesquisas com traços funcionais têm utilizado a perspectiva filogenética para entender como os traços se comportam em níveis que variam de indivíduos a comunidades (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009). Srivastava et al. (2012) e TUCKER et al. (2017) sugeriram diferentes ferramentas filogenéticas que podem ser usadas para entender os efeitos da história evolutiva das espécies nos processos de montagem de comunidades (GERHOLD et al., 2015).

Para compreender o efeito da filtragem abiótica na montagem de comunidades, faz-se necessário a investigação, complementar aos traços funcionais, da existência ou não do conservadorismo de nicho. Esse teste pode ser realizado utilizando o sinal filogenético (BARALOTO et al., 2012). O sinal filogenético é importante porque fornece informações do processo ou história evolutiva das espécies (MÜNKEMÜLLER et al. 2012) e é aplicado como um parâmetro para verificar se os traços funcionais das espécies são conservados dentro das linhagens evolutivas, ou seja, apresentam conservadorismo de nicho (BLOMBERG et al., 2003; MÜNKEMÜLLER et al., 2012). A presença do sinal confirma que espécies filogeneticamente mais próximas tendem a compartilhar traços que conferem adaptação a ambientes semelhantes. Conseqüentemente, as variáveis ambientais atuam como filtros ecológicos e permitem apenas a presença de indivíduos com determinados traços funcionais e isso influencia na estruturação filogenética da comunidade (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009; DUARTE et al., 2018).

Um número crescente de estudos relata tendências consistentes na variação interespecífica de traços entre gradientes ambientais nas escalas regional e global (WRIGHT et al., 2004; CHAVE et al., 2009; DÍAZ et al., 2016) e fornece suporte à estratégia de adaptação das plantas, elucidando *trade-offs* em traços funcionais para estabelecimento e persistência em diferentes ambientes (LAVOREL; GARNIER, 2002; WESTOBY; WRIGHT, 2006). Alguns autores relatam que *trade-offs* específicos envolvidos na aquisição de recursos e

tolerância ao estresse produzem diferentes combinações de traços viáveis nas comunidades (KRAFT et. al., 2015). Entretanto, é provável que o número e o tipo de combinação de traços se restrinja com o aumento do estresse ambiental, porque o custo da adoção de valores extremos aumenta e só pode ser acessível se forem feitas trocas com outros traços do fenótipo (WESTOBY; WRIGHT, 2006). Sendo assim, o foco nos valores dos traços funcionais da planta pode ajudar a entender o ajuste dos organismos ao seu ambiente (ACKERLY, 2003).

As regiões semiáridas são naturalmente expostas a baixos níveis de precipitação pluvial e estações secas longas e severas, com impactos claros na distribuição e abundância dos organismos (RITO et al., 2017). A seca sazonal atua como um forte filtro abiótico para plantas e resulta em características adaptativas relacionadas à prevenção desse estresse, de modo que as plantas mantenham um alto *status* hídrico em condições de baixa disponibilidade do recurso no ambiente, maximizando a captação e o armazenamento e minimizando a perda de água ou aumentando a tolerância ao estresse hídrico (O'BRIEN et al., 2017; BARTLETT et al., 2019). Caso se confirme o efeito da seleção ou filtragem de traços, é previsto uma menor variação nos valores observados dos traços funcionais nas comunidades, uma vez que as plantas menos tolerantes ao estresse podem ser impedidas de se estabelecer na comunidade, o que levaria ao padrão de agrupamento funcional (CORNWELL; ACKERLY, 2009; POORTER et al. 2009; ŠÍMOVÁ et al., 2015). Esta previsão assume a existência de uma estratégia funcional única e mais favorável, caracterizada por um conjunto estreito de valores de traços funcionais adequados, permitindo que as espécies de plantas se estabeleçam e persistam sob um dado nível de estresse abiótico (ENQUIST et al., 2015). Caso a filtragem abiótica esteja moldando a comunidade, especialmente em ambientes com maior disponibilidade do recurso limitante, espera-se maior variabilidade de traços funcionais. O que levaria a uma dispersão funcional (CORNWELL; ACKERLY, 2009; LOHBECK et al., 2015; LÓPEZ-ÂNGULO et al., 2018).

Considerando a escassez de dados em escala regional em regiões semiáridas e que estes ambientes possuem alta variabilidade espacial e temporal na disponibilidade de precipitação, este estudo objetivou avaliar a resposta dos traços funcionais ao gradiente de precipitação. Para isso, foi formulada a seguinte pergunta: Como o estresse hídrico e a história filogenética afetam a montagem de traços funcionais na região semiárida? Assim, foram testadas três hipóteses concorrentes: (H1) as variáveis ambientais afetam a variação dos traços

funcionais. Caso essa hipótese seja confirmada, espera-se que os traços funcionais associados à retenção de água (por exemplo, menor área específica da folha, menor teor de matéria seca da folha, menor altura da planta e maior densidade de madeira) favoreçam a ocorrência de uma montagem não aleatória de espécies; (H2) a história filogenética determina a variação de traços. Caso seja confirmada essa hipótese, espera-se que exista conservadorismo do nicho filogenético, significando que a variação de traços funcionais no gradiente de estresse hídrico está correlacionada com linhagens próximas como resultado da história evolutiva compartilhada; e (H3) a variação dos traços funcionais independe das variáveis ambientais e da história evolutiva. Caso seja verdade, espera-se que a variação dos traços funcionais seja guiada pela neutralidade, ou seja, os traços funcionais no semiárido tropical são o resultado de um processo demográfico puramente aleatório que emerge da forte competição e limitação da dispersão de espécies funcionalmente equivalentes e, portanto, sem filtro direcional.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

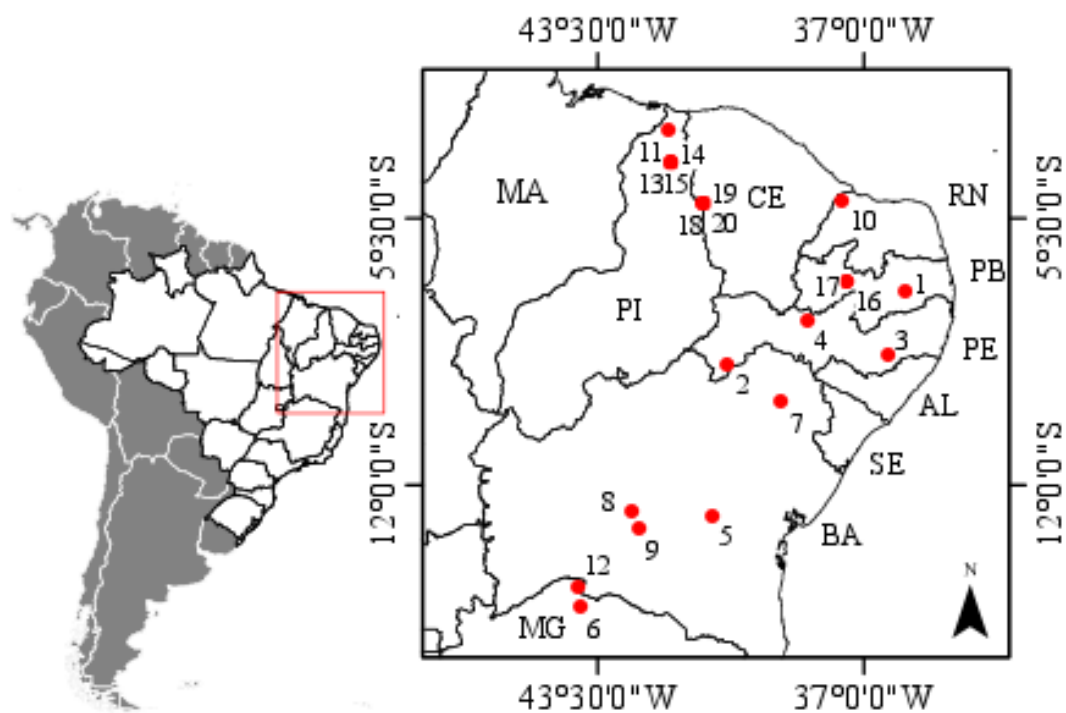
### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

O estudo foi realizado em 20 áreas localizadas no semiárido tropical brasileiro (Figura 1). Esta região inclui parte dos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe. É uma região com grande densidade populacional e com os piores indicadores econômicos e sociais do país (SILVA et al., 2018).

A circunscrição do semiárido do Brasil tem evoluído ao longo do tempo, passando de 788.064 km<sup>2</sup>, na década de 1990 (SOUZA et al., 1994), para 1.127.953 km<sup>2</sup>, em 2018 (SILVA et al., 2018). Independente da delimitação adotada, os mais diversos autores reconhecem que o clima da região semiárida é caracterizado pela escassez e irregularidade das chuvas, por uma evapotranspiração real duas a três vezes menor que a evapotranspiração potencial e pelo predomínio de uma vegetação xerófila, localmente chamada caatinga (SAMPAIO, 1995). Rodal e Sampaio (2002) reconheceram que nas áreas mais centrais e secas do semiárido predomina a vegetação típica de caatinga, onde ocorrem plantas caducifólias espinhosas de baixo porte (nanofanerófitas e microfanerófitas) com folhas nanófilas e micrófilas compondo uma flora bastante particular. Esses autores observaram ainda que a flora e as características das plantas mudam à medida que as áreas se afastam da área *core* do semiárido e aproximam-

se dos limites com outros biomas adjacentes, como por exemplo o Cerrado no Oeste e Mata Atlântica no Leste e Sul.

**Figura 1-** Localização das áreas de estudo, nos estados do semiárido tropical brasileiro



### Legenda

- |                       |                       |                       |
|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| ● Plots               | 7. Canudos            | 14. Piracuruca plot 2 |
| 1. Campina Grande     | 8. Macaúbas plot 1    | 15. Piracuruca plot 3 |
| 2. Lagoa Grande       | 9. Macaúbas plot 2    | 16. Patos plot 1      |
| 3. São João           | 10. Mossoró           | 17. Patos plot 2      |
| 4. Serra Talhada      | 11. Buruti de Lopes   | 18. Crateús plot 1    |
| 5. Boa Vista do Tupim | 12. Juvenília         | 19. Crateús plot 2    |
| 6. Matias Cardoso     | 13. Piracuruca plot 1 | 20. Crateús plot 3    |

Elaboração: Silva, V.F (2019). As informações das 20 áreas encontram-se descritos na tabela 1.

**Tabela1-** Informações geográficas e climáticas das 20 áreas localizadas no semiárido tropical. As áreas estão ordenadas pela precipitação média anual (PMA).

Município – Estado	Tipologia Vegetacional	Lat	Long	Alt (m)	Temp (C°)	PMA (mm)
Canudos – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-9,971	-39,006	533	23,7	479
Lagoa Grande – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-9,048	-40,32	384	24,7	561
Campina Grande – PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-7,280	-35,976	495	22,9	653
Boa Vista do Tupim – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-12,725	-40,711	489	22,1	731
Macaúbas plot 2 – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-13,061	-42,517	545	23,9	740
São João – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-8,810	-36,405	680	21,2	764
Crateús plot3- CE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-5,117	-40,873	311	25	766
Serra Talhada – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-7,970	-38,385	460	23,6	772
Patos – plot1- PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-7,007	-37,396	275	25	781
Patos – plot2- PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-7,023	-37,403	256	25	790
Macaúbas-plot1 – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-13,002	-42,707	791	22,4	819
Matias Cardoso – MG	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-14,965	-43,916	459	24,4	829
Juvenília – MG	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-14,425	-44,157	524	24,4	856
Mossoró – RN	<i>Caatinga sensu stricto</i>	-5,041	-37,521	106	27,3	877
Crateús- plot2- CE	Floresta semidecídua	-5,141	-40,915	620	25	952
Crateús-plot1- CE	Carrasco	-5,147	-40,928	620	25	971
Buriti dos Lopes – PI	Floresta semidecídua	-3,362	-41,743	98	26,9	1248
Piracuruca plot1– PI	Cerrado	-4,134	-41,684	237	26,7	1382
Piracuruca plot2– PI	Floresta semidecídua	-4,146	-41,705	232	26,7	1407
Piracuruca plot3 – PI	Cerrado	-4,138	-41,719	230	26,7	1423

## 2.2 DESENHO AMOSTRAL E CRITÉRIO DE INCLUSÃO

As 20 áreas variaram de 98 m a 791 m de altitude, com médias históricas (30 anos) de 479 mm a 1.423 mm ano<sup>-1</sup> de precipitação (ver Tabela 1). Em cada área foi demarcada uma parcela de 20mx40m, em terreno plano, para controlar possíveis efeitos do declive. Em cada parcela, todas as plantas lenhosas com diâmetro ao nível do solo  $\geq 5$  cm e altura  $\geq 1$  m foram registradas e identificadas a nível de espécies (MOONLIGHT et al., 2020). Todas as espécies encontradas foram classificadas de acordo com Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016), por meio de comparação com as exsicatas depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana/HUEFS, seguindo os métodos usuais da taxonomia. A nomenclatura atual das espécies foi conferida por consultas ao banco de dados do Tropicos.org

(Missouri Botanical Garden - <http://www.tropicos.org>), sendo a lista florística compilada no Apêndice V.

### 2.3 MENSURAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS

Oito traços funcionais foram avaliados: 1) área foliar (AF); 2) área foliar específica (AFE); 3) teor de matéria seca das folhas (TMSF); 4) espessura da folha (EF); 5) densidade básica do ramo (DMR); 6) espessura da casca do ramo (EC); 7) condutância hidráulica, doravante denominada Hubervalue (HV); e 8) altura da planta (H). Os traços e suas relações funcionais podem ser vistos na Tabela 2.

**Tabela 2**-Descrição dos oito traços funcionais coletados nas 20 áreas inseridas no gradiente de precipitação no semiárido tropical brasileiro e sua respectiva relação funcional.

<b>Traço funcional</b>	<b>Descrição</b>	<b>Relação funcional</b>
<b>AF</b>	Área foliar (área do limbo; cm <sup>2</sup> )	Absorção e uso de luz e perda de água pelas folhas.
<b>AFE</b>	Área foliar específica (área foliar/peso seco; cm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	Investimento na aquisição economia de recursos pela planta, por exemplo, taxa fotossintética e longevidade foliar.
<b>TMSF</b>	Teor de matéria seca da folha (peso úmido–peso seco; mg.g <sup>-1</sup> )	Suporte estrutural e armazenamento de água.
<b>EF</b>	Espessura foliar (cm)	Resistência a dano físico, déficit hídrico e eficiência na aquisição e uso de recursos.
<b>HV</b>	Condutância hidráulica (área de alburno / área foliar; cm <sup>2</sup> cm <sup>-3</sup> )	Condutância de seiva na transpiração
<b>EC</b>	Espessura da casca (cm)	Proteção dos tecidos vivos contra desidratação.
<b>DMR</b>	Densidade de madeira do ramo (massa seca do ramo/volume; mg.mm <sup>-3</sup> )	Resistência aos danos físicos e consequente vigor estrutural da planta.
<b>H</b>	Altura da planta (m)	Habilidade competitiva, resistência à perturbação ambiental e dispersão de sementes.

Os métodos empregados nesse estudo seguiram o protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para coleta dos traços funcionais foram selecionadas cinco plantas de cada uma das espécies lenhosas presentes em cada parcela. Havendo menos de cinco plantas, foi realizada a coleta de todos os indivíduos. De cada planta, foram coletadas 10 folhas maduras na altura



intermediária da copa (expostas ao sol), sem sintomas evidentes de ataque de patógenos ou herbívoros. As amostras coletadas foram envolvidas em papel úmido e colocadas em sacos plásticos fechados e guardadas em isopor com gelo. Em laboratório, essas folhas (sem pecíolo) foram reidratadas e colocadas em água deionizada, no escuro, por no mínimo seis horas. Após a reidratação, as folhas foram pesadas em balança analítica para obtenção do peso saturado de água. Em seguida, digitalizadas para medição de área foliar, por meio do programa de computador “Image-Tool” (O’NEAL et al., 2002) e depois colocadas em estufa a 60°C durante 72 horas, para obtenção do peso seco. A espessura foliar foi obtida com um paquímetro digital, mantendo-o sempre posicionado no terço médio da folha e evitando a inclusão da nervura central na medição.

