



FERNANDA MOREIRA GIANASI

**A SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES EXPRESSA A
SUBSTITUIÇÃO DE FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA
DIANTE DE CONDIÇÕES EDÁFICAS HETEROGÊNEAS: UM
ESTUDO DE CASO NAS FLORESTAS TROPICAIS
SAZONALMENTE SECAS (FTSS)**

**LAVRAS – MG
2019**

FERNANDA MOREIRA GIANASI

**A SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES EXPRESSA A SUBSTITUIÇÃO DE
FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA DIANTE DE CONDIÇÕES EDÁFICAS
HETEROGÊNEAS: UM ESTUDO DE CASO NAS FLORESTAS TROPICAIS
SAZONALMENTE SECAS (FTSS)**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Botânica Aplicada, área de
concentração Botânica Aplicada, para
a obtenção do título de Mestre.

Orientador
Dr. Rubens Manoel dos Santos

**LAVRAS – MG
2019**

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

Gianasi, Fernanda Moreira.

A substituição de espécies expressa a substituição de funcionalidade ecológica diante de condições edáficas heterogêneas : um estudo de caso nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) / Fernanda Moreira Gianasi. - 2019.

51 p. : il.

Orientador(a): Rubens Manoel dos Santos.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Heterogeneidade ambiental. 2. *Turnover*. 3. Distância funcional. I. Santos, Rubens Manoel dos. II. Título.

FERNANDA MOREIRA GIANASI

**A SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES EXPRESSA A SUBSTITUIÇÃO DE
FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA DIANTE DE CONDIÇÕES EDÁFICAS
HETEROGÊNEAS: UM ESTUDO DE CASO NAS FLORESTAS TROPICAIS
SAZONALMENTE SECAS (FTSS)**

**SPECIES TURNOVER EXPRESSES A REPLACEMENT OF ECOLOGICAL
FUNCTIONALITY THROUGH UNDER HETEROGENEOUS SOIL CONDITIONS: A
CASE STUDY IN THE SEASONALLY DRY TROPICAL FORESTS (SDTF)**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Botânica Aplicada, área de
concentração Botânica Aplicada, para
a obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 21 de fevereiro de 2019.
Dr. Rubens Manoel dos Santos UFLA
Dra. Marinês Ferreira Pires UFLA
Dra. Letícia Maria Vieira UFLA
Dr. Jean Marcel Sousa Lira UNIFAL

Orientador
Dr. Rubens Manoel Dos Santos

**LAVRAS – MG
2019**

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos, por se empenhar com dedicação à minha orientação, pela oportunidade de trabalhar com pessoas fantásticas e por todo aprendizado.

Ao programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, em especial ao Prof. Dr. Evaristo e à Prof.^a Dr. Marinês, que sempre atenderam prontamente a todas as solicitações.

À Dra. Paola F. Santos e aos queridos colegas do Laboratório de Fitogeografia e Ecologia Evolutiva do Departamento de Ciências Florestais da UFLA, em especial à Nathalle, Cléber e Vinícius, por toda colaboração ao trabalho e por deixarem a caminhada até aqui mais leve.

À Dra. Letícia Maria Vieira, à Dra. Marinês Ferreira Pires e ao Dr. Jean Marcel Sousa Lira, por aceitarem com prontidão ao convite para participar da banca de defesa e pelas contribuições para este trabalho.

Aos meus pais, Luci e Toninho, e à minha irmã Maria Carolina, pelo incentivo, pelos abraços e acolhimento nos momentos difíceis.

Ao meu noivo, Emanuel, e a todos os amigos próximos, por todo apoio emocional, pelo carinho e estímulo durante esta caminhada.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado concedida. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela concessão de auxílio financeiro.

A vocês todos meus mais sinceros agradecimentos.

RESUMO

Neste trabalho foram testadas as hipóteses de que em uma restrita escala espacial a diversidade funcional e a substituição de espécies estão relacionadas de forma não-aleatória e que a possível relação existente entre ambas é mediada pelas variações do caráter edáfico. Partimos do pressuposto de que a abordagem funcional permite uma melhor compreensão da influência dos processos estocásticos e deterministas nos padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais. Para o estudo foram selecionados cinco diferentes ambientes com características edáficas heterogêneas em uma região de Florestas Tropicais Sazonalmente Seca (FTSS) localizada no Município de Juvenília, extremo norte de Minas Gerais, Brasil. Em cada ambiente foram alocadas cinco parcelas 20x20m, onde foram coletadas amostras de solo para caracterização edáfica. Foram identificados todos os indivíduos que apresentaram circunferência à altura do peito (CAP) ≥ 10 cm. Foram coletados folhas e ramos de três indivíduos de cada espécie para obtenção de valores correspondentes a vinte diferentes características funcionais. Para avaliar as relações entre os caracteres funcionais e a substituição de espécies, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM) a partir da distância Euclidiana das CWMs (*community-weighted mean*), distância Euclidiana da textura do solo e distância Euclidiana da fertilidade do solo. A substituição de espécies apresentou relação significativa com a distância funcional, seguida pela textura do solo. A distância funcional se relacionou positivamente com dissimilaridade de Bray-Curtis. Os resultados obtidos confirmaram as hipóteses, demonstrando que a distribuição das espécies entre os ambientes se dá por processos não-aleatórios, mesmo em escala local, indicando que a diferenciação florística e distância funcional estão relacionadas, e condicionadas pela textura dos solos. Sugere-se que trabalhos futuros contemplem a diversidade filogenética, com a finalidade de compreender o papel dos processos evolutivos na determinação das características adaptativas, e análises mais consistentes sobre as estratégias ecológicas responsáveis pela persistência em longo prazo das espécies arbóreas nas comunidades vegetais.

Palavras-chave: heterogeneidade ambiental; *turnover*; distância funcional.

ABSTRACT

In this paper we hypothesized that at a local scale functional diversity and species turnover are non-randomly related and the possible relationship between them is mediated by the variations of edaphic conditions. We assume that the functional approach allows a better understanding of the influence of stochastic and deterministic processes on ecological patterns at different spatial scales. For the study we selected five different environments with heterogeneous edaphic characteristics in a Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) region located in Juvenília, extreme north of Minas Gerais, Brazil. In each environment five plots of 20x20 m were allocated and soil samples were collected for soil characterization. All individuals with circumference at breast height (CBH) ≥ 10 cm were identified. Leaves and branches of three individuals of each species were collected to obtain values corresponding to 20 different functional traits. In order to evaluate the relationships between functional traits and species turnover, generalized linear models (GLM) were fitted based on Euclidean distance of community-weighted mean (CWMs), Euclidean distance of soil texture and Euclidean distance of soil fertility. The substitution of species showed a significant relationship with functional distance, followed by soil texture. The functional distance was positively related to Bray-Curtis dissimilarity. The results confirm the hypothesis, demonstrating that the distribution of the species among the environments occurs by non-random processes, even in local scales, indicating that floristic differentiation and functional distance are related, and conditioned by soil texture. We suggest that future studies contemplate phylogenetic diversity in order to understand the role of evolutionary processes in determining adaptive characteristics and more consistent analyses of the ecological strategies responsible for the long-term persistence of tree species in plant communities.

Keywords: Environmental heterogeneity. Turnover. Functional distance.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	7
1	INTRODUÇÃO	7
2	REFERENCIAL TEÓRICO	9
2.1	Substituição de espécies	9
2.2	Diversidade funcional	10
2.3	Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS)	13
3	CONSIDERAÇÕES GERAIS	18
	REFERÊNCIAS	20
	SEGUNDA PARTE – ARTIGO	28
	ARTIGO 1 - A SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES EXPRESSA A SUBSTITUIÇÃO DE FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA DIANTE DE CONDIÇÕES EDÁFICAS HETEROGÊNEAS: UM ESTUDO DE CASO NAS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS (FTSS)	28
1	INTRODUÇÃO	30
2	MATERIAL E MÉTODOS	32
3	RESULTADOS	41
4	DISCUSSÃO	45
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
	REFERÊNCIAS	48

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Ao longo de décadas naturalistas e ecólogos têm estudado a diversidade biológica, procurando compreender e descrever os processos que regem seus padrões no tempo e no espaço, como e quais os processos atuam na composição e estrutura das comunidades vegetais, e suas influências na coexistência e distribuição das espécies (MAGURAN, 2004). Neste sentido, a maior barreira se encontra no fato de a biodiversidade ser um complexo de múltiplas facetas, e delimitar as causas das atuais distribuições das espécies continua sendo um desafio, que ganha urgência de respostas frente aos cenários de mudanças climáticas e diferentes pressões antrópicas, como a fragmentação de habitats, alteração e degradação dos solos, entre outras (JOLLY et al., 2015; STEVENS-RUMANN et al., 2018).

Não são raros os esforços para sumarizar os padrões ecológicos, identificando os mecanismos de substituição de espécies entre diferentes ambientes, porém, nenhum consenso foi alcançado (PAVOINE e BONSALL, 2010). Alguns autores sugerem que as comunidades são modeladas por processos ecológicos que ocorrem em diferentes escalas no tempo e no espaço, onde os processos dominantes se alteram, à medida que há um avanço de escala local até o nível de paisagem (LEVIN, 1992; GERING e CRIST, 2002).

A maneira óbvia, e historicamente mais usada para se descrever os padrões ecológicos que definem as comunidades tem sido a diversidade taxonômica, que é pautada em termos de número e abundância de espécies. No entanto, a dificuldade em abordar outras facetas da biodiversidade levou à intensificação do uso da diversidade funcional na busca por esclarecimentos sobre os processos ecológicos em diferentes escalas espaciais e temporais. Esta abordagem é considerada um ponto chave na compreensão dos processos históricos, determinísticos e estocásticos que impactam a composição das comunidades locais (PAVOINE e BONSALL, 2010; KRAFT et al., 2008; WEIHER et al., 2011; GOTZENBERGER et al., 2012).

A abordagem funcional também permite uma melhor compreensão da influência da heterogeneidade dos fatores abióticos nos padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais, através de gradientes climáticos, altitudinais e/ou edáficos. Enquanto características climáticas têm relevância em estudos de amplas escalas, a heterogeneidade das propriedades dos solos têm direcionado estudos em escalas menores (KRISHNADAS et al., 2016; SIEFERT et al., 2012; VLEMINCKX et al., 2015), onde tem-se levantado a discussão sobre o papel das condições abióticas na diversidade biológica. Sob uma perspectiva determinística, a existência de uma variedade maior de habitats com diferentes condições e recursos permite a ocupação por espécies com diferentes características ecológicas (CHESSON, 2000; LETCHER et al., 2015; LI et al., 2017), impulsionando a coexistência local e permitindo uma maior substituição de espécies em curta escala (HUTCHINGS et al., 2003; NADEAU; SULLIVAN, 2015).

As formações arbóreas das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) presentes no Domínio Biogeográfico das Caatingas estão associadas uma alta heterogeneidade edáfica, observada inclusive em escalas menores, além de alto *turnover* de espécies entre estes ambientes (APGAUA, et al., 2014; PAULA et al., 2018). Estudos neste contexto oferecem um cenário oportuno para compreender a relação existente entre a substituição de espécies e a abordagem funcional, e como os fatores abióticos condicionam esta relação. Diante deste contexto, este trabalho tem como objetivo compreender como o componente funcional e a substituição de espécies arbóreas interagem diante da heterogeneidade edáfica em uma escala espacial local.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Substituição de espécies

Um dos parâmetros centrais da ecologia é compreender os motivos pelos quais a diversidade biológica se distribui heterogeneamente entre os ambientes (QIAN; RICKLEFS; WHITE, 2005). A substituição de espécies refere-se ao fato conhecido de que as espécies tendem a substituírem-se umas às outras por gradientes ecológicos ou através de variações ambientais (LERENDRE, 2014). Os padrões de variação na composição de espécies, ou seja, a dissimilaridade entre locais são conhecidos como diversidade- β , e eles fornecem informações fundamentais sobre os processos que mantêm a biodiversidade (MYERS et al., 2013).

Recentemente, vieram à luz estudos que argumentam que os processos estocásticos são suficientes para explicar os padrões de substituição de espécies sob a hipótese simplificada de não haver diferenciação ecológica entre as espécies de mesmo nível trófico (HUBBELL, 2001). Em contrapartida, se intensificaram os estudos que sugerem que a diferenciação de nicho é um fator preponderante, denotando uma direção determinística para o a coexistência e substituição de espécies nas comunidades vegetais. Nesta última perspectiva, o ambiente é visto como uma força seletiva, que impede o estabelecimento de indivíduos incapazes de tolerar as condições de um determinado local (LEVINE et al., 2009; KRAFT et al., 2015; GUO et al., 2018). Uma terceira abordagem aponta que processos determinísticos e estocásticos podem atuar conjuntamente, impulsionando a dinâmica das comunidades, porém a quantificação da importância relativa de cada processo é de difícil determinação, visto que eles variam de acordo com a escala espacial (LEGENDRE et al., 2009; MYERS et al., 2013)

A diversidade- β , por meio da análise de dissimilaridade entre a composição de espécies através de comunidades submetidas a diferentes condições ambientais e espaciais, fornecem *insights* sobre os mecanismos subjacentes aos padrões que regem a montagem das comunidades (LEGENDRE et al., 2009; MYERS et al., 2013). Correlações entre a substituição de espécies e variações ambientais indicam processos associados à filtragem ambiental (CHASE e LEIBOLD, 2004), enquanto

correlações entre diversidade- β e variação espacial são geralmente associadas à limitação de dispersão (HUBBELL, 2001).

