



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

RENATO SOARES VANDERLEI

**ORGANIZAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE PLÂNTULAS LENHOSAS AO LONGO DE
GRADIENTES AMBIENTAIS EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE
SECA**

Recife

2019

RENATO SOARES VANDERLEI

**ORGANIZAÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE PLÂNTULAS LENHOSAS AO LONGO DE
GRADIENTES AMBIENTAIS EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE
SECA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia de comunidades

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

Recife

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia - CRB-4/1788

Vanderlei, Renato Soares

Organização de assembleias de plântulas lenhosas ao longo de gradientes ambientais em uma floresta tropical sazonalmente seca / Renato Soares Vanderlei. – 2019.

101 f. : il.

Orientadora: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2019.

Inclui referências e anexos.

1. Plantas da caatinga. 2. Ecologia de regiões áridas. 3. Ecologia da Caatinga. I. Tabarelli, Marcelo (Orientador). Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2019 - 347

RENATO SOARES VANDERLEI

Organização de assembleias de plântulas lenhosas ao longo de gradientes ambientais em uma floresta tropical sazonalmente seca

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 28/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Profº. Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Profª. Dra. Inara Roberta Leal (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Profº. Dr. Thiago Gonçalves-Souza (Examinador Externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Recife

2019

AGRADECIMENTOS

Ter motivos para agradecer e comemorar é a primeira conquista desse ciclo que está prestes a se fechar. Uma etapa que começou comigo abrindo mão do conforto e mordomia do lar, do aconchego da família, da presença física dos amigos, da rotina, colegas e amigos do trabalho, literalmente trocando “o certo” pelo duvidoso, e resultou na construção de laços para a vida. Que forma melhor de agradecer senão com ~~uma dose~~ um bolo? 

O primeiro pedaço desse bolo vai para a minha família, que tem sido fundamental em todas as etapas da minha vida, e não sendo diferente nesta. Desde aceitar a ideia de sair novamente de casa, dar os suportes emocional e financeiro necessários, pelos conselhos nas horas de dúvida, palavras de força nas horas de desespero, por ter sido o lenço à distância quando lágrimas eventualmente apareciam. Por me fazer ter a sensação de ser a pessoa mais importante do mundo cada vez que eu coloco os pés em casa ao ouvir “você não sabe o quanto estávamos com saudades de você! ”. Em especial, à minha mãe, Ilma, dedico até a cereja do bolo, especialmente por duas frases que me servem de âncora psicológica nos momentos à deriva ~~nas bads~~: “no que estiver ao meu alcance, enquanto eu estiver aqui, pode contar comigo” e “não deixe que nada nem ninguém te atrapalhe para conquistar seus objetivos”.

O segundo pedaço do bolo (com pouco açúcar e ~~acompanhado de uma dose de Mata Verde~~) vai impreterivelmente para meu orientador, Marcelo Tabarelli. Literalmente me faltam palavras para descrever o quão gratificante foi ter as portas abertas e receber a sua confiança desde o primeiro momento, apesar de eu ter vindo de uma instituição diferente e sem nem ter ideia de quem era Renato. Ouvir, no meio do percurso, que “você tem plena capacidade e autonomia de tomar as decisões necessárias para alterar seu trabalho” foi um dos momentos mais marcantes desses dois anos. Além da transferência de parte da sua expertise científica, muito obrigado pelos momentos de crescimento pessoal e de objetivos de vida escutando rock antigo à beira de uma fogueira com várias pessoas queridas. Espero ter valido a confiança.

Parte substancial desse bolo vai para as amigas que eu desenvolvi na UFPE e foram cruciais para manter minha sanidade. Aos amigos do mestrado, em especial Haymée, Nice, Nando, Patrícia, João, David, Kata: CONSEGUIMOS! Aos ~~Levianos~~ colegas do LEVA (Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada), extremamente acolhedores e me fizeram sentir menos solitário durante todo este tempo, obrigado por devolver cada abraço com o dobro do carinho: Alice, Fabs, Ana Cristiana, Davizinho, Carol, Pedro. A todos do ~~Fornigar~~ LIPA, por todo o apoio de sempre, meu sincero agradecimento.

Não só de Universidade vive o homem ~~graças a Deus~~. Tem bolo também para estas pessoas que entendem e compartilham a vida acadêmica e me dão apoio em todos os momentos: Anderson, Yumi, Renan; obrigado, de coração. E, de forma extremamente única e especial, jamais poderia faltar bolo e ~~deses~~ aos anjos que a vida colocou no meu caminho para me arrancar crises de riso e ter momentos de mais pura espontaneidade e felicidade, que têm abraços que tocam a alma, que suportam minhas reclamações diárias sobre todas as esferas possíveis e imagináveis da vida, que nunca deixam faltar mensagens de carinho e preocupação, que percebem minhas mais sutis mudanças de humor e têm a capacidade de melhorar meu dia, e que hoje são essenciais para a minha felicidade: Anavic, Ursula, Léo, Bruna, Rafa, Brigs, Karina, Drinks. Eu amo vocês, e vocês sabem o quanto. #Reciprocidade.

Eu não teria conseguido concluir este trabalho sem ajuda. A todos que me ajudaram a brincar de toupeira cavando plântulas sob o sol da Caatinga, entre caroás e diabráceas (a.k.a. cansação e faveleiras), muito obrigado. E, em especial a minha amiga/irmã científica Haymée, cuja admiração vai além do futuro científico brilhante. Por tudo, todos os bolos do mundo para você.

Aos que contribuíram e foram fundamentais nos momentos de desespero nas etapas inicial e final deste processo: Bruno Pinho, Artur, vocês são demais. E, Fabíola, o apoio nesta reta final foi crucial. Obrigado pela paciência, apoio, preocupação, discussões e colaborações para a vida.

A Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e o Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV). Aos funcionários do PPGBV: Soraya, Felipe e Elaine. Grato por todos os problemas que vocês resolveram.

Obrigado a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de estudo que eu recebi e que, apesar da defasagem sofrida ao longo dos anos neste país onde educação, ensino e ciência são vistos como algo secundário, ainda é essencial para o desenvolvimento científico de alto nível.

Aos membros da banca, quantos bolos quiserem. Thiago Gonçalves, que foi parceiro desde o momento em que conheci, que tenho alta admiração, e que foi extremamente solícito e crucial para a finalização e para a minha tranquilidade quanto à finalização desta dissertação. À Inara, me faltam palavras para descrever o tamanho da admiração. Força e determinação em pessoa, extremamente objetiva, acolhedora, sincera, e uma das maiores referências que eu tenho hoje de cientista/profissional. Você é incrível. Obrigado por aceitarem contribuir neste momento de realização.

O ciclo se fecha com tantas pessoas e momentos incríveis na minha vida, e com crescimentos pessoal e científico tão grandes, que tenho certeza da minha capacidade de superar qualquer etapa seguinte. E se, mesmo assim, dúvidas/angústias/desesperos baterem, sei que tenho a quem recorrer.

E agora, depois de cada um com sua fatia, uma dose para ajudar a descer.

Here's to us.
Obrigado, Deus.

RESUMO

O recrutamento de plântulas representa um gargalo demográfico para comunidades arbóreas. Fatores bióticos (predação, competição, danos físicos) e abióticos (disponibilidade hídrica, temperatura, luminosidade) influenciam a organização de assembleias de plântulas lenhosas. Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), diferentes pressões relacionadas a sazonalidade e perturbações antrópicas crônicas (PAC) afetam mecanismos de regeneração natural e acúmulo de biomassa acima do solo. Plântulas são altamente suscetíveis a fatores de estresse, e pouco se sabe sobre as forças que controlam a estruturação das suas assembleias, uma informação crucial para inferências sobre a composição arbórea futura frente a previsões de mudanças climáticas. Foi testada a hipótese de que assembleias de plântulas lenhosas são mais diversas funcional e taxonomicamente quanto maior a disponibilidade hídrica e biomassa acima do solo e menor efeito de PAC, analisando também os efeitos de correlação espacial utilizando PCNM (coordenadas principais de matrizes vizinhas). A hipótese foi testada na Caatinga Brasileira amostrando todas as plântulas lenhosas com altura ≤ 50 cm encontradas em dezenove parcelas de 0.1 ha distribuídas em gradientes de precipitação e PAC, em três períodos de coleta. Foram mensurados seis atributos funcionais que refletem economia foliar em cada indivíduo e extraídos dados de outros três sobre a capacidade de dispersão e sobrevivência em bases de dados. Modelos foram gerados para aferir a relação entre precipitação, PAC, biomassa, coletas e PCNM e a composição e diversidade taxonômicas e funcionais. Posteriormente as correlações entre os atributos foram exploradas. Foram amostrados 546 indivíduos de 37 espécies. Dez espécies compõem aproximadamente 80% da abundância total. Foi observada baixa densidade de plântulas, sendo aproximadamente 1 plântula a cada 100 m². A precipitação, biomassa e PCNM influenciaram a composição taxonômica, enquanto precipitação afetou positivamente a riqueza e abundância de espécies. Nas análises funcionais, o período de coleta, precipitação, biomassa e PCNM apresentaram forte efeito na composição funcional (em respectiva ordem de poder de explicação). Observamos alta variação dos atributos entre indivíduos e no nível de comunidade, e também entre períodos de coleta. Ainda, foi observada menor diversidade funcional com maior disponibilidade hídrica. Nossos achados sugerem que a Caatinga suporta assembleias de plântulas pouco densas e taxonomicamente pobres, dominadas por um pequeno grupo de espécies capaz de se adaptar a diferentes cenários de precipitação.

Palavras-chave: Montagem De Comunidades. Plântulas. Floresta Tropical Seca. Caatinga. Ecologia Funcional.

ABSTRACT

The recruitment of seedlings represents a demographic bottleneck for tree communities. Biotic factors (predation, competition, physical damage) and abiotic factors (water availability, temperature, luminosity) influence the organization of woody seedlings assemblages. In seasonally dry tropical forests (SDTF), different pressures related to seasonality and chronic anthropic disturbances (CAD) affect mechanisms of natural regeneration and accumulation of aboveground biomass. Seedlings are highly susceptible to stress factors, and little is known about the forces that control the structuring of their assemblages, which is a crucial information for inferences about future tree composition versus predictions of climate change. We tested the hypothesis that woody seedlings assemblages are more functionally and taxonomically diverse with the increase of water availability and aboveground biomass and decrease of CAD effects, also analysing the effects of spatial correlation using PCNM (principal coordinates of neighbouring matrices). We tested the hypothesis in the Brazilian Caatinga sampling all the woody seedlings with height ≤ 50 cm found in nineteen plots of 0.1 ha distributed in precipitation and CAD gradients, in three different collection periods. We measured six functional traits that reflect the leaf economic spectrum in each individual and extracted data from databases for three other traits related to dispersal and survival capacities. We generated modules to assess the relationship between precipitation, CAD, biomass, collection periods and spatial factors (PCNM) and the taxonomic and functional composition and diversity. Subsequently we explored the correlations between the traits. We sampled 546 individuals from 37 species. Ten species make up about 80% of the total abundance. We found low density of seedlings, with approximately 1 seedling per 100 m². Precipitation, biomass and PCNM influenced on taxonomic composition, while precipitation positively affects the richness and abundance of species. Regarding the functional analyses, the period of collection, precipitation, biomass and PCNM have a strong effect on the functional composition (in the respective order of explanatory power). We observed high variation of the traits between individuals and at community level, and also between collection periods. Still, we observed with lower functional diversity with the increase of water availability. Our findings suggest that the Caatinga supports taxonomically poor seedlings assemblages dominated by a small group of species apparently able to adapt to different precipitation scenarios.