Para obtenção dos dados de densidade de madeira do ramo, foi extraído de cada planta um fragmento do ramo com aproximadamente 3 cm de circunferência e 6 cm de comprimento. O procedimento utilizado para obtenção da densidade básica seguiu a metodologia proposta Chaves (2005). O fragmento foi submerso em recipiente com água, por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário para medição. Posteriormente, foi retirado do recipiente e mantido em descanso por 5 a 10 minutos, para diminuir o excesso de água da saturação. O volume fresco da madeira foi determinado pelo método de deslocamento de água e, em seguida, as amostras foram secas em estufa a 85°C por 72h e pesadas para a obtenção do peso seco. A espessura da casca foi medida utilizando paquímetro digital de precisão. Para a obtenção dos valores de Huber, foi extraído um ramo de cada indivíduo amostrado, foi medida a área da seção transversal e contadas e digitalizadas todas as folhas presentes, para obtenção da área foliar da seção. O valor de Huber é uma medida da capacidade hidráulica relativa de um segmento de caule por unidade de área foliar suportada (TYREE; EWERS, 1991).

As alturas das plantas foram mensuradas utilizando um telêmetro a laser JCS-602 1000.

### 2.3 VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E EDÁFICAS

Neste estudo foi utilizado um conjunto de dados adquirido no *WorldClim*, composto por cinco variáveis climáticas (precipitação média anual, sazonalidade da precipitação, temperatura média anual, sazonalidade da temperatura e a variação de temperatura média

anual) (FISK; HIJMANS, 2017), com resolução de 1 km<sup>2</sup>. As variáveis altitude e índice de aridez foram obtidas utilizando a database *Envirem* (TITLE; BEMMELS, 2018).

Determinaram-se 17 atributos do solo que correspondem a 11 parâmetros químicos e seis físicos (Apêndice I e II). Para obtenção das variáveis edáficas foram coletadas cinco amostras simples na camada entre 0-40 cm em cada área. As amostras simples foram misturadas para obtenção de uma amostra composta. Os locais das amostras foram determinados por meio de caminhar tipo ziguezague. Todos os procedimentos metodológicos para obtenção das variáveis físicas e químicas do solo seguiram as recomendações de Teixeira et al. (2017).

### 2.3 ANÁLISE DE DADOS

A seleção das variáveis climáticas e de solo utilizada no estudo foi realizada por meio da análise de correlação de Pearson, buscando identificar as variáveis menos correlacionadas com outras (Apêndice II). As variáveis inseridas no estudo foram: variação da temperatura, precipitação, densidade do solo, teor de areia, fósforo e pH.

Para testar a hipótese de que a variação dos valores dos traços funcionais estava relacionada com a variação do ambiente ou história evolutiva das espécies, foi construída uma árvore filogenética usando *PhyloMatic* (WEBB; DONOUGHE, 2005), com base na filogenia para famílias de angiospermas, proposta por Smith e Brown (2018) (Ver árvore filogenética, apêndice III).

O sinal filogenético é a tendência de espécies mais próximas filogeneticamente serem mais semelhantes do que as distantes (BLOMBERG et al., 2003). Esse padrão é um dos pressupostos de diversas hipóteses evolutivas (CAVENDER-BARES et al., 2009). Para detectar a presença do sinal filogenético nos traços funcionais, foi utilizado o  $\lambda$  de Pagel, que é estimado por máxima verossimilhança. Este teste considera que o comprimento dos ramos da árvore filogenética comparado à verossimilhança de um valor hipotético calcula o sinal filogenético gerando valores de 0 a 1, em que os valores  $\lambda=1$  significam estrutura filogenética como o esperado pelo movimento browniano,  $\lambda=0$  significa ausência de sinal filogenético e  $\lambda$  entre 0 e 1 indica menor sinal filogenético do que o esperado pelo modelo do movimento browniano (HARVEY; PURVIS, 1991; PAGEL, 2002). Como análise confirmatória, foi utilizado o método chamado regressão filogenética do vetor próprio (PVR). O PVR começa

extraindo vetores próprios, usando uma análise de coordenadas principais (PCoA) de matrizes de distância em pares que descrevem as relações filogenéticas entre as espécies e, em seguida, usam alguns dos vetores próprios (DINIZ-FILHO et al., 1998; DINIZ-FILHO et al., 2012a; 2012b) para analisar o modelo de traço com uma norma comum da regressão dos mínimos quadrados (OLS). O coeficiente de determinação ( $R^2$ ) do modelo de regressão pode ser usado como uma estimativa do sinal filogenético (DINIZ-FILHO; BINI, 2005; PERES-NETO; LEGENDRE, 2010).

Também foram construídas curvas PSR (a área PSR) para cada traço funcional separadamente. Essa curva permite determinar onde, na filogenia (ou seja, a que distância filogenética), ocorrem desvios do movimento browniano. A curva PSR é uma derivação do PVR e consiste na realização de regressões sequenciais utilizando os autovetores da matriz de distância filogenética cumulativamente (DINIZ-FILHO et al., 2012a). Como cada autovetor representa uma parcela da filogenia, a curva PSR permite a representação gráfica da estruturação filogenética dos traços funcionais.

A relação entre os traços funcionais de plantas do semiárido tropical e variáveis ambientais foi investigada pelo RLQ (DOLÉDEC et al., 1996) e pela estatística *fourth-corner* (LEGENDRE et al., 1997).

A RLQ é uma extensão da análise de co-inércia (DOLÉDEC; CHESSEL, 1994) que permite relacionar três tabelas: uma tabela de traços (denominada Q), uma tabela ambiental (R) e uma tabela de abundância de espécies (L) usada como ligação entre Q e R. O RLQ fornece a ordenação simultânea de espécies, seus traços e variáveis ambientais. Em suma, o RLQ resume as estruturas multivariadas pesquisando as combinações lineares de traços funcionais e variáveis ambientais, nas quais locais e taxa são projetados, fornecendo novas pontuações de local e taxa que são as mais covariantes. Essas novas pontuações devem ser comparadas com as das análises separadas de cada tabela para avaliar quanto de sua variabilidade é levada em consideração pela análise do RLQ e para avaliar a força do relacionamento entre os traços funcionais e as variáveis ambientais. A significância geral desse relacionamento foi avaliada por meio de um teste global de Monte-Carlo usando 9.999 permutações das linhas da tabela de R (locais; modelo 2, que considera a hipótese de que a distribuição das espécies é influenciada pelas variáveis ambientais) e das linhas da tabela de Q

(espécies; modelo 4: que prevê a hipótese que a distribuição das espécies é influenciada pelos traços funcionais) (DRAY et al., 2014).

A estatística *fourth-corner* foi usada para encontrar uma relação bivariada significativa entre traços únicos e variável ambiental. Além disso, a combinação de RLQ e estatística *fourth-corner* foi usada para avaliar a significância das associações entre traços funcionais e combinação de variáveis ambientais (identificadas pelo RLQ) e variáveis ambientais e combinação de traços funcionais identificadas pelo RLQ (DRAY et al., 2014). A significância do relacionamento foi avaliada usando o coeficiente de correlação de Pearson  $r$  (DRAY et al., 2014). Nessas duas últimas abordagens, o método de ajuste da taxa de descoberta falsa foi usado para corrigir os valores de  $p$  de acordo com o viés, devido às comparações de vários testes. As análises estatísticas e as saídas gráficas foram computadas com os pacotes *ade4*, *vegan* e *corrplot* implementados no software R (CHESSEL et al., 2004, DRAY et al., 2007; OKSANEN et al., 2016; RSTUDIO TEAM, 2020).

## 2. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 3.1 SINAL FILOGENÉTICOS DOS OITOS TRAÇOS FUNCIONAIS

A hipótese que prevê que a história evolutiva influencia os traços funcionais no semiárido tropical foi negada. Os valores dos traços funcionais AF, AFE, TMSF, HV, EC, DMR e H apresentaram sinais filogenéticos significativos pelo teste  $\lambda$  de Pagel. No entanto, as PVRs tiveram valores muito baixos (Tabela 3). Este resultado indica que não existe conservadorismo de nicho nos traços funcionais estudados. As respectivas curvas PSR confirmam esses resultados mostrando visualmente o comportamento dos traços funcionais e as distâncias filogenéticas (Figura 2)

Apesar de mostrarem tendência de sinal filogenético, ou seja, a possibilidade dos traços funcionais serem conservados na filogenia a determinadas condições ambientais (conservadorismo de nicho), essa hipótese foi rejeitada, pois as PVRs tiveram coeficientes de determinação ( $R^2$ ) muitos próximos a zero e não significativos, indicando que não existe relação dos traços funcionais com a história evolutiva. Vale salientar que os resultados desse estudo se contrapõem ao argumento de que espécies próximas filogeneticamente tendem a ser ecologicamente semelhantes e respondem de maneira semelhante à seleção (FRECKLETON

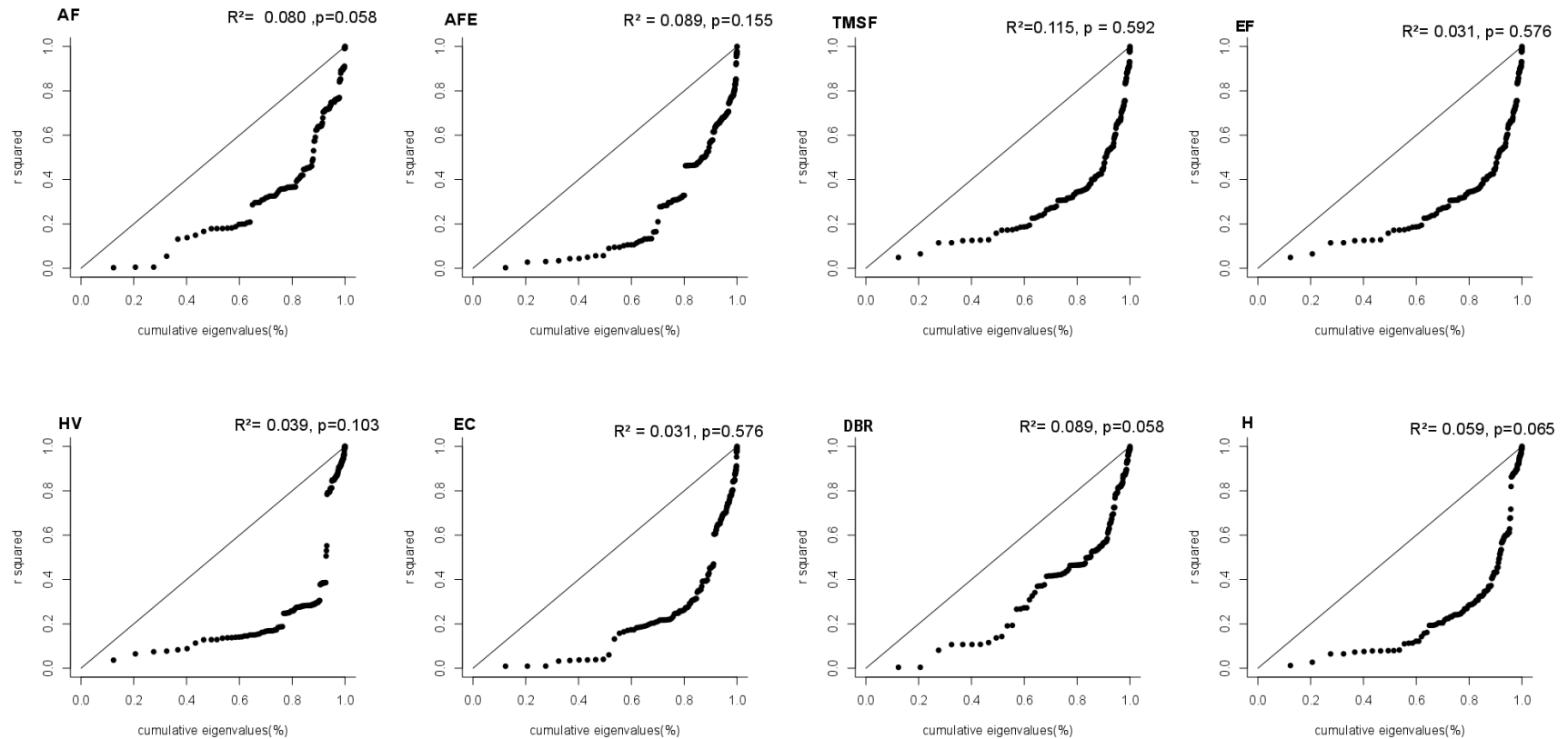
et al., 2002; ACKERLY, 2009; GERHOLD et al., 2015). O baixo conservadorismo de nicho nos traços funcionais sugere que as comunidades podem ser montadas primordialmente por filtragem ambiental, interações bióticas ou outros fatores (WEIHER et al., 1998; ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2012).

**Tabela 3**-Sinal filogenético extraído pelo  $\lambda$  de Pagel e análise de regressão filogenética, teste de significância dos oitos traços funcionais coletados no gradiente de disponibilidade hídrica no semiárido tropical.

Traço funcional	Sinal Filogenético		Análise de regressão filogenética-PVR	
	$\lambda$	p (0,05)	R <sup>2</sup>	p(0,05)
AF	<b>0,286</b>	<b>0,002</b>	8,0	0,058
AFE	<b>0,418</b>	<b>0,001</b>	8,9	0,155
TMSF	<b>0,192</b>	<b>0,001</b>	11,5	0,592
EF	<b>0,526</b>	<b>0,001</b>	6,60	0,576
HV	<b>0,556</b>	<b>0,029</b>	3,9	0,103
EC	0,104	0,228	3,1	0,576
DBR	<b>0,525</b>	<b>0,001</b>	8,9	0,058
H	<b>0,228</b>	<b>0,002</b>	5,9	0,065

Legenda: LA – área foliar (cm<sup>2</sup>); AFE – área foliar específica (cm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>); TMSF – teor de matéria seca na folha (mg.g<sup>-1</sup>); EF – Espessura foliar(mm); EC – Espessura da casca (cm); HV – condutância hidráulica (cm<sup>2</sup>cm<sup>-3</sup>); DBR – densidade de madeira do ramo (mg.mm<sup>-3</sup>); e H – altura da planta (m).

**Figura 2.** Curvas de PSR com a extração de autovetores da matriz de distância filogenética e a posterior regressão desses autovetores para cada traço funcional. A coeficiente de determinação da PVR mede o quanto de variação dos traços funcionais foram explicados pela filogenia.



Legenda: AF – área foliar (cm<sup>2</sup>); AFE – área foliar específica (cm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>); TMSF – teor de matéria seca na folha (mg.g<sup>-1</sup>); EF – Espessura foliar(mm); EC – Espessura da casca (cm); DBR – densidade de madeira do ramo (mg.mm<sup>-3</sup>); HV – condutância hidráulica (cm<sup>2</sup>cm<sup>-3</sup>); e H – altura da planta (m).

### 3.2 VARIAÇÃO DOS TRAÇOS FUNCIONAIS EM RESPOSTA VARIÁVEIS CLIMÁTICAS E DE SOLO

A hipótese que previa que as variações nos valores dos traços funcionais são respostas aos fatores abióticos foi confirmada. Contudo, essa influência pode ser vista apenas para os traços área foliar, densidade da madeira, valor de Huber e a altura da planta. Vale ressaltar que essa influência aconteceu de forma combinada, ou seja, os fatores abióticos em conjunto influenciaram as respostas dos traços funcionais estudados. Isso evidencia a presença de diferentes *trade-off* no semiárido tropical.

A relação entre a composição dos traços funcionais das comunidades de plantas do semiárido foi globalmente significativa (Modelo 2 p simulado  $<0.0310$ ; Modelo 4 P simulado  $p <0,001$ ). Essa relação foi resumida principalmente pelo primeiro eixo RLQ, que explicou 64.35% da variância total entre os traços funcionais e o ambiente, enquanto o segundo eixo contribuiu com 20.30% (Tabela 4).

