



**CLÉBER RODRIGO DE SOUZA**

**RELAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS E PADRÕES  
ESTRUTURAIS DE MICROESCALA EM UMA FLORESTA  
TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

**LAVRAS – MG  
2018**

**CLÉBER RODRIGO DE SOUZA**

**RELAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS E PADRÕES ESTRUTURAIS DE  
MICROESCALA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia e Conservação, para a obtenção do título de Mestre.

Dr. Rubens Manoel Dos Santos  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2018**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

de Souza, Cléber Rodrigo .

Relações fitogeográficas e padrões estruturais de microescala  
em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca / Cléber Rodrigo de  
Souza. - 2018.

62 p. : il.

Orientador(a): Rubens Manoel dos Santos.

.  
Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de  
Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Fitogeografia. 2. Ecologia florestal. 3. Estrutura de  
comunidades. I. Santos, Rubens Manoel dos. . II. Título.

**CLÉBER RODRIGO DE SOUZA**

**RELAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS E PADRÕES ESTRUTURAIS DE  
MICROESCALA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

**PHYTOGEOGRAPHIC RELATIONSHIPS AND MICROSCALE STRUCTURAL  
PATTERNS IN A SEASONALLY DRY TROPICAL FOREST**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia e Conservação, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 05 de fevereiro de 2018  
Dr. Rubens Manoel dos Santos UFLA  
Dr. Jean Daniel Morel UFLA  
Dr. Paulo Oswaldo Garcia IFSULDEMINAS

---

Prof. Dr. Rubens Manoel Dos Santos  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2018**

## **AGRADECIMENTOS**

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), ao Departamento de Ciências Florestais (DCF) e ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal pelo amparo concedido para a realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida durante a realização do trabalho.

Ao professor Rubens, pela amizade, orientação e por todas as oportunidades oferecidas durante estes anos todos de trabalho.

Ao Dr. Jean Daniel Morel (UFLA) e Dr. Paulo Oswaldo Garcia (IFSULDEMINAS) pelo aceite em contribuir com nosso trabalho.

A todos os companheiros do laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva do Departamento de Ciências Florestais da UFLA e da Pós-Graduação em Engenharia Florestal por todos os ensinamentos e amizade.

Aos meus pais Cléber e Vanice, meu irmão André, à minha namorada Giovanna e a todos meus amigos e familiares pelo apoio constante e incondicional.

Finalmente, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para minha formação e para a realização deste trabalho.

## RESUMO

Este trabalho estudou um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Secas com o objetivo de avaliar as relações entre variações edáficas de microescala e padrões florístico-estruturais de comunidades arbóreas, para testar a hipótese de que a heterogeneidade edáfica em microescala tem um papel diferenciador de comunidades e atua como potencializador de diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. O trabalho se baseou em dados de vegetação e solo coletados em 27 unidades amostrais de 20x20 m (400 m<sup>2</sup>) distribuídas de forma não contígua em um fragmento de Floresta Estacional Decidual localizado no município de Juvenília, Minas Gerais, Brasil. Dentro de cada unidade amostral, todos os indivíduos arbóreos com Circunferência a Altura do Peito (CAP) maior ou igual a 10,1 cm foram mensurados e identificados, e o solo coletado para formar amostras compostas. Identificamos três ambientes no fragmento, os quais comparamos com relação às atributos químicos e físicos do solo, assim como à composição e estrutura de suas comunidades. A relação entre os ambientes se deu de forma distinta para diferentes características do solo e das comunidades, com a diferenciação florístico-estrutural respondendo a heterogeneidade edáfica e ambiental dos três ambientes. Cada um apresentou uma combinação de espécies e características estruturais em resposta às suas condições ambientais específicas. Fatores biogeográficos também podem ter exercido influência significativa nos padrões ecológicos do fragmento, considerando a ocorrência de espécies não previstas para a região. Os resultados confirmaram a hipótese proposta, com a floresta de estudo apresentando complexidade florística-estrutural em microescala associada à heterogeneidade edáfica, que atua como fator importante para a diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Os resultados apresentados reafirmam a diversidade das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas e a necessidade da construção de conhecimento acerca de seu comportamento ecológico.

**Palavras-chave:** Heterogeneidade edáfica. Vegetação em microescala. Caatinga Arbórea. Caatinga de Areia.

## ABSTRACT

This work studied a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest with the aim of evaluating the relationships between microscale edaphic variations and tree communities floristic-structural patterns to test the hypothesis that micro-scale edaphic heterogeneity plays a differentiating role in communities and acts as a diversity potentiator in Seasonally Dry Tropical Forests. The work was based on vegetation and soil data collected in 27 sample units of 20x20 m (400 m<sup>2</sup>) distributed noncontiguously in a fragment of Seasonal Deciduous Forest located in Juvenília, Minas Gerais State, Brazil. Inside each one, all tree individuals with Circumference at the Breast Height (CBH) greater or equal to 10, 1 cm were measured and identified and the soil collected to form composite samples. We identified three environments in the fragment, which we compared with the chemical and physical soil attributes, as well as the composition and structure of their communities. The relationship between the environments was different for different soil and community characteristics, with the floristic-structural differentiation responding to the edaphic and environmental heterogeneity of the three environments. Each presented a combination of species and structural characteristics in response to their specific environmental conditions. Biogeographic factors may also have had a significant influence on the fragment ecological patterns, considering the occurrence of species not predicted for the region. The results confirmed the proposed hypothesis, with the study forest presenting floristic-structural complexity in microscale associated to soil heterogeneity, which acts as an important factor for the Seasonally Dry Tropical Forests diversity. The results presented in both articles reaffirm the seasonally dry tropical forests diversity and the need to build knowledge about their ecological behavior.

**Key-words:** Edaphic heterogeneity. Small-scale vegetation patterns. Arboreal Caatinga. Sedimentary Caatinga.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>8</b>
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO .....</b>	<b>9</b>
<b>2.1</b>	<b>Florestas Sazonalmente Secas na região Neotropical: Caracterização e biogeografia.....</b>	<b>9</b>
<b>2.2</b>	<b>O Domínio das Caatingas: contexto fitogeográfico e evolutivo .....</b>	<b>14</b>
<b>2.3</b>	<b>Solo e comportamento da vegetação .....</b>	<b>188</b>
<b>3</b>	<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>2121</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>22</b>
	<b>SEGUNDA PARTE- ARTIGO.....</b>	<b>30</b>
	<b>ARTIGO 1- HETEROGENEIDADE EDÁFICA EM MICROESCALA COMO POTENCIALIZADOR DE COMPLEXIDADE FLORÍSTICO-ESTRUTURAL EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS .....</b>	<b>3030</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A região tropical expressa-se como um mosaico de diferentes unidades vegetacionais, associadas à diferentes fatores e em diferentes contextos ambientais. Seus padrões ecológicos são resultantes da interação mútua de variáveis físicas e biológicas que se relacionam no espaço e no tempo. Embora reconhecidamente heterogênea, a vegetação tropical foi historicamente tratada como uma unidade associada principalmente a florestas de grande porte em contextos de elevadas temperatura e umidade, que seriam o principal abrigo da diversidade biológica. Esta noção auxiliou a construção de conhecimento acerca de suas características e processos ecológicos, bem como na sua conservação, em detrimento de outros tipos vegetacionais como savanas e florestas secas, com menor apelo conservacionista.

Dentro do cenário de pouco conhecimento acerca de formações não úmidas, as florestas secas, sobretudo, foram extremamente exploradas em decorrência de seus solos férteis, facilidade de retirada e relevo favorável à atividade agrícola. Tais características propiciaram a ocupação de antigas civilizações populosas e por grande parte da população humana atual. A associação desta ocupação histórica com a ocorrência em núcleos isolados de relativa pequena extensão e baixa preocupação da sociedade no que se refere à sua conservação, implicou altos níveis de degradação e modificação de recursos naturais. Essas formações são pouco compreendidas em políticas ambientais públicas e em Unidades de Conservação, ao passo que a expansão agrícola e intervenções negligentes nestes ambientes são rotineiras, estando associadas à fenômenos como salinização de solos e desertificação.

Além da elevada degradação e necessidade de conservação por si só, a construção de conhecimento acerca das florestas secas se justifica pela sua provável importância em cenários de modificações climáticas. Estas florestas estão evolutivamente associadas a situações de aridez e podem representar um abrigo importante para a diversidade biológica em situações de redução da precipitação e aumento de temperatura. A carência de estudos relacionadas à esta formação motivou este trabalho na forma de um artigo que teve como objetivo avaliar o papel das variações edáficas em microescala para nos padrões florístico-estruturais de comunidades arbóreas de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Florestas Sazonalmente Secas na região Neotropical: caracterização e biogeografia

As florestas sazonalmente secas da região tropical são formações que compartilham atributos ambientais e ecológicos associados à sazonalidade climática e características edáficas (DRYFLOR, 2016; MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2000). Estas formações foram primeiramente abordadas nos trabalhos de Bullock et al. (1995), Janzen (1988), Murphy e Lugo (1986) e Sarmiento (1975), nos quais foram caracterizadas quanto à sua importância socioeconômica e características ecológicas. Em Pennington et al. (2000), Prado (2000) e Prado e Gibbs (1993) elas foram consideradas sob a perspectiva biogeográfica, relacionando sua ocorrência a flutuações climáticas pretéritas e demonstrando sua diferenciação florísticas em relação a outros domínios da América do Sul, como o dos cerrados e o Chaco.

Com base no seu caráter singular, Pennington et al. (2000) e Prado et al. (2000) definiram os atributos principais destas formações e propuseram que elas constituiriam uma nova unidade fitogeográfica para a América do Sul e região Neotropical (OLSON *et al.*, 2001), chamada de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), do inglês *Seasonally Dry Tropical Forests* (SDTF). Desde então, as formações secas vêm sendo discutidas seguindo o conceito de FTSS ali proposto, sob a perspectiva florístico-estrutural, biogeográfica e filogenética em trabalhos como Dryflor (2016), Dexter et al. (2015), Linares-Palomino et al. (2015), Moggi, Oakley e Prado (2015), Neves et al. (2015), Oliveira-Filho et al. (2013), Santos et al. (2012), Sarkinen et al. (2011) e Werneck et al. (2011, 2012).

Esta definição adotada atualmente (DRYFLOR, 2016) trata as FTSS como formações ocorrentes em locais que apresentam precipitação média anual menor que 1800 mm e com um período de 3 a 6 meses recebendo menos que 100 mm mensais. Durante este período seco ocorre a perda parcial das folhas pelas plantas, com a proporção de deciduidade diretamente relacionada à um gradiente de precipitação, embora existam plantas sempre-verdes nos locais mais xéricos (BULLOCK et al., 1995; PENNINGTON et al., 2006). Ademais, as FTSS ocorrem sobre solos férteis de pH de moderado a alto, com alta concentração de nutrientes e baixos níveis de alumínio (DRYFLOR, 2016; PENNINGTON et al., 2000).

As FTSS variam desde formações florestais de alto porte em locais mais úmidos a formações arbustivas com cactos em locais de maior aridez (DRYFLOR, 2016; MURPHY e LUGO, 1986). No geral, são dominadas por espécies arbóreas que formam um dossel contínuo

e que tende a se tornar mais fragmentado a medida que a precipitação local se aproxima de 500 mm anuais (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2009). Plantas gramíneas das famílias Poaceae, Cyperaceae e Jucaceae compõem um elemento de pouca importância nas FTSS, diferentemente de grande parte da vegetação do domínio dos Cerrados, inicialmente atribuída como uma formação associada (BULLOCK et al., 1995; PENNINGTON et al., 2009). Além disso, enquanto no Cerrado são comuns características esclerófilas relacionadas à ocorrência do fogo e à acidez do solo, nas FTSS o xeromorfismo é mais frequente em resposta às condições xéricas (PENNINGTON et al., 2000, 2010; RATTER et al., 1997). Nas FTSS as famílias mais representativas são Fabaceae e Bignoniaceae, sendo que no Cerrado as famílias Myrtaceae e Malphiaceae têm considerável importância ao lado da família Fabaceae (PENNINGTON et al., 2000).

Os processos ecológicos são marcadamente sazonais nas FTSS, com o crescimento e fenologia das espécies respondendo às variações sazonais de condições e recursos (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2009). O crescimento vegetal da maioria das espécies ocorre somente na estação úmida, o que implica produtividade líquida menor que a das florestas úmidas (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2009). A floração e frutificação de grande parte das espécies coincide com a transição entre a estação seca e a estação úmida, onde maiores recursos estão disponíveis e a chance de estabelecimento é potencializada (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2000). Durante a estação seca existe ainda a formação de uma espessa camada de serapilheira, resultante da combinação entre a deciduidade e a suspensão da decomposição no período (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2006). A maior incidência de radiação no solo associada à ausência de cobertura de dossel nesta estação eleva sua temperatura e reduz sua umidade, prejudicando a ação decompositora da microbiota e implicando acumulação de material vegetal (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2006).

Diferentemente das formações florestais úmidas e formações savânicas, as FTSS estão distribuídas de forma descontínua na forma de núcleos ao longo da região neotropical (DRYFLOR, 2016; PENNINGTON et al., 2009). Estes núcleos se encontram no nordeste do Brasil; nordeste da Argentina; sudeste do Paraguai; leste da Bolívia e Oeste do estado do Mato Grosso; nas regiões periféricas ao domínio do Chaco e aos Andes; de forma disjunta na costa Pacífica do continente, do Peru à Venezuela; na América Central e no México (FIGURA 1) (DRYFLOR, 2016). As maiores formações contínuas de FTSS são a Caatinga, no nordeste brasileiro; as Misiones, no nordeste da Argentina; as formações da costa do Caribe, Venezuela

e Colômbia; e o Chiquitano, no oeste da Bolívia (DRYFLOR, 2016; LINARES-PALOMINO et al., 2015; PENNINGTON et al., 2000).

Figura 1- Distribuição das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (Seasonally Dry Tropical Forest) na região Neotropical.



Fonte: DRYFLOR (2016).

As relações entre estes núcleos têm sido estudadas nos últimos 24 anos sob a perspectiva biogeográfica desde que Prado e Gibbs (1993) analisaram a compatibilidade entre a distribuição de várias espécies nas formações secas da América do Sul. O padrão repetido de distribuição encontrado para estas espécies levantou a chamada “Hipótese do Arco Pleistocênico”, que propõe que esses núcleos seriam relictos de uma extensa e contínua formação seca existente durante as últimas glaciações do Quaternário, a cerca de 21 mil anos atrás. Segundo estes autores, na ocasião de maior aridez, menor temperatura e maior concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> durante a última glaciação, as formações secas teriam se expandido pela região Central da América do Sul, chegando até à borda sudeste do domínio Amazônico, e seriam ligadas continuamente (AB’SABER, 1977; PRADO; GIBBS, 1993). Com o término da última glaciação e início do atual período interglacial, há cerca de 12 mil anos, a umidade atmosférica teria aumentado, favorecendo a re-expansão das florestas úmidas. Além disso, o aumento da umidade teria culminado em lixiviação e acidificação dos solos, favorecendo o desenvolvimento do Cerrado sob as áreas ocupadas previamente por formações secas

(FURLEY; RATTER, 1988; PRADO; GIBBS, 1993). A existência de formações locais de FTSS em pontos dispersos dentro do domínio dos Cerrados e domínio Amazônico, sempre sob solos calcários de alta fertilidade, seriam um indício desse processo (PRADO; GIBBS, 1993; RATTER et al., 1988).

A hipótese do Arco Pleistocênico interage ainda com outra importante teoria ecológica, a Teoria dos Refúgios (BROWN; AB'SABER, 1979; HAFFER, 1969; PRANCE, 1973, 1982). Esta teoria propõe que o processo de expansão e retração de formações úmidas e secas, em períodos glaciais e interglaciais, teria um papel fundamental na formação da diversidade biológica na região Neotropical. Assim, durante períodos glaciais de maior aridez e menores temperaturas, as formações secas se expandiam e as formações úmidas eram isoladas em pequenos núcleos estáveis e induzidas à diversificação por vicariância (BROWN; AB'SABER, 1979; HAFFER, 1969). Já em períodos interglaciais onde o clima se tornaria mais úmido, as formações secas seriam isoladas e induzidas ao mesmo processo, enquanto as formações úmidas se expandiam (PENNINGTON et al., 2000). De acordo com esses autores, a ocorrência deste processo ao longo das sucessivas glaciações e interglaciações do período Quaternário seria o principal responsável pelos atuais padrões de diversidade beta e endemismo na região Neotropical, sobretudo nas formações secas.