Uma das principais deficiências ao se utilizar métricas de diversidade- β baseadas em dados taxonômicos, é que elas ignoram as semelhanças ou a dissimilaridade funcional entre locais. Padrões de distribuição de espécies baseados em nicho envolvem filtragem determinista de espécies com base em suas características funcionais, e estudos que integrem a diversidade funcional podem indicar processos de montagem baseados em nicho que não são possíveis a partir de padrões de diversidade beta taxonômica (SWENSON et al., 2011).

Siefert et al. (2012), cita uma série artigos onde ele descreve a capacidade limitada das métricas tradicionais de diversidade beta, deixando clara a importância da inclusão de análises que detectem a dissimilaridade funcional. Em um destes artigos Swenson et al. (2012) demonstrou que, embora a composição de espécies numa comunidade arbórea tropical demonstre um padrão neutro no tempo, a rotatividade da composição funcional é altamente determinista. Portanto, análises baseadas apenas na diversidade beta taxonômica poderiam induzir a inferências errôneas sobre a importância relativa dos processos neutros.

2.2 Diversidade funcional

A compreensão dos padrões que regem a distribuição das espécies nas comunidades vegetais também pode ser pautada nas características funcionais dos indivíduos, que compreendem características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas ou comportamentais, expressas nos fenótipos individuais, que são consideradas importantes para as respostas entre organismo-ambiente, e seus efeitos sobre os ecossistemas (DÍAZ et al., 2013). O interesse pela diversidade das características funcionais, ou diversidade funcional, tem se intensificado nos últimos anos. Ela é definida como o valor, distribuição e abundância relativa das características funcionais dos organismos de uma comunidade (DÍAZ et al., 2007). Portanto, a diversidade funcional pode ser compreendida como a extensão ou o valor das características das espécies ou indivíduos que tem influência direta no funcionamento das comunidades biológicas, ou seja, ela corresponde ao valor e amplitude das características funcionais presentes no ecossistema (TILMAN, 2001).

O desenvolvimento de estudos baseados na diversidade funcional surgiu do aporte teórico e empírico de que a perda de diversidade biológica afeta o funcionamento dos ecossistemas, e que os efeitos da redução da biodiversidade estão relacionados à perda de diversidade funcional (DÍAZ e CABIDO, 2001; FLYNN et al., 2009; CADOTTE et al., 2011). Um número crescente de autores tem considerado que a composição funcional dos ecossistemas deve informar mais sobre as respostas ao ambiente e seus efeitos ecossistêmicos do que a diversidade taxonômica em si (GRIME, 1998; DÍAZ e CABIDO, 2001; TILMAN, 2001; HOOPER et al., 2005; HILLEBRAND e MATTHIESSEN, 2009). De fato, alguns estudos têm demonstrado que a diversidade funcional afeta as taxas de decomposição (SCHERER-LORENZEN, 2008) e a produtividade nas comunidades vegetais (TILMAN et al., 2012). A questão central neste contexto é identificar em que medida a composição local de características funcionais (*functional traits*) têm influência nas cadeias de processo subjacentes, que podem ser importantes para as propriedades dos ecossistemas (REICHSTEIN et al., 2014).

Abordagens baseadas em características funcionais têm sido propostas para entender os padrões que regem as comunidades, a partir de características selecionadas pelas condições ambientais (WRIGHT et al., 2004). O sucesso das plantas difere em condições ambientais heterogêneas (WESTOBY e WRIGHT, 2006) devido as suas diferentes características funcionais (ZHANG et al., 2017), distinguindo padrões não-aleatórios de estrutura e diversidade devido às interações interespecíficas (CHASE e MYERS, 2011) e às condições abióticas, que limitam a distribuição das espécies (ZHANG et al., 2017). Enquanto as interações bióticas seriam as responsáveis pelos padrões em que a similaridade limitante atua, promovendo a coexistência das espécies com distintas estratégias ecológicas (ALGAR et al., 2011; DE BELLO et al., 2012; SOBRAL e CIANCIARUSO, 2012; CADOTTE e TUCKER, 2017), os filtros ambientais abióticos estariam relacionados a eventos que promovem comunidades onde as espécies apresentam convergência nas características funcionais, determinando comunidades com funcionalidade ecológica mais semelhantes (WEIHER et al., 2011 ;CADOTTE e TUCKER, 2017).

O conjunto de condições ambientais, ou filtros ambientais, sob as quais uma espécie pode persistir nos limites extremos de sua distribuição definem o intervalo de tolerância da espécie. Este intervalo de tolerância, ou conjunto de condições

ambientais limitantes, é definido como a amplitude ecológica da espécie, ou amplitude de nicho, sendo provavelmente, relacionada a estratégias ecológicas (LI et al., 2016). A filtragem ambiental atua na ocorrência de indivíduos em locais específicos, e é um fator chave na distribuição de espécies (MCGILL et al.; 2006). A heterogeneidade das condições abióticas em escala local influencia o estabelecimento dos indivíduos na comunidade por meio de interações entre fatores bióticos e abióticos.

A heterogeneidade edáfica é um dos componentes que participam do processo de filtragem ambiental na escala local (JOHN et al., 2007; BALDECK et al., 2012), que, em parte, é gerado pela fertilidade e textura do solo (GUREVITCH et al., 2009; SCHROEDER, 2017), e que influencia a distribuição espacial das populações vegetais (ZHANG et al., 2017). Segundo Mason et al. (2011), essa influência é mais evidente em escalas espaciais menores, uma vez que a dispersão geralmente não é uma limitação na distribuição de espécies nestas escalas, de modo que a ocorrência dos indivíduos reflete a influência de filtros abióticos e interações bióticas (WEITHER & KEDDY, 1999).

Para lidar com diferentes processos de filtragem ambiental, são difundidas diferentes estratégias ecológicas, determinadas com base no conjunto de características funcionais, que exprimem os padrões adaptativos e diferentes formas de aquisição de recursos diante de demandas conflitantes (WESTOBY et al., 2002; CHASE e LEIBOLD, 2004). Limitações hídricas, por exemplo, podem promover amplas diferenças entre as características funcionais foliares e hidráulicas, que garantam uso mais eficiente da água (REICH et al., 2003).

Em habitats com solos pobres em nutrientes e condições hídricas limitantes, onde o rápido crescimento não é possível, tipicamente as espécies arbóreas apresentam características funcionais associadas ao aumento da vida útil foliar, com um maior investimento estrutural na construção das folhas. Entretanto, essa relação pode diferir entre diferentes gradientes de disponibilidade hídrica, além de ser influenciada por diferentes gradientes de fertilidade do solo. Em condições onde a fertilidade do solo não é um fator limitante, observam-se estratégias distintas, que favorecem o rápido crescimento durante as estações mais úmidas (REICH et al., 2003; XU et al., 2016).

A baixa disponibilidade hídrica parece ser crítica na seleção de características que influenciam o funcionamento dos sistemas de transporte de água das espécies arbóreas, resultando em um *trade-off* entre eficiência e segurança. A condutividade hidráulica está associada à fotossíntese, e há indícios de uma coordenação existente entre o aparato fotossintético e arquitetura hidráulica, entretanto este acoplamento pode diminuir em ambientes restritivos, que experimentam grandes variações (WESTOBY et al., 2002; REICH et al., 2003). A arquitetura hidráulica também está relacionada ao crescimento das plantas. Diante de condições ótimas e sistemas competitivos, a ausência do estresse hídrico leva à condutância maximizada, potencializando as trocas gasosas e o crescimento. Em ambientes com seca marcante, a sobrevivência é limitada pela demanda conflitante entre a resistência à cavitação e eficiência no transporte de água (REICH et al., 2003).

Em ambientes como restrições hídricas sazonais, como é o caso das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, muitas espécies arbóreas diminuem a fotossíntese e/ou perdem folhas na estação seca (RESTREPO-COUBE et al., 2013). Entretanto, múltiplas estratégias podem ser bem sucedidas, como evidenciado pela coexistência de árvores totalmente decíduas e sempre verdes (SEYOUM et al., 2012). Essas estratégias fotossintéticas e fenológicas alternativas têm implicações diferentes para o estabelecimento, crescimento e persistência da vegetação, bem como para as dinâmicas locais do uso de recursos (RICHARDSON et al., 2013; XU et al., 2016).

2.3 Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS)

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) são formações amplas, distribuídas de forma disjunta ao longo de toda região neotropical (Figura 1). Estão localizadas desde o México, passando pela América Central, por todo Caribe, costa Pacífica do Peru e Venezuela, regiões periféricas ao domínio do Chaco e Andes, leste da Bolívia, nordeste da Argentina, sudeste do Paraguai, oeste do Mato Grosso do Sul e nordeste brasileiro. Na América do Sul são encontrados os maiores núcleos de distribuição desta formação, em especial no território brasileiro (LINARES-PALOMINO et al., 2015; DRYFLOR, 2016).

As FTSS ocorrem em regiões com marcante sazonalidade, cuja precipitação é inferior a 1800 mm por ano e com médias mensais de aproximadamente 100 mm, ou

aridez (MURPHY e LUGO, 1986; DRYFLOR, 2016). As famílias de maior representatividade incluem Fabaceae e Bignoniaceae, enquanto plantas gramíneas representadas pelas famílias Poaceae, Cyperaceae e Jucaceae, apresentam pouca relevância (BULLOCK et al., 1995; PENNINGTON et al., 2009).

As respostas ecológicas das comunidades vegetais frente à sazonalidade são marcantes. Há uma intensa acumulação de matéria orgânica vegetal durante a estação seca decorrente da deciduidade foliar aliada às altas temperaturas e intensa radiação, que reduzem a umidade e declinam a atividade decompositora da microbiota do solo (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2006). O crescimento de uma grande porcentagem das espécies arbóreas ocorre apenas durante a estação de chuvas mais recorrentes, resultando em menor produtividade líquida que outras formações florestais úmidas. Eventos reprodutivos de floração e frutificação são sincrônicos ao fim da estação seca e início da estação úmida, onde há aumento na disponibilidade de recursos e chances de sobrevivência e estabelecimento (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2009). As condições abióticas, e sua história evolutiva distinta, aparentemente têm uma importante influência nas SDTF. Em escala continental e regional, a variação na composição de espécies está relacionada aos gradientes de precipitação e evapotranspiração. Em escalas locais, as variáveis ambientais que influenciam a variação sazonal na disponibilidade hídrica aparentemente são importantes impulsionadores da substituição de espécies (OLIVEIRA-FILHO et al., 1998; CASTELLANOS-CASTRO e NEWTON, 2015).

O caráter ecológico singular permitiu a união dos diversos núcleos de vegetação espalhados por toda região neotropical em uma única unidade fitogeográfica (PENNINGTON et al., 2000; PRADO et al., 2000), floristicamente diferenciada de outras formações correspondentes a outros domínios, como o dos Cerrados e Chaco (PRADO e GIBBS, 1993; PENNINGTON et al., 2000). Entretanto, uma complexidade de fatores levantam discussões sobre as implicações do tratamento das FTSS como uma formação de única origem (NEVES et al., 2015).

A existência de FTSS em pequenos núcleos dispersos dentro do domínio dos Cerrados e Amazônico, associados a solos calcários de alta fertilidade, além de uma distribuição generalizada de espécies arbóreas, encontradas em áreas disjuntas de FTSS do nordeste brasileiro, através do centro e sul do Brasil até o Paraguai e

Argentina, com algumas exceções que incluem os vales secos interandinos do oeste da América do Sul, sugerem que as FTSS tiveram uma distribuição ampla e contínua na América do Sul durante as últimas glaciações do Quaternário (PRADO; GIBBS, 1993; NEVES et al., 2015). Estes indícios levaram à postulação da Hipótese do Arco Pleistocênico, que propõe que os processos de expansão e retração de formações secas e úmidas durante os períodos de glaciação e interglaciação seriam cruciais para diversificação da biodiversidade na região Neotropical. Nos períodos de glaciação, as baixas temperaturas e maior aridez resultariam na expansão das formações secas, enquanto as úmidas eram isoladas em pequenos núcleos, levando à especiação por vicariância. O processo oposto ocorreria durante os períodos interglaciais, onde as formações secas estariam isoladas diante da expansão das formações úmidas. Esses processos periódicos de expansão e retração são considerados, dentro da Hipótese do Arco Pleistocênico, um dos processos responsáveis pelos padrões de diversidade beta e elevado índice de endemismo dos Neotrópicos (PENNINGTON et al., 2000; LINARES-PALOMINO et al., 2011).