**Tabela 4**-Resultados da análise RLQ, usando oito traços funcionais, nas 20 áreas inseridas no gradiente de precipitação no semiárido tropical brasileiro

Inércia total:0.758					
Autovalores:					
	Ax1	Ax2			
	0,487	0,153			
Inércia projetada (%)					
	Ax1	Ax2			
	64,350	20,308			
Inércia projetada cumulativa (%):					
	Ax1	Ax2			
	64,350	84,660			
Decomposição dos valores próprios					
	Eig	covariância	sdR	sdQ	Correlação
eig1	0,487	0,698	1,440	1,244	0,389
eig2	0,153	0,392	1,007	1,026	0,379
Inércia e coinércia R:					
	Inércia	Max	ratio		
eig1	2,073	2,343	0,884		
eig1 + 2	3,089	3,725	0,829		
Inércia e coinércia Q					
	Inercia	Max	ratio		
eig1	1,549	1,890	0,819		
eig1 + 2	2,603	3,499	0,743		
Correlação L					
	Correlação	Max	Ratio		
	0,389	0,927	0,419		
	0,379	0,894	0,423		

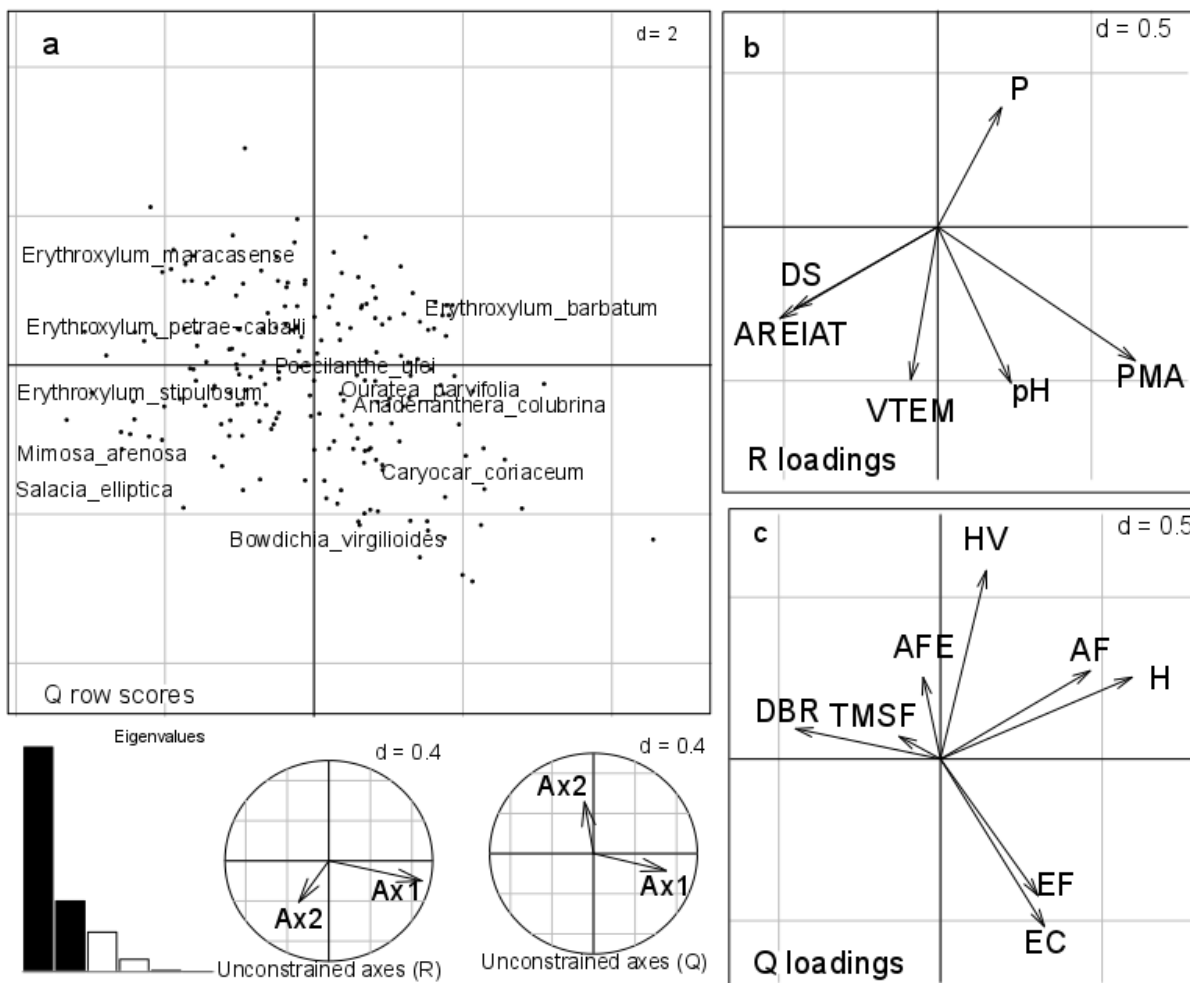
**Nota:** a inércia total é uma medida multivariada do *link* global entre os traços funcionais e o ambiente. A decomposição de valores sensíveis liberados por valores únicos (eig) e sua raiz quadrada (covar). A Correlação L compara uma correlação entre os escores das espécies utilizadas nos recursos funcionais e os escores como as variáveis abióticas capturadas pela análise do RLQ com o valor máximo possível pela análise da correspondência das espécies.

O primeiro eixo representou 89% da variabilidade da tabela ambiental e 81% da variância da tabela de traços funcionais. Além disso, o novo conjunto de locais e espécies teve uma correlação de 0,38 ao longo do primeiro eixo RLQ, que foi 41% da melhor correlação possível.

Avaliando o primeiro e o segundo eixo da RLQ separadamente, verificou-se que a parte esquerda (negativa) do primeiro eixo da RLQ identificou as espécies (*Cenostigma microphyllum*, *Mimosa ophthalmocentra*, ou *Croton echioides*, Figura 3a) com maiores áreas foliar específica e teor de matéria seca e com baixas áreas foliares e estatura (Figura 3c). Essas espécies foram encontradas principalmente em locais menos chuvosos e com solos com alto teor de areia (Figura 3b). A parte direita do eixo destacou as espécies com folhas espessas e casca grossa associadas a altas precipitações e menores densidades do solo. As espécies correspondentes foram *Dimorphandra gardneriana*, *Stryphnodendron coriaceum* ou *Curatella americana* (3 espécies típicas de cerrado, como são os locais do PI). O segundo eixo RLQ explicou 20% da variação e evidenciou diferentes composições de traços funcionais. Esses ambientes foram os mais distintos possíveis, desde aqueles com altos teores de fósforo e pH mais ácidos (eixo positivo) até ambientes com baixos teores de fósforo e solos básicos. Esses ambientes foram caracterizados por espécies com altas áreas foliares específicas (*Combretum glaucocarpum*, *Chloroleucon foliolosum* e *Bowdichia virgilioides*).



**Figura 3**-Resultados dos dois primeiros eixos da análise RLQ para o gradiente de precipitação no semiárido tropical. Onde: a) autovalores e escores de espécies (a inserção mostra autovalores, com os dois primeiros eixos em preto); (b) coeficientes para variáveis ambientais; e (c) traços funcionais



Nota: AF – área foliar ( $\text{cm}^2$ ); AFE – área foliar específica ( $\text{cm}^2.\text{mg}^{-1}$ ); TMSF – teor de matéria seca na folha ( $\text{mg.g}^{-1}$ ); EF – Espessura foliar ( $\text{mm}$ ); HV – condutância hidráulica ( $\text{cm}^2.\text{cm}^{-3}$ ); EC – Espessura da casca ( $\text{cm}$ ); DBR – densidade de madeira do ramo ( $\text{mg.mm}^{-3}$ ); e H – Altura da planta (m). Legenda: Variáveis climáticas utilizadas foram: a precipitação média anual (PMA,  $\text{mm.ano}^{-1}$ ), Variação da temperatura (VTEM,  $^{\circ}\text{C}$ ). Variáveis de solo utilizadas foram: a areia total (AREIAT, %), Densidade do solo (DS,  $\text{g/cm}^3$ ), o fosforo (P,  $\text{mg/dm}^3$ ) e o pH. Códigos das espécies estão disponíveis no apêndice C, tabela 1.

Com a análise *fourth-corner*, buscou-se identificar a relação entre a composição das espécies de plantas do semiárido tropical com as variáveis ambientais e os traços funcionais (*sb* 1,6164, *p*-value: 0,026). Entretanto, quando foram avaliadas as associações entre traços individuais e ambiente, observou-se que não houve diferença significativa (Tabela 5). Esse

resultado mostra que as combinações de variáveis, em vez de variáveis isoladas, podem agir no conjunto dos traços funcionais no semiárido tropical.

**Tabela 2**-Análise *fourth-corner* entre os traços funcionais individuais e as variáveis ambientais, com os respectivos valores de *p* e os valores de *p* ajustados, a nível de 95% de confiabilidade.

Traços funcionais	Variáveis ambientais											
	PMA		VTEMP		DS		AREIAT		P		pH	
	Pvalue	Pvalueadj	Pvalue	Pvalueadj	Pvalue	Pvalueadj	Pvalue	Pvalueadj	Pvalue	Pvalueadj	Pvalue	Pvalueadj
<b>AF</b>	0,700	0,913	0,803	0,946	0,038	0,318	0,142	0,513	0,102	0,489	0,611	0,862
<b>AFE</b>	0,503	0,770	0,808	0,946	0,481	0,862	0,985	0,946	0,373	0,769	0,274	0,985
<b>TMSF</b>	0,345	0,708	0,946	0,708	0,148	0,708	0,372	0,982	0,363	0,513	0,908	0,708
<b>EF</b>	0,022	0,708	0,916	0,982	0,513	0,770	0,608	0,862	0,890	0,982	0,310	0,708
<b>HV</b>	0,111	0,982	0,463	0,232	0,039	0,913	0,022	0,455	0,383	0,638	0,458	0,708
<b>EC</b>	0,039	0,769	0,226	0,946	0,383	0,708	0,458	0,169	0,801	0,982	0,354	0,232
<b>DBR</b>	0,003	0,455	0,945	0,871	0,014	0,708	0,078	0,513	0,635	0,769	0,306	0,513
<b>H</b>	0,135	0,769	0,469	0,513	0,149	0,455	0,085	0,638	0,208	0,638	0,759	0,946

**Legenda:** AF – área foliar (cm<sup>2</sup>); AFE – área foliar específica (cm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>); TMSF – teor de matéria seca na folha (mg.g<sup>-1</sup>); EC – espessura foliar (mm); HV – condutância hidráulica (cm<sup>2</sup>cm<sup>-3</sup>); EC – espessura da casca (cm); DBR – densidade de madeira do ramo (mg.mm<sup>-3</sup>); e H – Altura da planta (m). Variáveis climáticas utilizadas foram: precipitação média anual (PMA) e variação da temperatura (VTEMP, °C). Variáveis de solo utilizadas foram: areia total (AREIAT, %), densidade do solo (DS, g/cm<sup>3</sup>), fosforo (P, mg/dm<sup>3</sup>) e pH.

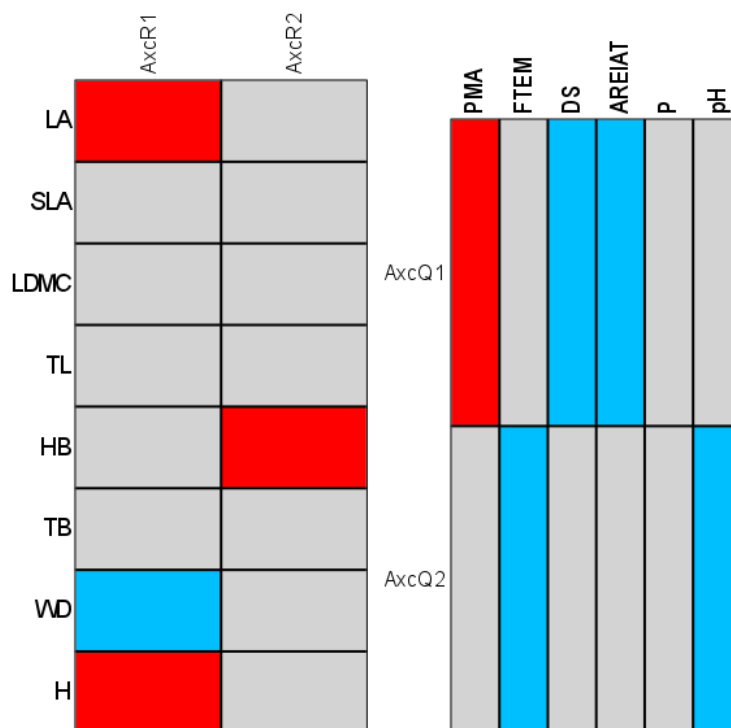
Devido a esses resultados, investigou-se a relação entre os traços individuais e o primeiro eixo ambiental RLQ (combinação de variáveis abióticas) e variáveis ambientais individuais e o primeiro eixo traços RLQ (combinação dos traços funcionais). O teste global (estatística multivariada igual à soma dos valores próprios da análise RLQ) foi altamente significativo (Modelo 2, *p* simulado < 0.0310; Modelo 4 *p* simulado <0,001), indicando uma relação global entre traços funcionais das espécies e variáveis ambientais. O primeiro eixo apresentou correlação positiva significativa com a precipitação e negativa com a densidade do solo e teor de areia. Os traços funcionais associados são: maiores áreas foliares e alturas das plantas e menores densidades de madeira. O segundo eixo apresentou uma correlação negativa

com a variação na temperatura e pH. As espécies encontradas nesses locais têm altos valores de condutância hidráulica (Tabela 6; Figura 3).

**Tabela 6.** Análise *fourth-corner* entre os eixos dos traços funcionais e as variáveis ambientais. Os valores dos eixos 1 e 2 apresentam os valores da correlação. Valores em negrito apresentam diferença significativa a  $p_{\text{valor}} < 0,05$ .

Variáveis ambientais	Eixo 1	pvalue	pvalueadj	Eixo 2	P value	Pvalueadj
<b>Precipitação</b>	0,36	<b>0,000</b>	<b>0,003</b>	-0,16	<b>0,002</b>	<b>0,039</b>
<b>Temperatura</b>	-0,04	0,674	0,674	-0,18	0,036	0,324
<b>Densidade do solo</b>	-0,26	<b>0,006</b>	<b>0,044</b>	-0,10	0,281	0,138
<b>Areia Total</b>	-0,28	<b>0,005</b>	<b>0,030</b>	-0,11	0,227	0,324
<b>Fósforo</b>	0,11	0,312	0,340	0,14	0,111	0,190
<b>pH</b>	0,13	0,243	0,243	-0,19	0,003	<b>0,049</b>

**Figura 2.** Análise *fourth-corner* testando a ligação entre os eixos RLQ, traços funcionais e variáveis ambientais. As células azuis correspondem a relações significativas negativas enquanto as células vermelhas correspondem a relações significativas positivas



**Legenda:** AFE – área foliar específica ( $\text{cm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ); LDMC – teor de matéria seca na folha ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ); LA – área foliar ( $\text{cm}^2$ ); LT – espessura foliar (mm); BT – espessura da casca (cm); WD – densidade de madeira do ramo ( $\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$ ); HV – condutância hidráulica ( $\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^{-3}$ ); e H

– altura da planta (m). Legenda: LA – área foliar específica ( $\text{cm}^2.\text{mg}^{-1}$ ); e LDMC – teor de matéria seca na folha ( $\text{mg.g}^{-1}$ ). Variáveis climáticas utilizadas foram: precipitação média anual (PMA), variação da temperatura (FTEM,  $^{\circ}\text{C}$ ). Variáveis de solo utilizadas foram: a areia total (AREIAT, %), densidade do solo (DS,  $\text{g cm}^3$ ), fosforo (P,  $\text{mg dm}^3$ ) e pH.

A composição dos traços funcionais da comunidade em locais com alta precipitação diferiu daqueles locais com baixa precipitação, sugerindo que diferentes combinações de traços funcionais respondem a condições específicas de solo em ambientes contrastantes. De acordo com Grime (2006), ambientes com alta restrição hídrica filtram comunidades vegetais em direção a um conjunto estreito de valores de traços que lhes permitam ter sucesso apesar da forte restrição abiótica (KEDDY, 1992). Por exemplo, a redução observada na altura das plantas (HUXMAN et al., 2004; KOCH et al., 2006).