Embora considerada em alguns trabalhos (CAETANO et al., 2008; MOGNI et al., 2015), a Hipótese do Arco Pleistocênico para as FTSS tem sido contestada principalmente em estudos fitogeográficos e paleoclimáticos (LINARES-PALOMINO et al., 2015; PENNINGTON et al., 2004; WERNECK et al., 2011). Sob a perspectiva fitogeográfica, a baixa similaridade florística entre núcleos de FTSS e pequena representatividade de espécies amplamente distribuídas, como as utilizadas por Pennington et al. (2000), Prado et al. (2000) e Prado e Gibbs (1993), seriam indícios de que a hipótese pode não ser tão explicativa como até então era considerado (LINARES-PALOMINO et al., 2015). Os autores admitem a possibilidade de expansão dos núcleos de FTSS durante a última glaciação, mas contestam em certa medida a existência de ligação entre eles e de uma ampla formação seca (PENNINGTON et al., 2009). A evidência da importância da temperatura nos padrões estruturais e florísticos das FTSS da América do Sul (NEVES et al., 2015) também seria um indício de que estas formações seriam sensíveis a flutuações desta variável ocorridas no passado, sobretudo nos Pleistoceno superior. Entretanto, a complexidade das relações florístico-estruturais entre formações (DRYFLOR, 2016), implicaria não as tratar claramente como uma formação única (NEVES et al., 2015).

Estudos paleoclimáticos têm sido mais incisivos no questionamento do papel das flutuações do Pleistoceno na explicação dos padrões de diversidade das FTSS (MAYLE et al., 2004; PENNINGTON et al., 2004; VIEIRA et al., 2015; WERNECK et al., 2011). A aplicação de modelos preditivos de vegetação (MAYLE, 2004; WERNECK et al., 2011) tem sugerido que os biomas neotropicais não passaram por expansão significativa durante a última glaciação do Pleistoceno. Esta manutenção estaria associada à estabilidade das formações ao longo do período evolutivo, tendo papel relevante nos padrões biogeográficos (MAYLE et al., 2004; OLIVEIRA-FILHO et al., 2013; PENNINGTON; LAVIN, 2016). Neste cenário, teriam sido as áreas transicionais as principais afetadas pelas flutuações climáticas, com os limites dos núcleos dos principais biomas respondendo às flutuações climáticas (WERNECK et al., 2011).

Assim, contrariando o proposto por Pennington et al. (2000) e Prado e Gibbs (1993), as condições de aridez e baixas temperaturas da última glaciação do Pleistoceno não teriam favorecido à expansão das FTSS (WERNECK et al., 2011). As temperaturas seriam excessivamente baixas e a ausência de um período úmido significativo ofereceria restrições ao desenvolvimento das FTSS, considerando a sazonalidade dos seus processos ecológicos e necessidade de umidade ao menos em períodos curtos (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2000; WERNECK et al., 2011). Além disso, outras características como dependência de fertilidade de solo (PENNINGTON et al., 2000) e elevado conservadorismo de nicho (PENNINGTON et al., 2009) seriam limitações, tanto à expansão como à colonização das áreas de FTSS por outras formações, e explicariam os padrões de distribuição das FTSS (PENNINGTON et al., 2009; WERNECK et al., 2011).

Os núcleos de FTSS mais estáveis evolutivamente seriam a Caatinga, Piedmont, Misiones e Chiquitano, com variações internas principalmente no domínio das Caatingas em função de variáveis climáticas e edáficas (SANTOS et al., 2012; WERNECK et al., 2011). Estes núcleos teriam se expandido na transição entre Terciário Superior e Quaternário Inferior, e isto teria voltado a acontecer somente no Holoceno inferior, quando atingiram a atual formação (VIEIRA et al., 2015; WERNECK et al., 2011). Em decorrência desse processo, estes locais seriam os centros mais antigos das FTSS, o que é corroborado pelas evidências da presença de linhagens filogenéticas antigas nestas formações e pelos padrões de diversidade e endemismo (CAETANO et al., 2008; PENNINGTON et al., 2009; PENNINGTON e LAVIN, 2016; WERNECK et al., 2011). Apesar da vasta literatura, ainda não há um consenso da comunidade científica a respeito da origem e evolução das FTSS, sendo ainda necessários estudos para a elucidação destes processos.

Os diversos núcleos têm sido estudados nos últimos anos quanto à sua fitogeografia interna (APGAUA et al., 2015; MORO et al., 2016; SANTOS et al., 2012); quanto à relação de suas comunidades com variáveis ambientais (MORO et al., 2015; ROA-FUENTES et al., 2015); e com a respeito de seu comportamento acerca de variações climáticas (ALLEN et al., 2017; RIBEIRO et al., 2016; RODRIGUES et al., 2015). Estas formações são consideradas como complexas do ponto de vista estrutural e florístico (DRYFLOR, 2016; NEVES et al., 2015) com suas variações internas sendo reflexos de processos evolutivos (PENNINGTON et al., 2009; QUEIROZ, 2006) e da relação das comunidades com variáveis edafoclimáticas (CASTELLANOS-CASTRO; NEWTON, 2015; MORO et al., 2016; SANTOS et al., 2012). O aumento da atenção às FTSS surge da necessidade de medidas conservacionistas e do reconhecimento de sua importância socioeconômica; ambiental na prestação de serviços ambientais e manutenção da biodiversidade; além de futuras possibilidades relacionadas a mudanças globais do clima (ALLEN et al., 2017; DRYFLOR, 2016; SUNDERLAND et al., 2015).

## **2.2 O Domínio das Caatingas: contexto fitogeográfico e evolutivo**

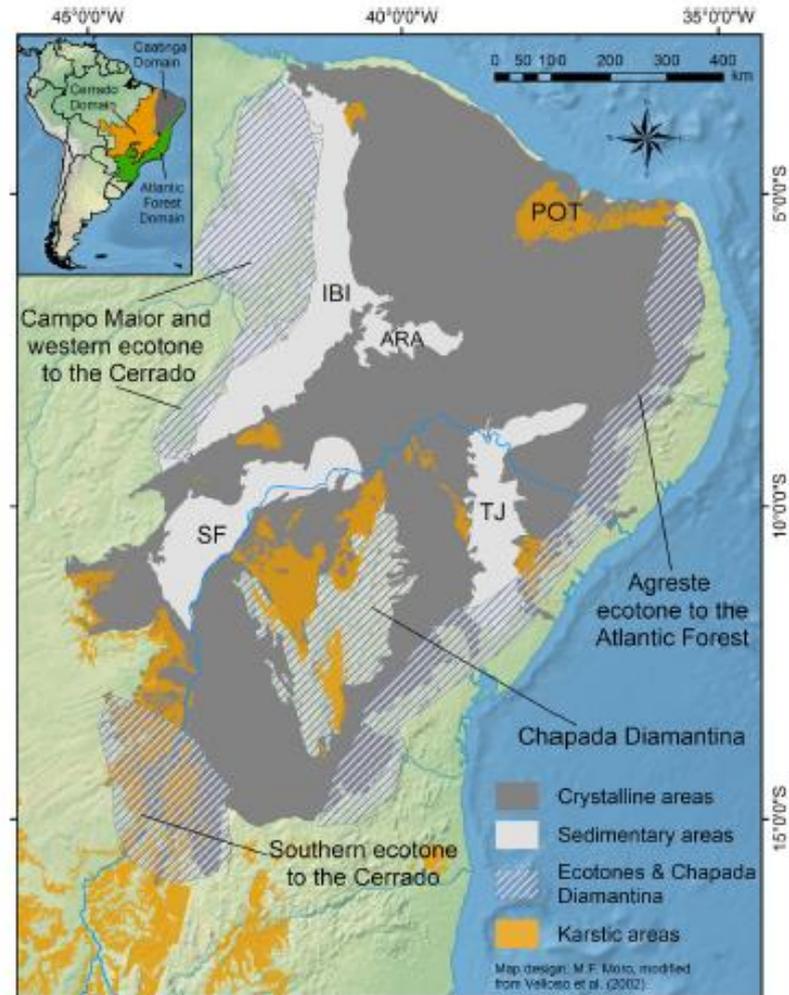
O Domínio das caatingas consiste em um espaço semiárido de mais de 800.000 km<sup>2</sup> localizado exclusivamente na região nordeste do Brasil, delimitado a norte pelo Oceano Atlântico, à leste e sudeste pelo Domínio Atlântico e à oeste e sudoeste pelo domínio dos Cerrados (AB'SABER, 2003). Seus limites interceptam os estados da Bahia, Minas Gerais, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí e Maranhão. É caracterizado por clima semiárido marcadamente estacional, no qual a precipitação é inferior à encontrada em outros domínios ocorrentes em latitudes semelhantes e tem sua ocorrência restrita a poucos meses do ano (IBGE, 2004). Tanto a precipitação quanto a duração do período úmido são variáveis espacialmente dentro do domínio, variando de 1000 a 500 mm anuais de precipitação e de 6 a 3 meses de duração da estação úmida (NIMER, 1972). A região está fortemente exposta à radiação solar, chegando a atingir máximas de temperatura de 40°C e evapotranspiração potencial de 1500 a 2000 mm (MORO et al., 2016; NIMER, 1972; VELOSO et al., 2002). Tais condições de aridez e altas temperaturas atuam como agentes ambientais restritivos que caracterizam o domínio nos contextos ecológicos, sociais e econômicos (AB'SABER, 2003).

Apesar de ser considerada como uma unidade homogênea em estudos biogeográficos (DRYFLOR, 2016; PENNINGTON et al., 2000), o domínio apresenta uma série de tipos fisionômicos de diferentes características, sendo assim um mosaico heterogêneo de ecorregiões e tipos vegetacionais. São citadas na literatura fitofisionomias associados à chamada Caatinga *Sensu Stricto*; às formações disjuntas, na maioria das vezes compostas por elementos dos domínios adjacentes; e áreas transicionais com outros domínios, que apresentam características particulares (MORO et al., 2016; QUEIROZ, 2006; SANTOS et al., 2012; VELOSO et al., 2002). Dentro de cada fitofisionomia existem ainda variações internas decorrentes de diferenças climáticas e edáficas relacionadas à sua localização (MORO et al., 2016; SANTOS et al., 2012). São reconhecidas 9 unidades florísticas dentro do domínio: Caatinga do Cristalino, Caatinga Sedimentar e Caatinga Arbórea, as três associadas à Caatinga *Sensu strictu*; Agreste e Caatinga de Campo Maior, nas transições com o domínio Atlântico e dos Cerrados, respectivamente; Florestas Ripárias, Inselbergs e Planaltos de Altitude, sendo enclaves de formações úmidas inundáveis, Campos rupestres e de formações florestais do Domínio Atlântico, respectivamente (GIULIETTI; CONCEIÇÃO; QUEIROZ, 2006; MORO et al., 2014, 2016; QUEIROZ, 2006; RIZZINI, 1997; SAMPAIO, 1995; SANTOS et al., 2012; VELOSO et al., 2002). A inclusão da Caatinga Arbórea entre as unidades associadas à vegetação de Caatinga segue Santos et al. (2012), em que esta formação é apresentada como a expressão florestal da fração cristalina do domínio das Caatingas, apresentando particularidades associadas aos domínios adjacentes e às características geoclimáticas da região Norte de Minas Gerais, seu núcleo de ocorrência.

As três unidades florísticas têm sido alvo de diversos estudos que as caracterizam e realizam comparações entre suas floras e padrões estruturais, de riqueza e endemismo (APGAUA et al., 2015; ARAÚJO; MARTINS; SHEPHERD, 1999; ARRUDA et al., 2013; CARDOSO; QUEIROZ, 2007, 2010; MORO et al., 2015, 2016; PINHEIRO et al., 2010; QUEIROZ, 2006; ROCHA et al., 2004; RODAL et al., 2008; RODAL; NASCIMENTO, 2006; SANTOS et al., 2007, 2012). Elas se caracterizam fisionomicamente como florestas estacionais decíduais de porte variado, formados por espécies arbóreas e arbustivas decíduas que comumente apresentam espinhos e/ou acúleos e microfilia (RIZZINI, 1997; CARDOSO; QUEIROZ, 2010). Além disso, compartilham as características comuns à núcleos de FTSS como elevada representatividade da família Fabaceae, reduzida quantidade de gramíneas no solo e xeromorfismo em resposta às condições de aridez (MORO et al., 2016; PENNINGTON et al., 2009; SANTOS et al., 2012). Entretanto, o domínio apresenta elevada heterogeneidade

interna associada às divergências entre as formações do cristalino e de areia, somadas à variação espacial de atributos geoclimáticos (MORO et al., 2016; SANTOS et al., 2012).

Figura 2 - Representação das unidades internas ao Domínio das Caatingas.



Legenda: SF: Dunas do São Francisco; TJ: Região de Tucano-Jatobá; ARA: Planalto de Araripe; IBI: Região de Ibiapaba; POT: Bacia Karstica Potiguar.

Fonte: Moro et al. (2016).

A subdivisão da flora do domínio em uma relacionada ao substrato cristalino e outra relacionada ao substrato arenoso foi realizada primeiramente por Queiroz (2006), baseando-se na distribuição de espécies da família Fabaceae. Seguindo essa linha, as formações cristalinas corresponderiam às fisionomias típicas do domínio, sendo amplamente distribuídas e compreendendo dois grandes centros de endemismo: a Depressão Sertaneja Setentrional e a Depressão Sertaneja Meridional (CARDOSO; QUEIROZ, 2010; VELOSO, 2002). As formações de areia se constituiriam por quatro principais núcleos disjuntos: Chapada do Ibiapaba, Raso da Catarina, Dunas do Rio São Francisco e Depressões sazonalmente alagáveis

da região de encontro entre os estados da Bahia, Piauí e Pernambuco (CARDOSO; QUEIROZ, 2010; VELOSO, 2002) (FIGURA 2). Tais formações também podem ser encontradas em todo o Nordeste relacionadas à pontos altos da paisagem e bancos de areia supostamente originados pela retração do Rio São Francisco em uma ampla extensão pretérita (FIGURA 2) (CARDOSO; QUEIROZ, 2010; QUEIROZ, 2006). As duas unidades se diferenciariam com relação à composição, estrutura, padrões fenológicos e de endemismo, sendo estas diferenças supostamente relacionadas ao fator substrato e à origem e evolução de cada uma (CARDOSO; QUEIROZ, 2007; MORO et al., 2016; PINHEIRO et al., 2010; QUEIROZ, 2006; ROCHA et al., 2004; SANTOS et al., 2012).

As duas grandes unidades (Cristalino e Areia) têm sua diferenciação biogeográfica datada da transição entre o Neogeno e o Quaternário inferior, há cerca de 2 milhões de anos atrás, seguindo o proposto por Queiroz (2006). Neste momento, superfícies sedimentares originadas dos solos ocorrentes na região no Terciário cobririam amplamente o domínio, abrigando biota específica associada (AB'SABER, 1974; TRICART, 1961). A ocorrência de eventos de pediplanação a partir deste momento teriam exposto a rocha cristalina subjacente à superfície sedimentar prévia e isolado as formações de areia nos atuais núcleos residuais (AB'SABER, 1974; QUEIROZ, 2006; TRICART, 1961). A exposição de superfícies cristalinas teria coincidido com a existência da ampla extensão das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas durante climas secos e frios (PENNINGTON et al., 2000), de forma a ocorrer a colonização e domínio destas áreas pelas espécies características destas formações (QUEIROZ, 2006). A ocorrência disjunta de espécies nos núcleos de Caatinga de Areia e o número relativamente alto de endemismos nestas formações seriam indícios da validade de tal modelo de diferenciação biogeográfica, seguindo a lógica do evento de pediplanação como fator vicariante que poderia impulsionar a especiação alopátrica (CARDOSO; QUEIROZ, 2007; MORO et al., 2016; QUEIROZ, 2006; RODRIGUES, 2003; SANTOS et al., 2012).