Key words: Community Assembly. Seedlings. Dry Tropical Forest. Caatinga. Functional Ecology.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	11
2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS	12
2.2 MEDIDAS DE DIVERSIDADE BIOLÓGICA.....	15
2.2.1 Ecologia funcional	16
2.2.1.1 Traços funcionais	18
2.3 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS, CAATINGA E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS	21
2.4 REGENERAÇÃO NATURAL E RECRUTAMENTO DE PLÂNTULAS EM FLORESTAS SECAS	24
2.4.1 Mecanismos de regeneração natural	24
2.4.2 Recrutamento de plântulas em florestas tropicais secas	25
2.4.3 Ecologia de plântulas em florestas tropicais secas	27
2.4.3.1 Sementes	27
2.4.3.2 Luz	28
2.4.3.3 Disponibilidade hídrica e sazonalidade	29
2.4.3.4 Distúrbios / Perturbações	30
3 ORGANIZAÇÃO DE ASSEMBLEIA DE PLÂNTULAS LENHOSAS AO LONGO DE GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE HÍDRICA E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS NUMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA	31
4 CONCLUSÃO.....	50
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	68
REFERÊNCIAS	69
APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR	79
ANEXO A - NORMAS DE SUBMISSÃO DO JOURNAL FUNCTIONAL ECOLOGY	96

1 INTRODUÇÃO

Elucidar a importância relativa dos processos responsáveis pelos padrões de montagem de comunidades biológicas (e.g. filtro ambiental, competição, limitação de dispersão) é um dos mais antigos desafios da ecologia de comunidades (PAVOINE; BONSALL, 2011). A persistência e dificuldade em responder com precisão tal questão se dão, em parte, devido ao fato de que estes processos não só variam entre ecossistemas e escalas espaço-temporais (CAVENDER-BARES et al., 2009; CHASE; MYERS, 2011), como também atuam de forma simultânea em diferentes escalas (ROSADO; MATOS; AMORIM, 2016). Apesar de lentos e pontuais, os avanços na investigação da organização das comunidades de plântulas em florestas tropicais secas continuam tendo uma audiência global.

Ao longo da história evolutiva, as plantas desenvolveram diferentes estratégias para crescer e sobreviver em diferentes condições ambientais e de disponibilidade de recursos (e.g. luz, água e nutrientes) (EVERT; EICHHORN, 2013), resultando em diversas estratégias ecológicas (LAUGHLIN, 2014). No entanto, o sucesso de uma espécie em diferentes condições ambientais tende a ser limitado pela ocorrência de demandas conflitantes (*trade-offs*) acerca do investimento de recursos para o crescimento, sobrevivência, reprodução e defesa contra herbívoros (WRIGHT et al., 2004; WESTOBY; WRIGHT, 2006).

Espécies de plantas têm sido classificadas em grupos funcionais no intuito de entender e prever padrões de distribuição e abundância em comunidades vegetais (POORTER; BONGERS, 2006; GRIME; PIERCE, 2012). Os grupos funcionais consistem em conjuntos de espécies que compartilham estratégias ecológicas similares (SCHULZE; MOONEY, 1994). Estas classificações são feitas de acordo com traços funcionais, sendo estes características morfo-fisio-fenológicas associadas ao sucesso reprodutivo (e.g. sementes pequenas ou grandes, folhas finas ou espessas) (VIOLE et al., 2007). Tais características funcionais das espécies fornecem informações sobre o uso de recursos e requerimentos do habitat, auxiliando no esclarecimento dos processos que estabelecem os padrões de diversidade em diferentes escalas (MASON et al., 2013).

Em florestas tropicais sazonalmente secas - FTSS (*Seasonally Dry Tropical Forests*, em inglês), a sazonalidade determina fortemente os processos ecológicos (VIEIRA; SCARIOT, 2006; MAASS; BURGOS, 2011). A precipitação altamente variável e períodos de seca constante (SAMPAIO, 1995) exigem que as espécies se adaptem às diferentes condições de disponibilidade hídrica, afetando a regeneração natural e o recrutamento de determinadas espécies (VIEIRA et al., 2006). Neste contexto, destaca-se também o papel das interações

positivas através das plantas facilitadoras (*nurse plants*), uma vez que diversos autores sugerem que há uma relação entre a facilitação e as adversidades (HART; MARSHALL, 2013). A ideia é que o estabelecimento de uma planta em condições de estresse ambiental seria suficiente para favorecer o estabelecimento de outras espécies, desencadeando o recrutamento de plântulas e participando na estruturação da comunidade (FLORES; JURADO, 2003; LORTIE; CALLAWAY, 2006).

As FTSS estão particularmente expostas às perturbações antrópicas (MARTORELL; PETERS, 2009), uma vez que a presença de densas populações humanas resulta, de forma geral, em exploração intensiva dos recursos naturais (HIROTA et al., 2011). Tais perturbações podem ser consideradas crônicas (e.g. extração de lenha, corte seletivo de madeira, caça, sobrepastoreio por animais domésticos, agricultura de corte e queima), ou agudas (e.g. plantações, pastagens, ou outros tipos de mudanças no uso do solo), e resultam na alteração do ambiente em diversos níveis, levando à homogeneização e simplificação das comunidades e impedindo o avanço da regeneração natural (RIBEIRO et al., 2009, 2015; RITO et al., 2017).

As perturbações antrópicas e as mudanças no regime de precipitação e disponibilidade hídrica são duas forças estruturadoras cujos efeitos tendem ser mais expressivos em comunidades de estágios ontogenéticos iniciais (MELO; LEMIRE; TABARELLI, 2007; RIBEIRO et al., 2015; GAVIRIA; TURNER; ENGELBRECHT, 2017), uma vez que plântulas são mais suscetíveis a fatores de estresse (ENGELBRECHT; KURSAR, 2003). Analisar como estas forças afetam o recrutamento de plântulas é crucial para entender como se dá a organização destas comunidades e as mudanças na estrutura futura da comunidade arbórea (AGUIAR; TABARELLI, 2010). A partir disto, este estudo visa descrever e fazer inferências sobre o padrão de organização taxonômica e funcional das assembleias de plântulas e regenerantes em áreas de floresta madura numa floresta tropical sazonalmente seca, levando em consideração gradientes de perturbação antrópica crônica e de precipitação.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS

Historicamente, entender as causas que permitem a coexistência de várias espécies em comunidades vegetais tem sido objeto de estudo de diversos pesquisadores. A dúvida do porquê de determinadas áreas possuírem mais de 400 espécies por hectare enquanto outras não somam 20 espécies atrai a atenção de ecólogos por mais de meio século (LEIGH JR. et al., 2004). A dificuldade para responder tal questão se dá não só pela alta variação na dinâmica das próprias comunidades, mas também pelo grande número de fatores que influenciam a organização e reorganização constante das mesmas, com diferentes teorias sendo propostas acerca desse ponto.

A clássica dicotomia sobre comunidades vegetais de Clements (1916) e Gleason (1927) deu origem a diversas teorias que tentam explicar quais as principais forças que as estruturam. Primariamente, a ideia de que as comunidades seriam “organismos complexos” de Clements guiou a um pensamento determinístico, onde a coexistência não-aleatória das espécies em diferentes situações ambientais é definida por suas estratégias ecológicas (DIAMOND, 1975; WEIHER; KEDDY, 1999; WESTOBY; WRIGHT, 2006)). Já a visão de Gleason se baseava em comunidades determinadas por mudanças graduais, não discretas, mediadas por eventos históricos e eventos ao acaso, onde “*uma associação não é um organismo... mas, uma mera coincidência*” (GÖTZENBERGER et al., 2012), guiando às teorias voltadas a processos estocásticos (HUBBELL, 1979, 2001; WEIHER et al., 2011). A ideia de que as comunidades seguiam “regras” para a coexistência das espécies teve como base o estudo de Jared Diamond (1975), onde o mesmo observou a composição de espécies de aves em diferentes ilhas adjacentes. O fato de não haver barreiras físicas ou climáticas entre as mesmas levou à ideia de que as comunidades, ao longo do tempo, se tornariam mais semelhantes, uma vez que as espécies precisariam coexistir sem competir, tendo seus nichos ajustados entre si e não haveria recursos para a invasão de outras espécies (i.e. exclusão competitiva por limitação de recursos) (MENEZES; MARTINS; ARAÚJO, 2016). Ao constatar que a combinação de algumas espécies não era possível, Diamond sugeriu que a estrutura das comunidades seguia determinados padrões, ou regras, pré-estabelecidos. Apesar dos estudos posteriores criticarem e refutarem teórica e experimentalmente, devido a não inclusão de modelos nulos em seu trabalho, algo que poderia gerar respostas semelhantes às encontradas pelo mesmo (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979), esta discussão permitiu um avanço teórico e empírico no assunto, não apenas com a inclusão de diferentes processos que explicavam a coocorrência de determinadas espécies, mas também a ação da estocasticidade como força estruturadora das comunidades

(WEIHER; KEDDY, 1995; GÖTZENBERGER et al., 2012; HILLERISLAMBERS et al., 2012)).

A importância dos processos ecológicos na organização das comunidades continuou sendo motivo de discussão ao longo dos anos. Enquanto alguns autores apoiavam a ideia de que tais processos ocorrem de forma contínua e dinâmica (RICKLEFS, 2008), outros suportam uma segregação na sua atuação. Estas teorias foram lapidadas seguindo a ideia de que interações bióticas e fatores abióticos influenciam a coocorrência de espécies e a manutenção das assembleias em escalas distintas (Figura 1). Espera-se que interações bióticas como competição, predação e mutualismo sejam mais importantes na estruturação de uma comunidade em escalas espacialmente menores, uma vez que a interação entre organismos pode resultar em modificações diretas e indiretas entre si e sob seu ambiente circundante.

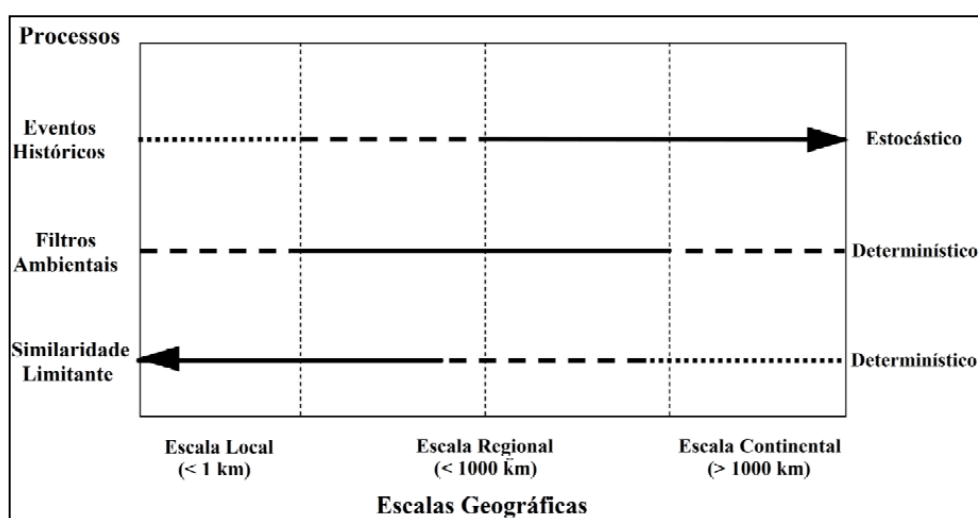


Figura 1. Ilustração adaptada que representa como diferentes processos ecológicos afetam a composição e a estrutura de assembleias ao longo de diferentes escalas espaciais (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). As linhas representam o gradiente de ação dos processos ecológicos sobre as diferentes escalas (linhas sólidas = forte ação dos processos; linhas tracejadas = intermediária ação dos processos; linhas pontilhadas = fraca ou nenhuma ação dos processos).