Vale salientar que houve uma distinção na composição taxonômica dos ambientes com alta e baixa precipitação (Ver apêndice V). Todavia, muitas composições florísticas distintas com contribuição significativa das variáveis do solo nos padrões dos traços funcionais apresentaram traços funcionais parciais semelhantes. Esse fato pode ser observado nos ambientes que foram posicionados entre os dois extremos do primeiro eixo RLQ. As respostas similares da composição dos traços funcionais em ambientes com composição taxonômica distinta provavelmente acontecem porque os traços funcionais são expressos em muitas espécies que possuem diferentes nichos. As respostas na composição dos traços funcionais podem ser comparadas entre regiões mesmo que as suas composições taxonômicas sejam distintas (OTTAVIANI et al., 2019, MUSCARELLA et al. 2020).

Vários estudos já descreveram a influência de diferentes tipos de fatores abióticos na estrutura das comunidades de plantas. Esses fatores abióticos incluem água (ROSADO et al., 2016; LLORET et al., 2016; PEZNER et al., 2020), solos (PÉREZ-RAMOS et al., 2017; BU et al., 2019) e outros (VANSTOCKEM, et al., 2019; LE BAGOUSSE-PINGUET et al., 2019; Pinho et al., 2019). Pode-se constatar que folhas de menor tamanho, madeiras mais densas e plantas de menores estaturas dominaram em locais com menores precipitações, independentemente do tipo de solo. Esperava-se ainda que a condutância hidráulica fosse menor nos ambientes mais secos do semiárido. No entanto, constatou-se que o valor de Huber diminuiu nos ambientes com maiores variações de temperatura e pHs do solo mais básico. A relação negativa do valor de Huber com a temperatura pode estar diretamente relacionada com

o déficit de pressão e vapor (PDV) (SOUZA et al., 2015). Isto é, maior temperatura levando à maior demanda atmosférica e, conseqüentemente, menor valor de Huber; uma estratégia de ajuste à perda de água. Em contraste, em ambientes mais chuvosos do semiárido, as espécies apresentaram predominância de folhas e alturas maiores e madeiras menos densas nos ambientes com menor densidade dos solos. Este estudo em escala regional corroborou pesquisas já realizadas em escalas locais, que apontaram que ambientes com restrição hídrica tendem a ter plantas mais baixas, com folhas pequenas e densidades de madeira baixas (SANTIAGO; WRIGHT, 2007; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; LOHBECK et al., 2013; DE LA RIVA et al., 2016; MEDEIROS et al., 2019). Claramente, o filtro ambiental selecionou valores de traços semelhantes, resultando em tendência de agrupamento funcional. Laughlin (2014), ao estudar um grande conjunto de dados, encontrou padrão semelhante ao deste estudo. Já a sobredispersão dos valores dos traços nas áreas com alta precipitação, aparentemente, sugere que processos locais estejam atuando nessas áreas conforme prevê a teoria de montagem de comunidade (HILLERISLAMBERS et al., 2012; KRAFT et al., 2015).

Como não foi encontrada uma associação única de traços funcionais-variáveis abióticas, foi aceito que uma combinação de fatores afetou a composição de traços no semiárido. Neste estudo foi constatada a existência de dois *trade-offs*: altura x densidade da madeira (H/DBR); área foliar x densidade da madeira (AF-DBR). Esses *trades-offs* evidenciaram que, no semiárido, à medida que aumenta a altura, diminui a densidade da madeira e à medida que aumenta a densidade da madeira, diminui a área foliar. Esses resultados corroboram os de Wright et al. (2004) e Chaves et al. (2009), que sugeriram que os traços apresentam duas dimensões de acordo com sua função: o espectro econômico das folhas (LES) e o espectro econômico da madeira (WES). LES e WES são comumente representados pelos traços foliares (WRIGHT et al., 2004) e densidade de madeira (CHAVE et al., 2009), respectivamente. Esses espectros econômicos podem responder às condições ambientais, por exemplo, traços foliares são influenciados pela disponibilidade de recursos do solo (ORDOÑEZ et al., 2009) e fatores climáticos (ACKERLY, 2004; ENRIQUE et al., 2016), enquanto existem indícios na literatura de que a densidade da madeira é afetada pela fertilidade do solo (CHENG et al., 2020). Portanto, entender esses efeitos dos fatores ambientais nas funções do ecossistema, por meio dos traços funcionais da planta, é central

para prever o provisionamento líquido de vários serviços do ecossistema (LAVOREL; GRIGULIS, 2012; PITON et al., 2020).

Este estudo relatou que os fatores físicos e químicos do solo, juntamente com a disponibilidade hídrica, influenciaram os valores dos traços funcionais de plantas. Por sua vez, a combinação entre a precipitação e as variáveis de solo podem ter efeito importante na homogeneização dos traços funcionais no semiárido. A precipitação é uma variável importante para as plantas em zonas áridas e semiáridas, e também influencia outras variáveis ambientais. Desse modo, sua associação com variáveis de solos mostra efeitos significativos nos traços funcionais presentes nas comunidades (LE BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017). Quanto às variáveis edáficas, Gourlet-Fleury et al. (2011) argumentam que os solos podem afetar a composição de espécies e, conseqüentemente, quais traços funcionais estão presentes. A homogeneização dos traços funcionais nos locais mais secos pode ser uma expressão da perda de diversidade funcional, devido à ocorrência combinada de simplificação de habitat. Esse fenômeno pode reduzir funcionalidade, estabilidade, resiliência e resistência dos ecossistemas, reduzindo as respostas específicas das espécies às mudanças ambientais (OLDEN et al., 2004; O'BRIEN et al., 2017). Como efeito colateral, a homogeneização de traços funcionais em toda a região pode aumentar sua vulnerabilidade a eventos de grande escala, como mudanças climáticas (OLDEN et al., 2004; CLAVEL et al., 2011).

### 3. CONCLUSÃO

A variação dos traços funcionais no semiárido tropical responde às interações entre múltiplos fatores de estresse abiótico, que desempenha um importante papel na descrição dos efeitos complexos da filtragem ambiental na síndrome de traços funcionais das plantas, o que evidencia a importância da filtragem ambiental na montagem de traços no semiárido tropical brasileiro.

Contatou-se ainda a presença de dois *trade-offs*, o primeiro entre altura x densidade da madeira (H/DBR); e área foliar x densidade da madeira (AF-DBR). Desse modo, foi possível identificar quais combinações de fatores ambientais que levam a uma menor variação do traço funcional. Esse resultado é de primordial importância para entender e prever melhor como as mudanças ambientais afetarão as comunidades de plantas no semiárido.

## REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D.D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S165-S184, 2003.
- ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 135-145, 2007.
- ACKERLY, D. D. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. Supplement 2, p. 19699-19706, 2009.
- ACKERLY, D.D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p. 25-44, 2004.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 702-711, 2012.
- BARALOTO, C. et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 690-701, 2012.
- BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 393-405, 2012.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JUNIOR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BU, W. et al. Plant functional traits are the mediators in regulating effects of abiotic site conditions on aboveground carbon stock-evidence from a 30 ha tropical forest plot. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n.1, p. 1-10, 2019.
- CADOTTE, M. W. et al. Predicting communities from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 30, n. 9, p. 510-511, 2015.
- CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PloS One**, v. 4, n. 5, p.1-9, 2009.
- CARMONA, C. P. et al. Trait hierarchies and intraspecific variability drive competitive interactions in Mediterranean annual plants. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2078-2089, 2019.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

- CHAVE, J. Measuring wood density for tropical forest trees. **A Field Manual for the CTFS Sites**, p. 1-7, 2005.
- CHENG, Y. et al. The effects of soil phosphorus on aboveground biomass are mediated by functional diversity in a tropical cloud forest. **Plant and Soil**, v.449, n.1, p. 1-13, 2020.
- CHESEL, D. et al. The ade4 package-I-one-table methods. **R News**, v. 4, n. 1, p. 5-10, 2004.
- CLAVEL, J.; JULLIARD, R.; DEVICTOR, V. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 9, n. 4, p. 222-228, 2011.
- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.
- CRISP, M. D.; COOK, L. G. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes?. **New Phytologist**, v. 196, n. 3, p. 681-694, 2012.
- DE LA RIVA, E. G. et al. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits?. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 1, p. 187-199, 2016.
- DEMALACH, N. et al. Plant species–area relationships are determined by evenness, cover and aggregation in drylands worldwide. **Global ecology and Biogeography**, v. 28, n. 3, p. 290-299, 2019.
- DÍAZ, S. et al. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analyses. **Ecography**, v. 35, n. 3, p. 239-249, 2012b.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 2, p. 177-185, 2005.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; DE SANT'ANA, C. E. R.; BINI, L. M. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. **Evolution**, v. 52, n. 5, p. 1247-1262, 1998.
- DINIZ-FILHO, J. A.F. et al. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 66, n. 4, p. 1079-1090, 2012a.
- DOLÉDEC, S. et al. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 3, n. 2, p. 143-166, 1996.



- DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. **Freshwater Biology**, v. 31, n. 3, p. 277-294, 1994.
- DRAY, S. et al. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. **Ecology**, v. 95, n. 1, p. 14-21, 2014.
- DRAY, S. et al. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of Statistical Software**, v. 22, n. 4, p. 1-20, 2007.
- DUARTE, L. D.S. et al. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go?. **Ecology**, v. 99, n. 2, p. 385-398, 2018.
- ENQUIST, B. J. et al. Scaling from traits to ecosystems: developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. In: **Advances in Ecological Research**. Academic Press, p. 249-318, 2015.
- ENRIQUE, G. et al. Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum?. **Plant and Soil**, v. 424, n. 1-2, p. 35-48, 2018.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.
- FRATTE, M. D. et al. Plant trait variation along environmental indicators to infer global change impacts. **Flora**, v. 254, p. 113-121, 2019.
- FRECKLETON, R. P.; HARVEY, P. H.; PAGEL, M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. **The American Naturalist**, v. 160, n. 6, p. 712-726, 2002.
- FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1156-1173, 2017.
- GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 619-628, 2016.
- GASTON, K. J. Geographic range limits: achieving synthesis. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1661, p. 1395-1406, 2009.
- GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600-614, 2015.
- GOURLET-FLEURY, S. et al. Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 4, p. 981-990, 2011.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 2, p. 255-260, 2006.

- HARVEY, P. H.; PURVIS, A. Comparative methods for explaining adaptations. **Nature**, v. 351, n. 6328, p. 619-624, 1991.
- 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.
- HUXMAN, T. E. et al. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. **Nature**, v. 429, n. 6992, p. 651-654, 2004.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KOCH, A. M.; CROLL, D.; SANDERS, I. R. Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. **Ecology Letters**, v. 9, n. 2, p. 103-110, 2006.
- KRAFT, N.J.B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.
- KUSUMOTO, B.; ENOKI, T.; KUBOTA, Y. Determinant factors influencing the spatial distributions of subtropical lianas are correlated with components of functional trait spectra. **Ecological Research**, v. 28, n. 1, p. 9-19, 2013.
- LAUGHLIN, D. C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 771-784, 2014.
- LAVOREL, S.; GARNIER, É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.
- LAVOREL, S.; GRIGULIS, K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 128-140, 2012.
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y. et al. Testing the environmental filtering concept in global drylands. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 1058-1069, 2017.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386-398, 2010.
- LEGENDRE, P.; GALZIN, R.; HARMELIN-VIVIEN, M. L. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. **Ecology**, v. 78, n. 2, p. 547-562, 1997.
- LI, T. et al. Direct and indirect effects of environmental factors, spatial constraints, and functional traits on shaping the plant diversity of montane forests. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 1, p. 557-568, 2020.

- LIMA, A. C. et al. Using a trait-based approach to measure the impact of dam closure in fish communities of a Neotropical River. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 27, n. 1, p. 408-420, 2018.
- LLORET, F. et al. Climatic events inducing die-off in Mediterranean shrublands: are species' responses related to their functional traits?. **Oecologia**, v. 180, n. 4, p. 961-973, 2016.
- LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, v. 96, n. 5, p. 1242-1252, 2015.
- LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211-1216, 2013.
- LÓPEZ-ANGULO, J. et al. Interactions between abiotic gradients determine functional and phylogenetic diversity patterns in Mediterranean-type climate mountains in the Andes. **Journal of Vegetation Science**, v. 29, n. 2, p. 245-254, 2018.
- LUZURIAGA, A. L.; GONZÁLEZ, J. M.; ESCUDERO, A. Annual plant community assembly in edaphically heterogeneous environments. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 5, p. 866-875, 2015.
- MARTINY, A. C.; TRESEDER, K.; PUSCH, G. Phylogenetic conservatism of functional traits in microorganisms. **The ISME Journal**, v. 7, n. 4, p. 830-838, 2013.
- MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- MEDEIROS, C. D. et al. An extensive suite of functional traits distinguishes Hawaiian wet and dry forests and enables prediction of species vital rates. **Functional Ecology**, v. 33, n. 4, p. 712-734, 2019.
- MOONLIGHT, P. W. et al. Expanding tropical forest monitoring into Dry Forests: The DRYFLOR protocol for permanent plots. **Plants, People, Planet**, 2020.
- MÜNKEMÜLLER, T. et al. How to measure and test phylogenetic signal. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 4, p. 743-756, 2012.
- MUSCARELLA, R. et al. Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 1, p. 145-159, 2020.
- MUSCARELLA, R.; URIARTE, M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies?. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1827, p. 20152434, 2016.
- O'NEAL, M. E.; LANDIS, D. A.; ISAACS, R. An inexpensive, accurate method for measuring leaf area and defoliation through digital image analysis. **Journal of economic entomology**, v. 95, n. 6, p. 1190-1194, 2002.

- O'BRIEN, M. J. et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 6, p. 1669-1686, 2017.
- OKSANEN, J. et al. Vegan: community ecology package. R package version 1.17-4. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>, 2010.
- OLDEN, J. D. et al. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 1, p. 18-24, 2004.
- ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 2, p. 137-149, 2009.
- OTTAVIANI, G. et al. A multifaceted approach for beech forest conservation: Environmental drivers of understory plant diversity. **Flora**, v. 256, n.1, p. 85-91, 2019.
- PAGEL, M. Modelling the evolution of continuously varying characters on phylogenetic trees. **Morphology, Shape and Phylogeny**, v. 269, n.1, p. 286, 2002.
- PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 174-184, 2010.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n.3, p. 167-234. 2013.
- PÉREZ-RAMOS, I. M. et al. Climate variability and community stability in Mediterranean shrublands: the role of functional diversity and soil environment. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 5, p. 1335-1346, 2017.
- PEZNER, A. K. et al. Plant Functional Traits Predict the Drought Response of Native California Plant Species. **International Journal of Plant Sciences**, v. 181, n. 2, p. 256-265, 2020.
- PINHO, B. X. et al. Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, p. 1-11, 2019.
- PITON, G. et al. Using proxies of microbial community-weighted means traits to explain the cascading effect of management intensity, soil and plant traits on ecosystem resilience in mountain grasslands. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 3, p. 876-893, 2020.
- POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828-838, 2017.

RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E.V.S.B.. A vegetação do bioma caatinga. In: **Vegetação e flora das caatingas** (SAMPAIO, E.V.S.B., A.M.; GIULIETTI, J. VIRGÍNIO & C.F.L. GAMARRA-ROJAS, ed.). APNE / CNIP, Recife, PE, p.11-24,2002.

ROSADO, B. H.P. et al. Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. **Trees**, v. 30, n. 1, p. 47-61, 2016.

RSTUDIO Team *RStudio: Integrated Development for R*. *RStudio*, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>. (2020).

SAMPAIO, E.V.S.B **Overview of the Brazilian Caatinga** H.A. Mooney, E. Medina, G. Ceballos (Eds.), Seasonally dry tropical forests, University Press, Cambridge 1995, pp. 35-63, 1995.

SANTIAGO, L. S.; WRIGHT, S. J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. **Functional Ecology**, v. 21, n. 1, p. 19-27, 2007.

SHIPLEY, B. et al. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. **Oecologia**, v. 180, n. 4, p. 923-931, 2016.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Ed.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer, p.3-19, 2018.

SOUZA, M.J.N. de et al. Redimensionamento da região semi-árida do Nordeste do Brasil. In: **Conferência Nacional e Seminário Latino-Americano de Desertificação. Fundação Esquel do Brasil, Fortaleza**. p. 1-24, 1994.