Em oposição à Hipótese do Arco Pleistocênico, há indicativos de que a última glaciação do Pleistoceno apresentou temperaturas excessivamente baixas, com detrimento de períodos úmidos necessários à manutenção processos ecológicos condicionados pela sazonalidade, revelando um cenário que ofereceria restrições à expansão das formações secas (WERNECK et al., 2011). Além disso, pesquisas revelaram (PENNINGTON et al., 2006 ; QUEIROZ, 2006 ; LINARES-PALOMINO et al., 2011) que as espécies arbóreas amplamente disseminadas pelos núcleos de FTSS representam uma pequena minoria e há baixa similaridade florística entre os núcleos. Entretanto, foi encontrada uma maior similaridade entre as formações do Brasil e outros núcleos da América do Sul, o que apoia parcialmente a ideia de que estes foram mais amplos e contínuos dentro desta região durante as glaciações, contrapondo a ideia da existência de uma ligação generalizada entre todos os núcleos de formações secas, mas mantendo ativo o debate sobre a origem e diversificação das FTSS (PENNINGTON et al., 2009; LINARES-PALOMINO et al., 2015).

No Brasil, as FTSS estão representadas por enclaves de vegetação nos Domínios Atlântico e Cerrado e pelo Domínio das Caatingas. Este último encontra-se completamente inserido no território brasileiro, ocupando aproximadamente 800 km²

entre o nordeste brasileiro e extremo norte de Minas Gerais (PRADO, 2005; CARDOSO e QUEIROZ, 2011). A região é caracterizada por um clima semiárido estacional, com baixa precipitação média anual (1000 a 500 mm), e duração da estação úmida variando de 6 a 3 meses. A vegetação encontra-se sob forte exposição solar e temperaturas que podem chegar a 40°C, elevando o potencial de evapotranspiração (VELOSO et al., 2002; MORO et al., 2016).

Embora seja considerada homogênea no que diz respeito aos padrões da vegetação (DRYFLOR, 2016), o Domínio das Caatingas é melhor descrito como um mosaico heterogêneo de fisionomias, sendo reconhecidas nove unidades florísticas (SANTOS et al., 2012; MORO et al., 2016). Além disso, dentro das fisionomias são reconhecidas variações internas decorrentes de diferenças climáticas, e principalmente de um complexo mosaico de solos, que variam suas características mesmo em pequenas distâncias (PRADO, 2005), criando habitats com diferentes condições que podem restringir o estabelecimento de determinadas espécies (ARAÚJO et al., 2005).

A vegetação das Caatingas demonstra diferentes estratégias adaptativas que possibilitam a sobrevivência e persistência nestes ambientes, que apresentam marcante sazonalidade, temperaturas extremas e baixa disponibilidade hídrica. Embora existam espécies perenifólias, a deciduidade é uma estratégia bastante representativa, assim como a redução da área foliar. Também são comuns espécies com estratégias de armazenamento de água em tecidos de troncos e raízes, além de adaptações reprodutivas de floração e frutificação sincronizadas com os períodos de precipitação (SILVA et al., 2004; SILVA et al., 2011; NOGUEIRA et al., 2013).

Diferentes discussões têm levantado questionamentos sobre o papel da heterogeneidade ambiental como um dos fatores que impulsionam a coexistência e a distribuição de espécies com diferentes estratégias ecológicas nas comunidades vegetais das Caatingas, principalmente em escala local (APGAUA et al., 2014; FARIAS et al., 2016; MENINO et al., 2015). Segundo alguns estudos, a heterogeneidade dos fatores ambientais seria um importante impulsionador da coexistência das espécies que ocupariam diferentes nichos, o que seria determinante para a substituição de espécies em curta escala espacial (APGAUA et al., 2014). Entretanto, ainda são escassos os trabalhos que discutam estes padrões sob diferentes perspectivas (MORO et al., 2015; FREITAS, 2017), principalmente

aqueles que abordem a heterogeneidade das condições ambientais em pequenas escalas espaciais.

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

A compreensão dos padrões que regem a substituição das espécies vegetais ao longo de gradientes e variações ambientais é um dos questionamentos mais desafiadores da ecologia. Isso porque em diferentes escalas, o que é observado pode ser resultado de uma grande complexidade de fatores passados e presentes que remetem à manutenção da diversidade, coexistência de espécies e aos fatores abióticos (WEIHER e KEDDY, 2001). A substituição de espécies em escala regional e local é um importante componente da biodiversidade e sua compreensão nos fornece bases para determinar os fatores que limitam a distribuição das espécies (BRENES-ARQUEDAS et al., 2013).

Em escalas regionais, a limitação de dispersão pode atuar restringindo a ocupação das espécies, interferindo no *turnover* (CHUST et al., 2006). Entretanto, há estudos que indicam que a importância da estocasticidade é proporcionalmente mais relevante que os processos determinísticos à medida que reduzimos as escalas espaciais devido à menor heterogeneidade de habitats (CHASE, 2014). Trabalhos em escalas mais restritas, permitem um maior controle dos fatores influentes na composição e estrutura das comunidades. Nestas escalas a limitação de dispersão não é expressiva, os fatores climáticos são constantes e há maior delimitação de outras variáveis, como as edáficas (OZINGA et al., 2005).

Relatada a importância da abordagem funcional para melhor compreender a influência da heterogeneidade dos fatores abióticos nos padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais, as variações destes fatores nas formações arbóreas das FTSS, presentes no Domínio Biogeográfico das Caatingas, são um interessante objeto de estudo. Estas formações, que estão associadas a restrições hídricas e uma alta heterogeneidade edáfica, observada inclusive em escalas locais (APGAUA, et al., 2014; PAULA et al., 2018), além de alto *turnover* de espécies entre estes ambientes (PENNIGTON et al., 2009; APGAUA, et al., 2014; DRYFLOR, 2016), permitem a investigação de padrões de substituição de espécies junto à abordagem

funcional, cujas respostas podem fornecer valiosos *insights* sobre os processos regem a dinâmica das comunidades.

REFERÊNCIAS

- ALGAR, A.C.; KERR, J.T; CURRIE, D.J. Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. **Ecology**, 92(4), p. 903–914. 2011.
- APGAUA, D. M. G.; SANTOS, R.M.; PEREIRA, D.G.S.; MENINO, G.C.O.; PIRES, G.G.; FONTES, M.A.L.; TNG, D.Y.P. Beta-diversity in seasonally dry tropical forests (SDTF) in the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, 23(1), p. 217–232. 2014.
- ARAÚJO, E.L.; SILVA, K.A.; FERRAZ, E.M.N.; SAMPAIO, E.V.S.B.; SILVA, S.I. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de Caatinga, Caruaru, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 19(2), p. 285-294. 2005.
- BALDECK, C. A.; HARMS, K. E.; YAVITT, J. B.; JOHN, R.; TURNER, B.; VALENCIA, R.; ET AL. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 280(1753), p. 1-7. 2012.
- BULLOCK, S.H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press. 1995.
- CADOTTE, M.W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHEV, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, 48(5), p. 1079-1087. 2011.
- CADOTTE, M.W.; TUCKER, C.M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, 32(6), p. 429-437. 2017.
- CARDOSO, D. B. O. S.; QUEIROZ, L.P. Caatinga no contexto de uma metacomunidade: evidências da biogeografia, padrões filogenéticos e abundância de espécies em Leguminosas. In: CARVALHO, C.J.B.; ALMEIDA E.A.B. (eds.). **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Roca, p.241-260. 2011.
- CASTELLANOS-CASTRO, C.; NEWTON, A.C. Environmental Heterogeneity Influences Successional Trajectories in Colombian Seasonally Dry Tropical Forests. **Biotropica**, 46(6), p. 660-671. 2015.
- CHASE, J.M.; LEIBOLD, M.A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. **Biodiversity and Conservation**, 13(9). 2004.
- CHASE, J.M.; MYERS, J.A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 366, p. 2351–2363. 2011.

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

DE BELLO, F.; PRICE, J.N.; MÜNKEMÜLLER, T.; LIIRA, J.; ZOBEL, M.; THUILLER, W.; GERHOLD, P.; GÖTZENBERGER, L.; LAVERGNE, S.; LEPS, J.; ZOBEL, K.; PÄRTEL, M. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. **Ecology**, 93, p. 2263-73. 2012.

DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T.M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **PNAS**, 104(52), p. 20684-20689. 2007.

DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J.H.C.; MACE, G.M.; DONOGHUE, M.J.; EWERS, R.M.; JORDANO, P.; PEARSE, W.D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, 3(9), p. 2958-2975. 2013.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, 16(11), p. 646-655. 2001.

DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, 33(6306), p. 1383-1387. 2016.

FARIAS, S. G. G.; RODAL, M.J.N.; MELO, A.L.; SILVA, M.A.M.; LIMA, A.L.A. Fisionomia e estrutura de vegetação de caatinga em diferentes ambientes em Serra Talhada-Pernambuco. **Ciência Florestal**, 26(2), p. 435-449. 2016.

FREITAS, M.A.B. Functional structure of woody arboreal-shrub plant communities at different precipitation condition in the caatinga, northeastern Brazil. **Holos Environment**, Simpósio de Biologia Vegetal, p. 76-84. 2017.

FLYNN, D. F.B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B.T.; LIN, B.B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M.M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, 12(1), p. 22-33. 2009.

GERING, J.C.; CRIST, T.O. The alpha-beta-regional relationship : providing new insights into local - regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. **Ecology Letters**, 5, p.433-444. 2002.

GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRÅTHEN, K.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUISAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K.; ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, 87(1), p. 111-127. 2011.

GRIME, J.P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, 86(6), p. 902-910.

GUREVITHCH, SCHEINER, S.M.; Fox, G.A. **Ecologia Vegetal**. 2 ed. Porto Alegre: Artmed, 592 p. 2009.

HILLEBRAND, H.; MATTHIESSEN, B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12(12), p. 1405-1419. 2009.

HOOPER, D. U.; CHAPIN, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H. ; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects Of Biodiversity On Ecosystem Functioning: A Consensus Of Current Knowledge. **Ecological Monographs**, 75(1), p. 3-35. 2005.

HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. **Monographs in Population Biology**, Princeton University Press. 2001.

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

JOHN, R.; DALLING, J. W.; HARMS, K. E.; et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 104, p. 864–869. 2007.

JOLLY, W.M.; COCHRANE, M.A.; FREEBORN, P.H.; HOLDEN, Z.A.; BROWN, T.J.; WILLIAMSON, G.J. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. **Nature Communications**, 6(7537). 2015. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/ncomms8537>>.

KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. **Science**, 322(5901), p. 580–582. 2008.

KRAFT, N.J.B.; ADLER, P.B.; GODOY, O.; JAMES, E.C.; FULLER, S.; LEVINE, J.M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, 29, p. 592–599. 2015.

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

LEGENDRE, P.; MI, X.; REN, H.; MA, K.; YU, M.; SUN, I.; HE, F. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. **Ecology**, 90, p. 663–674. 2009.

- LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, 23(11), p. 1324-1334. 2014.
- LEVIN, S.A. The problem of pattern and scale in ecology : the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, 73, p. 1943-1967. 1992.
- LEVINE, J. M.; HILLERISLAMBERS, J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. **Nature**, 461, p. 254–257. 2009.
- 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**, 103(5), p. 1276-1290. 2015.
- LI, E.; WANG, G.; ZHANG, Y.; ZHANG, W. Morphometric traits capture the climatically driven species turnover of 10 spruce taxa across China. **Ecology and Evolution**, 6(4), p. 1203-1213.
- LI, Y.; SHIPLEY, B.; PRICE, J.N.; DANTAS, V.L.; TAMME, R.; WESTOBY, M.; SIEFERT, A.; SCHAMP, B.S.; et al. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. **Journal of Ecology**, 106(3), p. 1001-1009. 2017.
- LINARES-PALOMINO, R.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; PENNINGTON, R.T. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. In: DIRZO, R.; YOUNG, H.A.M.; CEBALLOS, G. (Ed.). **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**. Washington: Island, p. 3-21. 2011.
- LINARES-PALOMINO, R.; AYBAR, D.; MORALES-RUIZ, E.J. Floristics of neotropical seasonally dry forests: A perspective from complete vascular plant inventories. **Phytocoenologia**, 45(3), p. 251–267. 2015.
- MYERS, J.A.; CHASE, J.M.; JIMÉNEZ, I.; JØRGENSEN, P.M.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; SEIDEL, R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. **Ecology Letters**, 16, p. 151–157. 2013.
- MAGURRAN, A.E. **Measuring biological diversity**. Oxford, Blackwell Science, 256p. 2004.
- MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; WESTOBY M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends of Ecology and Evolution**, 21, p. 178–185. 2006.

MENINO, G. C. O. SANTOS, R.M.S.; APGAUA, D.M.G.; PIRES, G.G.; PEREIRA, D.G.S.; FONTES, M.A.L.; ALMEIDA, H.S. Florística e estrutura de florestas tropicais sazonalmente secas. **Cerne**, 21(2), p. 277–291. 2015.

MORO, M. F.; LUGHADHA, E.N.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, 82(2), p. 91-148. 2016.

MURPHY, P.G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17(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**, 2015. 2015.