Essas hipóteses interagem ainda com trabalhos que sugerem que a região do domínio das Caatingas já era submetida a secas recorrentes em uma conotação similar à atual no Terciário, e de que a diversificação de alguns taxa é pretérita ao quaternário (AB'SABER, 1974; CAILLEUX; TRICART, 1961; PENNINGTON et al., 2004). Ou seja, a região supostamente já abrigava biota com características ecológicas semelhantes à das FTSS na forma de Caatinga Sedimentar. Considerando o conservadorismo de nicho e a limitação à dispersão atribuídos às espécies destes locais, características que limitam a expansão e a troca gênica com formações adjacentes, mas garantem a estabilidade das comunidades, a biota da Caatinga de Areia teria

sido pouco influenciada pelo suposto contato com os outros núcleos de FTSS e pelas oscilações climáticas do Pleistoceno (PENNINGTON et al., 2010; SANTOS et al., 2012; WERNECK et al., 2011). As biotas de cada unidade teriam assim passado por processos diferentes na formação de seus componentes atuais. Enquanto a Caatinga de Areia corresponderia à formação original do domínio, com linhagens evolutivamente antigas conservadas que foram submetidas à especiação e formaram os atuais endemismos, a Caatinga do Cristalino seria historicamente mais relacionada às FTSS, porém também composta por elementos das Caatingas de Areia adjacentes (CARDOSO; QUEIROZ, 2010; QUEIROZ, 2006; SANTOS et al., 2012).

O papel das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas no domínio das Caatingas é contestado em certa medida por trabalhos que questionam o papel das flutuações do quaternário na construção dos padrões de diversidade neotropicais (LINARES-PALOMINO et al., 2015; MAYLE et al., 2004; PENNINGTON et al., 2004; WERNECK et al., 2011). Segundo esta linha, as FTSS teriam sido limitadas pelos climas frios das glaciações e pelo conservadorismo de nicho e limitação à dispersão nas interglaciações, características já existentes no Neogeno. Assim, os climas frios representariam uma barreira à expansão nas glaciações, enquanto as características evolutivas seriam um impedimento à expansão do domínio pelas biotas adjacentes nos intervalos de climas úmidos e quentes (PENNINGTON et al., 2009; PENNINGTON; LAVIN, 2016; WERNECK et al., 2011). Essa proposta ganhou força em decorrência de evidências de relativa estabilidade dos núcleos durante a última glaciação (VIEIRA et al., 2015; WERNECK et al., 2011) e do reconhecimento da estabilidade ecológica ao longo do processo evolutivo como fator crucial para os padrões de diversidade neotropicais (PENNINGTON et al., 2010; PENNINGTON; LAVIN, 2016; WEBB, 2002). Porém, em tais trabalhos o domínio é abordado como uma unidade homogênea, o que pode implicar perdas de informações e interpretações equivocadas, considerando as pronunciadas diferenças entre Caatinga do Cristalino e Caatinga de Areia (CARDOSO; QUEIROZ, 2007; MORO et al., 2016; QUEIROZ, 2006; SANTOS et al., 2012).

### **2.3 Solo e comportamento da vegetação**

Os padrões mundiais de distribuição da vegetação estão diretamente associados à fatores ambientais que determinam em conjunto as características de habitat para as espécies após a colonização (KRISHNADAS; KUMAR; COMITA, 2016; SIEFERT et al., 2012; VLEMINCKX et al., 2015). A influência dos fatores abióticos em padrões ecológicos é

diretamente condicionada pela escala espacial, com características climáticas como precipitação, temperatura e estacionalidade sendo principalmente influentes em escalas amplas, enquanto atributos edáficos são mais relevantes em escala menor onde a estruturação espacial não é perceptível (KRISHNADAS; KUMAR; COMITA, 2016; LEVIN, 1992; SIEFERT et al., 2012; VLEMINCKX et al., 2015). Contudo, a influência de atributos edáficos em padrões macro ecológicos tem sido cada vez mais reconhecida, sendo essencial junto ao clima para a caracterização de domínios e biomas (ARRUDA et al., 2017; MOGNI; OAKLEY; PRADO, 2015; NEVES et al., 2017; OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995; QUEIROZ, 2006). Somada à limitação geográfica à dispersão e interações bióticas, estas condições e recursos oriundos dos atributos ambientais vão determinar a ocorrência e o comportamento das espécies nos locais, com sua variação espacial condicionando assim os padrões vegetacionais (BARRACLOUGH, 2015; CADOTTE; TUCKER, 2017; CONRADI; TEMPERTON; KOLLMANN, 2017; HART; MARSHALL; 2013; MÅREN et al., 2018; MUNOZ.; RAMESH; COUTERON, 2014;).

A relação entre atributos edáficos e vegetação está associada à diversos processos ecológicos pelos quais condições e recursos entram em contato com as comunidades vegetais e podem influenciar suas características (MEINDERS; VAN BREEMEN, 2005; PAUSAS; AUSTIN, 2001; PUTTEN et al., 2016). O solo é a estrutura base para fatores essenciais à sobrevivência e crescimento como disponibilidade de água e nutrientes, assim como a outros possivelmente danosos como presença de elementos tóxicos e de pH ácido (CHAPIN III et al., 2009; PAUSAS; AUSTIN, 2001; WANG et al., 2017;). A interação destes agentes com as comunidades tem resultados nas suas características das comunidades por interferir na riqueza, diversidade, biomassa, características funcionais e filogenéticas, produzindo padrões não-aleatórios de composição e estrutura (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017; CADOTTE; TUCKER, 2017; HART; MARSHALL, 2013; HUTCHINGS et al., 2003; LETCHER et al., 2015; LI et al., 2017; PHILLIPS et al., 2003; PINHO et al., 2017). A heterogeneidade espacial destas características edáficas tem sido discutida ainda como um dos principais fatores formadores da diversidade biológica tropical por permitir a existência de uma variedade maior de habitats com diferentes condições e recursos a serem ocupados por espécies de diferentes características ecológicas (CHESSON, 2000; LETCHER et al., 2015; LI et al., 2017). Com uma gama maior de habitats disponíveis, as chances de não-complementariedade de nichos são aumentadas, impulsionando a coexistência local e permitindo uma maior substituição de espécies em curta escala (HUTCHINGS et al., 2003; JOHN et al., 2007; NADEAU; SULLIVAN, 2015).

Em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, foco deste estudo, atributos edáficos têm papel de destaque, sendo responsável inclusive por manchas disjuntas em outros domínios (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995; PRADO; GIBBS, 1993). Nestes locais os solos são comumente de pH pouco ácido, com pequenas concentrações de alumínio e elevados teores de nutrientes, atributos essenciais junto aos atributos climáticos para sua diferenciação em relação à outras formações (DRYFLOR, 2016; OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995; PENNINGTON et al., 2009; PRADO; GIBBS, 1993). Fatores edáficos são relevantes em tais formações também por estarem associados à disponibilidade hídrica, influenciando por consequência padrões de crescimento em biomassa, estratégias de sobrevivência e processos sucessionais (ARRUDA et al., 2013; BECKNELL; POWERS, 2014; CASTELLANOS-CASTRO; NEWTON, 2015; CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006; MARKESTEIJN et al., 2010; PEÑA-CLAROS et al., 2012).

Embora alguns trabalhos atribuam características ecológicas internas das FTSS ao fator substrato de forma genérica, ainda é pouco conhecido quais atributos edáficos são preponderantes na diferenciação das comunidades (COSTA et al., 2015; MORO et al., 2016; PINHEIRO et al., 2010; QUEIROZ, 2006; ROCHA et al., 2004; SANTOS et al., 2012; SILVA; ARAÚJO; FERRAZ, 2009). Também é escasso o conhecimento a respeito das relações estruturais entre as comunidades em diferentes condições edáficas, bem como de seu comportamento temporal, com alguns poucos trabalhos realizados (APGAUA et al., 2014; FARIAS et al., 2016; MENINO et al., 2015). A construção deste conhecimento assume caráter de urgência também pelo atual estado de elevada degradação e baixa conservação comum às FTSS, sobretudo ao domínio das Caatingas (BEUCHLE et al., 2015; MMA, 2017). A necessidade de construção do conhecimento neste sentido é ainda motivada pelos atuais cenários de modificações climáticas de origem antropogênica na direção de aumento da temperatura e redução da precipitação, nos quais o conhecimento apropriado sobre o comportamento da vegetação será essencial (ALLEN et al., 2017).

### **3 CONCLUSÃO**

A especificidade dos ambientes internos ao fragmento quanto à florística e estrutura, em associação com atributos edáficos e ambientais, demonstrou a heterogeneidade edáficas em microescala como agente potencializador da diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Fatores biogeográficos como a origem da diferenciação das unidades florísticas no domínio de estudo também podem influenciado o resultado encontrado.

## REFERÊNCIAS

- AB'SÁBER, A. **O domínio morfoclimático semiárido das caatingas brasileiras**. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, 1974.
- AB'SABER, A. N. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. **Paleoclimas**, São Paulo, n. 3, p. 1-19, 1977.
- AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ALLEN, K. et al. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, vol. 12, n. 2, p. 023001, 2017.
- APGAUA, D. M. G. et al. Floristic variation within seasonally dry tropical forests of the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its conservation implications. **International Forestry Review**, vol. 17, n. S2, p. 33-44, 2015.
- APGAUA, D. M. G. et al. Beta-diversity in seasonally dry tropical forests (SDTF) in the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, vol. 23, n. 1, p. 217–232, jan. 2014.
- ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R.; SHEPHERD, G. J. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. **Revista Brasileira de Biologia. Instituto Internacional de Ecologia**, vol. 59, n. 4, p. 663-678, 1999.
- ARRUDA, D. M. et al. Phytogeographical patterns of dry forests sensu stricto in northern Minas Gerais State, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, vol. 85, n. 2, p. 623-634, jun. 2013.
- ARRUDA, D. M. et al. Combining climatic and soil properties better predicts covers of Brazilian biomes. **The Science of Nature**, v. 104, n. 3-4, p. 32, 2017.
- BARRACLOUGH, T. G. How do species interactions affect evolutionary dynamics across whole communities?. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, p. 25-48, 2015.
- BECKNELL, J.; POWERS, J. S. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 44, n. 6, p. 604-613, 2014.
- BEUCHLE, R. et al. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. **Applied Geography**, vol. 58, p. 116-127, mar. 2015.
- BROWN, K. S.; AB'SABER, A. N. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. **Paleoclimas**, vol. 5, p. 1-30, 1979.

BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Ed) **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, 1995.

CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n.6, p. 429-437, 2017.

CAETANO, S. et al. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: Inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). **Molecular Ecology**, vol. 17, n. 13, p. 3147–3159, 2008.

CAILLEUX, A.; TRICART, J. Zonas fitogeográficas e morfoclimáticas do quaternário no Brasil. **Notícia Geomorfológica, Campinas**, vol. 2, p. 12-17, 1959.

CARDOSO, D. B. O. S.; QUEIROZ, L. P. de. Diversidade de Leguminosae nas Caatingas de Tucano, Bahia: implicações para a fitogeografia do semi-árido do Nordeste do Brasil. **Rodriguésia**, vol. 58, n. 2, p. 379–391, 2007.

CARDOSO, D. B. O. S.; QUEIROZ, L.P. Caatinga no contexto de uma metacomunidade: evidências da biogeografia, padrões filogenéticos e abundância de espécies em Leguminosae. In: CARVALHO C.J.B. & ALMEIDA E.A.B. (Eds.). **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Roca, 2011. p.241-260.

CASTELLANOS-CASTRO, C.; NEWTON, A. C. Environmental heterogeneity influences successional trajectories in Colombian seasonally dry tropical forests. **Biotropica**, vol. 47, n. 6, p. 660-671, 2015.

CECCON, E.; HUANTE, P.; RINCÓN, E. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 2, p. 305-312, 2006.

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

CONRADI, T.; TEMPERTON, V. M.; KOLLMANN, J. Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. **Oikos**, v. 127, n. 8, p. 1134–1141, 2017.

COSTA, G. M. et al. Variações locais na riqueza florística em duas ecorregiões de caatinga. **Rodriguésia**, vol. 66, n. 3, p. 685-709, 2015.

DEXTER, K. G. et al. Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. **International Forestry Review**, vol. 17, n. S2, p. 10-32, 2015.

DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, vol. 353, n. 6306, p. 1383-1387, sep. 2016.

FARIAS, S. G. G. et al. Fisionomia e estrutura de vegetação de caatinga em diferentes ambientes em Serra Talhada--Pernambuco. **Ciencia Florestal**, vol. 26, n. 2, p. 435-449, jun. 2016.

FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, vol. 15, n. 1, p. 97-108, jan. 1988.

GIULIETTI A. M.; CONCEIÇÃO A.; QUEIROZ L. P. (eds.). **Diversidade e caracterização das fanerógamas do Semi-árido brasileiro**. Recife: Instituto do Milênio do Semiárido e Associação Plantas do Nordeste, 2006.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, vol. 165, n. 3889, p. 131-137, july 1969.

HART, S. P.; MARSHALL, D. J. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. **Ecology**, v. 94, n. 12, p. 2719-2731, 2013.

HUTCHINGS, M. J.; JOHN, E. A.; WIJESINGHE, D. K. Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. **Ecology**, v. 84, n. 9, p. 2322-2334, 2003.

JANZEN, D. H. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. In: WILSON E.O. (Ed) **Biodiversity**, Washington, DC: The National Academies Press, 1988. cap. 14, p. 130-137.

JOHN, R. et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 3, p. 864-869, 2007.

KRISHNADAS, M.; KUMAR, A.; COMITA, L. S. Environmental gradients structure tropical tree assemblages at the regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1117-1128, 2016.

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.

LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.

LI, Y. et al. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. **Journal of Ecology**, 2017

LINARES-PALOMINO, R.; AYBAR, D.; MORALES RUIZ, E. J. Floristics of neotropical seasonally dry forests: A perspective from complete vascular plant inventories. **Phytocoenologia**, vol. 45, n. 3, p. 251-267, nov. 2015.

MAYLE, F. E. et al. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, vol. 359, n. 1443, p. 499-514, mar. 2004.

MÅREN, I. E. et al. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. **Ecology**, vol. 99 n. 1, p.148-157, 2018.

MARKESTEIJN, L. et al. Seasonal variation in soil and plant water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 5, p. 497-508, 2010.

MENINO, G. C. O. et al. Florística e estrutura de florestas tropicais sazonalmente secas. **Cerne**, vol. 21, n. 2, p. 277–291, 2015.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, vol. 33, n. 3, p. 491–505, feb. 2006.

MMA - MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Caatinga**. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/biomas/caatinga>>. Acesso em: 18 de julho de 2017.

MOGNI, V. Y.; OAKLEY, L. J.; PRADO, D. E. The Distribution of Woody Legumes in Neotropical Dry Forests: the Pleistocene Arc Theory 20 Years on. **Edinburgh Journal of Botany**, vol. 72, n. 1, p. 35–60, mar. 2015.

MORO, M. F. et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, vol. 160, n. 1, p. 1-118, 2014.

MORO, M. F. et al. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **PLoS One**, vol. 10, n. 3, p. e0119166, mar. 2015.

MORO, M. F. et al. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, vol. 82, n. 2, p. 91-148, june 2016.

MUNOZ, F.; RAMESH, B. R.; COUTERON, P. How do habitat filtering and niche conservatism affect community composition at different taxonomic resolutions?. **Ecology**, v. 95, n. 8, p. 2179-2191, 2014.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual review of ecology and systematics**, vol. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.

NADEAU, M. B.; SULLIVAN, T. P. Relationships between plant biodiversity and soil fertility in a mature tropical forest, Costa Rica. **International Journal of Forestry Research**, v. 2015, 2015.

NEVES, D. M. et al. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. **Journal of Biogeography**, vol. 42, n. 8, p. 1566-1576, aug. 2015.

NEVES, D. M. et al. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. **Diversity and Distributions**, v. 23, n. 8, p. 898-909, 2017

NIMER, E. Climatologia da Região Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira Geografia**, vol. 34, n. 2, p. 3–136, 1972.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 141-194, 1995.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; JARENKOW, J. A.; RODAL, M. J. N. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In: PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. (eds.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. Boca Raton: CRC Press, 2006. Cap. 7, p. 151-184.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Stability structures tropical woody plant diversity more than seasonality: insights into the ecology of high legume-succulent-plant biodiversity. **South African Journal of Botany**, vol. 89, p. 42-57, nov. 2013.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, vol. 51, n. 11, p. 933-938, nov. 2001.