ŠÍMOVÁ, I. et al. Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. **Ecography**, v. 38, n. 7, p. 649-658, 2015.

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.

SOUZA, L. S. B. et al. Energy balance and evapotranspiration biophysical control in Caatinga under intense drought conditions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 50, n. 8, p. 627-636, 2015.

SOUZA, M.J.N. de et al. Redimensionamento da região semi-árida do Nordeste do Brasil. In: **Conferência Nacional e Seminário Latino-Americano de Desertificação. Fundação Esquel do Brasil, Fortaleza**. p. 1-24, 1994.

SRIVASTAVA, D. S. et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 637-648, 2012.

TEIXEIRA, P. C. et al. **Manual de métodos de análise de solo**. EMBRAPA, Rio de Janeiro, v. 4, 2017.

THOMAS, H. J. D. et al. Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 1-12, 2020.

TITLE, P. O.; BEMMELS, J. B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. **Ecography**, v. 41, n. 2, p. 291-307, 2018.

TUCKER, C. M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698-715, 2017.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, v. 119, n. 3, p. 345-360, 1991.

VANSTOCKEM, J. et al. Community assembly on extensive green roofs: Effects of dispersal-, abiotic-and biotic filtering on the spontaneous species-and functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 30, n. 6, p. 1078-1088, 2019.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181-183, 2005.

WEIHER, E.; CLARKE, G.D. P.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, p. 309-322, 1998.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 5, p. 261-268, 2006.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

## **CAPITULO 2**

**A INFLUÊNCIA DA ESCALA NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA,  
FILOGÊNÉTICA E FUNCIONAL E OS PROCESSOS ECOLÓGICOS ENVOLVIDOS  
NA MONTAGEM DE COMUNIDADES DE PLANTAS NO SEMIÁRIDO TROPICAL**

# **INFLUÊNCIA DA ESCALA NAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FILOGÊNÉTICA E FUNCIONAL E OS PROCESSOS ECOLÓGICOS ENVOLVIDOS NA MONTAGEM DE COMUNIDADES**

## **1. INTRODUÇÃO**

Compreender os processos fundamentais subjacentes aos padrões da biodiversidade tem sido um foco da ecologia (GASTON, 2000; ANDERSON et al., 2011; KRAFT et al., 2015; PETERS et al., 2016). As teorias relacionadas à explicação dos padrões de distribuição e abundância da diversidade podem ser resumidas a duas principais: nicho e neutra. A teoria dos nichos enfatiza a importância do ambiente contemporâneo como fatores abióticos (por exemplo, atributos do clima e do solo) e fatores bióticos (CHASE; LEIBOLD, 2003; ULRICH et al., 2014; 2016; MOLES et al., 2014; LE BAGOUSSE-PINGUET et al., 2019). Isso sugere que os padrões de diversidade são amplamente determinados pela filtragem ambiental (abiótica e biótica) (CHESSON, 2000; CHASE; LEIBOLD, 2003). Em contraste, a influência dos processos espaciais, como a limitação de dispersão, foi destacada pela teoria neutra (HUBBELL, 2001). Tem sido amplamente discutido que os dois processos contribuem para os padrões de diversidade de plantas em diferentes escalas geográficas (STEINITZ et al., 2006; LALIBERTÉ et al., 2009; NEVES et al., 2015)

As regiões semiáridas apresentam baixos níveis de precipitação e longa estação seca, sendo bastante vulneráveis neste momento às mudanças ambientais globais (REYNOLDS et al., 2007; DAI, 2013; BASTIN et al., 2017). Esta condição de semiaridez tem impactos nos padrões de distribuição e abundância dos organismos (RITO et al., 2017; SILVA et al., 2019), sendo possível avaliá-los através das diferentes facetas da diversidade biológica: diversidades taxonômicas (TD), funcional (FD) e filogenética (PD). Os estudos realizados no semiárido tropical brasileiro concentraram-se na diversidade taxonômica (PEREIRA et al., 2003; ARAUJO et al., 2008; OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2014; FERNANDES et al., 2018; SILVA et al., 2018), poucos abordando outras facetas da diversidade, como a diversidade filogenética (MORO et al. 2016) ou diversidade funcional (RIBEIRO et al. 2019; PINHO et al., 2019; TEIXEIRA et al., 2020).

O fato da abordagem baseada em táxons não levar em consideração as diferenças na história evolutiva e nem as características ecológicas das espécies pode gerar conclusões tendenciosas sobre os processos subjacentes aos padrões de montagem de comunidade



(SWENSON et al., 2012; PURSCHKE et al., 2013; CHUN et al., 2019). Diferentes autores têm enfatizado a importância de novas métricas de biodiversidade que incorporem informações funcionais e filogenéticas (CAVENDER-BARES et al., 2009; DE BELLO 2011; SWENSON, 2013; CADOTTE et al., 2019). A FD reflete principalmente a informação de traços funcionais fisiológicos e morfológicos, enquanto a PD aponta principalmente a história evolutiva acumulada de uma comunidade (WEBB et al., 2002; PETCHEY; GASTON, 2006). Tanto a FD quanto a PD podem estar positivamente relacionadas à TD, porque a presença de mais espécies pode significar mais características e linhagens de espécies (LOSOS, 2008). No entanto, a diferença na história evolutiva e nas condições ambientais podem fazer com que a FD e a PD de duas comunidades com TD igual difiram significativamente (SAFI et al., 2011; TUCKER; CADOTTE, 2013). Notavelmente, a relação entre FD e PD pode ser fortemente influenciada por gradientes ambientais (BLOMBERG et al., 2003). Além disso, sabe-se que FD e PD covariam de diferentes maneiras ao longo de escalas espaciais e condições ambientais (BERNARD-VERDIER et al., 2013).

Vários estudos, analisando diferentes facetas da diversidade, relataram que os padrões de congruência e incongruência entre facetas podem ser resultado de diferentes processos ecológicos (DEVICTOR et al., 2010; POLLOCK et al., 2017; SAFI et al., 2011; TUCKER et al., 2012). De acordo com Cadotte; Tucker (2018), o grau de congruência entre as diversidades taxonômicas, filogenéticas e funcionais e a escala espacial pode alterar a importância relativa dos processos ecológicos. Por exemplo, a competição e a dispersão aleatória podem desempenhar papéis dominantes na escala local, enquanto a filtragem ambiental e os processos históricos podem afetar fortemente a diversidade beta (CORNWELL, SCHWILK; ACKERLY, 2006; CAVENDER-BARES et al., 2009).

Para compreender os processos ecológicos envolvidos na montagem de comunidades do semiárido tropical, foi avaliada a relação entre os componentes alfa e beta da diversidade considerando as três facetas em ambientes com diferentes disponibilidades hídricas. Para obter uma visão sobre quais processos governam a montagem da comunidade, testaram-se as seguintes hipóteses: (H1) diferentes intensidades hídricas afetam a diversidade alfa e beta e as três facetas da diversidade de forma distinta. Caso isso seja verdade, espera-se que nos ambientes mais secos apresentem baixos valores de diversidades taxonômicas, filogenéticas e funcional, independentemente da escala. Espera-se ainda que na escala alfa as variáveis do

solo sejam mais importantes, enquanto na escala beta as facetas da diversidade sejam influenciadas apenas pelas variáveis climáticas; e (H2) eventos estocásticos afetam as facetas da diversidade. Caso seja verdade, espera-se que processos puramente aleatórios estejam atuando nas comunidades tanto na partição alfa quanto na beta.

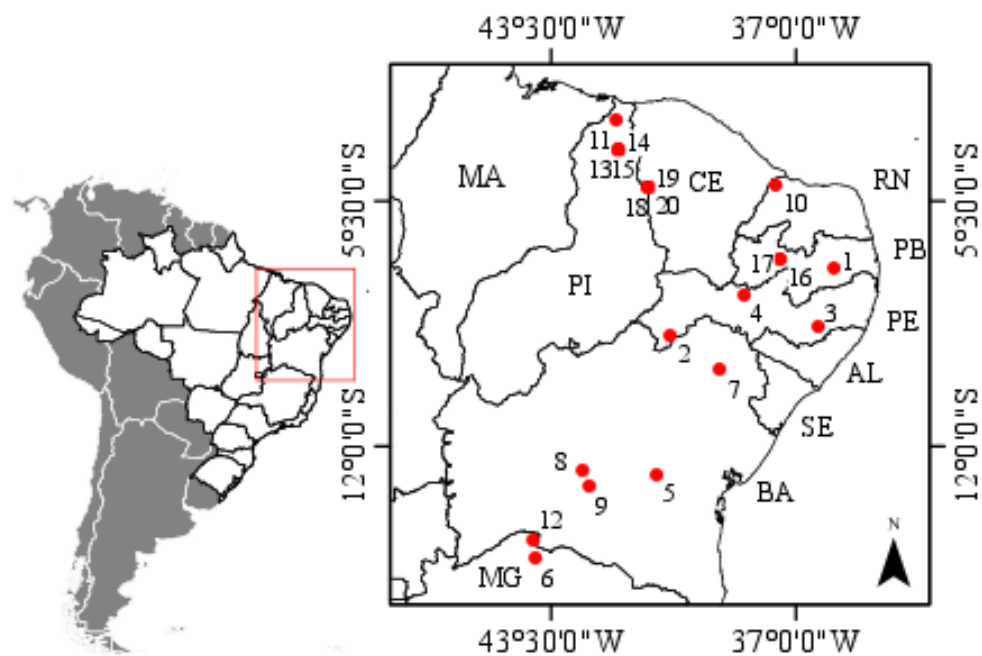
## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

O estudo foi realizado em 20 áreas localizadas na região semiárida brasileira (Figura 01). A região abrange mais de 969.589 km<sup>2</sup>, com grande densidade populacional e com os piores indicadores econômicos e sociais do país. Ela está inserida em nove estados brasileiros: Alagoas, Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte e Sergipe (SILVA et al., 2018).

O clima da região semiárida é caracterizado pela escassez e irregularidade das chuvas, por evapotranspiração real duas a três vezes menores que a evapotranspiração potencial e pelo domínio de vegetação xerófila (SAMPAIO, 1995). De acordo com Rodal; Sampaio (2002), nas áreas mais centrais e secas da região semiárida, existe uma predominância de vegetação típica de caatinga, onde ocorrem plantas caducifólias espinhosas de baixo porte com folhas nanófilas e micrófilas. Esses autores observaram que com o afastamento da área *core* do semiárido e a aproximação com os limites dos biomas adjacentes, as características das plantas mudam.

**Figura 1.** Localização das 20 áreas de estudo no semiárido tropical.



**Legenda**

- |                       |                       |                       |
|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| ● Plots               | 7. Canudos            | 14. Piracuruca plot 2 |
| 1. Campina Grande     | 8. Macaúbas plot 1    | 15. Piracuruca plot 3 |
| 2. Lagoa Grande       | 9. Macaúbas plot 2    | 16. Patos plot 1      |
| 3. São João           | 10. Mossoró           | 17. Patos plot 2      |
| 4. Serra Talhada      | 11. Buruti de Lopes   | 18. Crateús plot 1    |
| 5. Boa Vista do Tupim | 12. Juvenília         | 19. Crateús plot 2    |
| 6. Matias Cardoso     | 13. Piracuruca plot 1 | 20. Crateús plot 3    |

Autor: Silva, V.F (2020). As informações das 20 áreas se encontram descritas na tabela 1.

**Tabela3-** Caracterização dos ambientes com alta e baixa disponibilidade hídrica localizados no semiárido tropical brasileiro. As áreas estão ordenadas pela precipitação média anual (PMA)

Município – Estado	Tipologia Vegetacional	PMA (mm)	Disponibilidade hídrica
Canudos – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	479	Baixa
Lagoa Grande – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	561	Baixa
Campina Grande – PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	653	Baixa
Boa Vista do Tupim – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	731	Baixa
Macaúbas plot2 – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	740	Baixa
São João – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	764	Baixa
Crateús plot3- CE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	766	Baixa
Serra Talhada – PE	<i>Caatinga sensu stricto</i>	772	Baixa
Patos – plot- PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	781	Baixa
Patos – plot2- PB	<i>Caatinga sensu stricto</i>	790	Baixa
Macaúbas-plot1 – BA	<i>Caatinga sensu stricto</i>	819	Alta
Matias Cardoso – MG	<i>Caatinga sensu stricto</i>	829	Alta
Juvenília – MG	<i>Caatinga sensu stricto</i>	856	Alta
Mossoró – RN	<i>Caatinga sensu stricto</i>	877	Alta
Crateús- plot2- CE	Floresta semidecídua	952	Alta
Crateús-plot1- CE	Carrasco	971	Alta
Buriti dos Lopes – PI	Floresta semidecídua	1248	Alta
Piracuruca plot1- PI	Cerrado	1382	Alta
Piracuruca plot2- PI	Floresta semidecídua	1407	Alta
Piracuruca plot3- PI	Cerrado	1423	Alta

Os locais de amostragem foram delimitados com base na disponibilidade hídrica e no grau de conservação dos fragmentos, ou seja, comunidades vegetais naturais quase intactas ou com pouca ou nenhuma ação antrópica. As altitudes variaram de 87 m a 832 m de altitude. A precipitação média anual histórica variou de 502 mm a 1.423 mm ano<sup>-1</sup> e os locais com precipitação inferior a 800 mm ano<sup>-1</sup> foram consideradas com baixa disponibilidade hídrica, limite reconhecido por Souza et al. (1992) para delimitar a vegetação de caatinga.

## 2.2 DESENHO AMOSTRAL E DADOS AMBIENTAIS

Em cada uma das 20 áreas, foi estabelecida uma parcela de 20mx40m, todas em terreno plano, para controlar possíveis efeitos do declive. Em cada unidade amostral, foram registradas todas as plantas lenhosas com diâmetro ao nível do solo  $\geq 5$  cm e altura  $\geq 1$ . As

espécies foram identificadas por especialistas no herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana/HUEFS, seguindo protocolo usuais em taxonomia.

Foram selecionadas as variáveis climáticas e de solo que apresentaram correlação de Pearson menor que 0,5. Quando a variável foi altamente correlacionada, optou-se pela variável que tivesse relação com as predições do estudo. As médias das variáveis climáticas e edáficas utilizadas nesse estudo podem ser visualizadas na tabela 2.

**Tabela 2.** Médias e desvio padrão dos fatores climáticos e edáficos e unidades de medida, organizadas para os ambientes com alta e baixa disponibilidade hídrica no semiárido tropical brasileiro

<b>Fator Ambiental</b>	<b>Baixa disponibilidade hídrica</b>	<b>Alta disponibilidade hídrica</b>
Variação da temperatura(°C)	15,24 ± 2,11	14,47 ± 1,79
Precipitação (mm ano-1)	703,78 ± 111,11	1103,93 ± 238,95
Densidade do Solo	1,41 ± 0,10	1,37 ± 0,19
Areia Total (%)	64,07 ± 12,85	55,58 ± 16,61
Fósforo (mg.dm <sup>3</sup> )	1,90 ± 1,01	2,72 ± 1,03
pH	4,94 ± 0,68	5,52 ± 0,95

### 2.3 DADOS FILOGENÉTICOS E TRAÇOS FUNCIONAIS DAS ESPÉCIES

Para calcular a diversidade filogenética, foi montada uma árvore filogenética completa com comprimentos de ramo diretamente no *software* de filogenia de planta “PhyloMatic 3.0” (WEBB; DONOGHUE, 2005), com base na filogenia ultramétrica de Smith; Brown (2018).

Para a obtenção da diversidade funcional, foram mensurados oito traços funcionais: 1) área foliar (AF); 2) área foliar específica (AFE); 3) teor de matéria seca das folhas (TMSF); 4) espessura da folha (EF); 5) densidade básica do ramo (DBR); 6) espessura da casca do ramo (EC); 7) condutância hidráulica, doravante denominada hubervalue (HV); e 8) altura da planta. Os métodos empregados na mensuração dos traços funcionais e sua relevância ecológica foram descritos no capítulo 1.