Em escalas de paisagem, espera-se que fatores abióticos atuem como filtros e tenham maior peso na definição das espécies que compõem determinada comunidade, de modo que apenas as espécies que possuam características ou estratégias similares ocorram em um ambiente específico. Ainda, em escalas continentais, há maior importância de eventos históricos e processos biogeográficos que envolvem especiação, extinção e migração (CAVENDER-BARES et al., 2009; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012).

Ao analisar a composição de uma determinada comunidade, a coocorrência das espécies tem sido explicada de forma segregada, onde os ecólogos procuram definir um processo que

reja a estruturação desta comunidade. Os dois processos determinísticos relacionados ao nicho mais frequentemente abordados são o de similaridade limitante ou diferenciação de nicho (STUBBS; WILSON, 2004) e os filtros ambientais (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). No primeiro, a principal inferência é que as espécies que coocorrem em um determinado local não possuam sobreposição de nicho e que haja maior diversidade de estratégias para utilização dos recursos no intuito de evitar a exclusão por competição. Ou seja, as espécies que estão estabelecidas numa comunidade possuem estratégias e/ou atributos funcionais divergentes e utilizam diferentes dimensões de nicho (VIOLLE; JIANG, 2009). O segundo processo tido como estruturador de comunidades é o de filtragem ambiental, tendo como definição clássica o efeito das condições ambientais selecionando as espécies capazes de sobreviver e persistir em um determinado local (KRAFT et al., 2015; CADOTTE; TUCKER, 2017). De acordo com esta perspectiva, espera-se que haja uma convergência das estratégias e atributos funcionais das espécies que coocorrem no mesmo ambiente. As discussões mais recentes ressaltam a importância de ambos os processos na filtragem de um conjunto (*pool*) maior de espécies que, após passarem pelos filtros de dispersão, ambientais e de interações, formam subgrupos capazes de colonizar um habitat específico e compor diferentes comunidades (CADOTTE; TUCKER, 2017).

Interações positivas entre as espécies também têm sido consideradas como forças que atuam na organização de comunidades de plantas. O processo de facilitação, no qual o estabelecimento de uma espécie melhora condições ambientais estressantes, resultando no aumento da taxa de recrutamento, crescimento e sobrevivência de indivíduos vizinhos de outras espécies (HIERRO; COCK, 2013). Além disso, o processo influencia a coocorrência de diferentes espécies ao promover a ampliação e diversificação de nicho e alterar a heterogeneidade ambiental (CASTILLO; VERDÚ; VALIENTE-BANUET, 2010), modificando também o funcionamento do ecossistema (BULLERI et al., 2016)

A tentativa de explicar a composição de espécies de uma comunidade também incorporou a estocasticidade com a Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia proposta por Hubbel (2001). A teoria assume a equivalência ecológica entre as espécies, de forma que a diversidade se mantém independente da divergência de nicho ou competição, contanto que haja entrada constante delas através de especiação ou imigração/dispersão (CONDIT; CHISHOLM; HUBBELL, 2012). Em outras palavras, qualquer espécie que esteja presente numa metacomunidade, independentemente de suas características ecológicas, possui a mesma chance de se estabelecer numa comunidade local.

Com o passar dos anos, a discussão tem avançado e as duas visões passaram a ser mais bem exploradas empírica e teoricamente. Embora, no passado, o padrão de abundância relativa e distribuição de espécies era explicado de forma extremamente dicotômica, hoje entende-se que ambos os processos determinísticos e estocásticos atuam de forma simultânea (CORNWELL; ACKERLY, 2009; LI; SHIPLEY, 2018), e que a escala do objeto de estudo pode influenciar a importância relativa dos mesmos (CHASE, 2014).

2.2 MEDIDAS DE DIVERSIDADE BIOLÓGICA

Os estudos em ecologia de comunidades, por bastante tempo, utilizaram a riqueza e a diversidade taxonômicas como principais métricas para investigar e comparar comunidades, uma vez que são de fácil mensuração e aplicabilidade (MAGURRAN, 2004). Contudo, quando apenas a identidade taxonômica e a quantidade das mesmas são tomadas como base de um estudo, as espécies se tornam meros números, tendo como pressuposto que não há diferença entre seus papéis ecológicos (GERISCH et al., 2012). Ou seja, uma árvore de 30 metros de altura que apresenta crescimento lento e alta produção de frutos, que pode desempenhar um papel importante na estocagem de carbono e manutenção da fauna é considerada ecologicamente equivalente a uma herbácea de 30 cm de altura.

Não apenas a falta de características ecológicas das espécies é considerada uma limitação quando analisamos uma comunidade somente pela sua diversidade taxonômica: ao tratar de riqueza ou densidade de espécies (i.e. número de espécies em função de uma unidade de área), espécies raras e dominantes possuem o mesmo peso na diversidade de uma comunidade. Diferentes índices foram desenvolvidos para tentar lidar com estas diferenças, como índices de Shannon, Simpson e Jaccard, e comparar as comunidades de forma mais completa. Contudo, se temos duas comunidades com pouca variação no número de espécies e de indivíduos, estes índices se tornam pouco explicativos e podem levar a interpretações errôneas.

Diante destes fatores, comparar comunidades apenas na esfera taxonômica limita bastante a capacidade de entender padrões e processos de organização das mesmas e também o funcionamento do ecossistema, nos dando pouco poder explicativo ao analisar como a funcionalidade de comunidades (i.e. produtividade, ciclagem de nutrientes) difere e como elas são afetadas com a perda ou entrada de diferentes espécies (CALAÇA; GRELLE, 2016). Assim, outras medidas de diversidade foram desenvolvidas para complementar esta abordagem, levando em consideração as diferentes estratégias ecológicas das espécies, para elucidar como

elas respondem à diferentes condições ambientais e como alteram o ambiente ao seu redor (HOOPER et al., 2005). Neste contexto, temos a ecologia funcional.

2.2.1 Ecologia funcional

Uma espécie pode ser analisada pela atividade específica desempenhada por suas partes ou pelo seu organismo como um todo, e essas atividades variam de acordo com o ambiente em que estão. Partindo do ponto de vista determinístico, a ocorrência de uma espécie depende da aptidão do seu conjunto de estratégias ecológicas para sobreviver em um determinado ambiente (WESTOBY; WRIGHT, 2006). Além disso, a coexistência de diferentes espécies pressupõe que haja estratégias distintas para lidar com as condições ambientais locais e interações bióticas (WESTOBY; WRIGHT, 2006). Ou seja, uma espécie que consegue superar o limite da dispersão, germinar, se estabelecer e reproduzir sob uma condição ambiental específica na presença de outras espécies é uma evidência que seus atributos são eficientes para garantir o sucesso da mesma nesta situação ambiental.

A partir disso, a ecologia funcional utiliza atributos funcionais (i.e. características morfo-fisio-fenológicas associadas ao sucesso reprodutivo) (VIOLE et al., 2007) para buscar padrões na ocorrência, abundância e distribuição de espécies em relação a diferentes fatores ambientais. Um traço funcional pode ser medido desde o nível celular (e.g. quantidade de tilacóides ou mitocôndrias) até o organismo como um todo (e.g. área foliar, altura de uma planta), e sua variação reflete em como as espécies interagem com ambiente, como afetam outros níveis tróficos (ver PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e como influenciam as propriedades do ecossistema (MCGILL et al., 2006; VIOLE et al., 2007).

A abordagem funcional tem sido cada vez mais frequentemente incorporada em estudos ecológicos, uma vez que ela considera as características e particularidades de cada indivíduo/espécie, sendo capaz de descrever as respostas funcionais das plantas às condições e requerimentos ambientais, uso de recursos e interações com as outras espécies (PAKEMAN, 2004). Diversos contextos ecológicos podem ser explorados a partir dela, por exemplo: como indivíduos de uma mesma espécie respondem a diferentes gradientes ambientais (plasticidade fenotípica); a habilidade competitiva de diferentes espécies para coexistir num determinado local (TILMAN, 2001); a importância de uma espécie para o funcionamento de uma comunidade e processos de montagem de comunidades (KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008).

Com base nos atributos funcionais (i.e. valor do traço funcional) das espécies, pode-se calcular a diversidade funcional de uma comunidade, sendo caracterizada pelo grau de divergência de valores de características entre espécies (DIAS et al., 2013). Em outras palavras, ela se atém a estimar as diferenças ecológicas das espécies através da dissimilaridade dos seus atributos funcionais. Uma premissa básica na ecologia funcional é que uma alta diversidade funcional reflete uma ampla gama de recursos sendo bem utilizados, uma vez que diferentes estratégias coocorrem e são capazes de utilizar o nicho de forma mais completa (MASON et al., 2013). Imaginemos, como exemplo, duas comunidades vegetais (A e B) com mesmo número de espécies sob condições semelhantes de luminosidade. Se as espécies da comunidade A possuem tamanhos de folhas semelhantes enquanto as da B possuem plantas com diferentes tamanhos de folhas, B será mais diversa funcionalmente em relação a A para esta característica foliar, e terá uma maior utilização do nicho em relação à disponibilidade de luz.

Inúmeros índices foram desenvolvidos para mensurar diferentes aspectos da composição funcional de comunidades baseado em como elas estão preenchidas no espaço funcional (i.e. nicho funcional relacionado aos requerimentos ambientais das espécies). Três categorias principais são comumente medidas e utilizadas de forma complementar para melhor descrever esta distribuição e abundância das espécies no espaço funcional: riqueza, equabilidade e divergência funcional (MASON et al., 2005). A riqueza funcional (*Functional Richness – FRic*) corresponde à variação no valor do atributo e reflete a quantidade de espaço funcional que é ocupado por uma espécie dentro de uma comunidade (BELLO et al., 2012) indicando quais espécies possuem atributos bem adaptados em determinadas condições ambientais (CORNWELL; ACKERLY, 2009). A equabilidade funcional (*Functional evenness – FEve*) reflete como as abundâncias das espécies estão distribuídas no espaço funcional dependendo do valor do seu traço (VILLEGER; MASON; MOUILLOT, 2008). A divergência funcional (*Functional divergence – FDiv*) mede a que grau a abundância de uma comunidade está distribuída em relação às extremidades de um espaço funcional ocupado (e.g. altos valores de FDiv indicam altas abundâncias em diferentes extremos na distribuição de atributos de uma comunidade) (MOUCHET et al., 2010).