PEÑA-CLAROS, M. et al. Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. **Biotropica**, v. 44, n. 3, p. 276-283, 2012.

PENNINGTON, R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, vol. 27, n. 2, p. 261-273, mar. 2000.

PENNINGTON, R. T. et al. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, vol. 359, n. 1443, p. 515-538, mar. 2004.

PENNINGTON, R. T.; RICHARDSON, J. E.; LAVIN, M. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. **New Phytologist**, vol. 172, n. 4, p. 605-616, dec. 2006

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**, vol. 40, p. 437-457, dec. 2009.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M. The contrasting nature of woody plant species in different neotropical forest biomes reflects differences in ecological stability. **New Phytologist**, vol. 210, n. 1, p. 25-37, apr. 2016.

PINHEIRO, K.; RODAL, M. J. N.; ALVES, M. Floristic composition of different soil types in a Semi-Arid region of Brazil. **Revista Caatinga**, Mossoró, vol. 23, n. 2, p. 68-77, abr.-jun., 2010.

PRADO, D. E. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinburgh Journal of Botany**, vol. 57, n. 3, p. 437-461, nov. 2000.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Vol. 80, N. 4, p. 902-927, 1993.

PRANCE, G. T. Phylogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. **Acta Amazonica**, vol. 3, n. 3, p. 5-26, 1973.

QUEIROZ, L.P. The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. (eds.). **Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. Boca Raton: CRC Press, 2006. cap. 6, p. 113-149.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. **Annals of Botany**, vol. 80, n. 3, p. 223–230, sep. 1997.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, vol. 97, n. 6, p. 1583–1592, june 2016.

RIZZINI, C. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. 2 ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições, 1997.

ROA-FUENTES, L. L.; TEMPLER, P. H.; CAMPO, J. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. **Oecologia**, vol. 179, n. 2, p. 585–597, oct. 2015.

ROCHA, P. L. B. da; QUEIROZ, L. P. de; PIRANI, J. R. Plant species and habitat structure in a sand dune field in the Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring an endemic biota. **Revista Brasileira de Botânica**, vol. 27, n. 4, p. 739–755, out. -dez. 2004.

RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V; THOMAS, W. W. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? **Brazilian Journal of Biology**, vol. 68, n. 3, p. 467–475, aug. 2008.

RODAL, M. J. N.; NASCIMENTO, L. M. The arboreal component of a dry forest in Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, vol. 66, n. 2A, p. 479-491, 2006.

RODRIGUES, M. T. Herpetofauna da caatinga. In: LEAL I. R.; TABARELLI M.; SILVA J. M. C da. **Ecologia e conservação da Caatinga**, Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. cap. 4, p. 181-236.

RODRIGUES, P. M. S. et al. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. **Brazilian Journal of Biology**, vol. 75, n. 3, p. 679–684, aug. 2015.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK, S H.; MOONEY, H A.; MEDINA, E. (Ed) **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, 1995. Chap. 3, p. 35-63.

SANTOS, R. M. **Identidade e relações florísticas da caatinga arbórea do norte de Minas Gerais e sudeste da Bahia**. 2009. 118 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

SANTOS, R. M. dos et al. Riqueza e similaridade florística de oito remanescentes florestais no norte de Minas Gerais, Brasil. **Revista Árvore**, vol. 31, n. 1, p. 135–144, jan.-fev.2007.

SANTOS, R. M. et al. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. **Ecology and Evolution**, vol. 2, n. 2, p. 409-428, feb. 2012.

SÄRKINEN, T. et al. Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. **BMC Ecology**, vol. 11, n. 1, p. 27, nov. 2011.

SARMIENTO, G. The Dry Plant Formations of South America and Their Floristic Connections. **Journal of Biogeography**, vol. 2, n. 4, p. 233, dec. 1975.

SIEFERT, A. et al. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 5, p. 942-951, 2012.

SILVA, K. A.; ARAÚJO, E. D. L.; FERRAZ, E. M. N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, vol. 23, n. 1, p. 100–110, jan.-mar. 2009.

SUNDERLAND, T. et al. Global dry forests: a prologue. **International Forestry Review**, vol. 17, n. S2, p. 1–9, 2015

TRICART, J. As zonas morfoclimáticas do nordeste brasileiro. **Notícia Geomorfologica**, vol. 3, p. 17–25, 1961.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. (eds). **Ecorregiões: Propostas para o bioma Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, 2002.

VIEIRA, F. A. et al. Holocene southward expansion in seasonally dry tropical forests in South America: phylogeography of *Ficus bonijesulapensis* (Moraceae). **Botanical journal of the Linnean Society**, vol. 177, n. 2, p. 189-201, feb. 2015.

VLEMINCKX, J. et al. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. **Journal of vegetation science**, v. 26, n. 1, p. 134-144, 2015.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, vol. 33, n. 1, p. 475–505, 2002.

WERNECK, F. P. et al. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 20, n. 2, p. 272–288, mar. 2011.

WERNECK, F. P. et al. Deep diversification and long-term persistence in the south american “dry diagonal”: Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. **Evolution**, vol. 66, n. 10, p. 3014–3034, oct. 2012.

## SEGUNDA PARTE- ARTIGOS

### ARTIGO 1- HETEROGENEIDADE EDÁFICA EM MICROESCALA COMO POTENCIALIZADOR DE COMPLEXIDADE FLORÍSTICO-ESTRUTURAL EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS

Artigo a ser submetido à revista *Ecological Research*

#### Resumo

Nosso trabalho teve como objetivo testar a hipótese de que a edáfica em microescala tem um papel diferenciador de comunidades e atua como potencializador de diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Para isso, avaliamos a relação entre variações edáficas de microescala e padrões florístico-estruturais de comunidades arbóreas em um fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca localizada no extremo sul do domínio das Caatingas. Os dados vegetação e solo foram obtidos por 27 unidades amostrais de 400 m<sup>2</sup> (20x20), dentro das quais mensuramos e identificamos em nível de espécie todos os indivíduos arbóreos com Circunferência a Altura do Peito (CAP) maior ou igual à 10,1 cm e coletamos amostras compostas de solo. Identificamos três ambientes no fragmento, os quais comparamos com relação às atributos químicos e físicos do solo, bem como à composição e estrutura de suas comunidades. Os ambientes se relacionaram de forma distinta quanto às características do solo e das comunidades, com a diferenciação florístico-estrutural respondendo a características edáficas e ambientais dos três ambientes. Cada um deles apresentou um conjunto particular de espécies e características estruturais em resposta às suas condições ambientais específicas. Foi observada ainda uma possível relação entre a associação de espécies aos habitats e a histórica biogeográfica do domínio das Caatingas, com a presença de espécies de Caatinga de Areia não esperadas para a região. Os resultados confirmaram a hipótese proposta, com a floresta de estudo apresentando complexidade florística-estrutural em microescala associada à heterogeneidade edáfica, que atua como fator importante também para a diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

**Palavras-chave:** domínio das Caatingas; variáveis edáficas; perfilhamento.

#### Abstract

Our work aimed to test the hypothesis that soil microscale heterogeneity is a communities driver and acts as diversity potentiator of Seasonally Dry Tropical Forests. For this we evaluated the

relationship between microscale edaphic variations and floristic-structural patterns of tree communities in a Seasonally Dry Tropical Forest fragment located in the Caatinga domain southern end. The vegetation and soil data were obtained by 27 sample units of 400 m<sup>2</sup> (20x20 m), within which we measured and identified at the species level all arboreal individuals with Circumference at the Breast Height (CBH) greater or equal to 10.1 cm and collected soil samples. We identified three environments in the fragment, which we compared in relation to the soil chemical and physical attributes, as well as to the communities composition and structure. The environments were related in a different way to the soil and communities characteristics, with the floristic-structural differentiation responding to the edaphic and environmental characteristics of the three environments. Each one presented a particular set of species and structural characteristics in response to their specific environmental conditions. It was also observed a possible relation between the species-habitat association and the Caatinga domain biogeographic history, with the presence of Sedimentary species not expected for the region. The results confirmed the proposed hypothesis, with the study forest presenting microscale floristic-structural complexity related to soil heterogeneity, which also acts as an important factor for the seasonally dry tropical forests diversity.

**Key-words:** Caatinga domain; edaphic variables; sprouting.

## **Introdução**

A relação entre fatores ambientais e padrões de diversidade é tema central na ecologia, onde diferentes agentes abióticos influenciam (Esquivel-Muelbert et al. 2017; Scluter and Pennell 2017) e são influenciados (Bonan 2008; Van Nuland et al. 2016) por agentes bióticos em diferentes escalas espaciais (Gonzalez et al. 2009; Siefert et al. 2012; Vleminckx et al. 2015) e temporais (Kanagaraj et al. 2011; Pinho et al. 2017). Tais associações são somadas a processos estocásticos (Conradi et al. 2017; Maren et al. 2018) e interações bióticas (Hart and Marshall 2013; Barraclough 2015) que atuam em conjunto na formação das características de comunidades em diferentes contextos (Munoz et al. 2014; Cadotte and Tucker 2017) e na manutenção da diversidade (Chesson 2000).

Especialmente em vegetação, os efeitos de variáveis ambientais em padrões ecológicos são condicionados diretamente por variações de escala (Levin 1992; Siefert et al. 2012). Nesse cenário, variáveis climáticas como precipitação, temperatura e sazonalidade climática seriam influentes em escalas amplas nas quais diferenças significativas entre áreas podem ser reconhecidas, sendo essenciais para padrões macro ecológicos. Já variáveis edáficas e

topográficas seriam relevantes sobretudo em escalas pequenas e diminuiriam sua influência à medida que ocorre estruturação espacial das características ambientais com o aumento da escala (Siefert et al. 2012; Vleminckx et al. 2015; Krishnadas et al. 2016). Apesar disso, a relevância do papel do solo na formação de padrões tropicais de macro escala tem sido cada vez mais reconhecido, com importantes implicações na biogeografia de domínios e de seus conjuntos fisionômicos (Oliveira-Filho and Ratter 1995; Queiroz 2006; Mogni et al. 2015; Neves et al. 2017), sendo assim indissociável do clima na caracterização de biomas (Arruda et al. 2017).

Em microescala, a interação entre vegetação e solo compreende um amplo espectro de processos ecológicos essenciais pelos quais condições e recursos influenciam propriedades das comunidades (Pausas and Austin 2001; Meinders and Van Breemen 2005; Putten et al. 2016). É principalmente por meio dele que ciclos biogeoquímicos e hidrológicos associados a fatores como disponibilidade de água, pH, nutrientes essenciais para o crescimento (N, K, C, P, Mg, Ca, S) e elementos possivelmente tóxicos (Al, Pb, Mn, entre outros) entram em contato com populações vegetais (Pausas and Austin 2001; Chapin III et al. 2009; Wang et al. 2017). A forma como esses e outros diversos atributos edáficos ocorrem e variam em um local condiciona a existência de filtros ecológicos e determina como os recursos podem se tornar disponíveis para a sobrevivência e crescimento vegetal (Hutchings et al. 2003; Hart and Marshall 2013; Cadotte and Tucker 2017). As implicações são a seleção de espécies do *pool* regional e de seus padrões de estabelecimento e crescimento, além de influência no processo de sucessão e na formação das diversidades funcional e filogenética através da seleção de traços e linhagens específicas (Phillips et al. 2003; Letcher et al. 2015; Bagousse-Pinguet et al. 2017; Li et al. 2017; Pinho et al. 2017).

Embora seja bem conhecida para florestas tropicais úmidas (Sollins 1998; Bohlman et al. 2008; Vleminckx et al. 2015), a participação de atributos edáficos nos padrões vegetacionais de microescala foi pouco trabalhada em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (Pennington et al. 2000). Esse fator é reconhecido como um dos principais atributos caracterizadores dessas formações, juntamente à sazonalidade climática e à deciduidade (Prado and Gibbs 1993; Pennington et al. 2000), sendo inclusive responsáveis por manchas de Floresta Estacional Decidual associadas às FTSS localizadas em meio aos outros domínios fitogeográficos (Prado and Gibbs 1993; Oliveira-Filho and Ratter 1995; DRYFLOR 2016). O solo também tem sua relevância em padrões fitogeográficos internos aos diversos núcleos, como é o caso do domínio brasileiro das Caatingas, que tem sua principal distinção atribuída à

diferenciação entre solos cristalinos e arenosos supostamente ocorrida no início do quaternário por um evento de pediplanação (Queiroz 2006; Santos et al. 2012; Moro et al. 2016).

Tratando-se de padrões internos a comunidades de FTSS, atributos edáficos têm sido apontados como relevantes entre os trabalhos realizados sob essa perspectiva por estar associado à disponibilidade hídrica, que é o principal fator limitante nesse tipo de floresta (Markesteijn et al. 2010; Peña-claros et al. 2012; Arruda et al. 2013; Apgaua et al. 2014; Apgaua et al. 2015; Castellanos-Castro and Newton 2015). Ele é apontado também com decisivo para o processo de sucessão por atuar no estabelecimento e crescimento de espécies, selecionando características como a adoção de perfilhamento e outros traços de resistência a condições ambientais (Ceccon et al. 2006; Becknell and Powers 2014; Castellanos-Castro and Newton 2015). Porém, perguntas já bastante discutidas para outras formações permanecem em aberto para as FTSS, tais como a relação entre heterogeneidade edáfica e atributos das comunidades como dominância, biomassa e diversidade taxonômica, funcional e filogenética (Huston 1980; Harms et al. 2001; John et al. 2007; Sander and Wardell-Johnson 2011; Letcher et al. 2015; Nadeau and Sullivan 2015).

Além da carência de conhecimento básico, a necessidade de estudos que abordem as FTSS e condições edáficas em microescala também é motivada pelo elevado nível de degradação de tais formações, além da pouca contemplação por unidades de conservação e reconhecimento de sua importância na manutenção de serviços ambientais (Miles et al. 2006; Santos et al. 2011; Sunderland et al. 2015; DRYFLOR 2016). A possível importância das FTSS em cenários de mudanças climáticas aparece como uma motivação adicional, considerando previsões globais de aumento da aridez e estacionalidade (IPCC 2014) e a importância do solo nos processos ecológicos e conseqüentemente nas respostas das florestas (Santos et al. 2014; Allen et al. 2017). A construção de conhecimento a respeito desta relação entre heterogeneidade edáfica e vegetação também é importante para projetos de restauração ecológica de ecossistemas, que podem ter sua efetividade aumentada com o conhecimento de condições adequadas para determinadas espécies e estágios sucessionais (Ceccon et al. 2006; Castellanos-Castro and Newton et al. 2015; Pinho et al. 2017). Assim, nosso objetivo foi avaliar a relação entre padrões florístico-estruturais de comunidades arbóreas e variações edáficas de microescala em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Partimos da hipótese que a heterogeneidade edáfica em microescala tem um papel diferenciador de comunidades e atua como potencializador de diversidade em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas.

## Material e Métodos

A área de estudo consiste em um fragmento florestal de 70 ha no município de Juvenília, Norte de Minas Gerais, Brasil (44° 4'28.31"W; 14°27'51.10"S) (Figura 1). O município se encontra em uma região com clima classificado como Aw/As (tropical de inverno seco), com precipitação média anual de 868 mm e temperatura média mensal de 23°C. O relevo é plano a suavemente ondulado e a altitude média é de 445 m. O fragmento consiste de uma Floresta Estacional Decidual do domínio das Caatingas, estando localizada em uma região de encontro com o domínio dos Cerrado e com proximidade ao Domínio Atlântico (Santos et al. 2012). O fragmento se encontra inserido em uma topossequência com três ambientes identificáveis: Floresta baixa inundável (FBIN), próxima aos locais mais baixos da paisagem e sujeitos à inundação por cursos d'água intermitentes; Floresta Baixa Não Inundável (FBNIN), em pontos intermediários do fragmento não sujeitos à inundação; e Floresta Alta (FA), ocorrente nos pontos mais altos do fragmento.



**Figura 1.** Localização da região de estudo na América do Sul e no Brasil, assim como sua proximidade com os domínios fitogeográficos brasileiros.