NEVES, D.M.; DEXTER, K.G.; PENNINGTON, R.T.; BUENO, M.L.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. **Journal of Biogeography**, 42(8), p. 1566-1576. 2015.

NOGUEIRA, F.C.B.; PACHECO-FILHO, A.J.S.; GALLÃO, M.I.; BEZERRA, A.M.E.; MEDEIROS-FILHO, S. Fenologia de *Dalbergia cearenses* Ducke (Fabaceae) em um fragmento de floresta estacional, no semiárido do Nordeste, Brasil. **Revista Árvore**, 37(4), p. 657-667. 2013.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CURTI, N.; VILELA, E.A.; CARVALHO, D.A. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. **Biotropica**, 30, p. 362–375. 1998.

PAULA, G.G.P.; SANTOS, R.M.S.; MENINO, G.C.O.; APGAUA, D.M.G.; PEREIRA, D.G.S.; SOUZA, C.R. Influence of environmental variations on the formation of microhabitats within a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest - SDTF, Brazil. **Rev. Árvore**, 42(2). 2018. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882018000200011>>. Acesso em: 23 jan 2019.

PAVOINE, S.; BONSALL, M.B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, 86(4), p. 792-812. 2010.

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

PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. **Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. Boca Raton: CRC Press. 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**, 40, p. 437-457. 2009.

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

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

PRADO, D.E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. 2 ed. Recife, UFPE, p. 3-74. 2005.

QIAN, H.; RICKLEFS, R.E.; WHITE, P.S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. **Ecology Letters**, 8(1), p. 15-22. 2005.

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

GUO, Y.; XIANG, W.; WANG, B.; LI, D.; MALLIK, A.U.; CHEN, H.Y.H.; HUANG, F.; DING, T.; WEN, S.; LU, S.; LI, X. Partitioning beta diversity in a tropical karst seasonal rainforest in Southern China. **Scientific Reports**, 8(17408). 2018.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. **International Journal of Plant Sciences**, 164(S3), S143–S164. 2003.

REICHSTEIN, M.; BAHN, M.; MAHECHA, M.D.; KATTGE, J.; BALDOCCHI, D.D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. **PNAS**, 111(38), p. 13697-13702. 2014.

RESTREPO-COUBE, N.; ROCHA, H.R.; HUTYRA, L.R.; ARAUJO, A.C.; BORMA, L.S.; CHRISTOFFERSEN, B.; CABRAL, O.M.R.; CAMARGO, P.B.; CARDOSO, F.L.; COSTA, A.C.L. et al. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. **Agricultural and Forest Meteorology**, 182, p.128–144. 2013.

RICHARDSON, A.D.; KEENAN, T.F.; MIGLIAVACCA, M.; RYU, Y.; SONNENTAG, O. Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. **Agricultural and Forest Meteorology**, 169, p. 156–173. 2013.

- SANTOS, R. M.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; EISENLOHR, P.V.; QUEIROZ, L.P.; CARDOSO, D.V.O.S.; RODAL, M.J.N. 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(2), p. 409-428. 2012.
- SEYOUM, Y.; FETENE, M.; STROBL, S.; BECK, E. Foliage dynamics, leaf traits, and growth of coexisting evergreen and deciduous trees in a tropical montane forest in Ethiopia. **Trees – Structure and Function**, 26, p. 1495–1512. 2012.
- SCHERER-LORENZEN, M. Functional diversity affects decomposition process in experimental grasslands. **Functional Ecology**, 22(2), p. 547-555. 2008.
- SCHROEDER, D. **Solos: Fatos e conceitos**. São Paulo: ANDA. 2017. 244p.
Disponível em: <<http://www.alfredao.com.br/downloads/listar/nome/publicacoes>>.
Acesso em: 18 jan. 2019.
- SIEFERT, A.; RAVENSCROFT, C.; ALTHOFF, D.; ALVAREZ-YÉPIZ, J.C.; CARTER, B.E.; GLENNON, K.L.; HEBERLING, L.M.; JO, I.S.; PONTES, A.; SAUER, A.; WILLIS, A.; FRIDLEY, J.D. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, 23(5), p. 942-951. 2012.
- SILVA, E.C.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; AZEVEDO-NETO, A.D.A.; BRITO, J.Z.; CABRAL, E.L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia**, 73(2), p. 201-205. 2004.
- SILVA, L.B.; SANTOS, F.A.R.; GASSON, P.; CUTLER, D. Estudo comparativo da madeira de *Mimosa ophthalmocentra* Mart. ex. Benth e *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae-Mimosoideae) na caatinga nordestina. **Acta Botanica Brasilica**, 25(2), p.301-314. 2011.
- SOBRAL, F.L.; CIANCIARUSO, M.V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, 28(4), p. 617-631. 2012.
- SWENSON, N.G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J.A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 278, p. 877-884. 2011.
- SWENSON, N.G.; STEGEN, J.; DAVIES, S.; ERICKSON, D.; FORERO-MONTAÑA, J.; HURLBERT, A.; KRESS, J.; THOMPSON, J.; URIARTE, M.; WRIGHT, S.; ZIMMERMAN, J. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. **Ecology**, 93, p. 490–499. 2012.
- TILMAN, D. Functional Diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, 3, 109-120. 2001.

TILMAN, D.; REICH, P.B.; ISBELL, F. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. **PNAS**, 109(26), p. 10394-10397. 2012.

ZHANG, B; LU, X.; JIANG, J.; DEANGELIS, D.L.; FU, Z.; ZHANG, J. Similaridade de características funcionais de plantas e padrão de agregação em uma floresta subtropical. **Ecology and Evolution**, 7(12), p. 4086-4098. 2017.

XU, X.; MEDVIGY, D.; POWERS, J.S.; BECKNELL, J.M.; GUAN, K.. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. **New Phytologist**, 212(1), p. 80-95. 2016.

WEIHER, E.; KEDDY, P. Assembly rules as general constraints on community composition, p.2 51-271. In WEIHER, E.; KEDDY, P. (eds). **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge, Cambridge University Press, 418p. 1999.

WEIHER, E.; FREUND, D.; BUNTON, T.; STEFANSKI, A.; LEE, T.; BENTIVENGA, S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. – **Philosophical Transaction B**, 66(1576), p. 2403–2413. 2011.

WESTOBY, M. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33, p.125-159.2002.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33, p. 125–159. 2002.

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

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428, p. 821-827. 2004.

SEGUNDA PARTE – ARTIGO

ARTIGO 1 - A SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES EXPRESSA A SUBSTITUIÇÃO DE FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA DIANTE DE CONDIÇÕES EDÁFICAS HETEROGÊNEAS: UM ESTUDO DE CASO NAS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS (FTSS)

Fernanda Moreira Gianasi¹, Rubens Manoel dos Santos^{1*}

¹Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, C.P. 3037, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

* Autor correspondente. E-mail: rubensmanoel@dcf.ufla.br

RESUMO

Este trabalho buscou compreender como a diversidade funcional e a substituição de espécies arbóreas se relacionam diante da heterogeneidade edáfica em local. Para o estudo nós selecionamos 5 diferentes ambientes com características edáficas heterogêneas em uma região de FTSS localizada no Município de Juvenília, extremo norte de Minas Gerais, Brasil. Em cada ambiente foram alocadas 5 parcelas 20mx20m, onde foram coletadas amostras de solo para caracterização edáfica. Foram identificados todos os indivíduos que apresentaram CAP ≥ 10 cm, e destes, foram coletados folhas e ramos de 269 indivíduos para obtenção de valores correspondentes a 20 diferentes características funcionais. A partir destes foram calculadas as médias das características ponderadas pela comunidade (CWMs). Para avaliar as relações entre as características funcionais e a diferenciação florística, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM) a partir da distância euclidiana das CWMs, distância euclidiana da textura dos solos e distância euclidiana da fertilidade dos solos. A substituição de espécies apresentou relação significativa ($p < 0,0001$) com a distância funcional, seguida pela textura do solo ($R^2 = 74\%$). A distância funcional se relacionou positivamente com dissimilaridade de Bray-Curtis ($p < 0,0001$, $R^2 = 43\%$). Os resultados obtidos demonstram que a distribuição das espécies entre os ambientes se dá por processos não-aleatórios, mesmo em escalas locais, indicando que a diferenciação florística e diversidade funcional estão relacionadas, e condicionadas pelas variações edáficas, em especial pela textura dos solos.

Palavras-chave: Variáveis edáficas. Diversidade beta. Diversidade funcional.

ABSTRACT

The aim of this article was to understand how functional diversity and tree species turnover are related, and how they relate to edaphic heterogeneity in local scales. For this, we chose five different environments with heterogeneous characteristics in an Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) region located in Juvenilia, northern Minas Gerais, Brazil. In each environment five plots of 20x20 m were allocated. Soil samples were collected for soil characterization. All individuals with circumference at breast height (CBH) ≥ 10 cm were identified, and from these, leaves and branches of 269 individuals were collected to obtain values corresponding to 20 different functional attributes. From these we calculated the means of the community-weighted mean (CWMs). In order to evaluate the relationships between functional characters and floristic differentiation, generalized linear models (GLM) were used based on Euclidean distance of CWMs, uclidean distance of soil texture and Euclidean distance of soil fertility. Species turnover showed a significant relationship ($p < 0.0001$) with functional distance, followed by soil texture ($R^2 = 74\%$). Functional distance was positively related to Bray-Curtis dissimilarity ($p < 0.0001$, $R^2 = 43\%$). The results show that the distribution of species among the environments occurs by non-random processes, even in local scales, indicating that floristic differentiation and functional diversity are related, and conditioned by edaphic variation, especially of soil texture.

Key-words: Edaphic variables. Beta diversity. Functional diversity.

1 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas houve a intensificação de debates sobre a relevância e influência dos processos determinísticos e estocásticos nas comunidades vegetais, que procuram integrar perspectivas tradicionais a conceitos emergentes, como a abordagem funcional (WEIHER e KEDDY, 1999; FUKAMI et al., 2005; CHASE e MYERS, 2011; WEIHER et al., 2011). Para explicar diferentes padrões na composição e substituição das espécies nas comunidades, diferentes modelos têm sido propostos. Estes incluem modelos neutros, que consideram as espécies de um mesmo nível trófico equivalentes com relação à sua capacidade competitiva, movimento e *fitness*, e modelos determinísticos, baseados em nicho (PAVOINE et al., 2010). Possivelmente a heterogeneidade presente nas comunidades vegetais é reflexo de uma variedade de fatores que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais (MORO et al., 2015).

Os padrões de substituição de espécies, sumarizados a partir da diversidade-beta taxonômica, podem ser usados como importantes ferramentas para esclarecer o grau de relevância destes processos nas comunidades, sendo capaz de detectar primariamente os fatores influentes na distribuição das espécies (MAGURRAN, 2004; CHASE e MYERS, 2011). Entretanto, eles abordam todas as espécies como ecologicamente equivalentes, e são desconhecidas as informações que eles podem oferecer sobre a funcionalidade dos sistemas estudados (DÍAZ e CABIDO, 2001; RICOTTA, 2005; SWENSON, 2011).

Dentro deste contexto, a abordagem funcional é empregada para quantificar o papel individual dos organismos na complexidade dos processos ecológicos, sendo um importante componente da biodiversidade, já que define como o valor e a variação das características (que impõem os *trade-offs* diante dos filtros ambientais) influenciam o funcionamento das comunidades, permitindo avaliar a complementaridade ou redundância das espécies (KEDDY, 1992; WEIHER e KEDDY, 2001; BRENES-ARGUEDAS; RODDY e KURSAR, 2013).

Os padrões não-aleatórios de estrutura e diversidade têm sido atribuídos às interações interespecíficas e às condições abióticas, que limitam a distribuição das espécies (CHASE e MYERS, 2011). Enquanto as interações bióticas seriam as responsáveis pelos padrões em que a similaridade limitante atua, promovendo a

coexistência das espécies com distintas estratégias ecológicas (ALGAR et al., 2011; SOBRAL e CIANCIARUSO, 2012; DE BELLO et al., 2012; CADOTTE e TUCKER, 2017), os filtros ambientais abióticos estariam relacionados a eventos que promovem comunidades onde as espécies apresentam convergência nas características funcionais, determinando estratégias ecológicas semelhantes (WEIHER et al., 2011; CADOTTE e TUCKER, 2017).

Entre os filtros ambientais, o solo e seus diferentes aspectos é uma grande fonte de variação na composição das espécies. A natureza do caráter edáfico, e suas variações quanto à fertilidade, textura e profundidade, corresponde às variáveis ambientais mais documentadas com respeito à influência na estrutura e diversidade das comunidades vegetais (FINE et al., 2005; MURPHY e BOWMAN, 2012; ARRUDA et al., 2015, CASALINI et al., 2019), incluindo o componente funcional, o que a fez ser tratada em muitos estudos como filtro ambiental (CORNWELL e ACKERLY, 2009; MORAES et al., 2015; MORO et al., 2015). Primariamente, as propriedades edáficas e sua interação com a vegetação dependem da textura do solo, cujas variações interferem diretamente nas relações hídricas e nutricionais das plantas (GUREVITCH et al., 2009; SCHROEDER, 2017), que demandam mecanismos e estratégias ecológicas específicas para lidar com as condições heterogêneas, interferindo na distribuição das espécies.