Diversos índices surgiram posteriormente, muitos deles medindo diferentes aspectos da diversidade funcional simultaneamente e podendo ser utilizados de forma complementar para analisar diferentes processos ecológicos. O índice de dispersão funcional (FDis) (LALIBERTE; LEGENDRE, 2010), por exemplo, pode ser utilizado para analisar a organização de comunidades vegetais, uma vez que sua variação pode indicar mudanças na complementaridade de nicho ou influência de filtros ambientais na ocorrência de espécies em uma determinada

comunidade e pode ser comparado a modelos nulos, inferindo padrões de convergência ou divergência funcional. Outros autores sugerem a combinação deste índice com outras métricas, como a média de cada atributo funcional ponderada pela abundância das espécies dentro de uma comunidade (CWM – *Community Weight Mean*), uma vez que o mesmo pode mostrar se há mudança na dominância de determinado atributo em relação às mudanças ambientais, indicando o sucesso de uma estratégia ecológica em função da seleção ambiental (RICOTTA; MORETTI, 2011).

A escolha dos índices é certamente um fator importante para os estudos em ecologia funcional. Entretanto, primariamente, um esforço considerável deve ser realizado para uma etapa crucial, que é a escolha dos traços funcionais adequados para a pergunta que se pretende responder.

2.2.1.1 Traços funcionais

O cenário de rápida degradação de ecossistemas devido às mudanças ambientais e às pressões antrópicas resultou no aumento da frequência de estudos utilizando a ecologia funcional. Isso se dá porque existe um consenso que mudanças nos valores dos traços funcionais das espécies em contraste com diferentes condições ambientais possuem caráter preditivo acerca de processos e serviços ecossistêmicos (ROSADO; DIAS; DE MATTOS, 2013). Dessa forma, a abordagem funcional pode ajudar a avaliar como as comunidades respondem a tais pressões e auxiliar conservacionistas e autoridades em tomadas de decisão.

Primariamente, houve a tentativa de utilizar classificações categóricas de grupos funcionais para descrever padrões acerca de funções ecossistêmicas (DÍAZ; CABIDO, 2001). Entretanto, este tipo de classificação não só mascara a variabilidade entre as espécies dentro de um mesmo grupo (e.g. gramíneas, herbáceas, leguminosas), como assume que todas elas respondem da mesma forma a dada condição ambiental, além de resultarem num número amostral baixo em determinados ambientes, causando interpretações estatísticas errôneas (FUNK et al., 2016). Devido a estas limitações, as descrições e predições de mudanças nas comunidades e na dinâmica de ecossistemas passaram a ser analisadas preferivelmente com distribuição contínua de traços funcionais (WESTOBY; WRIGHT, 2006). Estudos

comparando conjuntos de dados de plantas em escala global foram realizados para identificar padrões na variação de determinados traços tidos como bons indicadores de características ambientais (WRIGHT et al., 2004). Por exemplo, variações na espessura foliar e no conteúdo de massa seca foliar podem indicar tolerância ao estresse hídrico, defesa física contra herbivoria

ou efeito na decomposição da serapilheira (LOHBECK et al., 2013). Díaz et al (2016) analisaram a variação de seis traços relacionados ao crescimento, sobrevivência e reprodução de plantas vasculares globalmente. Os autores observaram que o espaço funcional ocupado por esses traços é restrito quando comparado à gama de possibilidades que poderiam existir caso os mesmos variassem de forma independente. Esses resultados indicam que certos *trade-offs* resultaram em estratégias fundamentais para o sucesso evolutivo das plantas e que eles covariam em determinado grau (e.g. correlação inversamente proporcional entre massa da folha por unidade de área (*Leaf Mass Area* - LMA) e quantidade de nitrogênio).

De forma geral, qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em um indivíduo que potencialmente afete sua capacidade reprodutiva ou o ambiente ao seu redor, pode ser considerada um traço funcional (VIOLLE et al., 2007; LAVOREL et al., 2008; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Embora existam protocolos comumente utilizados para a mensuração de traços (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), quaisquer características de uma planta podem ser consideradas traços funcionais, desde o nível celular até o organismo inteiro. É importante ressaltar que, para ser considerado um bom descritor, um traço deve variar entre espécies e de maneira previsível ao longo de gradientes, sejam ambientais ou de recursos. Além disso, os traços devem ser escolhidos de acordo com a pergunta que se deseja responder. Rosado et al (2013) levantam pontos extremamente importantes a serem considerados antes da escolha de um traço funcional, como: (1) quais os fatores ambientais e escalas espaço-temporais são mais apropriados; (2) quais os processos fisiológicos relevantes de acordo com os fatores ambientais; (3) quais as características relevantes que são afetadas por esses fatores, sejam elas morfo-fisio-fenológicas, históricas ou comportamentais.

Traços funcionais podem ser classificados quanto a sua praticidade em serem mensurados (*soft* ou *hard traits*) e quanto ao nível da resposta (traços de resposta ou de efeito) (LAVOREL; GARNIER, 2002). *Soft traits* são considerados traços de fácil mensuração e baixo custo (e.g. área foliar, espessura foliar, densidade de madeira), enquanto que os *hard traits* são traços relevantes a um mecanismo particular que são caros (precisam de equipamentos mais robustos) ou difíceis de serem mensurados (e.g. potencial hídrico, eficiência fotoquímica). HODGSON et al. (1999) ressaltam que muitos desses *hard traits* são fortemente correlacionados com *soft traits*, podendo ser utilizados como indicadores dos mesmos, embora seja necessária uma ressalva quanto à relação direta de causa e efeito entre eles. Atualmente, pode-se obter atributos de diferentes espécies, especialmente de *soft traits*, em bancos de dados globais como o TRY (KATTGE et al., 2011), sendo importante lembrar que os atributos de

uma mesma espécie podem variar entre indivíduos e de acordo com a escala, ambiente e interações com outras espécies.

Outra distinção importante são os traços de resposta (*response traits*) e os traços de efeito (*effect traits*) (LAVOREL; GARNIER, 2002). Traços de resposta são aqueles relacionados à resposta de uma espécie a um determinado fator ambiental, e tal resposta pode influenciar níveis demográficos e alterar a abundância da espécie. Já traços de efeito alteram processos bióticos e abióticos correspondentes a diferentes funções ecossistêmicas. Vamos tomar como exemplo a quantidade de nitrogênio numa folha: este traço pode ser considerado tanto de resposta, quando se analisa como o valor do mesmo muda em diferentes tipos de solo, como também de efeito, uma vez que a variação do mesmo pode influenciar o processo de decomposição de serapilheira (CUCHIETTI et al., 2014).

Tendo em vista que a variação dos atributos em plantas não ocorre de forma totalmente independente (DÍAZ et al., 2015), a composição funcional de uma comunidade (i.e. a presença e abundância relativa de determinados grupos ou traços funcionais) (DÍAZ; CABIDO, 2001) e sua variação não se dão de forma igual numa comunidade. De acordo com a hipótese da proporcionalidade de massa (*mass ratio hypothesis* – Grime, 1998), os atributos das espécies mais abundantes localmente tendem a refletir as respostas ao ambiente e determinam o efeito em processos ecossistêmicos (e.g. produtividade primária). Desta forma, analisar como a dominância dos atributos variam em relação ao ambiente nos leva ao entendimento de como as espécies de uma comunidade estão respondendo a determinada situação ambiental (i.e. montagem de comunidades), enquanto que o efeito que esta variação tem no ambiente reflete mudanças nos processos ecossistêmicos (SUDING et al., 2008).

Ao se tratar de montagem de comunidades, a análise da variação dos atributos em contraste com diferentes ambientes se torna uma ferramenta bastante útil, uma vez que as espécies tendem a apresentar distribuição não aleatória ao longo de gradientes ambientais (JOHN et al., 2007), e podem refletir diferentes processos de nicho. Vamos tomar como exemplo um ambiente com alta incidência luminosa: de forma geral, caso esse fator atue como um filtro ambiental que limita o estabelecimento da planta, pode-se esperar uma convergência funcional de espécies que apresentem menores áreas foliares (i.e. maior abundância de espécies com este traço funcional do que o esperado pelo acaso). Caso interações antagônicas (i.e. competição) sejam o principal fator estruturando a comunidade ao limitar a coocorrência de espécies com estratégias semelhantes (STUBBS; WILSON, 2004), espera-se uma divergência funcional. Entretanto, este padrão tem sido questionado, uma vez que pode-se encontrar alta divergência funcional a partir do sucesso de diferentes estratégias, e não necessariamente por

competição ou similaridade limitante (FUNK et al., 2016), como também pode-se encontrar convergência funcional quando espécies que compartilham determinadas características fenotípicas e possuem baixa diferenciação de nicho apresentam alta performance, resultando em exclusão competitiva de outras (MAYFIELD; LEVINE, 2010; CADOTTE, 2017).

Esta abordagem baseada nos traços funcionais em nível de comunidade abre espaço para avaliar um outro fator que é a redundância funcional, que corresponde à equivalência funcional de duas ou mais espécies, onde assume-se que espécies possuem papéis ecológicos semelhantes num determinado sistema (ROSENFELD, 2002). Para exemplificar, imaginemos uma comunidade com três espécies que são fixadoras de nitrogênio. Neste contexto, estas espécies seriam consideradas redundantes quanto esta função e uma delas poderia ser perdida dentro da comunidade com um impacto mínimo no processo ecossistêmico relativo, já que haveriam outras para suprir a função exercida pela mesma, teoricamente refletindo na capacidade de resiliência de um sistema (DE BELLO et al., 2007). Apesar de ser um conceito importante e ter sido utilizado no âmbito conservacionista para priorizar a conservação de determinadas espécies, ele pode ser considerado uma faca de dois gumes. Experimentos que visam avaliar a redundância baseados em apenas um traço funcional entre espécies geralmente são altamente enviesados, uma vez que diferentes espécies tendem a apresentar nichos funcionais não sobrepostos num espaço funcional multidimensional (ROSENFELD, 2002). Ou seja, no exemplo das três espécies fixadoras de nitrogênio, se a espécie perdida possui crescimento lento, grande porte e alta densidade de madeira, o processo de estocagem de carbono pode não ser compensado pelas outras duas espécies.

2.3 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS, CAATINGA E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS

Distúrbio é um fator chave na área da ecologia que está relacionado com diferentes características e processos ecológicos, como equilíbrio, sucessão, resistência e resiliência de um sistema (BATISTI; POETA; FANELLI, 2016). As fontes causadoras e a escala de um distúrbio são variadas: desde a queda de uma árvore a um furacão ou um incêndio. Entretanto, não só distúrbios naturais devem ser levados em consideração. Com o reconhecimento da era do antropoceno (CORLETT, 2014), cresceram as investigações de como as atividades humanas têm provocado mudanças em diversos níveis nos ecossistemas, tornando-se indispensável acessar as consequências das perturbações geradas por estas atividades em diferentes níveis ecológicos.

As florestas tropicais têm sofrido um grande impacto das pressões antrópicas, sendo continuamente degradadas e convertidas em áreas agrícolas e para fins de pecuária (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION, 2016). Dentre a cobertura florestal tropical e subtropical, cerca de 42% é representada pelas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (*Seasonally Dry Tropical Forests* sensu PENNINGTON et al., 2009) que, por definição, possuem uma temperatura média anual de 24°C e precipitação anual média variando entre 250 mm a 2000 mm. Entretanto, a característica mais marcante dessas florestas é a sazonalidade, com cerca de 4 a 6 meses de período seco (i.e. precipitação abaixo de 100 mm). Esta característica determina a fenologia das FTSS como um todo: a fauna e a flora destes ambientes desenvolveram diversas adaptações e estratégias morfológicas, fisiológicas e comportamentais para se adaptarem à limitação de disponibilidade hídrica, altas temperatura e incidência luminosa (VIEIRA; SCARIOT, 2006). Por consequência, muitas destas florestas são reconhecidas como *hotspots* globais, uma vez que possuem níveis significativos de riqueza e endemismo de espécies (SANTOS, 2011).