### 2.4 ANÁLISES DE DADOS

Para analisar se no semiárido as diversidades taxonômicas (TD), filogenética (TF) e funcional (PD) variam com o aumento da disponibilidade hídrica, foi utilizado o índice de entropia quadrática Rao, que permite que cada faceta da diversidade seja particionada nas diversidades  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$ . É um método padronizado que pode ser usado para comparar esses

componentes dentro da mesma estrutura matemática (DE BELLO et al., 2010; DEVICTOR et al., 2010). A diversidade gama geral foi particionada de forma aditiva na diversidade dentro da comunidade (alfa) e entre comunidades (beta) por condição estudada (HARDY; SENTERRE, 2007; ARNAN; CERDÁ; RETANA, 2015). As estimativas de Rao para FD e PD são relativamente independentes de TD (MOUCHET et al., 2010). Dentro de cada comunidade  $k$ , a diversidade alfa foi calculada usando o coeficiente de diversidade de Rao (RAO 1982, PAVOINE et al., 2004) utilizando os dados de abundância:

$$\alpha Rao(k) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n dij$$

Onde:  $d_{ij}$  é a distância entre as espécies  $i$  e  $j$ , que pode ser taxonômica, funcional ou filogenética. Este índice representa a dissimilaridade esperada entre dois indivíduos de espécies diferentes, escolhidos aleatoriamente na comunidade.

A diversidade  $\beta$  foi definida como a variação na composição das espécies entre diferentes locais (WHITTAKER, 1960). Esse conceito foi estendido recentemente para descrever as dissimilaridades filogenética e funcional entre as comunidades (GRAHAM; FINE, 2008). A diversidade beta, entre as comunidades  $k$  e  $l$ , foi calculada usando o índice de dissimilaridade de Rao (RAO, 1982; PAVOINE et al., 2004):

$$\beta Rao_{pairwise}(k, l) = \frac{\gamma(k+1) - \alpha(k, l)}{\gamma(k+1)}$$

Onde:  $\gamma(k+1)$  é a diversidade gama do par de comunidades (calculado usando a mesma equação da diversidade alfa, exceto que todas as espécies nas duas comunidades estão incluídas) e  $\bar{\alpha}(k, l)$  é a diversidade alfa média das duas comunidades. Esse índice é a distância esperada entre dois indivíduos de espécies diferentes, escolhidos aleatoriamente em duas comunidades distintas. Para quantificar adequadamente a diversidade beta, independentemente da diversidade alfa, foi aplicada a correção de Jost (JOST, 2007) aos valores de  $\gamma$  e  $\alpha$  antes da determinação dos índices de Rao (DE BELLO et al. 2010). Os cálculos foram realizados usando a função “Rao” (DE BELLO et al., 2010) no R (R Development Core Team).

Diferentes medidas de distância foram utilizadas para estimar o índice de entropia quadrática de Rao, dependendo da faceta da diversidade considerada. Distâncias taxonômicas entre as espécies foram medidas como  $d_{ij} = 1$ , onde  $i \neq j$  e  $d_{ij} = 0$  quando  $i = j$ . Para determinar as distâncias funcionais entre as espécies, primeiro foi feita a análise de componentes principais (PCA) nos dados de características padronizadas (média = 0, desvio padrão = 1) para corrigir o efeito de traços altamente correlacionados na matriz de distância (DEVICTOR et al., 2010, PURSCHKE et al., 2013). Os eixos PCA resultantes foram usados para calcular distâncias euclidianas. As distâncias filogenéticas entre as espécies foram medidas usando as distâncias cofenéticas da filogenia.

Para avaliar a influência das variáveis abióticas na diversidade taxonômica, filogenética e funcional foram construídos modelos autoregressivos condicionais-CAR. CAR é um método de mínimos quadrados generalizados (GLS) que mede a autocorrelação espacial presente nas variáveis de resposta ao considerar a proximidade geográfica de unidades de amostra usando matrizes de vizinhança (DORMANN et al., 2007). Esse modelo de regressão foi confeccionado usando as diversidades como variável resposta e dados climáticos e de solo como variáveis preditivas. Foram ajustados 12 modelos, usando das seguintes variáveis dependentes: as diversidades taxonômica, diversidade funcional e diversidade filogenética alfa e beta e as variáveis climáticas e de solo como as variáveis preditoras. Foram construídas matrizes de vizinhança usando as coordenadas geográficas com o esquema básico de codificação binária (estilo "B"). Os Modelos CAR foram implementados usando o pacote “*spdep*” (BIVAND et al. 2018).

Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o software estatístico R 2.15.1 (R Development Core Team, 2020).

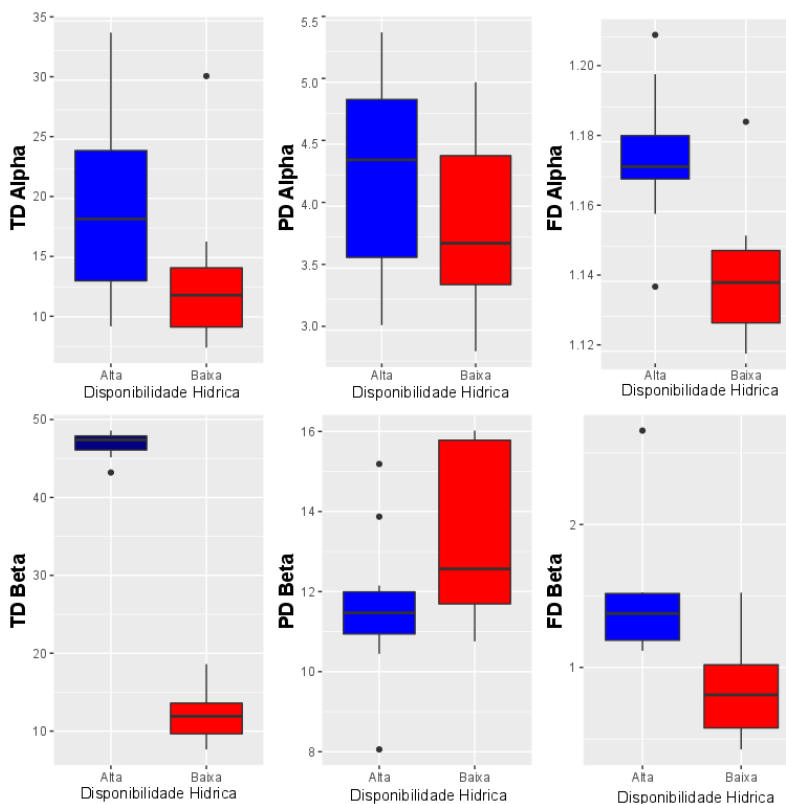
### **3.RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1 DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA EM DIFERENTES DISPONIBILIDADES HÍDRICAS**

A hipótese H1, que prevê que os valores dos componentes alfa e beta das três facetas da diversidade seriam maiores com o aumento da disponibilidade hídrica, foi corroborada parcialmente. Apenas o componente alfa apresentou congruência das três facetas, enquanto no

componente beta, a congruência ocorreu apenas nas diversidades beta taxonômica e funcional (Figura 2).

**Figura 2.** Componentes alfa e beta da diversidade taxonômica (TD), filogenética (PD) e funcional (FD) para os ambientes com diferentes intensidades hídricas no semiárido tropical.



### 3.2 RELAÇÃO ENTRE FATORES ABIÓTICOS E OS COMPONENTES ALFA E BETA DAS DIVERSIDADES TAXONÔMICA, FUNCIONAL E FILOGENÉTICA NAS DIFERENTES CONDIÇÕES DE RECURSO

Diferentes combinações de fatores ambientais (clima e solo) mostraram sua importância relativa na montagem de comunidades quando se observaram as distintas facetas da diversidade nos componentes alfa e beta. A previsão da segunda hipótese, de que, no componente alfa, as variáveis de solo moldariam as diferentes facetas e, no componente beta, os fatores climáticos seriam os preponderantes, foi negada. Isso indica que os fatores de solo e do clima estão agindo independentemente do componente analisado.

As regressões múltiplas evidenciaram que houve menor  $TD_{\text{alfa}}$  nas áreas com menor disponibilidade hídrica, associadas a solos mais arenosos e básicos. Já os ambientes mais úmidos com temperaturas constantes e solos arenosos favorecem a entrada de novas espécies



nas comunidades. A  $PD_{\text{alfa}}$ , em ambientes mais secos, aumentou em solos com maiores densidades do solo e maior pH, o que se contrapõe aos ambientes mais úmidos onde o aumento da  $PD_{\text{alfa}}$  foi relacionado com a diminuição da densidade do solo. A diversidade funcional evidenciou que a sua diminuição nos ambientes mais secos foi decorrente dos maiores teores de areia no solo, enquanto que, em ambientes mais úmidos, os altos valores de  $FD_{\text{alfa}}$  foram relacionados ao solo mais denso e com maiores teores de fósforo (Tabela 3)

**Tabela 3-** Resultados dos modelos CAR para a diversidade alfa, usados para analisar a influência dos fatores abióticos nos diferentes componentes da diversidade, ou seja, diversidade taxonômica (TD), diversidade filogenética (PD) e diversidade funcional (FD). O pseudo  $R^2$  ( $pR^2$ ). Letras sobrescritas diferentes indicam diferenças significativas (contrastes múltiplos;  $p < 0,05$ )

		Baixa Disponibilidade Hídrica			Alta Disponibilidade Hídrica		
Variáveis		Z-valor	P(value)	$pR^2$	Z-valor	P(value)	$pR^2$
TD <sub>alfa</sub>	VTEM	<b>10,26</b>	<b>0,001</b>	<b>0,97</b>	<b>-1,76</b>	<b>0,007</b>	0,75
	PMA	<b>6,06</b>	<b>0,001</b>		-0,01	0,472	
	DS	<b>-8,63</b>	<b>0,001</b>		-2,18	0,847	
	AREIAT	<b>6,34</b>	<b>0,001</b>		<b>0,36</b>	<b>0,005</b>	
	P	<b>6,38</b>	<b>0,001</b>		-0,57	0,684	
	pH	<b>13,49</b>	<b>0,001</b>		5,95	0,072	
	PD <sub>alfa</sub>	VTEM	1,86	0,060	0,87	-0,02	0,755
PMA		7,78	0,923		-0,01	0,449	
DS		<b>3,07</b>	<b>0,040</b>		<b>-0,93</b>	<b>0,038</b>	
AREIAT		<b>-5,29</b>	<b>0,002</b>		0,02	0,210	
P		-2,47	0,151		0,18	0,089	
pH		<b>7,00</b>	<b>0,001</b>		0,67	0,682	
FD <sub>alfa</sub>		VTEM	0,15	0,880	0,83	0,96	0,330
	PMA	1,10	0,268		0,94	0,345	
	DS	-1,61	0,107		-1,17	0,239	
	AREIAT	<b>2,76</b>	<b>0,005</b>		<b>-1,34</b>	<b>0,005</b>	
	P	<b>2,53</b>	<b>0,011</b>		<b>0,58</b>	<b>0,011</b>	
	pH	0,69	0,487		2,43	0,487	

**Nota:** Variáveis climáticas utilizadas foram a precipitação média anual (PMA), Variação da temperatura (VTEM). Variáveis de solo utilizadas foram a areia total (AREIAT, %), Densidade do solo (DS, g.cm<sup>-3</sup>), o fósforo (P, mg.dm<sup>-3</sup>) e o pH.

A partição da diversidade beta das três facetas da diversidade evidenciou que apenas duas ( $PD_{\text{beta}}$  e  $FD_{\text{beta}}$ ) foram explicadas por diferentes combinações de solo e clima (Tabela 4). A  $PD_{\text{beta}}$ , nos ambientes mais secos, aumentou quando a precipitação diminuiu e em solos com pH alto. Já nas áreas mais úmidas, a  $PD_{\text{beta}}$  foi restringida em ambientes com maior

densidade do solo. Já  $FD_{\text{beta}}$ , nos ambientes secos foram favorecidas conforme aumentou a precipitação e teores de areia aliados a solos pobres em fósforo. Em contraste, a  $FD_{\text{beta}}$ , nas áreas mais úmidas, aumentou nos ambientes com alto teor de areia, pH alto e com menores teores de fósforo.

**Tabela 4.** Resultados dos modelos CAR para a diversidade beta, usados para analisar a influência dos fatores abióticos nos diferentes componentes da diversidade, ou seja, diversidade taxonômica (TD), diversidade filogenética (PD) e diversidade funcional (FD) O pseudo  $R^2$  ( $pR^2$ ). Letras sobrescritas diferentes indicam diferenças significativas (contrastes múltiplos;  $p < 0,05$ )

		Baixa Disponibilidade Hídrica			Alta Disponibilidade Hídrica		
	Variáveis	Z-valor	P(value)	$pR^2$	Z-valor	P(value)	$pR^2$
$TD_{\text{beta}}$	FTEM	-2,18	0,704	0,30	-1,51	0,130	0,40
	PMA	-0,02	0,528		0,27	0,786	
	DS	-41,10	0,496		-2,49	0,012	
	AREIAT	-0,06	0,812		1,91	0,056	
	P	0,04	0,981		-1,01	0,308	
	pH	1,61	0,309		2,09	0,03	
	$PD_{\text{beta}}$	<b>FTEM</b>	<b>-3,15</b>	<b>0,001</b>	0,94	<b>3,31</b>	<b>0,001</b>
<b>PMA</b>		<b>-5,14</b>	<b>0,001</b>		0,01	0,136	
DS		-2,18	0,462		<b>7,74</b>	<b>0,001</b>	
AREIAT		-0,06	0,058		<b>-3,37</b>	<b>0,001</b>	
P		0,04	0,885		6,06	0,018	
<b>pH</b>		<b>3,97</b>	<b>0,001</b>		1,96	0,061	
$FD_{\text{beta}}$		<b>FTEM</b>	<b>-5,61</b>	<b>0,001</b>	0,89	1,03	0,301
	<b>PMA</b>	<b>3,64</b>	<b>0,001</b>		-0,60	0,543	
	DS	-9,81	0,075		0,95	0,340	
	<b>AREIAT</b>	<b>1,97</b>	<b>0,020</b>		<b>2,71</b>	<b>0,006</b>	
	<b>P</b>	<b>-2,73</b>	<b>0,006</b>		<b>-4,20</b>	<b>0,001</b>	
	pH	-2,00	0,061		<b>0,43</b>	<b>0,001</b>	

**Nota:** Variáveis climáticas utilizadas foram a precipitação média anual (PMA), Variação da temperatura (FTEM). Variáveis de solo utilizadas foram a areia total (AREIAT, %), Densidade do solo (DS,  $g/cm^3$ ), o fosforo (P,  $mg/dm^3$ ) e o pH

As diversidades taxonômicas, filogenéticas e funcionais na escala alfa apresentaram congruência entre as diferentes facetas. No entanto, no componente beta, houve congruência apenas entre  $TD_{\text{beta}}$  e  $FD_{\text{beta}}$ . Esse padrão releva a importância de fatores ambientais associados ao nicho na estruturação das comunidades. Todavia, os modelos de regressão indicam que uma proporção de variação não foi explicada, o que pode ser um indicativo de que tanto o nicho quanto processos neutros atuam em conjunto na montagem de comunidades no semiárido tropical. De acordo com Blundo et al. (2016), processos ligados ao nicho

desempenham um papel nos padrões de coexistência de espécies, mas a importância relativa depende da escala espacial e das condições ambientais prevalentes. Diferentes autores já concluíram que comunidades biológicas podem ser resultado da combinação de fatores determinístico e de processos neutros (JONES et al., 2008; MYERS et al., 2013; MURPHY et al., 2016).

Quanto às facetas da diversidade alfa, a  $TD_{\text{alfa}}$  parece prever tanto a  $PD_{\text{alfa}}$  quanto a  $FD_{\text{alfa}}$ . Isto indica que existe uma congruência entre  $TD_{\text{alfa}}$  e  $PD_{\text{alfa}}$  e entre  $TD_{\text{alfa}}$  e  $FD_{\text{alfa}}$ . Esses resultados sustentam a hipótese de que processos determinísticos, baseados em nichos, são fundamentais para a diversidade alfa taxonômica, filogenética e funcional de comunidades de plantas, embora os principais filtros abióticos sejam diferentes. Alguns estudos documentaram a importância das variáveis edáficas (BASTIDA et al., 2013; YANG et al., 2014) na determinação da estrutura funcional e filogenética das comunidades de plantas. Apesar deste estudo ter enfatizado a importância de processos determinísticos baseados em nichos para determinar os padrões de diversidade alfa taxonômica, filogenética e funcional, as implicações dos processos para os três índices de diversidade são diferentes. Ou seja, os processos associados aos padrões de diversidade filogenética e funcional variaram mais segundo os fatores de solo, enquanto que os processos que estruturam a diversidade taxonômica foram associados tanto às características dos solos quanto do clima.