Também são inerentes aos padrões ecológicos, como, por exemplo, a influência da filtragem ambiental ou dos processos estocásticos, a dependência da escala espacial de análise, uma vez que ela permite a delimitação de restrições (ou sua ausência) na dispersão das espécies (KRAFT et al., 2014). Estudos em pequenas escalas geográficas, que contemplem uma alta heterogeneidade abiótica, oferecem a oportunidade de estudar a estrutura das comunidades vegetais sem que maiores influências da restrição à dispersão e onde haja um controle das variáveis climáticas, permitindo estabelecer correspondências entre os diferentes grupos de espécies e sua distribuição pelos diferentes ambientes (WEBB et al., 2002; ZHANG et al., 2017).

As formações arbóreas das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS), presentes no Domínio Biogeográfico das Caatingas, estão associadas a restrições hídricas e uma alta heterogeneidade edáfica observada inclusive em escalas local (APGAUA, et al., 2014; PAULA et al., 2018), além de alto *turnover* de espécies entre

estes ambientes (PENNIGTON et al., 2009; APGAUA, et al., 2014; DRYFLOR, 2016). A investigação dos padrões de substituição de espécies e a abordagem funcional dessas comunidades podem fornecer valiosos *insights* sobre quais processos regem a dinâmica das comunidades. A conciliação entre diferentes abordagens tem sido promissora na compreensão das relações entre a diversidade de espécies e as funções ecossistêmicas, além de proporcionar capacidade preditiva sobre como a diversidade responderá aos distúrbios ambientais (CADOTTE; CARSCADDEN e MIROTCHNICK, 2011). Diante de um cenário com pressões antrópicas cada vez mais acentuadas e projeções de uma iminente mudança climática sem precedentes (JOLLY et al., 2015; STEVENS-RUMANN et al., 2018), esperamos que os resultados possam contribuir para compreensão dos padrões que influenciam a distribuição das espécies e a dinâmica das comunidades arbóreas frente às alterações ambientais contínuas, e com isso oferecer suporte para medidas de conservação.

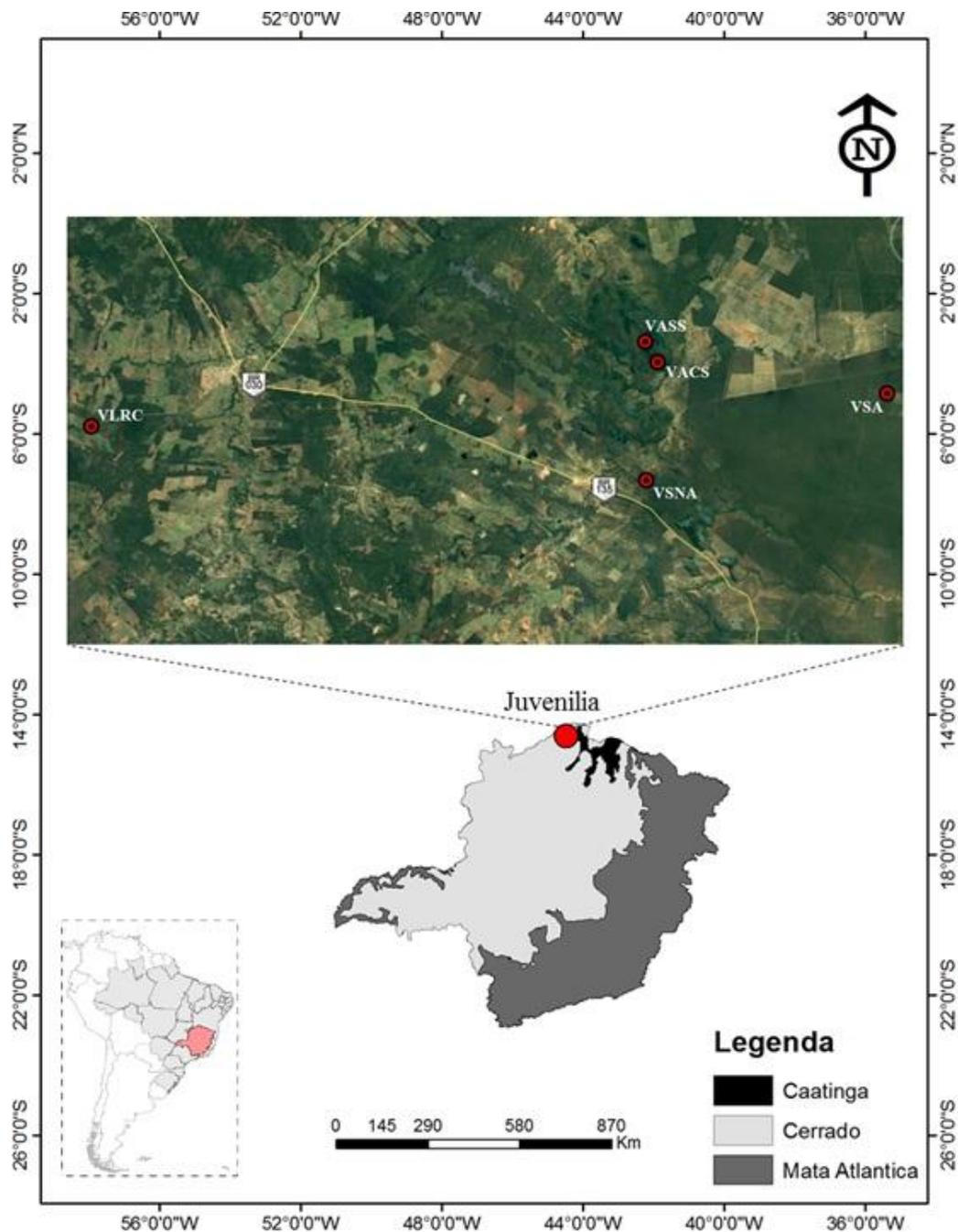
Portanto, o objetivo deste trabalho foi compreender como a diversidade funcional e a substituição de espécies arbóreas interagem diante da heterogeneidade edáfica e sem maiores influências das restrições de dispersão. As hipóteses são que: 1) em uma restrita escala espacial a diversidade funcional e a substituição de espécies estão relacionadas de forma não-aleatória e 2) que a possível relação existente entre ambas é mediada pelas variações do caráter edáfico.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de Estudo

Para o estudo foram selecionados diferentes ambientes de FTSS localizados no Município de Juvenília, extremo norte de Minas Gerais, Brasil (Figura 2). Segundo classificação de Köppen, o clima no município é considerado tropical com inverno seco (Aw/As). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 868 mm, com ocorrência de estações bem definidas entre maio e setembro, e períodos de transição entre essas estações, a temperatura média anual correspondente a 23°C (SANTOS et al. 2012).

Figura 2 – Localização geográfica da área de estudo no município de Juvenília no extremo norte de Minas Gerais – Brasil



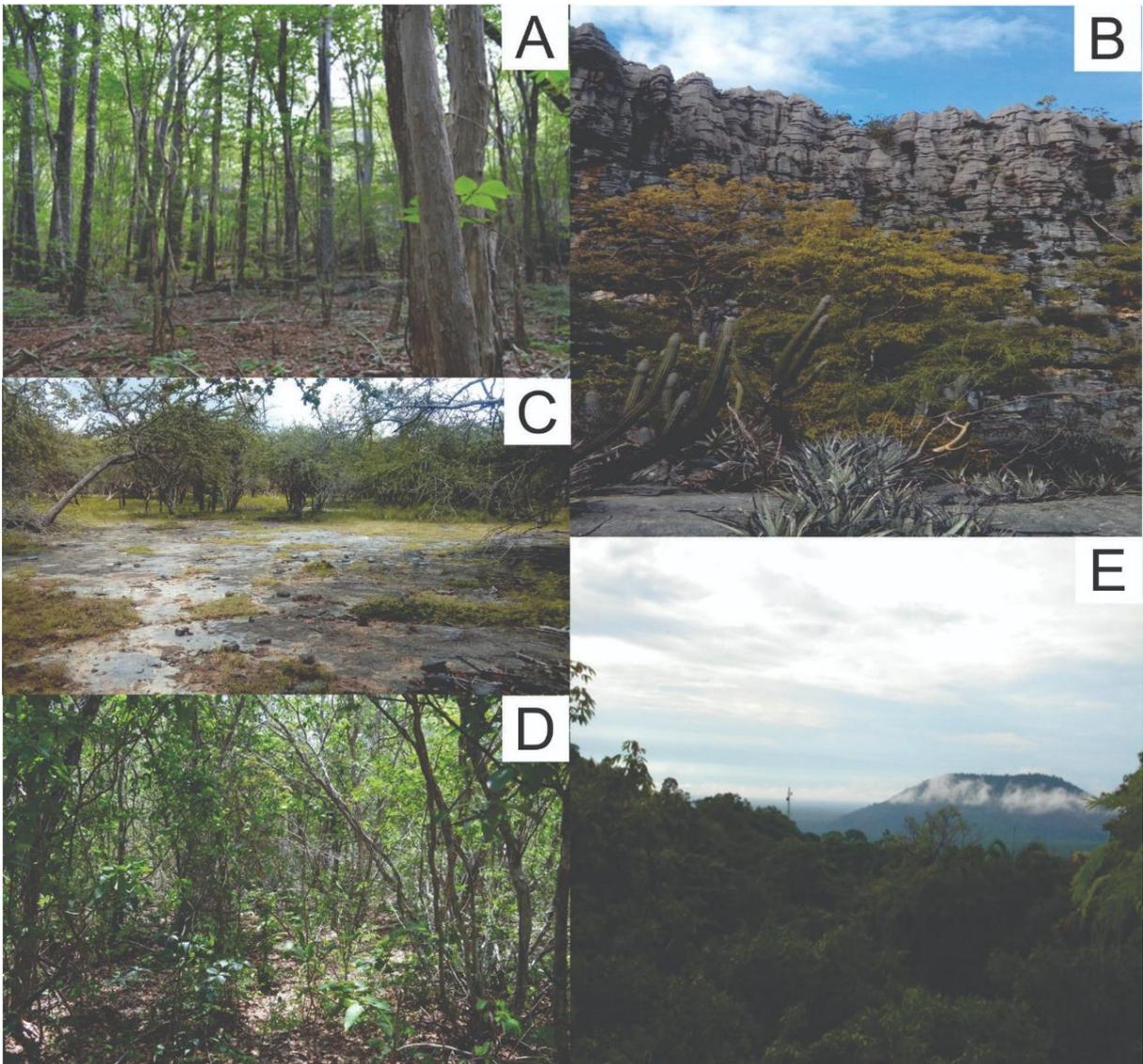
Legenda: **VACS** - Afloramento calcário com solo; **VASS** - Afloramento calcário sem solo; **VSA** - Caatinga de Areia; **VLRC** - Furados; **VSNA** - Caatinga Arbórea.

Fonte: Da autora

A vegetação, segundo Pennington et al. (2009), pode ser classificada como Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) e encontra-se dentro do Domínio Biogeográfico das Caatingas (APGAUA et al., 2014). O município é contemplado por

um mosaico vegetal, distinguível a partir da heterogeneidade das características edáficas. Neste mosaico, foram escolhidos 5 ambientes (Figura 3), identificados e caracterizados segundo suas naturezas edáficas:

Figura 3 – Representação do mosaico vegetal presente nos 5 ambientes da área de estudo.



Legenda: **A** - VACS (Afloramento calcário com solo); **B** - VASS (Afloramento calcário sem solo); **C** - VLRC (Furados); **D** - VSA (Caatinga de Areia); **E** - VSNA (Caatinga Arbórea).

Fonte: Da autora

Afloramento calcário com solo (VACS): ambiente localizado nas áreas mais elevadas da região, sobre afloramentos de rochas calcárias, caracterizado por solos muito férteis, porém rasos, que não ultrapassam os 70 cm de profundidade. Apresenta declive pouco acentuado, com rochas expostas e entorno formado por

paredões rochosos cujas dimensões variam de 6 a 100 metros de altura. A vegetação é composta por uma floresta de dossel contínuo e presença de sub-bosque (SILVA, 2018).

Afloramento calcário sem solo (VASS): ambiente localizado nos topos dos afloramentos de rochas calcárias, composto majoritariamente por rochas expostas. Apresenta superfície irregular, devido a lixiviação e ações erosivas, com solos praticamente inexistentes. A vegetação arbórea está distribuída de forma descontínua e se estabelece nas fendas e fissuras presentes nas rochas, que também são locais de infiltração e acúmulo de água durante a estação chuvosa. Na área também são comuns espécies herbáceas e arbustivas das famílias Bromeliaceae, Cactaceae e Velloziaceae, que cobrem os rochedos mais planos e com declives menos acentuados (SILVA, 2018).