Embora sejam altamente importantes para a manutenção da biota e de diversos serviços ecossistêmicos, as FTSS são consideradas as florestas tropicais mais ameaçadas ao redor do mundo, tendo cerca de 48% da sua área já convertida em diferentes usos de solo (MILES et al., 2006). Além disso, elas têm sido historicamente negligenciadas, recebendo bem menos atenção e esforços científico e conservacionista que florestas tropicais úmidas (PULLA et al., 2015), possuindo comparativamente menos áreas protegidas. Esta conversão da sua extensão original se dá pelo fato destas florestas abrigarem cerca de 1 bilhão de pessoas ao redor do mundo (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017), uma vez que possuem características favoráveis ao estabelecimento de populações humanas, como solos férteis, topografias relativamente planas, menor estatura da vegetação, clima mais adequado para criação de animais e supressão de patógenos, pestes e gramíneas, sendo positivo para cultivos agrícolas (FAJARDO et al., 2005; REID; GALVIN; KRUSKA, 2008)

No Brasil, temos o ecossistema da Caatinga, que é considerada a maior e mais diversa floresta tropical sazonalmente seca da América do Sul, com uma área de 912,529 km² que abriga mais de 28 milhões de pessoa e cerca de 5 mil espécies animais e vegetais (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Ela pode ser definida como um sistema sócio-ecológico complexo caracterizado por um mosaico de manchas de floresta seca e de vegetação arbustiva que abriga uma herança cultural e natural de importância global ((SAMPAIO, 1995; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Este ecossistema vem sendo modificado drasticamente por atividades humanas desde o início da colonização

européia no século XVI (COIMBRA-FILHO; CÂMARA, 1996), resultando na supressão definitiva da vegetação em diversas áreas. De forma semelhante a outras FTSS, a população rural que reside nesta região é pobre e depende intrinsecamente da vegetação nativa para a sua subsistência (SUNDERLAND et al., 2015), gerando alterações lentas e contínuas neste ambiente, resultando numa estimativa de cerca de 64% do território da Caatinga modificado por ações humanas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Além disso, aproximadamente 94% desse ecossistema possui um risco moderado a elevado de desertificação por ser bastante vulnerável às mudanças climáticas (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Contudo, apesar de possuir todos estes fatores que deveriam tornar esta região como prioritária para fins de conservação, menos de 1% da Caatinga está sob proteção integral (KOCH; ALMEIDA-CORTEZ; KLEINSCHMIT, 2017).

Ao tratar de perturbações antrópicas neste ambiente, podemos separá-las em dois tipos: agudas e crônicas (SINGH, 1998). As perturbações agudas são causadas pela substituição da vegetação natural por outro tipo de uso do solo (i.e. grande perda abrupta de biomassa). As perturbações crônicas constituem na remoção contínua de pequenas porções de biomassa, tais como extração de lenha, corte seletivo de madeira, caça, criação extensiva de animais domésticos, introdução de espécies exóticas e ciclos regulares de corte e queima da vegetação nativa (sensu SINGH, 1998). Essas perturbações crônicas não causam perda e fragmentação de habitats.

Imaginemos que diversas áreas de floresta contínua são deflorestadas para construção de casas e roças. Os resultados dessa perturbação aguda são paisagens antrópicas formadas por mosaicos de floresta madura, floresta em diferentes estágios de regeneração e lotes de agricultura (RIBEIRO et al., 2009). Por consequência, essas áreas fragmentadas resultam em novos regimes microclimáticos e mudanças nas interações bióticas de forma direta e indireta, alterando negativamente a regeneração natural nas comunidades remanescentes, especialmente nas regiões de bordas florestais (MURCIA, 2000). Outros efeitos desta perturbação sobre a diversidade biológica em diferentes níveis de organização são: (1) redução no número e no tamanho de populações de especialistas (podendo resultar em extinções locais), paralelo ao aumento daquelas adaptadas às perturbações (TABARELLI; PERES; MELO, 2012); (2) mudanças na composição taxonômica, funcional e filogenética das assembleias (SANTOS et al., 2010; LEAL et al., 2012); (3) redução na riqueza de espécies e na diversidade funcional e filogenética das assembleias nas escalas local e de paisagem (LOPES et al., 2009; SANTOS et al., 2010; TABARELLI et al., 2010); (4) aumento de similaridade taxonômica entre assembleias (LÔBO et al., 2011); (5) alteração de interações entre espécies na escala local (LEAL;

ANDERSEN; LEAL, 2014); e (6) mudanças nos padrões de fluxo e armazenamento de nutrientes (PAULA; PATRÍCIA; COSTA, 2011).

Quando mudamos o foco para perturbações antrópicas crônicas, os principais causadores são: (1) ciclos de agricultura de subsistência, (2) sobrepastoreio por animais domésticos criados extensivamente, principalmente caprinos, (3) extração de lenha para fins domésticos e comerciais, (4) extração de madeira, principalmente para uso nas propriedades rurais e (5) coleta de plantas para fins alimentícios, medicinais e como fonte de matérias primas (i.e. produtos florestais não madeireiros (PEREIRA et al., 2003; RAMOS, 2008). Embora essas perturbações crônicas não causem perda e fragmentação de habitats, nem alterem a estrutura do ambiente na mesma velocidade que as agudas, a remoção contínua e gradual de pequenas quantidades de biomassa pode levar a mudanças em diversos níveis biológicos (RIBEIRO-NETO et al., 2016; RITO et al., 2017).

A caatinga sofre diversas pressões e perturbações simultaneamente, sejam elas bióticas ou abióticas, e as alterações na dinâmica do uso do solo causadas principalmente pela ação humana, juntamente com as mudanças climáticas globais, afetam os perfis climáticos regionais e modificam o ambiente e os recursos naturais disponíveis para as populações humanas que dependem das FTSS para sobreviver (RIETKERK; VAN DEN BOSCH; VAN DE KOPPEL, 1997; HOBBS et al., 2006). Estudos recentes mostram que, em ambientes com menor disponibilidade hídrica, o efeito das perturbações antrópicas tende a ser mais acentuado, enquanto o oposto ocorre onde há mais água disponível (RITO et al., 2017). Isto resulta num efeito de interação que retroalimenta e modifica negativamente as interações ecológicas, como a redução do processo de dispersão de sementes (LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2014) e da proteção de plantas contra herbívoros (LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2015), os quais podem comprometer a regeneração natural da vegetação. Também existem evidências que as perturbações crônicas causam empobrecimento taxonômico, funcional e filogenético de comunidades de plantas e formigas (RIBEIRO et al., 2015; OLIVEIRA et al., 2016), que resultam na homogeneização destas comunidades nas áreas perturbadas (RIBEIRO-NETO et al., 2016).

2.4 REGENERAÇÃO NATURAL E RECRUTAMENTO DE PLÂNTULAS EM FLORESTAS SECAS

2.4.1 Mecanismos de regeneração natural

A regeneração natural de uma floresta é um processo crucial para a manutenção de qualquer ecossistema. Em florestas tropicais sazonalmente secas, a perpetuação de uma espécie pode se dar principalmente por dois processos com diferentes implicações: recrutamento de novos indivíduos ou persistência de indivíduos previamente existentes no ambiente através de diferentes mecanismos de reprodução assexuada (GARIGLIO et al., 2010). O

recrutamento de plântulas representa um gargalo demográfico para a comunidade arbórea, particularmente em florestas tropicais. Para que este processo aconteça, é necessário que algumas etapas sequenciais sejam cumpridas e resulte na montagem de uma comunidade de plântulas (KHURANA; SINGH, 2001): primeiramente, é necessária uma fonte de diásporos, podendo ser ela local ou oriunda de outra comunidade, ou ainda o banco de sementes viáveis presente naquela comunidade. Após a chegada, a segunda barreira a ser superada é a da germinação, que depende de condições bióticas e abióticas favoráveis para ocorrer, uma vez que a semente pode apresentar dormência e necessite de um fator externo para germinar. E, mesmo após a emergência de uma plântula, a mesma precisa desenvolver um conjunto de características que a auxilie para lidar com as diferentes pressões resultantes das interações bióticas e abióticas (e.g. competição, herbivoria e disponibilidade de recursos). Deste modo, espera-se que poucas plântulas se tornem árvores jovens mesmo em locais favoráveis e pouco perturbados (SWAINE, 1996).

Diferente de florestas úmidas, a regeneração em florestas secas possui uma grande representação da reprodução assexuada que derivam de adaptações dos órgãos vegetais, como: (1) brotamento e rebrotamento, onde um indivíduo que foi cortado pode se regenerar completamente a partir de tocos, raízes ou ramos, ou (2) propagação vegetativa através de bulbos, rizomas, cladódios ou raízes gemíferas (GARIGLIO et al., 2010). Estes mecanismos, embora não garantam a propagação da diversidade genética das espécies, pois se tratam de clones, refletem adaptações de sucesso para persistir no sistema frente a diferentes pressões, como a herbivoria e corte da vegetação (JENIK, 1994). Além disso, plantas que possuem esses mecanismos conseguem fugir dos filtros ambientais impostos para a germinação e crescer muito mais rápido que plântulas que emergem de sementes, justamente por terem algum tecido de reserva ou estarem conectadas à planta mãe (BOND et al., 2001; GARIGLIO et al., 2010).

2.4.2 Recrutamento de plântulas em florestas tropicais secas

Plântulas representam o estágio ontogenético mais suscetível a fatores de estresse, especialmente aos fatores relacionados às mudanças nos padrões de precipitação e,

consequentemente, de disponibilidade hídrica (ENGELBRECHT; KURSAR, 2003). Em florestas tropicais secas, a marcante sazonalidade resulta em pulsos de germinação e estabelecimento sazonais majoritariamente restritos à época chuvosa ou após curtos períodos de chuvas (VIEIRA et al., 2006), uma vez que grande parte das espécies apresenta algum tipo de dormência. Além disso, a maioria das plantas é caducifólia e tem sua fenologia intrinsecamente ligada às flutuações climáticas, produzindo folhas e frutos com o aumento da disponibilidade hídrica (GARIGLIO et al., 2010). Por consequência, a propagação de sementes e emergência de plântulas tende a ocorrer nos períodos em que há o aumento desta disponibilidade de recursos (e.g. água e sombreamento) (KHURANA; SINGH, 2001).