Nós alocamos 27 unidades amostrais de 400 m<sup>2</sup> (20x20 m) no fragmento, dispostas de forma não contígua e divididas igualmente entre os três ambientes identificados, nove em cada uma. Dentro de cada unidade, todos os indivíduos arbóreos com CAP (Circunferência à Altura do Peito)  $\geq 10,1$  cm foram mensurados e identificados em nível de espécie. Indivíduos com múltiplos fustes foram incluídos na amostragem quando a raiz da soma dos quadrados das circunferências atingiu o critério de inclusão individual (Scolforo and Melo 1997). Com relação à identificação, adotamos a APG III (THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2009) para

famílias e o banco de dados NeoTropTree (Oliveira-Filho 2014) para espécies e correção de sinonímias botânicas.

A amostragem do solo no fragmento consistiu na coleta de amostras superficiais de 0,5 litros a 10 cm de profundidade em três pontos de cada unidade amostral para formarem amostras compostas. Cada amostra composta foi armazenada em saco plástico e enviada ao Laboratório de Análises de Solos da Universidade Federal de Lavras. Foram analisadas as seguintes variáveis: pH em água; teores de Potássio (K), Fósforo (P), Sódio (Na), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Alumínio (Al) e Matéria Orgânica (MO); Acidez Potencial (H+Al); Soma de Bases (Sb); CTC efetiva (t); CTC a pH 7,0 (T); Saturação por Bases (V); saturação por alumínio (m); e proporções de Areia, Silte e Argila.

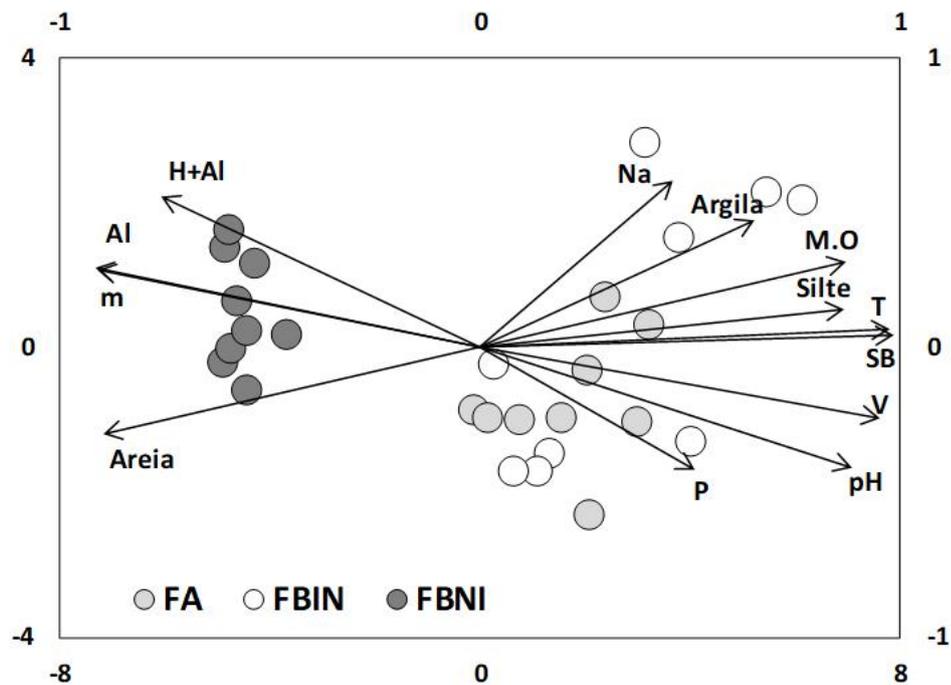
Inicialmente avaliamos se os ambientes se diferenciam significativamente quanto a cada uma das variáveis edáficas. Para isso utilizamos Análise de Variância seguindo de Tukey para variáveis paramétricas e Kruskal-Wallis e Teste de Dunn para variáveis não paramétricas (Miller 1981). Testamos a distribuição de resíduos através de Shapiro Wilk (Royston 1982) e a homocedasticidade através de Teste de Levene (Royston 1982). Para todas as análises foi admitido 5% como nível de significância. Em seguida realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Jolliffe and Cadima 2016) com o objetivo de ordenar as unidades amostrais com relação aos atributos edáficos, identificar a existência de gradientes e averiguar através dos *loadings* quais as variáveis mais explicativas.

Para avaliar as relações estruturais, primeiro avaliamos a existência de diferenças entre os três ambientes quanto à densidade de indivíduos (ind/ha), perfilhamento (fustes/ha) e área basal (m<sup>2</sup>/ha) por análise de Variância seguida de Tukey, partindo dos resultados do teste de Shapiro Wilk (Royston 1982) e do teste de Levene (Royston 1982). Em seguida comparamos a riqueza entre ambientes através de rarefação, utilizando indivíduos como medida de intensidade amostral (Chiarucci et al. 2008). Obtivemos ainda o Valor de Importância Fitossociológica (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974) para as espécies em cada ambiente, calculado por meio de suas representatividades nas comunidades quanto à densidade de indivíduos, área basal e frequência em unidades amostrais, comparando ainda as espécies mais dominantes em cada ambiente. Para as comparações florísticas, avaliamos o compartilhamento de espécies entre ambientes, avaliando sua especificidade quanto à composição. Realizamos ainda um Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) (Gotelli and Ellison 2011) utilizando Bray-Curtis como medida de distância, seguido de um teste Permutacional de Resposta Múltipla (MRPP) (Mielke and Berry 2001) para avaliar diferenças significativas nas

comparações par-a-par entre ambientes, adotando 5% como nível de significância. Por fim, obtivemos a similaridade de Jaccard entre unidades amostrais e a particionamos nos componentes de diversidade beta *Turnover* (substituição de espécies propriamente dita) e *Nestedness* (aninhamento) (Baselga 2010), com o intuito de averiguar qual componente é mais significativo nas comparações par-a-par entre ambientes. Todas as análises foram realizadas no programa R Studio v. 3.3.1 (2016), utilizando o seu *default* e os pacotes “vegan” (Oksanen et al. 2017) e “betapart” (Baselga et al. 2013).

## Resultados

Nas comparações individuais de variáveis (Tab. 1) os ambientes Floresta Alta (FA) e Floresta Baixa Inundável (FBIN) apresentaram maiores médias para atributos relacionados à fertilidade, enquanto a Floresta Baixa Não Inundável foi superior em atributos relacionados à acidez e à areia (Tab. 1). Os ambientes foram diferentes quanto à 16 dos 18 atributos edáficos avaliados (Tab. 1), não se diferenciando somente com relação aos teores de Sódio (Na) e Fósforo remanescente (P-rem). Foi encontrado resultado similar pela comparação conjunta pela Análise de Componentes Principais (Fig. 3), em que houve a ordenação em um grupo à direita contendo as unidades amostrais da FA e FBIN positivamente associadas à fertilidade e outro à esquerda contendo as unidades da FBNIN associadas à acidez de solo e maior quantidade de areia. Assim, os solos das duas extremidades da topossequência (Floresta Alta e Floresta Baixa Inundável) apresentam-se como unidades férteis similares entre si e diferentes do ponto intermediário mais arenoso e de maior acidez. Embora existam diferenças quanto à quantidade de areia, todas os três ambientes apresentam elevadas quantidades em relação às frações argila e silte que as classificam como sendo acentuadamente arenosas.



**Figura 2:** Análise de Componentes Principais (PCA) para os atributos edáficos das unidades amostrais da Floresta Tropical Sazonalmente Seca no norte de Minas Gerais, Brasil. Proporção de variação explicada pelos 2 eixos em conjunto: 71,5%. Nota: FA: Floresta Alta; FBIN: Floresta Baixa Inundável; FBNIN: Floresta Baixa Não Inundável.

**Tabela 1:** Média e Desvio-padrão dos atributos edáficas em cada um dos ambientes identificados na topossequência no fragmento de Floresta Tropical Sazonalmente Seca.

	FA	FBNIN	FBIN
<b>pH</b>	6,51 ± 0,27 <b>A</b>	4,87 ± 0,17 <b>B</b>	6,34 ± 0,40 <b>A</b>
<b>K</b> (mg/cm <sup>3</sup> )	85,31 ± 17,21 <b>A</b>	28,44 ± 3,41 <b>B</b>	115,28 ± 27,22 <b>A</b>
<b>P</b> (mg/cm <sup>3</sup> )	14,61 ± 15,28 <b>A</b>	2,79 ± 0,74 <b>B</b>	12,63 ± 5,47 <b>A</b>
<b>Na</b> (mg/cm <sup>3</sup> )	1,94 ± 0,98 <b>A</b>	1,45 ± 2,11 <b>A</b>	2,44 ± 1,63 <b>A</b>
<b>Ca</b> (cmol/dm <sup>3</sup> )	5,21 ± 1,79 <b>A</b>	0,43 ± 0,17 <b>B</b>	6,34 ± 2,38 <b>A</b>
<b>Mg</b> (cmol/dm <sup>3</sup> )	0,83 ± 0,15 <b>A</b>	0,11 ± 0,01 <b>B</b>	0,82 ± 0,23 <b>A</b>
<b>Al</b> (cmol/dm <sup>3</sup> )	0,04 ± 0,05 <b>B</b>	0,78 ± 0,19 <b>A</b>	0,03 ± 0,05 <b>B</b>
<b>H+Al</b> (cmol/dm <sup>3</sup> )	1,52 ± 0,27 <b>B</b>	2,95 ± 0,43 <b>A</b>	1,76 ± 0,51 <b>B</b>
<b>SB</b> (cmolc/dm <sup>3</sup> )	6,26 ± 1,87 <b>A</b>	0,61 ± 0,18 <b>B</b>	7,46 ± 2,66 <b>A</b>
<b>t</b> (cmolc/dm <sup>3</sup> )	6,31 ± 1,83 <b>A</b>	1,27 ± 0,29 <b>B</b>	7,51 ± 2,62 <b>A</b>
<b>T</b> (cmolc/dm <sup>3</sup> )	7,74 ± 1,70 <b>A</b>	3,56 ± 0,49 <b>B</b>	9,23 ± 2,71 <b>A</b>
<b>V</b> (%)	79,12 ± 7,52 <b>A</b>	17,03 ± 4,27 <b>B</b>	79,68 ± 7,48 <b>A</b>
<b>M</b> (%)	0,96 ± 1,16 <b>B</b>	56,12 ± 11,12 <b>A</b>	0,69 ± 1,05 <b>B</b>

<b>M.O.</b> (dag/kg)	2,75 ± 0,62 <b>A</b>	1,61 ± 0,29 <b>B</b>	3,81 ± 1,41 <b>A</b>
<b>P-Rem</b> (mg/L)	44,887 ± 4,32 <b>A</b>	43,63 ± 2,39 <b>A</b>	44,73 ± 1,61 <b>A</b>
<b>Argila</b> (dag/kg)	14,55 ± 1,01 <b>A</b>	11 ± 1,5 <b>B</b>	13,89 ± 4,04 <b>AB</b>
<b>Silte</b> (dag/kg)	7,44 ± 0,52 <b>B</b>	3,55 ± 0,53 <b>C</b>	13 ± 2,74 <b>A</b>
<b>Areia</b> (dag/kg)	78 ± 0,71 <b>B</b>	85,44 ± 1,34 <b>A</b>	73,11 ± 6,11 <b>B</b>

**Nota:** FA: Floresta Alta; FBNIN: Floresta Baixa Não Inundável; FBIN: Floresta Baixa Inundável; pH: pH em água; K: Potássio; P: Fósforo; Na: Sódio; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio, Al: Alumínio; M.O.: Matéria Orgânica; H+Al: Acidez Potencial; SB: Soma de Bases; t: CTC efetiva; T: CTC a pH 7,0; V: Saturação por Bases; m: saturação por alumínio; Valores seguidos pelas mesmas letras não se diferenciam significativamente ao nível de 5% pelo Teste Tukey (Paramétricos) ou Teste de Dunn (não paramétricos).

No geral, encontramos 1395 indivíduos pertencentes à 82 espécies, 65 gêneros e 22 famílias botânicas (Apêndice 1). A densidade geral de indivíduos foi de 1291,6 ind/ha, o perfilhamento foi de 2125,92 fustes/ha e a área basal geral de 19,9 m<sup>2</sup>/ha. A diversidade de Shannon-Wiener (H') e a Equabilidade de Pielou (J') para o fragmento em conjunto foram respectivamente de 3,46 nat/ind e 0,76.

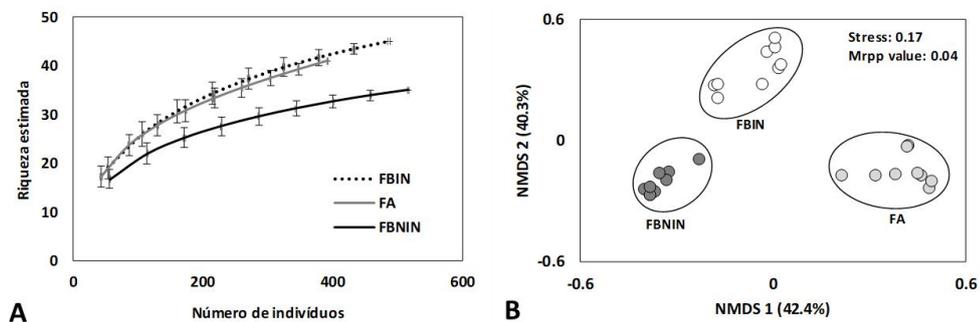
Os ambientes se diferenciam estruturalmente em função da combinação entre variáveis ambientais que compõem a restritividade ambiental do fragmento, com respostas diferentes para atributos distintos. Com relação à Área Basal e riqueza, os ambientes se diferenciaram em compatibilidade com o padrão de fertilidade (Fig. 2; Tab. 1), com as unidades FA e FBIN formando um grupo mais rico e de maior porte, em detrimento da FBNIN (Tab. 2; Fig. 3-A). Embora não apresentem diferenças quanto à densidade de indivíduos, a adoção de perfilhamento foi distinta entre ambientes, com os maiores valores para Floresta Baixa Inundável e Floresta Baixa Não inundável e a menor frequência para Floresta Alta. Os ambientes apresentaram valores próximos de H' e J' (Tab. 2). As espécies dominantes foram diferentes entre os ambientes (Tab. 3), não compartilhando mais de 1 espécie entre as 5 de maior VI, mesmo para unidades com padrões de dominância semelhantes.

**Tabela 2:** Atributos estruturais de densidade de indivíduos (D), Perfilhos (Perf), Área Basal (AB), acompanhados dos respectivos desvios padrões, Riqueza (S), Diversidade de Shannon-Wiener (H') e Equabilidade de Pielou (J') da comunidade arbórea dos ambientes da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo no norte de Minas Gerais, Brasil.

	<b>Floresta Alta</b>	<b>FB inundável</b>	<b>FB não inundável</b>
--	----------------------	---------------------	-------------------------

<b>D (ind/ha)</b>	1088,89 ± 184,61 <b>A</b>	1433,33 ± 129,3 <b>A</b>	1352,78 ± 418,04 <b>A</b>
<b>Perf (fustes/ha)</b>	1541,67 ± 420,75 <b>B</b>	2119,44 ± 563,99 <b>A</b>	2716,67 ± 55,91 <b>A</b>
<b>AB (m<sup>2</sup>/ha)</b>	29,23 ± 5,81 <b>A</b>	11,71 ± 3,76 <b>A</b>	18,93 ± 2,35 <b>B</b>
<b>S</b>	41	35	45
<b>H'</b>	2,69	2,64	2,93
<b>J'</b>	0,73	0,74	0,77

**Nota:** Valores seguidos pelas mesmas letras não se diferenciam significativamente ao nível de 5% pelo Teste Tukey.



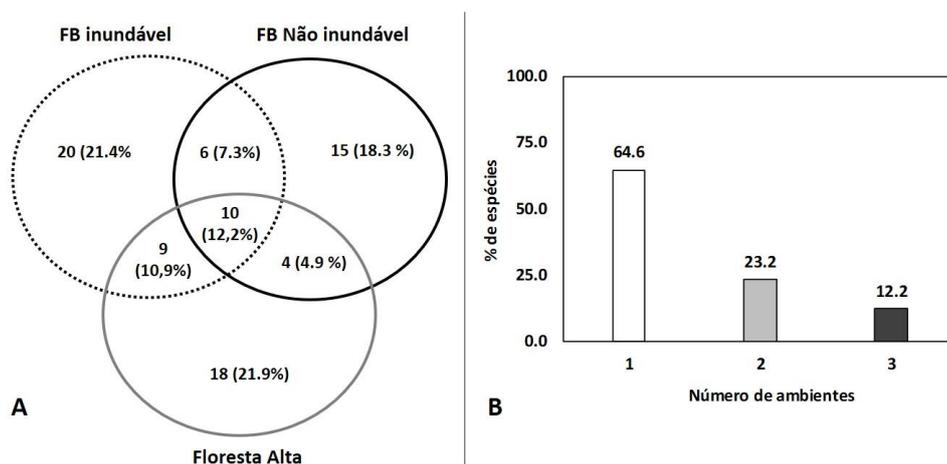
**Figura 3:** Curva de Rarefação (A); Escalonamento Multidimensional Não Métrico (B) para a comunidade arbórea dos três ambientes da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo no norte de Minas Gerais, Brasil. NOTA: FBIN: Floresta Baixa Inundável; FA: Floresta Alta; FBNIN: Floresta Baixa Não Inundável.