Caatinga de Areia (VSA): ambiente localizado em área baixa, com relevo plano a ligeiramente sinuoso. Os solos são menos férteis, quando comparados aos outros ambientes da área de estudo, profundos e extremamente arenosos. Esta última característica está intimamente relacionada à retenção hídrica, uma vez que as maiores proporções de areia propiciam a rápida drenagem da água no solo. O dossel é contínuo, com comunidade arbórea apresentando uma significativa quantidade de indivíduos perfilhados (SOUZA, 2018).

Furados (VLRC): ambiente localizado em áreas baixas, formado por expressivos lajeados de rochas calcárias com superfícies planas e regulares. Localmente conhecido como “Furados” (PAULA et al., 2018), a rocha se apresenta majoritariamente exposta, com deposição de solo raso em alguns pontos específicos. Durante a estação chuvosa, devido à impermeabilização das rochas, bem como suas formas e localização, a área permanece alagada por breves períodos. Assim como na VAAS, a vegetação arbórea está distribuída de forma descontínua, se estabelecendo nas regiões de solo raso, nas fendas e fissuras presentes nas rochas. As famílias Bromeliaceae e Cactaceae são representativas, cobrindo significativas extensões.

Caatinga Arbórea (VSNA): ambiente localizado em área baixa, entremeado pelos afloramentos de calcário, com relevo plano a ligeiramente sinuoso. Os solos são férteis e profundos. A comunidade arbórea é densa, com dossel contínuo e com presença de sub-bosque, correspondente à fisionomia de Caatinga Arbórea (SANTOS et al., 2012).

2.2 Coleta dos Dados

Em cada um dos 5 ambientes foram alocadas 5 parcelas 20m x 20m (400 m²), onde foram registrados e identificados todos os indivíduos arbóreos em que a circunferência à altura do peito (CAP) foi maior ou igual a 10 cm. As espécies foram identificadas no campo por especialista e a padronização da nomenclatura seguiu o sistema de classificação APG IV (THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2016) para famílias e o Re flora (FLORA DO BRASIL, 2018), para as espécies.

Para as análises de solo, foram coletadas amostras superficiais de 0,5 litros a 10 cm de profundidade em três pontos de cada uma das parcelas. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos, identificadas e enviadas ao Laboratório de Análises de Solos da Universidade Federal de Lavras, onde as seguintes variáveis foram analisadas segundo protocolo da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA, 2006): proporções de argila, silte e areia; pH em água, teores de potássio (K), fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al) e matéria orgânica (MO); acidez potencial (H+Al); soma de bases (Sb), saturação por bases (V); saturação por alumínio (m); CTC a pH 7,0 (T); CTC efetiva (t) e P-Rem.

Para as análises de diversidade funcional, considerando que as diferenças entre as espécies são manifestadas através de múltiplas características (CORNELISSEN et al., 2003), foram obtidos valores para as características funcionais dos ramos (Tabela 1) e foliares (Tabela 2) a partir de 3 indivíduos de cada espécie presente em cada ambiente ou o máximo de indivíduos presentes, quando não foi possível satisfazer a condição mínima.

Tabela 1 – Características funcionais dos ramos utilizadas nas análises de diversidade funcional

Característica funcional	Unidade	Relevância ecológica
Espessura da casca*	mm	Proteção a tecidos vitais contra ataque de patógenos, herbivoria, evitar e resistir ao estresse hídrico e estabilidade mecânica
Espessura do lenho*	mm	Estabilidade, defesa, arquitetura, hidráulica, ganho de C, potencial de crescimento de plantas, condutância de seiva
Espessura da medula*	mm	Estabilidade, defesa, ganho de C
Presença de súber	Sem unidade	Proteção a tecidos vitais contra ataque de patógenos, herbivoria e seca
Densidade específica**	mg.mm ⁻³	Estabilidade, defesa, arquitetura, hidráulica, ganho de C e potencial de crescimento de plantas
Densidade de vasos**	n ^o vasos/mm ²	Condutância de seiva
Área do lúmen vasos**	µm ²	Condutância de seiva
Diâmetro dos vasos**	µm	Condutância de seiva
Índice de vulnerabilidade Carlquist**	Sem unidade	Condutância de seiva e suscetibilidade à cavitação do vaso

Legenda: * Características funcionais obtidas a partir de métodos propostos por CORNELISSEN et al. (2003) e PERÉZ-HARGUINDEGUY et al. (2013); ** Características funcionais obtidas a partir de métodos propostos por APGAUA et al. (2017).

Fonte: Da autora

Tabela 2 – Características funcionais foliares utilizadas nas análises de diversidade funcional

Característica funcional	Unidade	Relevância ecológica
Comprimento do pecíolo*	cm	Posicionamento espacial, suporte hidráulico, ampliação da capacidade de captação luminosa
Comprimento do peciólulo*	cm	Posicionamento espacial, suporte hidráulico, ampliação da capacidade de captação luminosa
Comprimento da raque*	cm	Posicionamento espacial, suporte hidráulico, ampliação da capacidade de captação luminosa
Número de folíolos**	Sem unidade	Captação luminosa, balanço hídrico, trocas gasosas
Presença de tricomas*	Sem unidade	Redução da temperatura e estresse hídrico
Comprimento do limbo da unidade foliar*	cm	Captação luminosa, balanço hídrico, trocas gasosas
Largura do limbo da unidade foliar*	cm	Captação luminosa, balanço hídrico, trocas gasosas
Espessura do limbo da unidade foliar*	mm	Potencial hídrico, assimilação de carbono da planta, proteção aos sistemas fotossintéticos, longevidade foliar
Área foliar*	mm ²	Captação luminosa, balanço hídrico, trocas gasosas
Área foliar específica*	mm ² .mg ⁻¹	Taxas relativas de crescimento, taxas fotossintéticas, investimento estrutural, vida útil foliar
Conteúdo de matéria seca foliar*	mg ⁻¹ . mm ²	Taxas relativas de crescimento, longevidade foliar

Legenda: * Características funcionais obtidas a partir de métodos propostos por CORNELISSEN et al. (2003) e PERÉZ-HARGUINDEGUY et al. (2013); ** Características funcionais obtidas a partir de métodos propostos por APGAUA et al. (2017).

Fonte: Da autora

Todos os indivíduos selecionados apresentaram circunferência à altura do peito (CAP) maior ou igual a 10 cm e estavam saudáveis. Para cada indivíduo selecionado, coletaram-se ramos terminais com 1 metro de comprimento, completamente expostos ao sol, para padronização da coleta. Destes foram seccionadas 2 amostras de ramos com aproximadamente 5 cm, bem como folhas saudáveis, que foram utilizadas para análises das características foliares. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos identificados e posteriormente processadas segundo os protocolos propostos por Cornelissen et al. (2003); Pérez-Harguindeguy et al. (2013) e Apgaua et al. (2017).

Ramos de cada espécie foram fixados em álcool 70, donde foram feitas micro-seções com micrótomo portátil GSL1 (GÄRTNER et al., 2014), que foram usadas no preparo de lâminas anatômicas. As lâminas foram coradas com azul de toluidina e fixadas com gel de glicerina. Posteriormente foram fotografadas em microscópio óptico com câmera digital acoplada, captando os vasos do xilema na porção externa, mediana e mais próxima ao centro da lâmina, totalizando 3 fotos de cada indivíduo. Os vasos xilemáticos foram coloridos pelo programa GIMP® 2.8.10. Com o auxílio de uma escala de 1mm², os vasos foram medidos e contados por meio do programa ImageJ®. Considerou-se para as análises a média da área e contagem dos vasos das três imagens (mediana, central e externa) de cada espécime coletado.

Também foi mensurada, com auxílio de um paquímetro, a espessura da casca, do xilema e da medula. Em seguida as medulas e cascas foram removidas e elas foram imersas em água por 3 dias para embebição, e posteriormente foram pesadas e tiveram seu volume obtido através do princípio de Arquimedes (ASTM, 2002). Por fim, as amostras foram secas em estufa a 70 °C por 3 dias para obtenção do peso seco. Através deste processo foram obtidos os parâmetros relativos à densidade dos ramos (PERÉZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Os comprimentos dos pecíolos, peciólulos, raque e unidade foliar, bem como a largura da unidade foliar foram obtidos com auxílio de uma régua de alumínio milimetrada. Para as duas últimas métricas, a mensuração foi realizada na região mediana vertical e horizontal do limbo da unidade foliar. Considerou-se para estas métricas a menor unidade da folha (no caso de folhas compostas e recompostas, a unidade foliar é correspondente ao folíolo e ao foliólulo respectivamente).

Os valores de espessura foram obtidos com auxílio de paquímetro posicionado na região mediana direita das unidades foliares, evitando-se as nervuras de maior calibre. As imagens dos limbos das unidades foliares foram obtidas com auxílio de um Scanner de mesa Epson Perfection V3702, na resolução 150 ppp, em tons de cinza. Para tratamento das imagens foi utilizado o programa ImageJ®, que calcula a quantidade e área total das unidades foliares. As pesagens foram realizadas em balança analítica de alta precisão, onde foram obtidos valores para massa fresca das folhas, que posteriormente foram levadas à estufa a 70 °C durante 3 dias, e novamente pesadas para obtenção da massa seca CORNELISSEN et al. (2003); PERÉZ-HARGUINDEGUY et al. (2013) e APGAUA et al. (2017).

2.3 Análise dos dados

Com objetivo de ordenar as unidades amostrais como relação ao caráter edáfico, determinar a existência de variações e distinguir quais as variáveis mais explicativas, foi realizada uma Análise de Componentes principais (PCA) (JOLLIFFE e CADIMA, 2016).

Para avaliar as relações entre os caracteres funcionais e a diferenciação florística, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM). No primeiro modelo a variável resposta foi a dissimilaridade de Bray-Curtis entre as unidades amostrais, enquanto as variáveis preditoras foram: x1) a distância euclidiana das CWMs, x2) distância euclidiana da textura do solo e x3) distância euclidiana da fertilidade do solo, as distâncias euclidianas foram obtidas dos dados reescalados para média igual a 0. No segundo modelo x1 foi utilizado como variável resposta e a dissimilaridade de Bray-Curtis, x2 e x3 como variáveis explanatórias. As variáveis preditoras foram logaritmicamente transformadas no primeiro modelo, proporcionando assim uma maior qualidade de ajuste, devido à linearização. A família de distribuição de erros utilizada foi a gaussiana, onde foram atendidas a normalidade dos resíduos e homogeneidade das variâncias.

Variáveis com correlação de Pearson $\geq 0,6$ não foram incluídas no mesmo modelo para evitar multicolineariedade (DORMANN et al., 2012). Todos os modelos (GLM, exceto os globais) estavam isentos de Variance Inflation Factor (VIF) > 4 . A princípio, seria adotada a abordagem multimodel inference (BURNHAM e

ANDERSON, 2002), através do Critério de Informação de Akaike de segunda ordem (AICc, indicado para pequenas amostras, onde o melhor modelo é o de menor valor de AICc), pelo critério $\Delta AICc \leq 2$ (BURNHAM e ANDERSON, 2002). No entanto, em todos os casos (para as 4 variáveis resposta), apenas um modelo apresentou $\Delta AICc \leq 2$ ou não continham nenhuma variável com efeito significativo que já não estivesse contida no melhor modelo. Portanto, somente foram considerados os modelos com $\Delta AICc = 0$. Dessa maneira, a contribuição de cada variável foi obtida comparando o acréscimo no AICc quando é retirada do modelo (AICcl, de agora em diante), sendo as variáveis mais importantes as que provocam maior aumento no valor de AICc. Os modelos não apresentaram autocorrelação espacial, de acordo com o índice Moran's I.

As distâncias euclidianas e de Bray-Curtis foram obtidas através do pacote "vegan". Para a obtenção dos modelos foi utilizado pacote "lme4" (BATES et al., 2015), e o pacote "lmerTest" para avaliar significância estatística através dos graus de liberdades aproximados (KUZNETSOVA et al., 2016). Para a seleção de modelos e obtenção do R^2 dos modelos mistos foi utilizado o pacote "MuMIn" (BARTÓN, 2009), enquanto o R^2 do GLM foi obtido através do pacote "rsq" (ZHANG, 2018). A análise de autocorrelação espacial foi obtida através do pacote ncf (BJØRNSTAD, 2016). Todas as análises foram efetuadas no ambiente R versão 3.3.1 (R CORE TEAM, 2016), onde adotamos o critério de 5% de significância.