Devido às diferentes condições e pressões bióticas e abióticas sofridas pelas FTSS, elas são compostas por um mosaico de vegetações com variação na estrutura das copas das árvores (mais ou menos abertas) e estatura da vegetação, o que resulta em alta heterogeneidade em termos de irradiação, temperatura, umidade e taxa de decomposição de serapilheira (KHURANA; SINGH, 2001). Além disso, a diferença nos regimes de precipitação resulta em heterogeneidade ambiental quanto a disponibilidade hídrica e afetam os processos de sucessão e recrutamento, uma vez que, em áreas mais úmidas, há maior biomassa e importância da regeneração por sementes (MCDONALD, 2010; BECKNELL; KISSING KUCEK; POWERS, 2012), enquanto em áreas mais secas há maior frequência de mecanismos de propagação vegetativa e acúmulo de nutrientes em órgãos de reserva (MCDONALD, 2010; DERROIRE et al., 2016). Ainda, durante o processo de sucessão ecológica nestes ambientes, ocorre uma mudança extensiva nas condições ambientais, variando entre estágios iniciais mais quentes, expostos e com limitação hídrica a estágios tardios com maior presença de sombreamento e disponibilidade de recursos (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011).

No cenário de perturbação antrópica constante como o da Caatinga, áreas mais perturbadas possuem estrutura de vegetação e composição de espécies alteradas, sendo sua flora dominada por um subgrupo de árvores que parecem ser beneficiadas com a perturbação ou restritas a estágios iniciais de sucessão ecológica (BARROS, 2018). Uma vez que o potencial de recrutamento natural deve estar diretamente correlacionado com a quantidade e a qualidade de cobertura florestal circunvizinha às áreas perturbadas e seu estado de conservação (PAINE, 2011), a limitação de dispersão (NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000) passa a ser o primeiro fator que limita este potencial. Em florestas secas, sabe-se que a dispersão abiótica é predominante, chegando a 77% dos indivíduos em alguns casos (CARRIÓN et al., 2017), uma vez que a fragmentação da vegetação pode levar à redução de dispersores bióticos e restringindo ainda mais o grupo de espécies que colonizam determinado local.

No contexto de interações ecológicas, é importante destacar o papel de plantas facilitadoras (*nurse plants*), uma vez que interações positivas desencadeiam o recrutamento (BROOKER et al., 2008) e influenciam direta e indiretamente a composição e estrutura da comunidade (KRAFT et al., 2015; BULLERI et al., 2016; CARRIÓN et al., 2017). A facilitação e as interações mutualísticas podem resultar na expansão de ambos os nichos fundamental (i.e. a gama de condições ambientais em que uma espécie é capaz de sobreviver e se reproduzir na ausência de interações negativas) e efetivo (i.e. espaço físico que uma espécie realmente ocupa após interações bióticas negativas) (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003) de diferentes maneiras. A expansão do nicho fundamental ocorre quando a presença de um facilitador alivia condições ambientais adversas que restringem a persistência de outras espécies, enquanto o nicho realizado pode ser expandido reduzindo as interações que resultam na redução do nicho e neutralizando as pressões bióticas negativas (BULLERI et al., 2016). Consequentemente, plantas facilitadoras aumentam a taxa de crescimento, recrutamento e sobrevivência das facilitadas (HIERRO; COCK, 2013), diversificação de nicho e aumento da riqueza das espécies (CASTILLO; VERDÚ; VALIENTE-BANUET, 2010) e diversidades funcional e filogenética (VALIENTE-BANUET; VERDÚ; VERDU, 2007; CARRIÓN et al., 2017).

Quando uma planta consegue se estabelecer, crescer e ampliar sua copa em condições ambientais restritivas, como alta luminosidade e baixa disponibilidade hídrica característicos de regiões semiáridas como a Caatinga, ela passa a influenciar positivamente o estabelecimento de outras espécies na sua área de influência (FLORES; JURADO, 2003). Alguns autores sugerem que há um gradiente entre a facilitação e as adversidades do ambiente (LORTIE; CALLAWAY, 2006), o que pode resultar no aumento da importância do processo de facilitação em áreas com maior estresse hídrico e perturbação antrópica.

2.4.3 Ecologia de plântulas em florestas tropicais secas

Superar a barreira da dispersão, encontrar condições favoráveis de temperatura, luminosidade, nutrição e disponibilidade hídrica e conseguir germinar, crescer e se estabelecer não é algo simples. Aqui, citarei alguns fatores bióticos e abióticos que moldam e afetam desde a chegada de propágulos até o estabelecimento de plântulas em florestas tropicais sazonalmente secas.

2.4.3.1 Sementes

Uma vez que a fenologia das FTSS é marcada de acordo com a sazonalidade, a dormência é uma estratégia dominante neste ambiente, com trabalhos relatando até 76% das espécies apresentando essa estratégia, e permite que as espécies evitem condições ambientais potencialmente desfavoráveis para a germinação e estabelecimento de suas plântulas, mantendo a viabilidade das mesmas por um período de tempo mais longo no banco de sementes. Além disso, o tipo de dormência pode variar, podendo ser física ou fisiológica, o que resulta em variações na permeabilidade das sementes entre indivíduos de uma espécie e entre espécies diferentes (BASKIN; BASKIN, 1998). Esta estratégia previne a germinação em massa de todas as sementes viáveis durante chuvas isoladas no período de seca, já que esse intervalo curto de precipitação não mantém a disponibilidade hídrica alta o suficiente para garantir a sobrevivência e crescimento das mesmas (KHURANA; SINGH, 2000).

O tamanho da semente é uma característica que determina diversos aspectos da vida de uma planta, uma vez que vários *trade-offs* surgem entre tamanho e massa, viabilidade, mobilidade e tipo de dispersão, quantidade de nutrientes, a emergência, sobrevivência e crescimento das plântulas, sendo utilizado muitas vezes como um traço funcional bastante representativo (KHURANA; SAGAR; SINGH, 2006). Como dito anteriormente, a predominância de dispersão abiótica (barocoria e anemocoria) em florestas tropicais sazonalmente secas é outra característica bem relatada, em contraste com a dominância da dispersão zoocórica em florestas úmidas (VIEIRA; SCARIOT, 2006), especialmente no cenário perturbação antrópica. Sementes anemocóricas são menos afetadas pela fragmentação e que as dispersas por vertebrados, os quais são vulneráveis à caça (JANZEN, 2002), e podem ser até 47 vezes mais frequentes em pastagens abertas que sementes dispersas por animais (HOLL, 1999). Além disso, sementes menores e com baixo conteúdo de água são menos suscetíveis a dissecação em áreas abertas, aumentando o sucesso do recrutamento de plântulas (VIEIRA, 2002).

2.4.3.2 Luz

As respostas da germinação, sobrevivência e crescimento de plântulas à luz variam bastante entre espécies, uma vez que a qualidade e a intensidade luminosa podem resultar no estímulo ou inibição desses processos (ENGELBRECHT et al., 2006). Em regiões secas, a disponibilidade de luz é negativamente correlacionada com a umidade (CALLAWAY; WALKER, 1997); embora a alta incidência luminosa impulsione o crescimento de plântulas

durante a estação chuvosa, há um efeito negativo durante a estação seca devido à dessecação exacerbada. De forma geral, o sombreamento resulta no sucesso da germinação e sobrevivência de plântulas: estudos relatam altas densidades de plântulas em ambientes mais sombreados que em áreas abertas em FTSS (LIEBERMAN; LI, 1992), chegando a atingir o dobro da proporção de sementes germinadas (MCLAREN; MCDONALD, 2003). De fato, o excesso de luz limita a germinação e estabelecimento inicial de plântulas até em espécies intolerantes à sombra, embora possa favorecer o crescimento das mesmas durante a estação chuvosa ou àquelas expostas a fontes suplementares de água, como irrigação (VIEIRA; SCARIOT, 2006).

Apesar da resposta à luz variar entre espécies, alguns estudos relataram a relação de certos traços funcionais com regimes de luminosidade: um padrão consistente foi encontrado entre maiores área específica foliar (SLA) e área foliar (LA) em menores regimes de luz, o que auxilia a maximizar o ganho de carbono na sombra, além de causar alterações na taxa de crescimento relativo, alocação de biomassa e taxa fotossintética máxima entre as espécies (FETENE et al., 2001; KHURANA; SINGH, 2001).

2.4.3.3 Disponibilidade hídrica e sazonalidade

No contexto de floresta tropical sazonalmente seca, diversas estratégias e respostas de aclimação ascendem da restrição hídrica. A estação seca representa o período com maior mortalidade de plântulas; uma vez que as folhas da maioria das plantas tendem a cair, o solo exposto recebe alta irradiação solar e, conseqüentemente, maiores temperaturas e menor disponibilidade hídrica e umidade relativa do ar são observadas, fazendo com que suas camadas superficiais sequem mais rapidamente, podendo limitar o recrutamento de plântulas ou influenciar a abundância relativa das espécies (ENGELBRECHT et al., 2006). Em períodos de seca severa, a umidade do solo pode reduzir de aproximadamente 30% para 6%, aumentando a competição das plântulas entre si por recursos e apresentar plasticidade no uso de água para responder rapidamente às chuvas esporádicas (STRATTON; GOLDSTEIN, 2001).

Khurana & Singh (2001) afirmam que, em períodos de estresse hídrico há também a inibição da alocação de massa seca nas folhas e, devido a isso, a redução da área foliar e área específica foliar, o que diminui a perda de água plântulas. Ainda, com o aumento do estresse hídrico, pode haver o aumento da espessura foliar, o que induz a uma maior absorção de CO₂ e melhor eficiência hídrica durante a transpiração. Em algumas espécies, esse aumento também resulta numa maior razão de raiz:parte aérea (KHURANA; SINGH, 2000).

O recrutamento e o crescimento de plântulas em FTSS tende a ser limitado à estação chuvosa, quando a disponibilidade de água é maior: a germinação ocorre no começo da estação chuvosa para maximizar o crescimento e sobrevivência das plântulas (VIEIRA; SCARIOT, 2006). Ademais, ao longo do processo de regeneração, propõe-se que haja uma mudança de estratégias conservativas para aquisitivas relacionadas ao aumento de sombreamento, nutrientes e quantidade de água (LOHBECK et al., 2013). O aumento da umidade do solo leva ao aumento da SLA, concentração de fósforo, nitrogênio e teor de clorofila, maiores condutância estomática e taxa fotossintética, e menor conteúdo de massa seca foliar, maximizando o crescimento relativo das plântulas (CHATURVEDI; RAGHUBANSHI; SINGH, 2013).

2.4.3.4 Distúrbios / Perturbações

A natureza e a intensidade de um distúrbio (i.e. eventos naturais ou antropogênicos que alteram a estrutura e o funcionamento do ecossistema) podem afetar positiva ou negativamente a composição das espécies e regeneração natural de uma floresta: em florestas úmidas, por exemplo, a queda de uma árvore resultando numa abertura de clareira é um distúrbio crucial para a emergência de plântulas e para o processo de sucessão ecológica (SWAINE, 1996). Já em florestas secas, onde a importância do sombreamento é maior para a sobrevivência de plântulas, a queda de uma árvore pode aumentar a mortalidade das mesmas devido à dessecação e aumento de temperatura (LIEBERMAN; LI, 1992).

Na Caatinga, as plântulas precisam se adaptar a diferentes fontes de perturbação, sejam elas físicas (pisoteio pelo sobrepastoreio de gado, herbivoria, quedas de galhos ou árvores) ou ambientais (restrição hídrica, alta incidência luminosa, altas temperaturas, patógenos, competição por recursos). Somadas às variações naturais das condições ambientais deste ecossistema, as espécies apresentam adaptações e mudanças em atributos funcionais para lidar com estas perturbações (BARROS, 2018). Após uma perturbação que remove a biomassa acima do solo e resulta num solo exposto (e.g. perturbações antrópicas agudas), espera-se menor aporte nutricional e hídrico e mais espécies pioneiras, com menor tamanho de sementes, favorecidas por dispersão anemocórica, e que tem seu sucesso de colonização associado a altas taxas de germinação e crescimento (FENNER, 1995; SWANBOROUGH; WESTOBY, 1996).