**Tabela 3:** Espécies mais representativas quanto ao Valor de Importância (VI) para a comunidade arbórea de cada um dos três ambientes da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo no norte de Minas Gerais, Brasil.

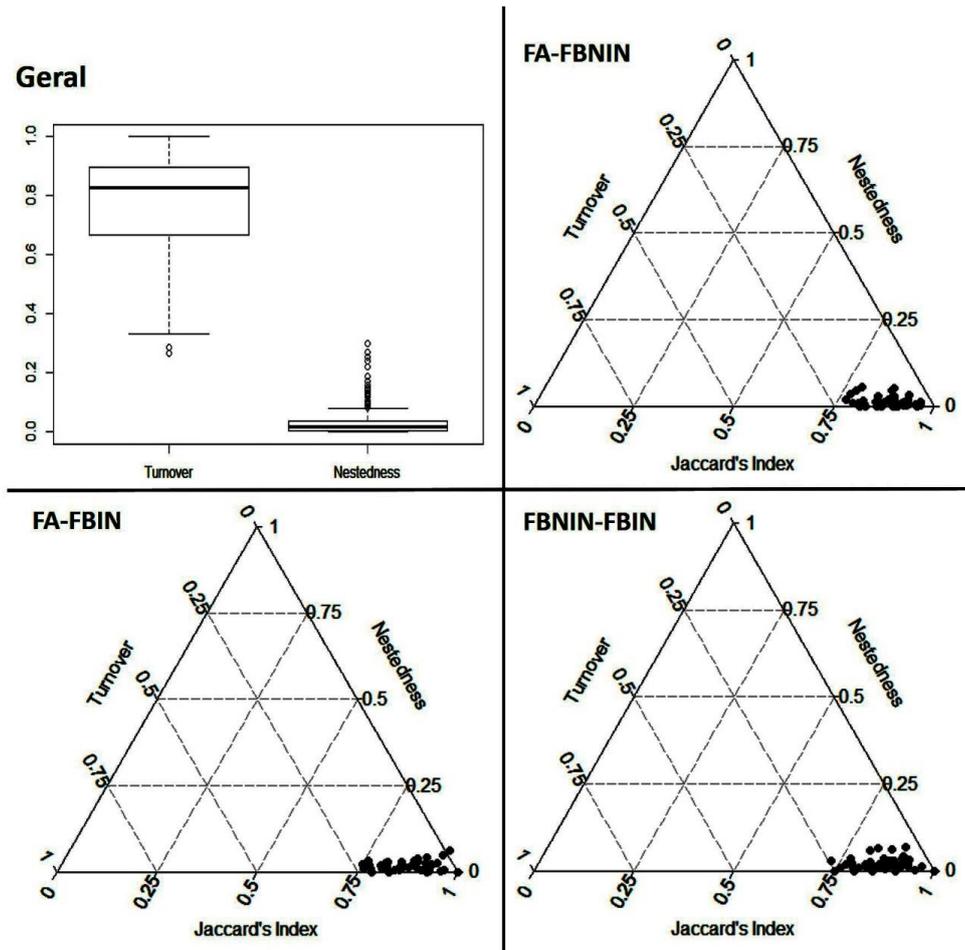
<b>Floresta Alta</b>	<b>VI (%)</b>
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	20.51
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	14.71
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	7.32
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	5.83
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	4.20
<b>Floresta Baixa Não Inundável</b>	<b>VI (%)</b>
<i>Cenostigma gardneriana</i> Tul.	22.73
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Spig.	14.26
<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	11.88

<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	6.33
<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	4.64
<b>Floresta Baixa Inundável</b>	
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	15.93
<i>Pterocarpus zehntneri</i> Harms	12.16
<i>Machaonia brasiliensis</i> (Hoffmanns. ex Humb.) Cham. & Schltdl.	8.01
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	7.75
<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	6.37

As relações florísticas seguiram o encontrado para as espécies dominantes, não respondendo à similaridade edáfica. Os ambientes apresentaram-se como unidades significativamente diferentes quanto à similaridade florística (Fig. 3-B;  $p=0,04$ ), não compartilhando mais que 9 espécies entre pares e apresentando somente 10 espécies (12,2%) de ampla ocorrência (Fig. 4-A). Apresentam assim elevada especificidade florística, com mais de dois terços das espécies ocorrendo somente em um dos ambientes (Fig 4-B). Além disso, para todas as comparações entre ambientes o *turnover* foi mais representativo que o *nestedness* na formação da dissimilaridade (Fig. 5). Assim, embora existam semelhanças estruturais relacionadas à fatores ambientais, cada um dos ambientes é uma comunidade distinta quanto a composição florística.



**Figura 4:** Diagrama de Venn com o compartilhamento de espécies entre ambientes (A); Proporções de espécies ocorrentes em somente um, dois ou nos três ambientes (B) para a comunidade arbórea da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo no norte de Minas Gerais, Brasil.



**Figura 5:** Representação dos valores de Jaccard particionados nos componentes *Turnover* e *Nestedness* para o geral e para as três comparações de similaridade florística da comunidade arbórea entre ambientes da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo no norte de Minas Gerais, Brasil. Nota: FBIN: Floresta Baixa Inundável; FA: Floresta Alta; FBIN: Floresta Baixa Não Inundável.

## Discussão

Nossos resultados confirmam a hipótese proposta, com as variações edáficas de microescala contribuindo para a formação de uma floresta com elevada complexidade florística-estrutural. Os ambientes se relacionam de forma distinta para diferentes atributos estruturais provavelmente em decorrência da ação de estresses e distúrbios ecológicos associados ao solo e à inundaç o do lençol freático. A interaç o desses fatores no espaço e no tempo com o pool de esp cies da regi o, caracterizada como uma zona central de transi o entre dom nios fitogeogrficos, implicou elevada heterogeneidade florística em microescala.

Os ambientes se comportam estruturalmente de maneiras distintas com relação a diferentes atributos estruturais, sugerindo influência diferencial de fatores ambientais. Atributos como biomassa (área basal) e riqueza responderam a diferenciação de fertilidade e textura, com os maiores valores sendo encontrados em locais mais férteis e menos arenosos, a Floresta Alta e Floresta Baixa Inundável. Tratando-se da biomassa, é de se esperar que locais com maior quantidade de nutrientes essenciais tenham o crescimento potencializado (Baker et al. 2009; Becknell and Powers 2014). As plantas são ainda beneficiadas pela maior retenção de água no solo propiciada pela menor quantidade de areia (Jenny 1980; Dawns et al. 2005; Markesteijn et al. 2010), considerando a importância da água na absorção de nutrientes e nos processos ecológicos das FTSS (Pennington et al. 2009; Sunderland et al. 2015; DRYFLOR 2016). Além da influência direta no crescimento, os solos e a disponibilidade hídrica podem atuar ainda na seleção de espécies e traços como presença de associações simbióticas (Lebrija-Trejos et al. 2010; Gurllet-Fleury et al. 2011; XU et al. 2016), associada à maior acumulação de biomassa vegetal. A relação entre biomassa, fertilidade e disponibilidade hídrica é apontada ainda em outros poucos trabalhos realizados com florestas secas (Becknell et al. 2012; Becknell and Powers 2014), em que são apresentadas relações diretas conclusivas entre eles. Assim, espécies das unidades Floresta Alta e Floresta Baixa Inundável teriam mais nutrientes no solo, maiores chances de absorvê-los e tenderiam a ser mais aptas ao acúmulo de biomassa.

A relação positiva entre fertilidade e riqueza encontrada provavelmente se baseia nas diferenças quanto à heterogeneidade dos ambientes resultante da combinação entre fertilidade e maior retenção de água (menos areia) nos ambientes Floresta Alta e Floresta Baixa Inundável. Essa associação teria originado uma série de habitats mais aptos (fertilidade e disponibilidade hídrica) em relação à Floresta Baixa Não-Inundável, passíveis de serem ocupados por uma maior riqueza de espécies. A retenção de água no solo seria decisiva por estar relacionado à disponibilidade hídrica e de nutrientes na solução do solo, fatores-chave nos processos ecológicos em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (Pennington et al. 2009; Markesteijn et al. 2010; Peña-Claros et al. 2012; Allen et al. 2017). Essa explicação vem de encontro a trabalhos que abordam a relação entre produtividade e riqueza como dependentes do contexto ecológico em questão e de fatores como filtros ecológicos por atributos externos (como clima) e heterogeneidade ambiental (Peña-Claros et al. 2012; Amani et al. 2013; Krishnadas and Comita 2016). Nessa linha, a riqueza tende a ser maior em situações de filtros ecológicos ausentes e/ou relativamente fracos e elevada heterogeneidade edáfica dentro de um contexto de disponibilidade de recursos, nas quais as interações ocorrem e uma ampla gama de habitats

menos restritivos podem ser ocupados (Tuomisto et al. 2003; Fine et al. 2005; Tamme et al. 2010; Amani et al. 2013).

O resultado encontrado de ausência de diferença significativa entre ambientes para densidade de indivíduos, porém com distinção quanto à frequência de perfilhamento, possivelmente está associada à influência de fatores restritivos de escalas distintas na regeneração. A densidade de indivíduos no fragmento provavelmente foi condicionada pelas características macro ecológicas das FTSS que são comuns aos três ambientes, enquanto a diferenciação para o perfilhamento respondeu às diferenças micro ambientais na restritividade de habitat. O fragmento como um todo está sujeito à precipitação baixa, estacionalidade climática, elevadas temperaturas e demais características das FTSS (Pennington et al. 2009; DRYFLOR 2016), que atuam como filtros ecológicos constantes para regenerantes provenientes de sementes nos estágios iniciais de desenvolvimento, podendo assim controlar a densidade e impulsionar o perfilhamento como estratégia de estabelecimento (Bond and Midgley 2001; Ceccon et al. 2004; Ceccon and Rincón 2006; Pausas et al. 2016). A adoção da regeneração por perfilhamento também ocorre quando a sobrevivência de indivíduos provenientes de material reprodutivo é afetada por algum fator restritivo como fogo, patógenos, herbivoria, vento, intervenções antrópicas, inundações e toxidez de solo (Bond and Midgley 2001; Bond and Midgley 2003; Zeppel et al. 2015; Pausas et al. 2016). Nessas situações, espécies com essa característica ecológica alocam recursos para a emissão de brotos secundários a partir de material vegetativo para maximizar suas chances de estabelecimento, muitas vezes estando acompanhada de redução da intensidade de eventos reprodutivos (Iwasa and Kubo 1997; Bond and Midgley 2001; Pausas and Keeley 2014; Pausas et al. 2016). O novo broto tem as vantagens de estar associado a um sistema radicular e energético desenvolvido que o tornará menos suscetível às restritvidades do ambiente e potencializará sua permanência (Bond and Midgley 2001; Moreira and Tormo 2012; Pausas and Keeley 2014).

A capacidade de perfilhar tem sido considerada como um traço evolutivo de espécies desenvolvido em uma história evolutiva associada a distúrbios frequentes a longo prazo (Bond and Midgley 2003), com sua importância relativa nas comunidades positivamente relacionada à intensidade e frequência do distúrbio (Bond and Midgley 2001; Pausas et al. 2016). No caso do fragmento de estudo, a diferença encontrada provavelmente se baseia nas suas distintas características edáficas e ambientais, que podem ter influenciado o resultado encontrado por implicarem pressões de diferentes intensidades e frequências sob a regeneração. Enquanto a Floresta Baixa Inundável está associada à inundação periódica do lençol freático durante a

estação chuvosa que pode atuar como um agente restritivo pontual na regeneração (Bond and Midgley 2001), a Floresta Baixa Não Inundável apresenta características de solo como elevada acidez, alta concentração de alumínio e areia que podem interferir negativamente no desenvolvimento de indivíduos regenerantes (Sollins 1998). A pressão sob a regeneração no estímulo ao perfilhamento seria similar entre os dois ambientes e menor na Floresta Alta, com solos menos restritivos e sem inundação periódica que condicionaram menor intensidade de perfilhamento. Esse resultado ressalta a importância do perfilhamento na caracterização estrutural de comunidades arbóreas, em contrapartida à negligência histórica atribuída à sua relevância (Zeppel et al. 2015; Pausas et al. 2016). Tal atributo pode ainda ser relevante na resposta da vegetação a modificações climáticas (IPCC 2014), considerando a sua associação com distúrbios ecológicos e as diferenças entre espécies que perfilham e não perfilham na suscetibilidade à tais eventos (Pausas and Keeley 2014; Vilagrosa et al. 2014; Zeppel et al. 2015).

O padrão encontrado de elevada especificidade florística nos ambientes provavelmente está associado à combinação de fatores ambientais de microescala compondo a heterogeneidade ambiental no fragmento. Tal heterogeneidade provém da interação entre atributos edáficos e propensão à inundação periódica, que originou um mosaico de micro-habitats onde o pool regional de espécies foi distribuído. Cada micro-habitat apresenta uma combinação particular de condições e recursos determinantes na diferenciação da composição por oferecem diferentes restrições e possibilidades às espécies nos diferentes estágios de estabelecimento e sucessão (John et al. 2007; Lai et al. 2009; Jones et al. 2011; Pinho et al. 2017). Assim, as espécies tendem a se associar aos micro-habitats nos quais seu sucesso possa ser potencializado (Hutchings et al. 2003; Gómez-Aparicio et al. 2005; Vleminckx et al. 2015). A partição da composição nos diferentes micro-habitats refletiu na baixa similaridade geral e de espécies dominantes, bem como para a representatividade do *turnover* em relação ao *nestendness* nas comparações entre ambientes. A especificidade florística encontrada também pode ter sido influenciada pela região onde o fragmento de estudo se encontra, zona central de transição entre os domínios das Caatingas e dos Cerrados, com influência do domínio Atlântico (Santos et al. 2012; Moro et al. 2016), com um diverso pool de espécies de diferentes origens e características ecológicas. Ao interagir com a variação ambiental esta diversidade regional de espécies pode se associar a algum micro-habitat local, se particionando ao longo do ambiente e impulsionando a diversidade beta.