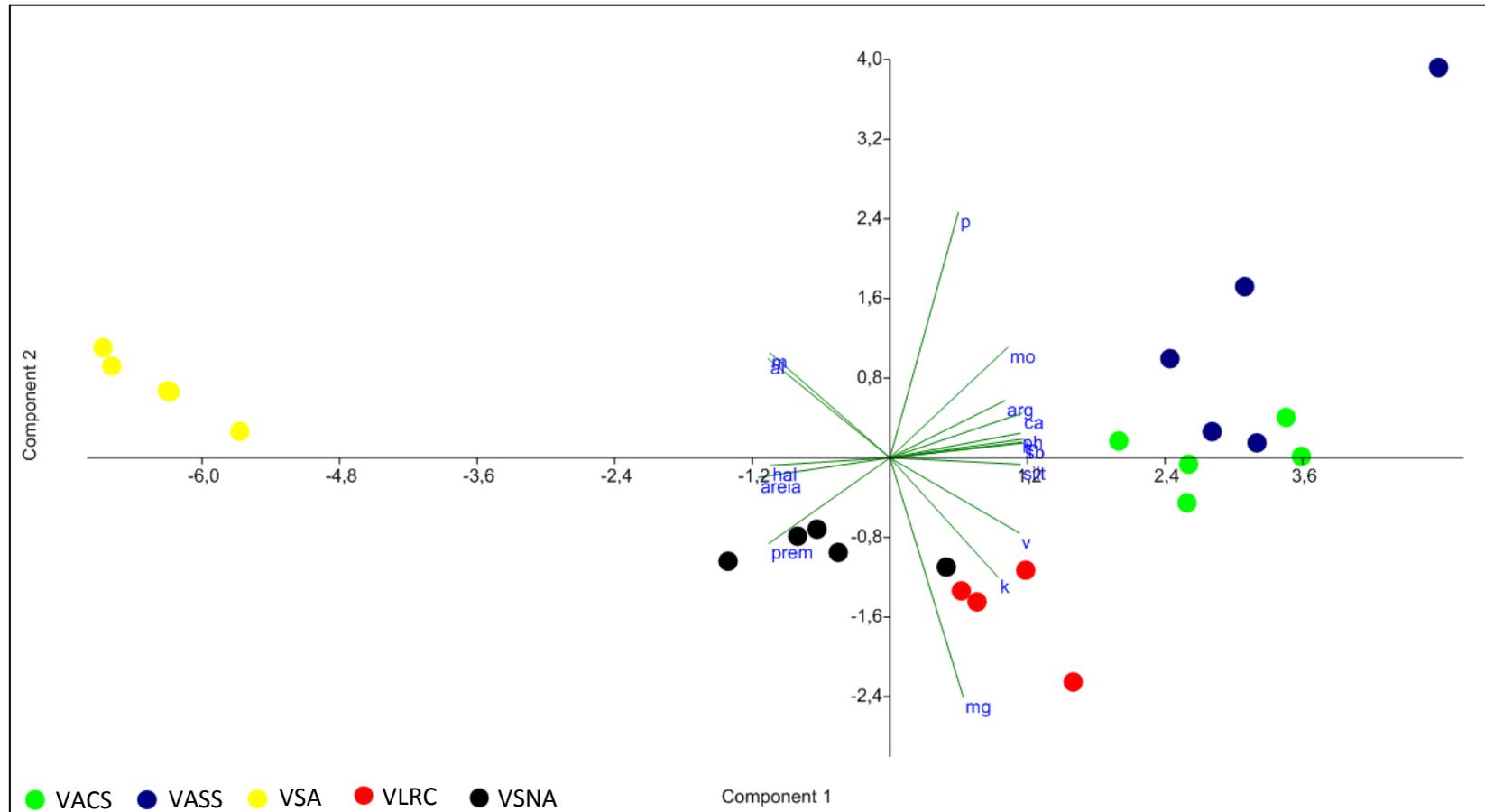
3 RESULTADOS

Nos cinco ambientes foram identificados 1038 indivíduos pertencentes à 85 espécies. Destes, 269 espécimes foram coletados e processados para obtenção dos valores correspondentes às características funcionais dos ramos e foliares que deram origem aos resultados de distância funcional (CWMs). Com relação à caracterização edáfica, a comparação conjunta pela Análise de Componentes Principais (PCA), ordenou um grupo à esquerda, contendo as unidades amostrais VSA, que foram associadas à maior acidez do solo e proporções de areia. À direita, foram agrupadas as unidades amostrais dos ambientes VACS e VASS, positivamente relacionadas às variáveis de fertilidade, e maiores proporções de argila e silte. VSNA e VLRC estão mais correlacionadas, apresentando valores

intermediários relativos à textura e fertilidade do solo. O agrupamento das unidades amostrais do ambiente VSNA foram relacionadas ao teor de fósforo remanescente (P-Rem) e VLRC ao teor de magnésio (Mg), potássio (K) e saturação por bases (V). Os eixos 1 e 2 juntos explicaram aproximadamente 79,75% da variação (Figura 4).

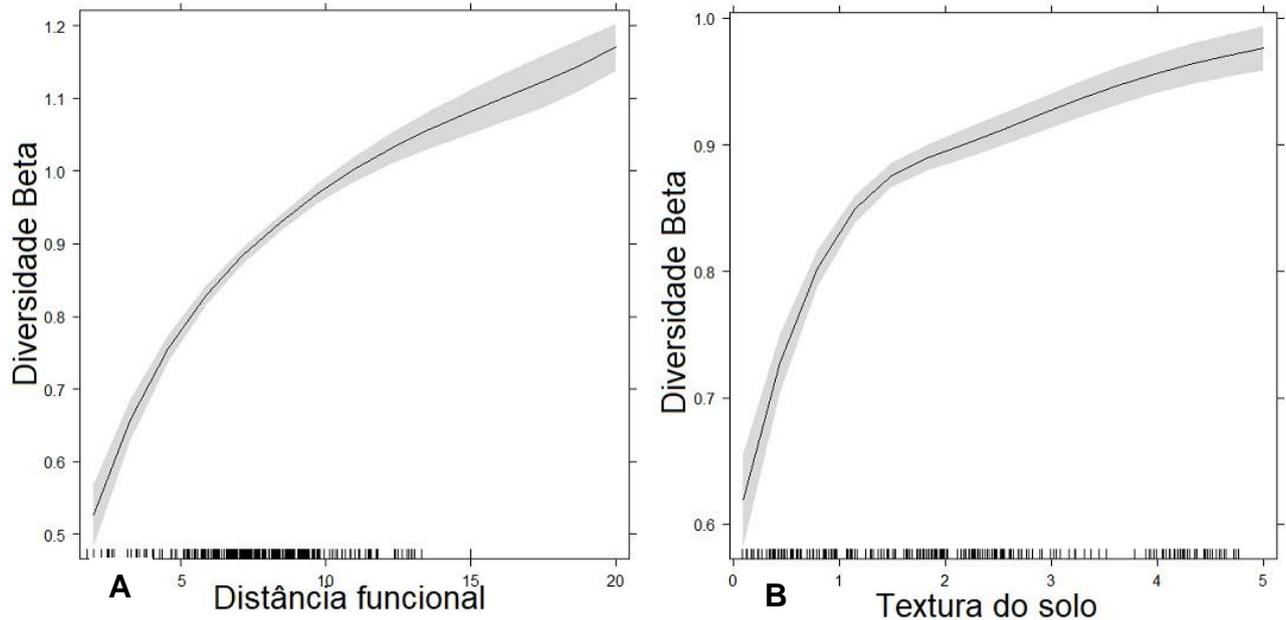
A diversidade beta apresentou relação significativa ($p < 0,0001$) positiva com as duas variáveis preditoras selecionadas pelo AICc, sendo a diferenciação entre os caracteres funcionais (Figura 5A) as variáveis de maior importância (AICcI = 208), seguido pela textura do solo (AICcI = 153) (Figura 5B), sendo o $R^2 = 74\%$. A distância funcional se relacionou positivamente com dissimilaridade de Bray-Curtis ($p < 0,0001$, $R^2 = 43\%$) (Figura 6), enquanto as outras variáveis foram removidas pelo AICc.

Figura 4 - Análise de Componentes Principais (PCA) para as variáveis edáficas das unidades amostrais de um mosaico vegetacional em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca no norte de Minas Gerais, Brasil



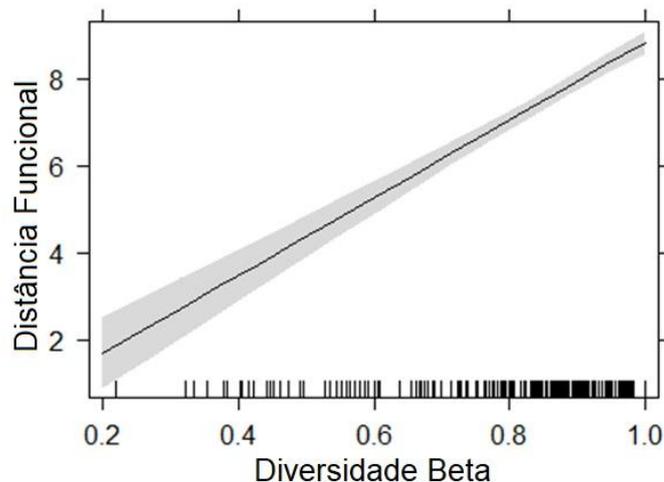
Legenda: **VACS** - Afloramento calcário com solo; **VASS** - Afloramento calcário sem solo; **VSA** - Caatinga de Areira; **VLRC** - Furados; **VSNA** - Caatinga Arbórea. Os eixos principais 1 e 2 são explicativos para 79,75% da variação.

Figura 5 – Relação entre substituição de espécies e distância funcional (A) e substituição de espécies e textura dos solos (B)



Legenda: **A** - Relação significativa ($p < 0,0001$) positiva entre a dissimilaridade de Bray-Curtis e a diferenciação entre os caracteres funcionais (distância euclidiana das CWMs), variável preditora selecionada pelo AICc (AICcl = 208); **B** - Relação significativa ($p < 0,0001$) positiva entre a dissimilaridade de Bray-Curtis e textura do solo (distância euclidiana da textura dos solos), variável preditora selecionada pelo AICcl (AICcl = 153), $R^2 = 74\%$.

Figura 6 – Relação entre a distância funcional e a substituição de espécies



Legenda: Relação significativa ($p < 0,0001$) positiva entre a diferenciação dos caracteres funcionais (distância euclidiana das CWMs) e a dissimilaridade de Bray-Curtis, $R^2 = 43\%$.

4 DISCUSSÃO

Este estudo contou com ambientes heterogêneos, excetuando-se as áreas de VACS e VASS (Figura 4). Essas duas áreas são espacialmente mais próximas (Figura 3), o que justificaria maior similaridade com relação aos solos, entretanto estes apresentam profundidades bastante distintas, sendo extremamente rasos em VASS. A relação entre a substituição de espécies (diversidade- β) e textura do solo era prevista, corroborando outros estudos que de mesma forma demonstraram que alta diversidade- β entre diferentes localidades está condicionada, em grande parte, pela heterogeneidade ambiental das condições edáficas (APGAUA et al., 2014; PENNINGTON et al., 2009). A área estudada também apresenta solos extremamente férteis, quando comparados a regiões adjacentes pertencentes a outros domínios fitogeográficos (DRYFLOR, 2016; PENNINGTON et al., 2009), não sendo esta uma condição considerada limitante, e possivelmente por isso, as diferenças nas variáveis de fertilidade entre áreas não foram suficientes para explicar as diferenças na diversidade- β e distância funcional.

A abordagem tomada por este trabalho, bem como os resultados obtidos, demonstram que a distribuição das espécies entre os ambientes se dá por processos não-aleatórios (SWENSON et al., 2010), mesmo em escalas menores, indicando que a diferenciação florística e diversidade funcional estão relacionadas, e condicionadas pelas variações edáficas, em especial a textura dos solos, entre os ambientes. Portanto, podemos assumir que a associação entre as particularidades do habitat e as espécies vegetais são resultado de adaptações específicas para lidar com as adversidades impostas pelo meio (WEIHER e KEDDY, 2001; DÍAZ e CABIDO, 2001; CONTI et al., 2018). As características funcionais determinam os *trade-offs* que afetam o desempenho dos indivíduos, de modo que determinadas características, que promovem um bom desempenho em um habitat, podem não ser tão eficientes em locais com variáveis ambientais contrastantes, o que interfere na capacidade competitiva, taxas de sobrevivência e crescimento (KEDDY, 1992; BRENES-ARQUEDAS et al., 2013).

Os cinco ambientes onde o estudo foi conduzido estão inseridos no maior e mais isolado núcleo de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS) do mundo, sob forte sazonalidade e condições hídricas restritivas devido às peculiaridades

climáticas que promovem baixas médias pluviométricas (DRYFLOR, 2016; PENNIGTON et al., 2009). Somada a esta condição, temos a heterogeneidade na textura dos solos (MOONEY et al., 1995; PENNIGTON et al., 2000) que confere disparidade na disponibilidade hídrica (GUREVITCH et al., 2009; SCHROEDER, 2017) entre as comunidades arbóreas dos diferentes ambientes. Portanto, este trabalho reforça a ideia de que a distribuição das espécies arbóreas nas comunidades não é aleatória, indicando uma mudança direcional da diversidade funcional através de diferentes condições ambientais, com espécies adaptadas a essas variações (YANG et al., 2015; SIEFERT, 2012; SWENSON et al., 2011).