Na escala beta, apenas  $TD_{\text{beta}}$  e  $FD_{\text{beta}}$  apresentaram padrões semelhantes de variação. O fato do ambiente mais seco revelar maior  $PD_{\text{beta}}$  sugere que a restrição hídrica no semiárido pode resultar no aumento da importância da história evolutiva das espécies de plantas. Este estudo corrobora outras pesquisas que evidenciam que os padrões  $PD_{\text{beta}}$  e  $FD_{\text{beta}}$  podem não convergir (LOSOS, 2008, DEVICTOR et al., 2010; SAFI et al., 2011). Assim, averiguou-se que a restrição hídrica favoreceu o aumento da  $PD_{\text{beta}}$ . Esse achado diverge de pesquisas que citaram que condições ambientais distintas podem favorecer diferentes taxas de evolução (GRAHAM; FINE, 2008; CADOTTE et al., 2013).

Existem duas possíveis explicações para a incongruência entre a  $PD_{\text{beta}}$ , a  $TD_{\text{beta}}$  e a  $FD_{\text{beta}}$ . Primeiro, as relações filogenéticas podem refletir mal a semelhança ecológica da espécie se os traços funcionais levados em consideração não forem filogeneticamente conservados, situação observada nesse estudo. Segundo, a diversidade filogenética pode representar uma medida geral mais inclusiva de similaridade ecológica do que as medidas de

diversidade funcional, baseadas em um conjunto limitado de traços (CADOTTE et al., 2009; MEYNARD et al., 2011).

O fato dos modelos de regressão apresentarem diferentes coeficientes de determinação ( $R^2$ ) sugere que os processos de nicho e neutro trabalham em conjunto para determinar a coexistência e diversidade de espécies (GRAVEL et al., 2006; LEGENDRE et al., 2009). Notavelmente, uma fração da variação em três facetas da diversidade ainda permaneceu inexplicável nos componentes alfa e beta, sugerindo que outros processos ecológicos, como interações bióticas, podem desempenhar papéis importantes na formação desses padrões de diversidade (LEGENDRE et al., 2009; MYERS et al., 2013).

A diversidade taxonômica beta, tanto para os ambientes secos quanto para os úmidos, parece não ter relações com o clima e com as características do solo no semiárido tropical. Apesar de ter encontrado alta diversidade taxonômica beta nos ambientes mais úmidos do semiárido, esses aumentos na  $TD_{\text{beta}}$  não apresentaram relação com os fatores abióticos. Esse fato sugere que eventos relacionados às interações bióticas e à dispersão podem estar influenciando esse padrão (CHASE; MYERS, 2011). Em regiões áridas, diversos estudos apontam que os fatores determinísticos como influenciadores da variação da diversidade taxonômica na escala beta, em especial, a disponibilidade hídrica relatada como fator que controla a diversidade de plantas nas regiões áridas e semiáridas (ULRICH et al., 2014; ENRIQUE et al., 2016; BUTTERFIELD et al., 2016; LE BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017; ALI et al., 2019; WAINWRIGHT et al., 2019).

A contribuição relativa do ambiente diferiu entre os componentes alfa e beta. As diversidades alfas foram predominantemente reguladas por fatores de solo (exceto  $TD_{\text{alfa}}$ ), enquanto a diversidade beta foi amplamente determinada tanto pelos fatores climáticos quanto pelas variáveis de solo. A única exceção foi a  $TD_{\text{beta}}$ . Dado que a contribuição espacial pura pode refletir a influência da limitação de dispersão, processos históricos, processos bióticos e ambiente subjacente não medido sugere que a limitação da dispersão desempenha papéis mais importantes na definição, tanto da diversidade na escala alfa quanto da diversidade beta (CORNWELL et al., 2006; LEGENDRE et al., 2009; SMITH; LUNDHOLM, 2010).

#### 4. CONCLUSÃO

As diversidades taxonômicas, filogenéticas e funcionais na escala alfa apresentaram congruência entre as diferentes facetas. No entanto, na escala beta houve congruência apenas entre  $TD_{\text{beta}}$  e  $FD_{\text{beta}}$ . Esse padrão releva a importância de fatores ambientais associados ao nicho na estruturação das comunidades estudadas. Vale salientar que a contribuição relativa das variáveis climáticas e edáficas diferiram notavelmente entre as escalas alfa e beta. Um achado importante foi que a diversidade taxonômica beta não foi influenciada pelos fatores ambientais.

Com esse estudo foi possível constatar a contribuição relativa dos solos em todas as facetas da diversidade alfa e apenas para PD e FD na escala beta. Isso sugere que os processos ecológicos que moldam os padrões de biodiversidade diferem notavelmente entre as diferentes condições de recurso.

#### REFERÊNCIAS

- ALI, A. et al. Elucidating space, climate, edaphic, and biodiversity effects on aboveground biomass in tropical forests. **Land Degradation & Development**, v. 30, n. 8, p. 918-927, 2019.
- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19-28, 2011.
- ARAÚJO, F. S.; OLIVEIRA, R. F.; LIMA-VERDE, L. W. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da caatinga, Ceará. **Rodriguésia**, p. 659-671, 2008.
- ARNAN, X.; CERDÁ, X.; RETANA, J. Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. **PeerJ**, v. 3, p. e1241, 2015.
- BASTIDA, F. et al. Phylogenetic and functional changes in the microbial community of long-term restored soils under semiarid climate. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 65, p. 12-21, 2013.
- BASTIN, J. et al. The extent of forest in dryland biomes. **Science**, v. 356, n. 6338, p. 635-638, 2017.
- BERDUGO, M. et al. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 2, p. 0003, 2017.

BERNARD-VERDIER, M. et al. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 877-889, 2013.

BIELBY, J. et al. Modelling extinction risk in multispecies data sets: phylogenetically independent contrasts versus decision trees. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 1, p. 113-127, 2010.

BIVAND, R. S.; WONG, D. W.S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. **Test**, v. 27, n. 3, p. 716-748, 2018.

BLOMBERG, S.P.; GARLAND, J.R. T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.

BLUNDO, C.; GONZÁLEZ-ESPINOSA, M.; MALIZIA, L. R. Relative contribution of niche and neutral processes on tree species turnover across scales in seasonal forests of NW Argentina. **Plant Ecology**, v. 217, n. 4, p. 359-368, 2016.

BUTTERFIELD, B. J. et al. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. **Functional Ecology**, v. 30, n. 1, p. 10-19, 2016.

CADOTTE, M. W. et al. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2065-2077, 2019.

CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PloS One**, v.4, n.5, e5695, 2009.

CADOTTE, M.; ALBERT, C. H.; WALKER, S. C. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology Letters**, v. 16, n. 10, p. 1234-1244, 2013.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, 2003. 207f. cidade?

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CHUN, J.; LEE, C. Temporal changes in species, phylogenetic and functional diversity of temperate tree communities: insights from assembly patterns. **Frontiers in Plant Science**, v.10, n.1, p. 1-16, 2019.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1465-1471, 2006.

- DANIEL, J. et al. Stochastic and deterministic processes drive wetland community assembly across a gradient of environmental filtering. **Oikos**, v. 128, n. 8, p. 1158-1169, 2019.
- DE BELLO, F. et al. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 10, p. 1200-1211, 2017.
- DE BELLO, F. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, 19, n. 10, p. 2873-2893, 2010.
- DEVICTOR, V. et al. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. **Ecology Letters**, v. 13, n. 8, p. 1030-1040, 2010.
- DORMANN, C. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 609-628, 2007.
- ELLNER, St. P. et al. An expanded modern coexistence theory for empirical applications. **Ecology Letters**, v. 22, n. 1, p. 3-18, 2019.
- FLYNN, D. F.B et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1573-1581, 2011.
- GASTON, K.J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220 - 227. 2000.
- GRAHAM, C. H.; FINE, P.v.A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265-1277, 2008.
- GRAHAM, C. H.; FINE, P.V.A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265-1277, 2008.
- GRAVEL, D. et al. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters**, v. 9, n. 4, p. 399-409, 2006.
- GRUBB, Peter J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Reviews**, v. 52, n. 1, p. 107-145, 1977.
- HARDY, O. J.; SENTERRE, B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 3, p. 493-506, 2007.
- HERMANT. M. et al. Disparate relatives: life histories vary more in genera occupying intermediate environments. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 14, n. 4, p. 283-301, 2012.
- HUBBELL. S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)**. Princeton University Press. 2001. 371p.

- JONES, C. M.; HALLIN, S.. Ecological and evolutionary factors underlying global and local assembly of denitrifier communities. **The ISME Journal**, v. 4, n. 5, p. 633-641, 2010.
- JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427-2439, 2007.
- KRAFT, N.J.B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.
- LALIBERTÉ, E. et al. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. **Oecologia**, v. 159, n. 2, p. 377-388, 2009.
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y. et al. Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 17, p. 8419-8424, 2019.
- LEGENDRE, P. et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 663-674, 2009.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995-1003, 2008.
- MEYNARD, C.N. et al. Beyond taxonomic diversity patterns: how do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20., n. 6, p. 893-903, 2011.
- MOLES, A.T. et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation?. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1167-1180, 2014.
- MORO, M. F. et al. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, v. 82, n. 2, p. 91-148, 2016.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.
- MURPHY, S. J.; SALPETER, K.; COMITA, L. S. Higher  $\beta$ -diversity observed for herbs over woody plants is driven by stronger habitat filtering in a tropical understory. **Ecology**, v. 97, n. 8, p. 2074-2084, 2016.
- MYERS, J. A. et al. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. **Ecology Letters**, v. 16, n. 2, p. 151-157, 2013.
- NEVES, D. M. et al. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American dry diagonal. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 8, p. 1566-1576, 2015.



- OLIVEIRA, D. G. et al. Does the edge effect influence plant community structure in a tropical dry forest?. **Revista Árvore**, v. 37, n. 2, p. 311-320, 2013.
- PAVOINE, S.; DUFOUR, A.; CHESSEL, D. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. **Journal of Theoretical Biology**, v. 228, n. 4, p. 523-537. 2004.
- PEREIRA, I.M. et al. Use-history effects on structure and flora of Caatinga. **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 154-165, 2003.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K.J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758. 2006.
- PETERS, M. K. et al. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. **Nature Communications**, v. 7, n. 1 p. 1 - 11, 2016.
- PINHO, B. X. et al. Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 40, p. 1-11, 2019.
- POLLOCK, L. J.; THULLER, W.; JETZ, W. Large conservation gains possible for global biodiversity facets. **Nature**, v. 546, n. 7656, p. 141-144, 2017.
- 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, n. 4, p. 857-866, 2013.
- RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical Population Biology**, v. 21, n. 1, p. 24-43, 1982.
- REYNOLDS, J.F. et al. Global desertification: building a science for dryland development. **Science**, v. 316, n. 5826, p. 847-851, 2007.
- RIBEIRO, E.M.S et al. Functional diversity and composition of Caatinga woody flora are negatively impacted by chronic anthropogenic disturbance. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 5, p. 2291-2302, 2019.
- RICOTTA, C.; SZEIDL, L. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. **Theoretical Population Biology**, v. 76, n. 4, p. 299-302. 2009.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828-838, 2017.
- RODAL, M. J., & SAMPAIO, E. V. S. B. The vegetation of the caatinga biome. In: **Vegetação & Flora da Caatinga: 2002; Recife-PE, Brazil**. Sampaio E.V.S.B., Giuliatti A.M., Virginio J, Gamarra-Rojas, C.F.L. (Orgs.) 49-90. Associação Plantas do Nordeste Recife-PE, Brasil 2002.

- SAFI, K. et al. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1577, p. 2536-2544, 2011.
- SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga.in: **Seasonally dry tropical forests**, 35-63, 1995
- SILVA, A. C.; SOUZA, A.F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **PloS One**, v. 13, n. 4, 2018.
- SILVA, J. L. S. et al. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. **PloS One**, v. 14, n. 5, p. e0217028, 2019.
- SILVA, F.K. G. et al. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v. 110, n.1, p. 47-52, 2014.
- 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.
- SOUZA, M. J. N. et al. Condições geo-ambientais do semi-árido brasileiro. **Ciência & Trópico**, v. 20, n. 1, 1992.
- STEINITZ, O. et al. Environment. dispersal and patterns of species similarity. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 6, p. 1044-1054, 2006.
- SWENSON, N. G. et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, v. 93, n.sp8, p. S112-S125, 2012.
- SWENSON, N. G. The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography**, v. 36, n. 3, p. 264-276, 2013.
- TEAM RSTUDIO (2020). RStudio: Desenvolvimento Integrado para R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/> .
- TEIXEIRA, L.H. et al. Linking plant traits to multiple soil functions in semi-arid ecosystems. **Journal of Arid Environments**, v. 172, n.1 p. 104040, 2020.
- TUCKER, C. M. et al. On the relationship between phylogenetic diversity and trait diversity. **Ecology**, v. 99, n. 6, p. 1473-1479, 2018.
- TUCKER, C. M.; CADOTTE, M. W. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 7, p. 845-854, 2013.

- TUCKER, C.M.; CADOTTE, M. W. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. **Diversity and Distributions**, v. 19, n. 7, p. 845-854, 2013.
- ULRICH, W. et al. Climate and soil attributes determine plant species turnover in global drylands. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 12, p. 2307-2319, 2014.
- ULRICH, W. et al. Environmental correlates of species rank– abundance distributions in global drylands. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 20, n.1, p. 56-64, 2016.
- ULRICH, W. et al. Spatial distribution of functional traits indicates small scale habitat filtering during early plant succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 28, n.1 p. 58-66, 2017.
- VIANA, D. S.; CHASE, J. M. Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. **Ecology**, v. 100, n. 2, p. e02576, 2019.
- WAINWRIGHT, Claire E. et al. Distinct responses of niche and fitness differences to water availability underlie variable coexistence outcomes in semi-arid annual plant communities. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 1, p. 293-306, 2019.
- WANG, J. et al. Different ecological processes determined the alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity for plant communities in dryland regions of Northwest China. **PeerJ**, v. 6, p. e6220, 2019.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181-183, 2005.
- WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.
- WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains. Oregon and California. **Ecological Monographs**, 30, n. 3, p. 279-338, 1960.
- YANG, J. et al. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. **Functional Ecology**, v. 28, n. 2, p. 520-529, 2014.

### 3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao final da tese conclui-se que o uso de medidas que capturam aspectos ecológicos das espécies nos permite compreender importantes padrões que poderiam não ser facilmente observados somente utilizando medidas de diversidade de espécies.

No primeiro capítulo, foi verificado que a história evolutiva das espécies não influenciou os valores dos traços funcionais no semiárido tropical. Constatou-se ainda que os valores dos traços funcionais são explicados por combinações de variáveis de clima e solo. As influências combinadas dos fatores ambientais evidenciaram a presença de dois *trade-offs*. O primeiro aponta para a relação entre a área foliar x altura e o segundo, entre a área foliar x densidade básica do ramo. Esses achados reforçam que processos determinísticos estão estruturando a montagem de traços funcionais no semiárido.

No segundo capítulo, foi determinado que a diversidade taxonômica, filogenética e funcional difere entre os componentes alfa e beta da diversidade. No componente alfa, houve uma congruência entre as diferentes facetadas da diversidade. Ou seja, as facetadas da diversidade possuem relação positiva com o aumento da disponibilidade hídrica. Todavia, esse comportamento não se manteve no componente beta, uma vez que ambientes mais secos favoreceram o aumento da diversidade filogenética. Quanto aos processos estruturadores, foi verificado que, no componente alfa, as diversidades taxonômica, filogenética e funcional são influenciadas por processos determinísticos. No componente beta, as diversidades funcional e filogenética foram fortemente influenciadas pelos filtros abióticos, mais precisamente pelas variáveis de solo, enquanto na diversidade taxonômica beta, as variações foram independentes dos fatores abióticos.