Em um contexto de expansões e retrações de domínios em função de alterações climáticas com as ocorridas no quaternário (Prance 1973; Ledru et al. 1993; Prado and Gibbs 1993; Pennington et al. 2000; Carnaval and Mortiz 2008; Werneck et al. 2011; Bueno et al. 2016), as regiões marginais seriam submetidas às principais alterações de extensão (Werneck et al. 2011; Vieira et al. 2015). Deste modo, em momentos de menor aridez a formação úmida Atlântica a leste se expandiria à noroeste nas bordas do domínio das Caatingas, enquanto em condições áridas a flora do Cerrado tentaria de expandir ao nordeste e a flora das Caatingas à sul, sudoeste e sudeste. Assim, regiões transicionais como a de estudo não seriam somente áreas limites dos domínios, mas sim zonas centrais de transição entre floras com características específicas moldadas pelas sucessivas alterações de extensão em função de alterações climáticas (Smith et al. 1997; Karka and van Rensburg 2006; Ferro and Morrone 2014). Neste contexto, áreas ecotonais teriam um papel até então subestimado na formação da biodiversidade tropical, em contraposição à dualidade entre refúgios de formações úmidas ou sazonalmente secas (Haffer 1969; Brown and Ab'Saber 1979; Prado and Gibbs 1993; Werneck et al. 2011; Moggi et al. 2015), e em cenários de expansões e retrações em função de mudanças climáticas por possivelmente serem as primeiras a responder às alterações (Neilson 1993; Werneck et al. 2011)

O resultado encontrado para a relação entre atributos edáficos e características florístico-estruturais dos ambientes associa-se ainda ao contexto fitogeográfico do domínio no qual a área de estudo está inserida, o domínio brasileiro das Caatingas (Santos et al. 2012). Em decorrência de eventos biogeográficos e variação espacial do ambiente, o domínio apresenta-se como um mosaico heterogêneo de unidades florísticas associados à Caatinga e aos domínios fitogeográficos adjacentes: domínio Atlântico, Amazônico e dos Cerrados (Queiroz 2006; Santos et al 2012; Moro et al. 2016). As unidades da Caatinga *sensu stricto* são divididas em Caatinga do Cristalino, amplamente distribuída ao longo do domínio; Caatinga de Areia, localizada em núcleos disjuntos sob solo arenoso; e Caatinga Arbórea, expressão florestal da Caatinga do Cristalino que apresenta particularidades devido às condições ambientais e fitogeográficas da sua região de ocorrência no extremo sul do domínio (Queiroz 2006; Santos et al 2012; Moro et al. 2016). A representatividade de espécies de Caatinga Arbórea é evidenciada na área de estudo em todos os ambientes, com espécies comuns à esta formação sendo abundantes e importantes estruturalmente (Santos et al 2012; Moro et al, 2014; Moro et al. 2016). Porém, a ocorrência restrita aos ambientes de maior fertilidade (Floresta Alta e Floresta Baixa Inundável) de espécies consideradas como características de Caatinga Arbórea,

tais como *Goniorrhachis marginata* Taub., *Cavanillesia umbellata* Ruiz & Pav. e *Coccoloba schwackeana* Lindau, e a presença e importância estrutural de elementos associados à Caatinga de Areia não previstos para a região como *Cenostigma gardneriana* Tul., *Byrsonima correifolia* A.Juss., e *Psidium salutare* (Kunth) O.Berg no ambiente menos fértil e mais arenoso (Floresta Baixa Não Inundável) sugere uma associação de espécies aos habitat possivelmente também influenciada por fatores biogeográficos.

Esta diferenciação de espécies em resposta à variáveis texturais e de fertilidade, com espécies características de Caatinga de Areia associadas com locais mais arenosos e de menor fertilidade, sugere a influência pretérita da Caatinga de Areia na região e contesta o atual modelo de distribuição espacial da flora do domínio (Queiroz 2006; Santos et al. 2012; Moro et al. 2016). Esta influência pode estar associada à duas hipóteses não contrastantes que podem explicar a existência de espécies de Caatinga de Areia na região sul do domínio, onde não são previstas. A primeira está associada à separação biogeográfica pelo evento de pediplanação na transição entre Neogeno e Quaternário inferior e a segunda associada à retração do São Francisco durante períodos do quaternário como criador de unidades de areia. Segundo a primeira hipótese, a pediplanação teria exposto a rocha cristalina pré-cambriana e isolado as unidades de Caatinga de Areia em pequenos núcleos como a área de estudo, que apresenta elevada quantidade de areia na área de estudo em relação a outros sítios estudados na região (Ab'Saber 1974; Queiroz 2006). Assim, o fragmento estudado teria sido um remanescente da Caatinga de Areia isolada em meio à uma matriz cristalina originada pelo evento de pediplanação. Contudo, ao longo do tempo esta área teria sido colonizada por de espécies da matriz imediatamente próxima (Caatinga Arbórea), com as espécies de Caatinga de Areia ficando restritas aos pontos mais arenosos e menos férteis onde sua capacidade competitiva é maior. Na perspectiva da segunda, a existência de algumas unidades de areia no domínio é também associada a retrações do Rio São Francisco durante o quaternário em decorrência de períodos de aumento de aridez, que teriam exposto grandes porções de areia (Ab'Saber 1974; Tricart 1985; Queiroz 2006). Considerando a proximidade da área de estudo ao curso do Rio São Francisco (20 km), a mancha estudada poderia ser relictual de bancos de areias descobertos nesta retração e ter se relacionado através das áreas marginais ao rio com formações de areia de origem similar, como por exemplo as “Dunas do São Francisco” (Velloso et al. 2002; Queiroz 2006; Moro et al. 2016). Este contato teria permitido a ocorrência de espécies de Caatinga de Areia que teriam se associado aos pontos onde as condições permitem uma maior competitividade. Neste cenário o Rio São Francisco teria um papel essencial como meio de

contato latitudinal das floras do domínio, o que adicionaria complexidade ao atual modelo de distribuição espacial de suas unidades florísticas (Queiroz 2006; Moro et al. 2016), visto que podem existir situações semelhantes às apresentadas neste estudo ao longo das áreas adjacentes ao rio. Os autores consideram a segunda como mais provável, porém a ausência de estudos biogeográficos concretos no domínio compromete qualquer afirmação que vá além do apresentado.

Assim, a heterogeneidade edáfica de microescala do fragmento atuou como agente diferenciador, contribuindo juntamente à suscetibilidade à inundação do lençol freático e à fatores biogeográficos para existência de uma complexidade florístico estrutural no local. Cada um dos ambientes apresenta uma combinação específica de características estruturais e composição florística, sendo assim comunidades distintas. Esse resultado ressalta a importância de variações edáficas e ambientais de curta escala para padrões ecológicos de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas e para a diversidade tropical (Chesson 2000; Munoz et al. 2014; Vleminckx et al. 2014). A diversidade de comportamentos estruturais e composição florística em pequena escala encontrada chama atenção ainda para a necessidade de considerar tais variações em trabalhos que busquem avaliar a resposta da vegetação a modificações ambientais por mudanças climáticas, intervenções antrópicas e em projetos de recuperação de áreas degradadas (Santos et al. 2014; Ribeiro-Neto et al. 2016; Allen et al. 2017; Rito et al. 2017). Assumir que formações sejam unidades coesas de comportamento homogêneo pode implicar construção de conhecimento inadequado a ser utilizado em políticas de conservação provavelmente ineficientes, com desperdício de recursos e risco à a biodiversidade.

## Referências

Ab'Saber A. (1974) O domínio morfoclimático semiárido das caatingas brasileiras. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Allen K, Dupuy JM, Gei MG, Hulshof C, Medvigy D, Pizano C, Salgado-Negret B, Smith CM, Trierweiler A, Van Bloem SJ, Waring BG, Xu X, Powers JS (2017) Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters* 12(2): 023001. Doi: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>

Amani C, Vleminckx J, Thibauderie TD, Lejoly J, Meerts P, Hardy OJ (2013) Species responses to edaphic heterogeneity in semi-deciduous Forests from the Congo Basin. *Greener Journal of Biological Sciences* 3(10): 365-374. Doi: 10.15580/GJBS.2013.10.112913997

APG III - THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 (2): 105–121. Doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x

Apgaua DMG, Pereira DGS, Santos RM, Menino GCO, Pires GG, Fontes MAL, Tng DYP (2015) Floristic variation within seasonally dry tropical forests of the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its conservation implications. *International Forestry Review* 17 (S2): 33-44. Doi: <https://doi.org/10.1505/146554815815834840>

Apgaua DMG, Coelho PA, Santos RMD, Santos PF, Oliveira-Filho ATD (2014) Tree community structure in a seasonally dry tropical forest remnant, Brazil. *Cernea* 20 (2): 173-182. Doi: <http://dx.doi.org/10.1590/01047760.201420021540>

Arruda DM, Fernandes-Filho EI, Solar RR, Schaefer CE (2017) Combining climatic and soil properties better predicts covers of Brazilian biomes. *The Science of Nature* 104 (3-4): 32. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1456-6>

Arruda DM, Ferreira-Junior WG, Duque-Brasil R, Schaefer CE (2013) Phytogeographical patterns of dry forests sensu stricto in northern Minas Gerais State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85(2): 623-634. Doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652013000200011>

Bagousse-Pinguet YL, Gross N, Maestre FT, Maire V, Bello F, Fonseca CR, Kattge J, Valencia E, Leps J, Liancourt P (2017) Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology* 105: 1058–1069. Doi: 10.1111/1365-2745.12735

Baker TR, Phillips OL, Laurance WF, Pitman NCA, Almeida S, Arroyo L, DiFiore A, Erwin T, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Nascimento H, Monteagudo A, Neill DA, Silva JNM, Malhi Y, López-Gonzalez G, Peacock J, Quesada CA, Lewis SL, Lloyd J (2009) Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences* 6: 297-307. Doi: <https://doi.org/10.5194/bg-6-297-2009>

Baselga A (2013) Betapart-package: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>. Accessed 19 april 2017.

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19 (1):134-143. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Barraclough TG (2015) How do species interactions affect evolutionary dynamics across whole communities? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 25-48.

Doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054030>

Becknell JM, Powers JS (2014) Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research* 44 (6): 604-613. Doi: <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0331>

Becknell JM, Kucek LK, Powers JS (2012) Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management* 276: 88-95. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.033>

Bohlman SA, Laurance WF, Laurance SG, Nascimento HE, Fearnside PM, Andrade A (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science* 19 (6): 863-874. Doi: <https://doi.org/10.3170/2008-8-18463>

Bonan GB (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320 (5882): 1444-1449. Doi: 10.1126/science.1155121

Bond WJ, Midgley JJ (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution* 16 (1): 45-51. Doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)

Bond WJ, Midgley JJ (2003) The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* 164 (S3): S103-S114. Doi: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/374191>

Brown KS, Ab'Saber AN (1979) Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas* 5: 1-30.

Bueno ML, Pennington RT, Dexter KG, Kamino LHY, Pontara V, Neves DM, Ratter JA, Oliveira-Filho AT (2016) Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 40 (3): 403-414. Doi: 10.1111/ecog.01860

Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* 32 (6): 429-437. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>

Carnaval AC, Moritz C (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35 (7): 1187-1201. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x

Castellanos-Castro C, Newton AC (2015) Environmental heterogeneity influences successional trajectories in Colombian seasonally dry tropical forests. *Biotropica* 47 (6): 660-671. Doi: 10.1111/btp.12245

Ceccon E, Huante P, Rincón E (2006) Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49 (2): 305-312. Doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132006000300016>

Ceccon E, Sánchez S, Campo J (2004) Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* 170 (2): 277-285. Doi: <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000021699.63151.47>

Chapin III S, McFarland J, McGuire AD, Euskirchen ES, Ruess RW, Kielland K (2009) The changing global carbon cycle: linking plant–soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology* 97 (5): 840-850. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01529.x

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31 (1): 343-366. Doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>

Chiarucci A, Bacaro G, Rocchini D, Fattorini L (2008). Discovering and rediscovering the sample-based rarefaction formula in the ecological literature. *Community Ecology* 9: 121–123. Doi: <http://www.jstor.org/stable/24113604>

Conradi T, Temperton VM, Kollmann J (2017) Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. *Oikos* 126: 1134–1141. Doi:10.1111/oik.03969

Daws MI, Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW (2005) Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semi-deciduous tropical forest in Panama. *Plant Ecology* 179: 93-105. Doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-5801-4>

DRYFLOR (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353 (6306): 1383-1387. Doi: 10.1126/science.aaf5080

Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, Lewis SL, ter Steege H, Lopez-Gonzalez G, Mendoza AM, Brienen R, Feldpausch TR, Pitman N, Alonso A, van der Heijden G, Peña-Claros M, Ahuite M, Alexiades M, Dávila EA, Murakami AA, Arroyo L, Aulestia M, Balslev H, Barroso J, Boot R, Cano A, Moscoso VC, Comiskey JA, Cornejo F, Dallmeier F, Daly DC, Dávila N, Duivenvoorden JF, Montoya AJD, Erwin T, Di Fiore A, Fredericksen T, Fuentes A,

García-Villacorta R, Gonzales T, Andino JEG, Coronado ENH, Huamantupa-Chuquimaco I, Jiménez REM, Killeen TJ, Malhi Y, Mendoza C, Mogollón H, Jørgensen PM, Montero JC, Mostacedo B, Nauray W, Neill D, Vargas PN, Palacios S, Cuenca WP, Camacho NPC, Peacock J, Phillips JF, Pickavance G, Quesada CA, Ramírez-Angulo H, Restrepo Z, Rodríguez CR, Paredes MR, Peñuela-Mora MC, Sierra R, Silveira M, Stevenson P, Stropp J, Terborgh J, Tirado M, Toledo M, Torres-Lezama A, Umaña MN, Urrego LE, Martínez RV, Gamarra LV, Vela CIA, Torre EV, Vos V, von Hildebrand P, Vriesendorp C, Wang O, Young KR, Zartman CE, Phillips OL (2017) Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* 40 (5): 618-629. Doi:10.1111/ecog.01904

Ferro I, Morrone JJ (2014) Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113 (1): 1-12. Doi: 10.1111/bij.12333

Fine PVA, Daly DC, Cameron KM (2005) The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59 (7): 1464-1478. Doi: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01796.x

FOX J (2008) *Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models*, Second Edition. Sage, Thousand Oaks.

Gómez-Aparicio L, Jose M, Zamora R (2005) Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93 (6): 1194-1202. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01047.x

Gonzalez M, Deconchat M, Balent G (2009) Woody plant composition of forest layers: the importance of environmental conditions and spatial configuration. *Plant ecology* 201: 305-318. Doi: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2795-5\\_23](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2795-5_23)

Gourlet-Fleury S, Rossi V, Rejou-Mechain M, Freycon V, Fayolle A, Saint-André L, Cornu G, Gérard J, Sarrailh JM, Flores O, Baya F, Billand A, Fauvet N, Gally M, Henry M, Hubert D, Pasquier A, Picard N (2011) Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. *Journal of Ecology* 99 (4): 981-990. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01829.x

Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165 (3889): 131-137. Doi: 10.1126/science.165.3889.131

Hart S, Marshall DJ (2013) Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. *Ecology* 94 (12): 2719-2731. Doi: 10.1890/12-0804.1

Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89 (6): 947-959. Doi:10.1111/j.1365-2745.2001.00615.x

Huston M (1980) Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7 (2):147-157. Doi: <http://www.jstor.org/stable/2844707>

Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology* 84 (9): 2322-2334. Doi: 10.1890/02-0290

IPCC (2014) *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, London.

Iwasa YOH, Kubo T (1997) Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary ecology* 11 (1): 41-65. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1018483429029>

Jenny H (1980) *The soil resource Origin and Behaviour*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin. Doi: 10.1007/978-1-4612-6112-4

John R, Dalling JH, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (3): 864-869. Doi: 10.1073/pnas.0604666104

Jolliffe IT, Cadima J (2016) Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transaction of the Royal Society A* 374 (2065): 20150202. Doi: 10.1098/rsta.2015.0202

Jones MM, Szyska B, Kessler M (2011) Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest. *Global Ecology and Biogeography* 20 (4): 558-569. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00627.x

Kanagaraj R, Wiegand T, Comita LS, Huth A (2011) Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. *Journal of Ecology* 99 (6): 1441-1452. Doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01878.x

Kark S, Van Rensburg BJ (2006) Ecotones: marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology & Evolution* 52 (1): 29-53. Doi: <https://doi.org/10.1560/IJEE.52.1.29>

Krishnadas M, Kumar A, Comita LS (2016) Environmental gradients structure tropical tree assemblages at the regional scale. *Journal of Vegetation Science* 27 (6): 1117-1128. Doi: 10.1111/jvs.12438

Lai J, Mi X, Ren H, Ma K (2009) Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science* 20 (3): 415-423. Doi: <http://www.jstor.org/stable/25549266>

Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Bongers F, Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91 (2): 386-398. Doi: 10.1890/08-1449.1

Ledru M (1993) Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary research* 39 (1): 90-98. Doi: <https://doi.org/10.1006/qres.1993.1011>

Letcher SG, Lasky JR, Chazdon RL, Norden N, Wright SJ, Meave JA, Pérez-García EA, Muñoz R, Romero-Pérez E, Andrade A, Andrade JL, Balvanera P, Becknell JM, Bentos TV, Bhaskar R, Bongers F, Boukili V, Brancalion PHS, César RG, Clark DA, Clark DB, Craven D, DeFrancesco A, Dupuy JM, Finegan B, González-Jiménez E, Hall JS, Harms KE, Hernández-Stefanoni JL, Hietz P, Kennard D, Killeen TJ, Laurance SG, Lebrija-Trejos EE, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca PES, Mesquita RCG, Mora F, Muscarella R, Paz H, Pineda-García F, Powers JS, Quesada-Monge R, Rodrigues RR, Sandor ME, Sanaphre-Villanueva L, Schüller E, Swenson NG, Tauro A, Uriarte M, van Breugel M, Vargas-Ramírez O, Viani RAG, Wendt AL, Williamson GB (2015) Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology* 103 (5): 1276-1290. Doi: 10.1111/1365-2745.12435

Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73 (6): 1943-1967. Doi: 10.2307/1941447

Li Y, Shipley B, Price JN, Dantas VL, Tamme R, Westoby M, Siefert A, Schamp BS, Spasojevic MJ, Jung V, Laughlin DC, Richardson SJ, Bagousse-Pinguet YL, Schöb C, Gazol A, Prentice HC, Gross N, Overton J, Cianciaruso MV, Louault F, Kamiyama C, Nakashizuka T, Hikosaka K, Sasaki T, Katabuchi M, Dussault CF, Gaucherand S, Chen N, Vandewalle M, Batalha MA (2017) Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology* 00: 1-9. Doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12802>

Måren IE, Kapfer J, Aarrestad PA, Grytnes JA, Vandvik V (2017) Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. *Ecology* 99: 148–157. Doi:10.1002/ecy.2052

Markesteyn L, Iraipi J, Bongers F, Poorte L (2010) Seasonal variation in soil and plant water potentials in a Bolivian tropical moist and dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 26 (5): 497-508. Doi: <http://www.jstor.org/stable/40925450>

Meinders M, VAan Breemen N (2005) Formation of soil-vegetation patterns. In: Lovett GM, Jones C, Turner MG, Weathers KC (Eds.) *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Springer, New York, pp. 207-227.