Embora a distância funcional tenha apresentado uma relação indireta com a textura do solo, uma vez que ela esteve relacionada positivamente com a diversidade beta, acredita-se que outras características edáficas que não foram analisadas, como a profundidade do solo, que também está relacionada à retenção e disponibilidade hídrica (ZHANG et al., 2017), podem ter influência na diversidade funcional, e portanto, nas diferentes estratégias ecológicas que tiveram maior sucesso em cada habitat. Além das condições abióticas, em escala local a composição funcional também responde às variações bióticas (CHACÓN-LABELLA, et al., 2016) ou pode ser fruto de pressões seletivas históricas, e por isso, faz-se necessário outras análises que integrem a diversidade filogenética, permitindo explorar de forma consistente os processos inerentes aos padrões observados e discernir com confiança o caráter evolutivo relacionado à diversificação funcional entre os ambientes (CADOTTE e TUCKER, 2017; CADOTTE et al., 2013; PAVOINE et al., 2010).

Ao definirmos que as espécies persistem nas comunidades devido à sua adequação ecológica às condições locais (CADOTTE et al., 2013), e que a distribuição de espécies é uma expressão não aleatória da funcionalidade nos diferentes habitats, aumentamos o poder preditivo sobre o caminho das comunidades vegetais frente os desafios de conservação dos serviços ecossistêmicos (HOOPER et al., 2005). Diante da crescente evidência de que a biodiversidade é fundamental para estabilização das funções ecossistêmicas, e que a perda de espécies pode afetar negativamente a funcionalidade dos ecossistemas (MORI, ISBELL e SEIDL, 2018). A compreensão destes padrões nos fornece informações para definir estratégias de conservação que consigam abranger toda a

complexidade da heterogeneidade das comunidades arbóreas, garantindo a persistência e manutenção da diversidade em todos seus componentes (MORO et al., 2015).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados demonstram que nos cinco ambientes elegidos dentro de um mosaico vegetacional de FTSS no nordeste brasileiro, a substituição de espécies da comunidade arbórea e a substituição de funcionalidade ecológica estão relacionadas de forma não-aleatória, sob a influência da heterogeneidade edáfica, expressa principalmente pela textura dos solos. Devido às especificidades apresentadas por estas fisionomias, que estão submetidas à sazonalidade e distintas características edáficas que promovem propriedades ecológicas características, sugere-se que estudos como este sejam realizados em outras comunidades, que contemplem diferentes tipos de formações vegetais, para maior clareza e ratificação dos padrões aqui encontrados.

Esta abordagem nos permitiu examinar o comportamento da comunidade vegetal em escala local de forma ampla, sendo possível assumir que as particularidades do hábitat e a composição de espécies arbóreas são resultados de adaptações específicas para lidar com a heterogeneidade das condições ambientais. Entretanto, não estão claras quais características funcionais são as determinantes das diferentes estratégias ecológicas da vegetação e quais seus respectivos significados adaptativos para a distribuição e substituição das espécies. Estas informações são essenciais na caracterização dos fatores preponderantes para o estabelecimento, crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies diante de fatores limitantes.

REFERÊNCIAS

- ALGAR, A.C.; KERR, J.T; CURRIE, D.J. Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. **Ecology**, 92(4), p. 903–914. 2011.
- APGAUA, D.M.G.; COELHO, P.A.; SANTOS, R.M.D; SANTOS, P.F.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.D. Tree community structure in a seasonally dry tropical forest remnant, Brazil. **Cerne**, 20 (2), p. 173-182. 2014.
- APGAUA, D.M.G.; TNG, D.Y.P.; CERNUSAK, L.A.; CHEESMAN, A.W.; SANTOS, R.M.; EDWARDS, W.J.; LAURANCE, S.G.W. Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood functional anatomy. **Functional Ecology**, 31(3), p. 582-591. 2017.
- ARRUDA, D. M.; SCHAEFER, C.E.G.R.; CORRÊA, G.R.; RODRIGUES, P.M.S.R.; DUQUE-BRASIL, R.; FERREIRA-JR, W.G.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Landforms and soil attributes determine the vegetation structure in the Brazilian semiarid. **Folia Geobotanica**. 2015. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/281006136_Landforms_and_soil_attributes_determine_the_vegetation_structure_in_the_Brazilian_semiarid>. Acesso em: 21 jan 2019.
- ASTM International (ASTM). Standard test methods for specific gravity of wood and wood-based materials. ASTM D2395. **Annual Book of ASTM Standards**. 2005.
- BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, 67(1), 1-48. 2015. Disponível em: <doi:10.18637/jss.v067.i01>. Acesso em: 21 jan. 2019.
- BARTON, K. **MuMIn**: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>. 2009.
- BRENES-ARGUEDAS, T.; RODDY, A.B.; KURSAR, T.A. Plant traits in relation to the performance and distribution of woody species in wet and dry tropical forest types in Panama. **Functional Ecology**, 27(2), p. 392-402. 2013.
- BJØRNSTAD, O.N. **Package ‘nfc’**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=nfc>>. 2016. Acesso em: 17 Feb. 2018
- BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. **Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York. 2002. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/b97636>>. Acesso em: 21 jan. 2019.

CADOTTE, M.W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, 48(5), p. 1079-1087. 2011.

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

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

CASALINI, A.I.; BOUZA, P. J. BISIGATO, A.J. Geomorphology, soil and vegetation patterns in an arid ecotone. **Catena**, 174, p. 353-361. 2019.

CHACÓN-LABELLA, J.; CRUZ, M.; PESCADOR, C.; ESCUDERO, A. Individual species affect plant traits structure in their surroundings: evidence of functional mechanisms of assembly. **Oecologia**, 180(4). 2016.

CHASE, J.M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. **Journal of Vegetation Science**, 25(2), p. 319-322. 2014.

CHASE, J.M.; MYERS, J.A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 366, p. 2351–2363. 2011.

CHUST, G.; CHAVE, J.; CONDIT, R.; AGUILAR, S.; LAO, S.; PÉREZ, R. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. **Journal of Vegetation Science**, 17(1), p. 83-92. 2006.

CONTI, L.; BLOCK, S.; PAREPA, M.; MÜNKEMÜLLER, T.; THUILLER, W.; ACOSTA, A.T.R.; KLEUNEN, M.; DULLINGER, S.; ESSL, F.; DULLINGER, I.; MOSER, D.; KLONNER, G.; BOSSDORF, O.; CARBONI, M. Functional trait differences and trait plasticity mediate biotic resistance to potential plant invaders. **Journal of Ecology**, 106(4), p. 1607-1620. 2018.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H. MORGAN, H. D., VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 51, p. 335-380. 2003.

CORNWELL, W.K.; ACKERLY, D.D. Community assembly and shifts in the distribution of trait values across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, 79, p. 109-126. 2009.

DE BELLO, F.; PRICE, J.N.; MÜNKEMÜLLER, T.; LIIRA, J.; ZOBEL, M.; THUILLER, W.; GERHOLD, P.; GÖTZENBERGER, L.; LAVERGNE, S.; LEPS, J.; ZOBEL, K.; PÄRTEL, M. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. **Ecology**, 93, p. 2263-73. 2012.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, 16(11), p. 646-655. 2001.

DORMANN, C.F.; ELITH, J.; JACHER, S. et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography** 35 (1), p. 001–020. 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>>. Acesso em: 21 jan. 2019.

DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, 33(6306), p. 1383-1387. 2016.

EMBRAPA- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: Embrapa. 2006.

FINE, P.A.; DALY, D.C.; MUÑOZ, G.V.; MESONES, I.; CAMERON, K.M. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon . **Evolution**, 59(7), p. 1464–1478. 2005.

FLORA DO BRASIL 2020 EM CONSTRUÇÃO. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 23 jan. 2018.

FUKAMI, T.; BEZEMER, M.; MORTIMER, S.R.; PUTTEN, W.H. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. **Ecology Letters**, 8, p. 1283–1290. 2005.

GÄRTNER, Holger; LUCCHINETTI, Sandro; SCHWEINGRUBER, Fritz Hans. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: the GSL1-microtome. **Dendrochronologia**, 32(1), p. 47-51. 2014.

GUREVITHCH, SCHEINER, S.M.; Fox, G.A. **Ecologia Vegetal**. 2 ed. Porto Alegre: Artmed, 592 p. 2009.

HOOPER, D. U.; CHAPIN, F. S.; EWEL, J. J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J. H.; LODGE, D. M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETÄLÄ, H. ; SYMSTAD, A. J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D. A. Effects Of Biodiversity On Ecosystem Functioning: A Consensus Of Current Knowledge. **Ecological Monographs**, 75(1), p. 3-35. 2005.

JOLLIFFE, .IT., CADIMA, J. Principal component analysis: a review and recent developments. **Philosophical Transaction of the Royal Society**, A 374 (2065):

20150202. Disponível em: < <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26953178>>. Acesso em: 23 jan. 2019.

JOLLY, W.M.; COCHRANE, M.A.; FREEBORN, P.H.; HOLDEN, Z.A.; BROWN, T.J.; WILLIAMSON, G.J. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. **Nature Communications**, 6(7537). 2015. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/ncomms8537>>.

KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, 3(2), p. 157-164. 1992.

KRAFT, N. ACKERLY, D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, 80, p. 401–422. 2010.

KRAFT, N. J. B., CRUTSINGER, G. M., FORRESTEL, E. J.; EMERY, N. C. Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. **Oikos** 123, p. 1391–1399. 2014.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. lmerTest: tests in linear mixed effects models. **R Package Version 2.0–32**. 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=lmerTest>>. Acesso em: 08 nov. 2017.

MAGURRAN, A.E. **Measuring biological diversity**. Oxford, Blackwell Science, 256p. 2004.

MORI, A. S.; ISBELL, F.; SEIDL, R. β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. **Trends in Ecology e Evolution**, 33(7), p. 549–564. 2018.

MORO M.F.; SILVA, I.A.; ARAÚJO, F.S.; LUGHADHA, E.N.; MEAGHER, T.R.; MARTINS, F.R. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **PLoS ONE**, 10(3). 2015.

MORAES, D.A.; CAVALIN, P.O.; MORO, R.; OLIVEIRA, R.; CARMO, M.R.B.; MARQUES, M.C.M. Edaphic filters and the functional structure of plant assemblages in grasslands in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, 27(1), p.100-110. 2015.

MURPHY, B.P.; BOWMAN, D.M.J.S. What controls the distribution of tropical forest and savanna? **Ecology Letters**, 15, p. 748–758. 2012.

MOONEY, H. A., BULLOCK, S. H., MEDINA, E. **Dry tropical forests**. Cambridge University Press, Cambridge. 1995.

OZINGA, W.A.; SCHAMINÉE, J.H.J.; BEKKER, R.M.; BONN, S.; POSCHLOD, P.; TACKENBERG, O.; BAKKER, J.; GROENENDAEL, J.M. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. **Oikos**, 108 (3), p. 555-561. 2005.

PAVOINE, S. BAGUETTE, M.; BONSTALL, M.B. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. **Ecological Monographs**, 80(3), p. 485-507. 2010.

PAULA, G.G.P.; SANTOS, R.M.S.; MENINO, G.C.O.; APGAUA, D.M.G.; PEREIRA, D.G.S.; SOUZA, C.R. Influence of environmental variations on the formation of microhabitats within a fragment of Seasonally Dry Tropical Forest - SDTF, Brazil. **Rev. Árvore**, 42(2). 2018. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1590/1806-90882018000200011>>. Acesso em: 23 jan 2019.

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

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

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, S.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, D. E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E. J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; DE VOS, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H. D.; STEEGE, H.; VANDER HEIJDEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, B.; PSCHLOD, P.; VAIERETTI, M.A V.; CONTI, G.; STAYER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61(3), p.167-234. 2013.

R CORE TEAM. **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). Disponível em: <http://wallace.teorekol.lu.se/statistics_for_biologists/01/R%20output%20ex1%20ht16.pdf>. Acesso em: 19 abr. 2017.

RICOTTA, C. Through the Jungle of Biological Diversity. **Acta Biotheoretica**, 53(1), P. 29-38. 2005.

SANTOS, R. M.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; EISENLOHR, P.V.; QUEIROZ, L.P.; CARDOSO, D.V.O.S.; RODAL, M.J.N. 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(2), p. 409-428. 2012.

SCHROEDER, D. **Solos**: Fatos e conceitos. São Paulo: ANDA. 2017. 244p. Disponível em: <<http://www.alfredao.com.br/downloads/listar/nome/publicacoes>>. Acesso em: 18 jan. 2019.

SIEFERT, A. Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. **Oecologia**, 170, pp. 767-775. 2012.

SILVA, W.B. **Afloramento de calcário como condicionante florístico-estrutural de floresta estacional decidual**. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras. Lavras, 56 p., 2018.

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, 10, p. 1115–1123. 2007.

SOBRAL, F.L.; CIANCIARUSO, M.V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, 28(4), p. 617-631. 2012.

SOUZA, C.R. **Relações fitogeográficas e padrões estruturais de microescala em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca**. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras. Lavras, 62 p., 2018.

SWENSON, N.G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J.A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society B**, 278(1707). 2010.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 181, p. 1-20. 2016.

ZHANG, B; LU, X.; JIANG, J.; DEANGELIS, D.L.; FU, Z.; ZHANG, J. Similaridade de características funcionais de plantas e padrão de agregação em uma floresta subtropical. **Ecology and Evolution**, 7(12), p. 4086-4098. 2017.