Por fim, pode-se perceber com esse estudo que as diversidades taxonômica, filogenética e funcional responderam de formas diferentes à disponibilidade hídrica. Isso reforça a ideia que de estudos que foquem nas diferentes facetadas da diversidade (taxonômica, filogenética e funcional) são necessários para um melhor entendimento dos padrões e processos envolvidos na montagem das comunidades. Assim, considerando um ambiente em mudança e sob forte pressão antrópica, como é o caso do semiárido tropical brasileiro, torna-se necessários estudos sobre a diversidade e influência de fatores bióticos e abióticos, a fim de aprimorar as previsões sobre os processos de montagem das comunidades.

## **APÊNDICES**

**APÊNDICE I.** Médias e desvios padrão das variáveis climáticas e edáficas e unidades de medida, utilizadas na análise do gradiente de precipitação no semiárido tropical brasileiro.

<b>VARIÁVEIS AMBIENTAIS</b>	<b>SEMIÁRIDO</b>
Índice de aridez de Thornthwaite	0,69 ± 0,08
Variação na temperatura (°C)	14,89 ± 2,01
Temperatura (°C)	24,43 ± 1,5
Sazonalidade da Temperatura	11,21 ± 3,29
Precipitação (mm.ano-1)	883,35 ± 268,54
Sazonalidade da Precipitação (mm.ano-1)	90,60 ± 19,56
Altitude (m)	420,46 ± 195,43
Densidade do solo (g/cm <sup>3</sup> )	1,39 ± 0,14
Densidade de Partículas (g/cm <sup>3</sup> )	2,54 ± 0,08
Porosidade Total (%)	45,07 ± 5,13
Areia Total (%)	60,32 ± 15,24
Silte (%)	22,59 ± 12,41
Argila (%)	17,07 ± 6,78
P (mg dm <sup>3</sup> )	2,27 ± 1,10
pH	5,20 ± 0,86
K+(cmolc dm-3)	0,22 ± 0,29
Na+3(cmolc dm-3)	0,04 ± 0,03
Al+3(cmolc dm-3)	0,22 ± 0,25
Ca+3(cmolc dm-3)	2,97 ± 4,49
Mg+3(cmolc dm-3)	1,05 ± 0,85
H+ Al3+(cmolc dm-3)	3,37 ± 1,87
S.B (cmolc dm-3)	4,29 ± 5,54
CTC (cmolc dm-3)	7,66 ± 5,16
M.O (g Kg-1)	1,94 ± 1,04







**APÊNDICE IV.** Média dos traços funcionais das 20 áreas localizadas no seminário tropical brasileiro.

<b>LOCAL</b>	<b>LA</b>	<b>SLA</b>	<b>TMSF</b>	<b>EF</b>	<b>HV</b>	<b>EC</b>	<b>DBR</b>	<b>H</b>
Canudos – BA	57,47	107,68	0,486	0,26	0,0004	1,117	0,72	3,60
Lagoa Grande – PE	25,20	223,29	0,335	0,14	0,0005	0,58	0,72	4,66
Campina Grande – PB	42,14	122,39	0,465	0,16	0,0003	1,13	0,61	4,71
Boa Vista do Tupim – BA	200,81	102,25	0,523	0,23	0,0004	1,28	0,74	5,41
Macaúbas plot2 – BA	226,62	146,76	0,463	0,16	0,0005	1,35	0,60	4,57
São João – PE	24,00	206,66	0,398	0,15	0,0006	1,01	0,63	4,84
Crateús plot3- CE	82,08	179,40	0,363	0,15	0,0032	1,00	0,64	6,25
Serra Talhada – PE	24,02	173,42	0,452	0,15	0,0003	1,22	0,63	4,81
Patos – plot1- PB	41,44	111,85	0,619	0,15	0,0002	1,10	0,61	4,21
Patos – plot2- PB	30,66	118,76	0,532	0,12	0,0003	1,08	0,63	3,40
Macaúbas-plot1 – BA	30,01	151,60	0,515	0,16	0,0002	1,11	0,71	5,91
Matias Cardoso – MG	58,05	114,01	0,618	0,12	0,0001	1,21	0,73	4,76
Juvenília – MG	69,87	183,03	0,484	0,11	0,0001	1,28	0,71	10,6
Mossoró – RN	66,89	144,59	0,476	0,13	0,0001	1,31	0,57	7,31
Crateús- plot2- CE	31,19	273,39	0,425	0,23	0,0003	1,22	0,72	7,68
Crateús-plot1- CE	28,70	146,88	0,397	0,19	0,0004	1,2	0,67	4,81
Buriti dos Lopes – PI	57,33	184,89	0,402	0,15	0,0001	0,631	0,63	7,11
Piracuruca plot1- PI	82,96	94,02	0,460	0,25	0,0003	2,08	0,61	5,18
Piracuruca plot2- PI	47,85	158,05	0,465	0,17	0,0003	0,99	0,61	9,57
Piracuruca plot3- PI	51,01	105,86	0,451	0,20	0,0002	1,85	0,55	5,53

Legenda: AF – área foliar (cm<sup>2</sup>); AFE – área foliar específica (cm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>); TMSF – teor de matéria seca na folha (mg.g<sup>-1</sup>); EC – espessura foliar (mm); HV – condutância hidráulica (cm<sup>2</sup>cm<sup>-3</sup>); EC – espessura da casca (cm); DBR – densidade de madeira do ramo (mg.mm<sup>-3</sup>); e H – Altura da planta (m).

**Apêndice V.** Relação das famílias e espécies de plantas nas condições de alta e baixa disponibilidade hídrica no semiárido tropical brasileiro. Detalhes para as espécies em ordem alfabética de família, gênero e espécie.

Famílias/ Espécies	Disponibilidade hídrica	
	Baixa	Alta
<b>ANARCADIACEAE</b>		
	<b>Abundancia de espécies</b>	
<i>Anacardium occidentale</i> L.	0	4
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	3	4
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	0	2
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	6	1
<b>ANNONACEAE</b>		
<i>Annona coriacea</i> Mart.	0	1
<i>Annona glabra</i> L.	0	1
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.) H.Rainer	0	6
<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil.	3	0
<i>Annona vepretorum</i> Mart.	5	0
<i>Ephedranthus pisocarpus</i> R.E.Fr.	0	19
<i>Oxandra reticulata</i> Maas	0	1
<i>Oxandra sessiliflora</i> R.E.Fr.	0	4
<b>APOCYNACEAE</b>		
<i>Aspidosperma brasiliense</i> A.S.S.Pereira & A.C.D.Castello	0	10
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F.Blake	1	0
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.	0	14
<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.	5	0
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	2	1
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart. & Zucc.	52	5
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	0	16
<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel	0	7
<i>Secondatia floribunda</i> A.DC.	0	2
<b>BIGNONIACEAE</b>		
<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G.Lohmann	4	0
<i>Fridericia erubescens</i> (DC.) L.G.Lohmann	9	0
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	4	2
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	0	10
<i>Handroanthus pedicellatus</i> (Bureau & K.Schum.) Mattos	0	3
<i>Handroanthus selachidentatus</i> (A.H.Gentry) S.Grose	2	47
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	0	1
<i>Handroanthus spongiosus</i> (Rizzini) S.Grose	2	60
<b>BIXACEAE</b>		
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	0	9
<b>BORAGINACEAE</b>		
<i>Cordia incognita</i> Gottschling & J.S.Mill.	0	1
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	4	14
<b>BURSERACEAE</b>		
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett	31	6
<b>CAPPARACEAE</b>		
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	9	0

<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Ittis	4	0
<b>CARYOCARACEAE</b>		
<i>Caryocar coriaceum</i> Wittm.	0	6
<b>CELASTRACEAE</b>		
<i>Monteverdia catingarum</i> (Reissek) Biral	0	2
<i>Monteverdia distichophylla</i> (Mart. ex Reissek) Biral	0	12
<i>Salacia elliptica</i> (Mart.) G. Don	0	1
<b>COMBRETACEAE</b>		
<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	0	6
<i>Combretum duarceanum</i> Cambess.	1	0
<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	0	24
<i>Combretum hilarianum</i> D.Dietr.	0	11
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	3	35
<i>Combretum monetaria</i> Mart.	5	0
<i>Terminalia eichleriana</i> Alwan & Stace	0	1
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	0	27
<i>Terminalia mameluco</i> Pickel	0	1
<b>DILLENIACEAE</b>		
<i>Curatella americana</i> L.	0	4
<b>ERYTHROXYLACEAE</b>		
<i>Erythroxylum barbatum</i> O.E.Schulz	0	1
<i>Erythroxylum pungens</i> O.E.Schulz	6	9
<i>Erythroxylum maracasense</i> Plowman	1	0
<i>Erythroxylum petrae-caballi</i> Plowman	1	0
<i>Erythroxylum revolutum</i> Mart.	2	0
<i>Erythroxylum stipulosum</i> Plowman	0	1
<b>EUPHORBIACEAE</b>		
<i>Actinostemon klotzschii</i> (Didr.) Pax	1	0
<i>Cnidoscolus quercifolius</i> Pohl	1	0
<i>Cnidoscolus vitifolius</i> (Mill.) Pohl	0	2
<i>Croton argyrophyllus</i> Kunth	0	5
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	6	21
<i>Croton grewioides</i> Baill.	1	0
<i>Croton echioides</i> Baill.	2	0
<i>Croton jacobinensis</i> Baill.	7	0
<i>Croton limae</i> A.P. Gomes, M.F. Sales P.E. Berry	0	5
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	5	0
<i>Jatropha mutabilis</i> (Pohl) Baill.	6	0
<i>Manihot caerulea</i> Pohl	4	1
<i>Manihot carthagenensis</i> (Jacq.) Müll.Arg.	17	0
<i>Manihot glaziovii</i> Müll.Arg.	0	2
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	56	43
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	10	1
<b>FABACEAE</b>		
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	4	2
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	13	4
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	7	3
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	16	1

<i>Bauhinia dubia</i> G.Don	0	4
<i>Bauhinia pulchella</i> Benth.	0	17
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0	2
<i>Cenostigma bracteosum</i> (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis	2	3
<i>Cenostigma macrophyllum</i> Tul.	0	18
<i>Cenostigma microphyllum</i> (Mart. ex G. Don) E. Gagnon & G.P. Lewis	28	0
<i>Cenostigma nordestinum</i> E. Gagnon & G.P. Lewis	103	7
<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) E. Gagnon & G.P. Lewis	0	2
<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P.Lewis	2	8
<i>Copaifera arenicola</i> (Ducke) J.Costa & L.P.Queiroz	24	0
<i>Copaifera luetzelburgii</i> Harms	0	5
<i>Copaifera martii</i> Hayne	0	1
<i>Dalbergia catiingicola</i> Harms	0	5
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke	0	2
<i>Dalbergia foliosa</i> (Benth.) A.M.Carvalho	0	1
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul.	0	6
<i>Hymenaea eriogyne</i> Benth.	0	19
<i>Hymenaea longifolia</i> (Benth.) I.M.Souza, Funch & L.P.Queiroz	0	3
<i>Hymenaea velutina</i> Ducke	0	2
<i>Lachesiodendron viridiflorum</i> (Kunth) P.G.Ribeiro et al.	3	8
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	1	0
<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke	0	1
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0	5
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	5	1
<i>Mimosa acutistipula</i> (Mart.) Benth.	0	1
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	1	7
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.	52	10
<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Mart. ex Benth.	11	0
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	19	0
<i>Mimosa verrucosa</i> Benth.	0	2
<i>Muelleria campestris</i> (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	0	1
<i>Muelleria obtusa</i> (Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	3	0
<i>Parapiptadenia zehntneri</i> (Harms) M.P.Lima & H.C.Lima	0	5
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	0	5
<i>Peltogyne pauciflora</i> Benth.	4	1
<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth.	28	1
<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R.W.Jobson	1	34
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth	0	21
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	0	1
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	0	2
<i>Poecilanthe grandiflora</i> Benth.	0	1
<i>Poecilanthe ulei</i> (Harms) Arroyo & Rudd	0	7
<i>Poecilanthe subcordata</i> Benth.	0	4
<i>Poepigia procera</i> C.Presl	3	0
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	5	1
<i>Pterocarpus zehntneri</i> Harms	0	9
<i>Pterodon abruptus</i> (Moric.) Benth.	0	11
<i>Senegalia bahiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	4	0
<i>Senegalia langsdorffii</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	0	7

<i>Senegalia lasiophylla</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	15	0
<i>Senegalia martii</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	0	1
<i>Senegalia paganuccii</i> Seigler, Ebinger & Ribeiro	0	2
<i>Senegalia piauiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	0	3
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	12	2
<i>Senna catinae</i> (Harms) L.P. Queiroz	0	1
<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby	3	0
<i>Stryphnodendron coriaceum</i> Benth.	0	6
<i>Swartzia psilonema</i> Harms	0	8
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	0	2
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	0	4
<b>LOGANIACEAE</b>		
<i>Strychnos acuta</i> Progel	0	4
<i>Strychnos parvifolia</i> A. DC.	6	0
<b>MALPIGHIACEAE</b>		
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	0	14
<i>Byrsonima gardneriana</i> A. Juss.	0	3
<i>Byrsonima vacciniifolia</i> A. Juss.	5	0
<b>MALVACEAE</b>		
<i>Luehea paniculata</i> Mart. & Zucc.	0	1
<i>Pseudobombax simplicifolium</i> A. Robyns	3	0
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns	1	0
<b>MELIACEAE</b>		
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C. DC.	0	2
<i>Trichilia hirta</i> L.	3	0
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	2	0
<b>MORACEAE</b>		
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	0	13
<b>MYRTACEAE</b>		
<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	0	1
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O. Berg	0	2
<i>Eugenia candolleana</i> DC.	1	0
<i>Eugenia dysenterica</i> (Mart.) DC.	0	40
<i>Eugenia flavescens</i> DC.	0	3
<i>Eugenia pistaciifolia</i> DC.	1	0
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	0	1
<i>Eugenia stictopetala</i> Mart. ex DC.	0	3
<i>Eugenia verticillata</i> (Vell.) Angely	8	0
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	0	1
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0	4
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	9	0
<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	1	0
<i>Psidium appendiculatum</i> Kiaersk.	3	0
<i>Psidium myrsinites</i> DC.	0	4
<i>Psidium myrtoides</i> O. Berg	1	0
<i>Psidium schenckianum</i> Kiaersk.	7	0
<b>NYCTAGINACEAE</b>		
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex SchmiTD) Lundell	0	16

Guapira laxa (Netto) Furlan	11	0
<b>OCHNACEAE</b>		
Ouratea hexasperma	0	1
Ouratea parvifolia	0	3
<b>OLACACEAE</b>		
<i>Ximenia americana</i> L.	1	1
<b>OPILIAEAE</b>		
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	0	16
<b>POLYGONACEAE</b>		
<i>Coccoloba schwackeana</i> Lindau	1	0
<b>RUBIACEAE</b>		
<i>Alseis floribunda</i> Schott	2	0
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	0	1
<i>Cordia humilis</i> (K.Schum.) Kuntze	1	0
<i>Cordia rigida</i> (K.Schum.) Kuntze	1	0
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltdl.	0	40
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	0	1
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum	0	1
<b>RUTACEAE</b>		
<i>Conchocarpus hamadryadicus</i> Pirani & Kallunki	5	0
<i>Metrodorea mollis</i> Taub.	8	0
<i>Pilocarpus riedelianus</i> Engl.	2	1
<b>SALICACEAE</b>		
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	0	1
<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl ex Vent.	0	3
<b>SAPINDACEAE</b>		
<i>Allophylus quercifolius</i> . (Mart.) Radlk.	2	0
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	0	1
<i>Diatenopteryx grazielae</i> Vaz & Andreato	2	0
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	0	4
<i>Talisia esculenta</i> (Cambess.) Radlk.	4	0
<b>SAPOTACEAE</b>		
<i>Pouteria reticulata</i>	0	4
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0	2
<b>SIMAROUBACEAE</b>		
<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil.	0	1
<b>SOLANACEAE</b>		
<i>Solanum gardneri</i> SenTDn.	1	0
<b>VOCHYSIACEAE</b>		
<i>Callisthene microphylla</i> Warm.	0	42
<i>Qualea cordata</i> Spreng.	0	2
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	0	56
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	0	21
<i>Qualea selloi</i> Warm	0	10
<i>Salvertia convallariodora</i> A.St.-Hil.	0	1