Mielke PW, Berry KJ (2001) *Permutation Methods: A Distance Function Approach*. Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York. Doi: 10.1007/978-1-4757-3449-2

Miller RG (1981) *Simultaneous Statistical Inference*. Springer-Verlag, New York. Doi: 10.1007/978-1-4613-8122-8

Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon JE (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33 (3): 491–505. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x

Mogni VY, Oakley LJ, Prado DE (2015) The distribution of woody legumes in neotropical dry forests: the Pleistocene Arc Theory 20 years on. *Edinburgh Journal of Botany* 72 (1): 35-60. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0960428614000298>

Moreira B, Tormo J, Pausas JG (2012) To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos* 121 (10): 1577-1584. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20258.x

Moro MF, Lughadha EN, Filer DL, Araújo FS, Martins FR (2014) A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160 (1): 1-118. Doi: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.160.1.1>

Moro MF, Lughadha EN, Araújo FS, Martins FR (2016) A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. *The Botanical Review* 82 (2): 91-148. Doi: <https://doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>

Mueller-Dombois D, ElleMBERG H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York.

Munoz F, Ramesh BR, Couteron P (2014) How do habitat filtering and niche conservatism affect community composition at different taxonomic resolutions?. *Ecology* 95 (8): 2179-2191. Doi: 10.1890/13-0064.1

Nadeau MB, Sullivan TP (2015) Relationships between plant biodiversity and soil fertility in a mature tropical forest, Costa Rica. *International Journal of Forestry Research* 2015. Doi: 10.1155/2015/732946

Neilson RP (1993) Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological applications* 3 (3): 385-395. Doi: 10.2307/1941907.

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, Valente ASM, Bueno ML, Eisenlohr PV, Fontes MAL, Miranda PLS, Moreira SN, Rezende VL, Saiter FZ, Oliveira-Filho AT (2017) Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions* 23 (8): 898-909. Doi: 10.1111/ddi.12581

Oksanen J, Blanchet FJ, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2017) *Vegan: community ecology package*. R package version 2.4-2. <https://cran.r-project.org/package=vegan>. Accessed 19 april 2017.

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52 (2): 141-194. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0960428600000949>

Oliveira-Filho AT. (2014) NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. [www.icb.ufmg.br/treetlan](http://www.icb.ufmg.br/treetlan). Accessed 19 april 2017

Pausas JG, Pratt RB, Keeley JE, Jacobsen AL, Ramirez AR, Vilagrosa A, Paula S, Kaneakua-Pia IN, Davis SD (2016) Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist* 209 (3): 945-954. Doi: 10.1111/nph.13644

Pausas JG, Keeley JE (2014) Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204 (1): 55-65. Doi: 10.1111/nph.12921

Pausas JG, Austin MP (2001) Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12 (2): 153-166. Doi: 10.2307/3236601

Peña-Claros M, Poorter L, Alarcón A, Blate G, Choque U, Fredericksen TS, Justiniano MJ, Leño C, Licona JC, Pariona W, Putz FE, Quevedo L, Toledo M (2012) Soil effects on

forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. *Biotropica* 44 (3): 276-283. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00813.x

Pennington RT, Prado DE, Pendry CA (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27 (2): 261–273. Doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x

Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL, Cruz AP, Zans MEC, Sánchez WG, Yli-Halla M, Rose S (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91 (5): 757-775. Doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00815.x

Pinho BX, Melo FPL, Arroyo-Rodríguez V, Pierce S, Lohbeck M, Tabarelli M (2017) Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology* 2017:1–11. Doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12843>.

Prado DE, Gibbs PE (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 (4): 902-927. Doi: <http://www.jstor.org/stable/2399937>.

Prance GT (1973). Phylogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazonica* 3 (3): 5-26. Doi: <https://dx.doi.org/10.1590/1809-43921973033005>

Putten WHV, Bradford MA, Brinkman EP, van de Voorde TFJ, Veen GF (2016) Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology* 30 (7): 1109-1121. Doi: 10.1111/1365-2435.12657

Queiroz LP (2006) The Brazilian caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds.) *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation*. CRC Press, Boca Raton, pp. 113-149.

R version 3.3.1 (2016) "Bug in Your Hair" Copyright (C). The R Foundation for Statistical Computing Platform: i386-w64-mingw32/i386 (32-bit). [http://wallace.teorekol.lu.se/statistics\\_for\\_biologists/01/R%20output%20ex1%20ht16.pdf](http://wallace.teorekol.lu.se/statistics_for_biologists/01/R%20output%20ex1%20ht16.pdf). Accessed 19 april 2017.

Ribeiro-Neto JD, Arnan X, Tabarelli M, Leal IR (2016) Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and conservation* 25 (5): 943-956. Doi: [https://doi.org/10.1007/s10531-016-1099-](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1099-5)

Rito KF, Tabarelli M, Leal IR (2017) Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology* 218 (6):749–759. Doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0726-x>

Royston P (1982) An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples. *Applied Statistics* 31 (2): 115–124. Doi: <http://www.jstor.org/stable/2347973>.

Sander J, Wardell-Johnson G (2011) Fine-scale patterns of species and phylogenetic turnover in a global biodiversity hotspot: Implications for climate change vulnerability. *Journal of Vegetation Science* 22 (5): 766-780. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01293.x

Santos MG, Oliveira MT, Figueiredo KV, Falcão HM, Arruda ECP, Almeida-Cortez J, Sampaio EVSB, Ometto JPHB, Menezes RSC, Oliveira AFM, Pompelli MF, Antonino ACD (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 26:83–99. Doi: <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0008-0>.

Santos JC, Leal IR, Almeida-Cortez JS, Fernandes GW, Tabarelli M (2011). Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science* 4 (3): 276-286. Doi: <https://doi.org/10.1177/194008291100400306>.

Santos RM, Oliveira-Filho AT, Eisenlohr PV, Queiroz LP, Cardoso DBOS, Rodal MJN (2012) Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecology and Evolution* 2: 409–428. Doi:10.1002/ece3.91

Schluter D, Pennell MW (2017) Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature* 546 (7656): 48-55. Doi: 10.1038/nature22897

Scolforo JRS, Mello JM (1997) Inventário Florestal. UFLA – FAEPE, Lavras.

Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépiz JC, Carter BE, Glennon KL, Heberling JM, Jo IS, Pontes A, Sauer A, Willis A, Fridley JD (2012) Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science* 23 (5): 942-951. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01401.x

Smith TB, Wayne RK, Girman DJ, Bruford MW (1997) A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276 (5320): 1855-1857. Doi: 10.1126/science.276.5320.1855

Sollins P (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79 (1): 23-30. Doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[0023:FISCIT]2.0.CO;2

Sunderland TCH, Apgaua D, Baldauf C, Blackie R, Colfer CJP, Cunningham AB, Dexter K, Djoudi H, Gautier D, Gumbo D, Ickowitz A, Kassa H, Parthasarathy N, Pennington RT, Paumgarten F, Pulla S, Sola P, Tng D, Waeber P, Wilmé L (2015) Global dry forests: a prologue. *International Forestry Review* 17 (S2): 1–9. Doi: 10.1505/146554815815834813

Tamme R, Hiiesalu I, Laanisto L, Szava-Kovats R, Pärtel M (2010) Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 21 (4): 796-801. Doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x

Tricart J (1985) Evidence of Upper Pleistocene dry climates in Northern South America. In: Douglas I, Spencer T (Eds.) *Environmental change and tropical geomorphology*. Allen & Unwin, London, pp. 197-217.

Tuomisto H, Poulsen AD, Ruokolainen K, Moran RC, Quintana C, Celi J, Cañas G (2003) Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13 (2): 352-371. Doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0352:LFPWSH]2.0.CO;2

Van Nuland ME, Wooliver RC, Pfennigwerth AA, Read QD, Ware IM, Mueller L, Fordyce JA, Schweitzer JA, Bailey JK (2016) Plant–soil feedbacks: connecting ecosystem ecology and evolution. *Functional Ecology* 30 (7): 1032-1042. Doi: 10.1111/1365-2435.12690

Velloso AL, Sampaio EVSB, Pareyn FGC (2002) *Ecorregiões: Propostas para o bioma Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, Recife, 76 pp.

Vieira FA, Novaes RML, Fajardo CG, Santos RM, Almeida HS, Carvalho D, Lovato MB (2015) Holocene southward expansion in seasonally dry tropical forests in South America: phylogeography of *Ficus bonijesulapensis* (Moraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 177 (2): 189-201. Doi: 10.1111/boj.12241

Vilagrosa A, Hernández EI, Luis VC, Cochard H, Pausas JG (2014) Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist* 201 (4): 1277-1288. Doi: 10.1111/nph.12584

Vleminckx J, Drouet T, Amani C, Lisingo J, Lejoly J, Hardy OJ (2015) Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. *Journal of vegetation science* 26 (1): 134-144. Doi: 10.1111/jvs.12209

Wang X, Chu X, Liu T, Cheng X, Whittecar R (2017) Water–soil–vegetation dynamic interactions in changing climate. *Water* 9 (10): 740-748. Doi:10.3390/w9100740

Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites Jr JW (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20 (2): 272–288. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x

Xu X, Medvigy D, Powers JS, Becknell JM, Guan K (2016), Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist* 212: 80–95. doi:10.1111/nph.14009

Zeppel MJB, Harrison SP, Adams HD, Kelley DI, Li G, Tissue DT, Dawson TE, Fensham R, Medlyn BE, Palmer A, West AG, McDowell NG (2015) Drought and resprouting plants. *New Phytologist* 206 (2): 583-589. Doi: 10.1111/nph.13205

**Apêndice 1:** Lista de Famílias e espécies com suas ocorrências nos ambientes da Floresta Tropical Sazonalmente Seca de estudo. FA: Floresta Alta; FBNIN: Floresta Baixa Não Inundável; FBIN: Floresta Baixa Inundável.

<b>Família/Espécie</b>	<b>FA</b>	<b>FBNIN</b>	<b>FBIN</b>
<b>ANACARDIACEAE</b>			
<i>Cyrtocarpa caatingae</i> J.D.Mitch. & Daly	X		X
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	X		X
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.			X
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	X	X	
<b>ANNONACEAE</b>			
<i>Byrsonima correifolia</i> A.Juss.		X	
<i>Rollinia leptopetala</i> R.E. Fr.		X	X
<b>APOCYNACEAE</b>			
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.			X
<i>Aspidosperma pyriformium</i> Mart.		X	X
<b>ARECACEAE</b>			
<i>Syagrus oleracea</i> (Mart.) Becc.	X		
<b>BIGNONIACEAE</b>			
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	X		
<i>Fridericia bahiensis</i> (Schauer) L.G.Lohmann	X	X	X
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	X		X
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	X		
<i>Handroanthus selachidentatus</i> (A.H.Gentry) S.O.Grose		X	
<i>Handroanthus spongiosus</i> (Rizzini) S.O.Grose		X	X
<i>Tabebuia reticulata</i> A.H.Gentry	X		
<b>BIXACEAE</b>			
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.		X	X
<b>BOMBACACEAE</b>			
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil.) A.Robyns	X		X
<b>BURSERACEAE</b>			
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett	X	X	X
<b>CACTACEAE</b>			
<i>Cereus jamacaru</i> DC.			X
<i>Pereskia bahiensis</i> Gürke	X		X
<b>CELASTRACEAE</b>			
<i>Maytenus robustoides</i> Loes.		X	
<b>COMBRETACEAE</b>			
<i>Combretum duarceanum</i> Cambess.	X	X	X

<b>Família/Espécie</b>	<b>FA</b>	<b>FBNIN</b>	<b>FBIN</b>
<i>Combretum leprosum</i> Mart.			X
<b>EUPHORBIACEAE</b>			
<i>Cnidoscolus bahianus</i> (Ule) Pax & K.Hoffm.		X	
<i>Cnidoscolus oligandrus</i> (Müll.Arg.) Pax	X	X	X
<i>Manihot anomala</i> Pohl	X		
<i>Manihot caerulescens</i> Pohl	X	X	X
<i>Stillingia saxatilis</i> Müll. Arg.	X	X	X
<b>FABACEAE</b>			
<i>Acosmium cardenasii</i> H.S.Irwin & Arroyo		X	
<i>Acosmium lentiscifolium</i> Schott	X		
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.			X
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.	X	X	X
<i>Bauhinia aculeata</i> L.			X
<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.		X	
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.			X
<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	X		
<i>Chloroleucon acacioides</i> (Ducke) Barneby & J.W.Grimes			X
<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P.Lewis	X		
<i>Coursetia rostrata</i> Benth.	X		
<i>Dalbergia acuta</i> Benth.	X		
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke	X	X	
<i>Cenostigma gardneriana</i> Tul.		X	
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.	X		
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	X		X
<i>Hymenaea martiana</i> Hayne			X
<i>Leucochloron limae</i> Barneby & J.W.Grimes	X		
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	X	X	X
<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.			X
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	X		
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.			X
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan		X	
<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R. W. Jobson		X	
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.			X
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke		X	
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	X		
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel		X	
<i>Platypodium elegans</i> Vogel		X	
<i>Poecilanthe ulei</i> (Harms) Arroyo & Rudd		X	

<b>Família/Espécie</b>	<b>FA</b>	<b>FBNIN</b>	<b>FBIN</b>
<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	X	X	X
<i>Pterocarpus zehntneri</i> Harms			X
<i>Senegalia martii</i> . (Benth.) Seigler & Ebinger.	X		X
<i>Senegalia langsdorffii</i> (Benth.) Seigler & Ebinger		X	X
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose			X
<i>Sweetia fruticosa</i> Spreng.		X	X
<b>MALPIGHIACEAE</b>			
<i>Ptilochaeta bahiensis</i> Turcz.	X		X
<b>MALVACEAE</b>			
<i>Cavanillesia umbellata</i> Ruiz & Pav.	X		
<i>Ceiba pubiflora</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	X	X	
<i>Sterculia striata</i> A.St.-Hil. & Naudin	X		
<b>MYRTACEAE</b>			
<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O.Berg		X	
<b>POLYGONACEAE</b>			
<i>Coccoloba schwackeana</i> Lindau			X
<i>Ruprechtia apetala</i> Weddell	X		
<b>RUBIACEAE</b>			
<i>Machaonia brasiliensis</i> (Hoffmanns. ex Humb.) Cham. & Schltdl.	X	X	X
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	X		X
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.			X
<b>RUTACEAE</b>			
<i>Balfourodendron molle</i> (Miq.) Pirani	X		
<i>Galipea ciliata</i> Taub.	X	X	
<i>Zanthoxylum monogynum</i> A.St.-Hil.			X
<b>SALICACEAE</b>			
<i>Casearia selloana</i> Eichl.			X
<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.			X
<b>SAPINDACEAE</b>			
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.			X
<b>VOCHYSIACEAE</b>			
<i>Callisthene microphylla</i> Warm.		X	