A presença de espécies com capacidade de rebrota nestes ambientes representa um atalho para a recuperação da floresta, uma vez que pode eliminar temporariamente os estágios ontogenéticos mais vulneráveis (e.g. plântulas e jovens) e “recomeçar” a partir de tocos de forma mais vigorosa (KENNARD et al., 2002) e desencadear o processo de recrutamento

através da facilitação. Entretanto, distúrbios contínuos como corte e queima podem levar à perda dessa habilidade (VIEIRA; SCARIOT, 2006).

A herbivoria é outro fator que pode ser desastroso para o recrutamento de plântulas. Durante o forrageamento, herbívoros podem consumir parte das folhas e caule de plantas, e mesmo pequenas quantidades de danos foliares podem afetar substanciais a capacidade fotossintética das folhas (ZANGERL, 2002), resultando em crescimento retardado. EICHHORN (2010) relatou que taxas de herbivoria inferiores a 1% por mês em folhas maduras foram suficientes para causar impactos profundos na mortalidade de plântulas, e que as que foram sujeitas a maiores taxas de danos apresentaram maior propensão a morrer no ano seguinte; ou seja, o dano por herbivoria pode ser visto também em prazo longo.

Certos traços funcionais podem refletir pressões resultantes da herbivoria, tais como a capacidade de rebrota, ou a evolução de defesas químicas ou físicas nas plantas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) que podem ser importantes para plantas de Caatinga. Dentre as defesas químicas, destacam-se a presença de compostos como saponinas, taninos e fenóis, os quais podem reduzir a palatabilidade das mesmas (GARIGLIO et al., 2010). Contra o dano físico, pode-se observar a presença de espinhos, acúleos ou tricomas, maior espessura, conteúdo de massa seca e dureza foliar (LOHBECK et al., 2013; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013)

3 ORGANIZAÇÃO DE ASSEMBLEIA DE PLÂNTULAS LENHOSAS AO LONGO DE GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE HÍDRICA E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS NUMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA

Organização de assembleia de plântulas lenhosas ao longo de gradientes de disponibilidade hídrica e perturbações antrópicas crônicas numa floresta tropical sazonalmente seca

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Functional Ecology*

Organização de assembleia de plântulas lenhosas ao longo de gradientes de disponibilidade hídrica e perturbações antrópicas crônicas numa floresta tropical sazonalmente seca

RENATO VANDERLEI¹, MARCELO TABARELLI ¹

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50670-901 Pernambuco, Brazil

Author for correspondence: Renato Vanderlei

E-mail: renatovanderlei@gmail.com

Phone: +55 82 996150110

13 **Resumo**

- 14 1. O recrutamento de plântulas representa um gargalo demográfico para comunidades arbóreas.
15 Fatores bióticos (predação, competição, danos físicos) e abióticos (disponibilidade hídrica,
16 temperatura, luminosidade) influenciam a organização de assembleias de plântulas lenhosas.
- 17 2. Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), diferentes pressões relacionadas a
18 sazonalidade e perturbações antrópicas crônicas (PAC) afetam mecanismos de regeneração
19 natural e acúmulo de biomassa acima do solo. Plântulas são altamente suscetíveis a fatores de
20 estresse, e pouco se sabe sobre as forças que controlam a estruturação das suas assembleias,
21 uma informação crucial para inferências sobre a composição arbórea futura frente a previsões
22 de mudanças climáticas.
- 23 3. Foi testada a hipótese de que assembleias de plântulas lenhosas são mais diversas funcional
24 e taxonomicamente quanto maior a disponibilidade hídrica e biomassa acima do solo e menor
25 efeito de PAC.
- 26 4. A hipótese foi testada na Caatinga Brasileira amostrando todas as plântulas lenhosas com
27 altura ≤ 50 cm encontradas em dezenove parcelas de 0.1 ha distribuídas em gradientes de
28 precipitação e PAC, em três períodos de coleta diferentes. Foram mensurados seis atributos
29 funcionais que refletem economia foliar em cada indivíduo e extraídos dados de outros três
30 sobre a capacidade de dispersão e sobrevivência em bases de dados. Modelos foram gerados
31 para aferir a relação entre precipitação, PAC, biomassa, coletas e fatores espaciais (PCNM) e a
32 composição e diversidade taxonômicas e funcionais. Posteriormente as correlações entre os
33 atributos foram exploradas.
- 34 5. Foram amostrados 546 indivíduos de 37 espécies. Dez espécies compõem aproximadamente
35 80% da abundância total. Foi observada baixa densidade de plântulas, sendo aproximadamente
36 1 plântula a cada 100 m². A precipitação, biomassa e PCNM resultaram em maior influência na
37 composição taxonômica, enquanto precipitação afetou positivamente a riqueza e abundância de
38 espécies. Nas análises funcionais, o período de coleta, precipitação, biomassa e PCNM
39 apresentaram forte efeito na composição funcional (em respectiva ordem de poder de
40 explicação). Observamos alta variação dos atributos entre indivíduos e no nível de comunidade,
41 e também entre períodos de coleta. Ainda, com maior disponibilidade hídrica, foi observada
42 menor diversidade funcional.
- 43 6. Nossos achados sugerem que a Caatinga suporta assembleias de plântulas pouco densas e
44 taxonomicamente pobres, dominadas por um pequeno grupo de espécies aparentemente capaz
45 de se adaptar a diferentes cenários de precipitação.

Palavras-chave: montagem de comunidades, plântulas, floresta tropical seca, caatinga, ecologia funcional

Abstract

1. The recruitment of seedlings represents a demographic bottleneck for tree communities. Biotic factors (predation, competition, physical damage) and abiotic factors (water availability, temperature, luminosity) influence the organization of woody seedlings assemblages.

2. In seasonally dry tropical forests (SDTF), different pressures related to seasonality and chronic anthropic disturbances (CAD) affect mechanisms of natural regeneration and accumulation of aboveground biomass. Seedlings are highly susceptible to stress factors, and little is known about the forces that control the structuring of their assemblages, which is a crucial information for inferences about future tree composition versus predictions of climate change.

3. We tested the hypothesis that woody seedlings assemblages are more functionally and taxonomically diverse with the increase of water availability and aboveground biomass and decrease of CAD effects

4. We tested the hypothesis in the Brazilian Caatinga sampling all the woody seedlings with height ≤ 50 cm found in nineteen plots of 0.1 ha distributed in precipitation and CAD gradients, in three different collection periods. We measured six functional traits that reflect the leaf economic spectrum in each individual and extracted data from databases for three other traits related to dispersal and survival capacities. We generated modules to assess the relationship between precipitation, CAD, biomass, collection periods and spatial factors (PCNM) and the taxonomic and functional composition and diversity. Subsequently we explored the correlations between the traits.

5. We sampled 546 individuals from 37 species. Ten species make up about 80% of the total abundance. We found low density of seedlings, with approximately 1 seedling per 100 m². Precipitation, biomass and PCNM influence on taxonomic composition, while precipitation positively affects the richness and abundance of species. Regarding the functional analyses, the period of collection, precipitation, biomass and PCNM have a strong effect on the functional composition (in the respective order of explanatory power). We observed high variation of the traits between individuals and at community level, and also between collection periods. Still, we observed with lower functional diversity with the increase of water availability.

6. Our findings suggest that the Caatinga supports taxonomically poor seedlings assemblages dominated by a small group of species apparently able to adapt to different precipitation scenarios.

Key words: community assembly, seedlings, dry tropical forest, caatinga, functional ecology

INTRODUÇÃO

O estudo de assembleias de plântulas é um tópico de importância global, uma vez que está associado ao processo de regeneração natural e reflete a estrutura das futuras assembleias de árvores (Aguiar & Tabarelli, 2010). Processos como dispersão e chuva de sementes, somados a fatores bióticos (e.g. predação) e abióticos, como características físicas e químicas do solo, disponibilidade hídrica e fatores microclimáticos (e.g. temperatura, incidência luminosa, sombreamento) determinam a natureza dessas assembleias (Swaine, 1996). Em florestas tropicais sazonalmente secas, a sazonalidade influencia fortemente os processos ecológicos acerca do recrutamento, sobrevivência e estabelecimento de plântulas (Vieira & Scariot, 2006). Entretanto, um outro fator que também pode alterar a estruturação dessas assembleias são as perturbações antrópicas de natureza crônica (Singh, 1998), seja de forma direta através de danos físicos (e.g. pisoteio por animais e pessoas ou queda de galhos no processo de extração de recursos) ou indireta (alterações no microclima). Neste contexto, pouco se sabe sobre como estes fatores efetivamente atuam como forças estruturadoras das assembleias de plântulas.

Plântulas representam o estágio ontogenético mais suscetível a fatores que limitam sua sobrevivência, especialmente àqueles relacionados às mudanças nos padrões de precipitação e, conseqüentemente, de disponibilidade hídrica (Engelbrecht & Kursar, 2003). O recrutamento de plântulas representa um gargalo demográfico para a comunidade arbórea, precisando superar as barreiras de dispersão, chegada, germinação em condições ambientais apropriadas e estabelecimento para resultar na montagem de uma assembleia de plântulas (Khurana & Singh, 2001). Tanto fatores abióticos, como excesso de luz e temperatura (Engelbrecht et al., 2006; Lieberman & Li, 1992) e variação na disponibilidade hídrica (Vieira, Scariot, Sampaio, & Holl, 2006), e bióticos, i.e. herbivoria e competição (Swaine, 1996), podem afetar o sucesso deste processo.

Um outro fator potencialmente condicionante para o recrutamento de plântulas são perturbações antrópicas de natureza crônica (sensu Singh, 1998), que constituem na remoção contínua de pequenas porções de biomassa, tais como o corte seletivo de madeira para lenha, caça, criação extensiva de animais domésticos e ciclos regulares de corte-e-queima da

vegetação nativa. A perda de biomassa acima do solo pode resultar em áreas mais expostas e, consequentemente, menor recrutamento de plântulas devido a aumento de temperatura e dessecação (Lieberman & Li, 1992). Ainda, estudos recentes reportam que estas perturbações modificam negativamente diversas interações ecológicas, como redução no serviço de dispersão de sementes e proteção de plantas contra herbívoros (Leal, Andersen, & Leal, 2015) e evidências de empobrecimento taxonômico, funcional e filogenético de comunidades de árvores e formigas (Arnan et al., 2018; Ribeiro-Neto, Arnan, Tabarelli, & Leal, 2016; Ribeiro, Arroyo-Rodríguez, Santos, Tabarelli, & Leal, 2015; Tabarelli, Siqueira, Backé, Wirth, & Leal, 2017).

Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), a marcante sazonalidade resulta em pulsos de germinação, estabelecimento e crescimento que geralmente ocorrem no começo da estação chuvosa (Vieira & Scariot, 2006), uma vez que grande parte das espécies apresenta algum tipo de dormência (Baskin & Baskin, 1998). A maioria das plantas perenes apresenta estratégia caducifólia e tem sua fenologia intrinsecamente ligada às flutuações climáticas, produzindo folhas e frutos com o aumento da disponibilidade hídrica (Gariglio, Kageyama, Sampaio, & Cestaro, 2010). Por consequência, a propagação de sementes e emergência de plântulas tende a ocorrer nos períodos em que há o aumento desta disponibilidade de recursos (e.g. água e sombreamento) (Khurana & Singh, 2000). A alta variação na precipitação e períodos de seca constante (Sampaio, 1995) exigem que as espécies se adaptem às diferentes condições de disponibilidade hídrica, afetando a regeneração natural e o recrutamento de determinadas espécies (Vieira et al., 2006).

O fato destas florestas possuírem características favoráveis ao estabelecimento de populações humanas, como solos relativamente férteis, topografias planas, vegetação com baixa estatura e clima oportuno para práticas agrícolas e pecuárias (Fajardo et al., 2005; Reid, Galvin, & Kruska, 2008), resultou numa ocupação atual de aproximadamente 1 bilhão de pessoas em seu território (Silva, Leal, & Tabarelli, 2017). A exploração constante dos recursos florestais (e.g. extração de madeira para fins domésticos e comerciais, coleta de plantas para fins alimentares e medicinais e de outros produtos florestais não madeireiros) e uso do solo para subsistência dessas populações levou à conversão de aproximadamente 50% da cobertura florestal, dando às FTSS o status de mais ameaçadas no mundo (Maass & Burgos, 2011; Miles et al., 2006).

A floresta seca da Caatinga, no Brasil, é um exemplo deste cenário: este ecossistema tem sofrido mudanças por atividades humanas por aproximadamente 500 anos (Coimbra-Filho & Câmara, 1996), atualmente tendo cerca de 65% do seu território modificado e 94% da sua

área em algum grau de risco de desertificação (Silva et al., 2017). Modelos climáticos na Caatinga para meados de 2100 preveem redução na precipitação em 22%, aumento de temperatura em até 6,7 °C e maior frequência de períodos de estiagens nesta região (Silva et al., 2017). Além disso, uma maior ocorrência de perturbações antrópicas crônicas têm sido repostada especialmente em áreas mais secas da Caatinga (Arnan et al., 2018; Rito, Arroyo-Rodríguez, et al., 2017). Neste cenário, outros mecanismos de regeneração natural, como a capacidade de rebrotar e de se propagar vegetativamente, podem ser cruciais para a recuperação da biomassa da floresta.

Em síntese, há um conjunto razoável de forças capazes de afetar o recrutamento e a organização das assembleias de plântulas com potenciais impactos sobre a regeneração da floresta nas paisagens antrópicas da Caatinga. Neste contexto, a Caatinga oferece uma excelente oportunidade para os estudos sobre a dinâmica de recrutamento, organização de assembleias de plântulas e regeneração da floresta em paisagens antrópicas.

Neste artigo nós descrevemos as assembleias de plântulas em um mosaico de vegetação da Caatinga no nordeste do Brasil e examinamos o papel da precipitação, perturbação antrópica crônica e biomassa acima do solo como forças organizadoras destas assembleias. Especificamente, nós testamos a hipótese de que assembleias de plântulas são mais diversas funcional e taxonomicamente quanto maior a disponibilidade hídrica, biomassa acima do solo e menor efeito de perturbações antrópicas crônicas. Os achados são discutidos, tanto do ponto de vista teórico, i.e. drivers de regeneração de florestas secas, quanto do ponto de vista de implicações frente aos cenários de mudanças globais.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau) (8°24'00'' e 8°36'35'' Sul e 37°09'30'' e 37°14'40'' Oeste) (Fig.1A), localizado no agreste do estado de Pernambuco, Brasil (Fig 1B), com área total de 607 km². O clima predominante é o semiárido do tipo Bsh, com transição para o tropical chuvoso do tipo As', segundo escala de Köppen (Peel, Finlayson, & McMahon, 2007), com temperatura média anual de 23 °C. O PARNA apresenta um gradiente natural histórico de precipitação, i.e. 5–1100 mm, de acordo com a base de dados do WorldClim – www.worldclim.org. Quanto à geologia, 15% do solo do PARNA é coberto pelo embasamento pré-cambriano, 35% de sedimentos da Bacia do Jatobá e 50% são coberturas terciárias com arenosas e profundas (SNE, 2002). A vegetação é constituída por um

mosaico de caatingas arbóreas e arbustivas representadas principalmente por espécies das famílias botânicas Euphorbiaceae e Fabaceae (Rito, Arroyo-Rodríguez, et al., 2017).

Embora o Parque tenha sido criado oficialmente em 2002, muitas famílias ainda vivem dentro de sua delimitação geográfica e continuam utilizando os recursos da Caatinga para sua subsistência, especialmente coleta de lenha, produtos florestais não madeireiros e pecuária extensiva, gerando um mosaico na paisagem, isto é, áreas em uso agrícola, áreas em diferentes estágios de regeneração florestal e florestas maduras (Barros, 2018). Devido a este constante uso dos recursos da floresta, um índice multimétrico foi desenvolvido para quantificar a intensidade da perturbação antrópica crônica no PARNA Catimbau (Arnan et al., 2018). O índice adotou medidas diretas (e.g. comprimento das trilhas dos bodes, quantidade de fezes de bodes, quantidade de fezes de gado e a biomassa de madeira morta/caída em cada parcela) e indiretas (medidas baseadas no contexto geográfico (pressão de pessoas e acesso humano as áreas de estudo) e medidas baseadas no contexto sócio ecológico (entrevistas semiestruturadas em 65 casas para obter informações sobre a extração de madeira e uso dos recursos naturais) (ver Arnan et al., 2018).

– Desenho amostral

Foram selecionadas 19 parcelas permanentes de 0,1 ha (50 m x 20 m) cobertas por floresta madura e pertencentes ao projeto PELD-Catimbau (www.peldcatimbau.org). As parcelas estão em áreas com solo arenoso e sem histórico de uso agrícola recente (Rito, Arroyo-Rodríguez, et al., 2017). A distância mínima entre as parcelas é de 2 km, possuindo o mesmo tipo de solo e inclinação similar, i.e. plana. As parcelas estão dispostas de modo que apresentam diferentes precipitações médias anuais, variando entre 540mm a 900 mm (Fig. 1C) e intensidades de perturbação antrópica crônica, capturando ambos os gradientes. Dados de biomassa acima do solo também estão disponíveis para cada parcela (Souza et al., 2019).

Três amostragens do banco de plântulas foram realizadas: setembro/2017, janeiro 2018 e junho/2018. Todas as plântulas com altura ≤ 50 cm oriundas de espécies lenhosas (Santo-Silva, Almeida, Melo, Zickel, & Tabarelli, 2013) foram amostradas, sendo retiradas do solo com escavação do máximo de raiz possível e identificadas até menor nível taxonômico possível. A primeira coleta teve uma área amostral de 10 m x 10 m e, devido ao baixo número de plântulas encontrado, as coletas seguintes foram realizadas em toda a área das parcelas (50 x 20 m), por meio de busca ativa. A precipitação média de cada período de coleta foi calculada utilizando a média das cinco estações meteorológicas que abrangem a área de estudo.

213 Atributos funcionais das plântulas

214 A variação na composição funcional das assembleias de plântulas ao longo dos
215 gradientes de precipitação e PAC foi acessada utilizando nove atributos funcionais amplamente
216 reconhecidos como bons indicadores das respostas das espécies a disponibilidade hídrica e
217 capacidade de estabelecimento (Apêndice 1) (Lohbeck et al., 2013; Pérez-Harguindeguy et al.,
218 2013). Entre os nove atributos, seis deles são foliares e foram medidos diretamente nas
219 plântulas, sendo eles (seguidos de suas siglas em inglês): área foliar (LA), área específica foliar
220 (SLA - área foliar dividida pela massa seca), espessura foliar (Lth), suculência foliar (LS -
221 conteúdo de água por unidade de área foliar), conteúdo de massa seca da folha (LDMC – massa
222 seca dividida pela massa túrgida), tipo de folha (simples ou composta). As informações dos
223 outros três atributos foram extraídas de bases de dados de Trindade (2017) e Sfair et al (2018)
224 que utilizam de informações de indivíduos adultos, sendo os atributos: massa da semente (SM),
225 densidade da madeira (WD) e tipo de dispersão (biótica ou abiótica).

226 Em relação aos atributos foliares, temos que: (1) área foliar reflete estratégias ecológicas
227 relacionadas a respiração e perturbações ambientais (Cornelissen et al., 2003); (2) área
228 específica foliar indica estratégias ecológicas associadas a taxas de crescimento e longevidade
229 foliar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013); (3) conteúdo de massa seca foliar reflete também a
230 velocidade de crescimento, além da resistência física da folha (Pérez-Harguindeguy et al.,
231 2013); (4) suculência e (5) espessura foliar indicam a capacidade de reter água, de resistência
232 ao estresse hídrico e também longevidade foliar (Cornelissen et al., 2003; Wright et al., 2004);
233 (6) o tipo de folha (simples ou composta) reflete a capacidade de captura luminosa e capacidade
234 de dissipar calor (Lebrija-trejos, Pérez-garcía, Meave, Bongers, & Poorter, 2010); (7) a
235 densidade da madeira indica a capacidade de estocar água em períodos de seca (Borchett, 1994)
236 e resistência a danos físicos contra herbivoria e ao estresse hídrico (Swenson & Enquist, 2007);
237 (8) massa da semente representa uma demanda conflitante entre sobrevivência e capacidade de
238 colonização (Khurana & Singh, 2001) e (9) tipo de dispersão (biótica ou abiótica) reflete a
239 chance de colonização e distância de dispersão (Hammond & Brown, 1995).

240 Os atributos foliares foram mensurados seguindo protocolos de coleta e mensuração
241 pré-estabelecidos (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). As plântulas coletadas foram
242 condicionadas em caixas de isopor com gelo ou em sacos plásticos umedecidos até a chegada
243 em laboratório (Cornelissen et al., 2003), onde eram hidratadas entre papéis-toalha umedecidos
244 por 24h em ambiente refrigerado e, após esse procedimento, os atributos funcionais eram
245 medidos. Com as folhas saturadas, a área foliar foi medida através de fotografias e analisada no
246 software Image J (Abramoff, Magelhaes, & Ram, 2004). A espessura foliar foi medida

utilizando um paquímetro digital (precisão de 0,001mm), evitando a nervura central. O peso saturado das folhas foi determinado utilizando uma balança de precisão (0,0001 g). O peso seco foi mensurado após a secagem das folhas a 60 °C até atingir peso constante. Com esses dados, foi possível obter os valores dos demais atributos funcionais.

Uma vez que estudos abordando ecologia funcional em plântulas são escassos e os protocolos em questão são voltados para árvores em estágios ontogenéticos mais avançados, a recomendação de um número mínimo de indivíduos por espécie/folhas por indivíduo não foi possível em todos os casos, sendo utilizado o máximo de réplicas disponível em campo.

Análise de dados

Teste do efeito do tipo de amostragem

Foi verificado que a precipitação foi diferente durante os períodos de coleta (coleta 1 = 23,65 mm; coleta 2 = 41,1 mm; coleta 3 = 15,61 mm). Além disso, foram realizadas rarefações e extrapolações (Apêndices 1 e 2) para avaliar se a diferença do esforço amostral entre as coletas influenciou a riqueza e a diversidade funcional das comunidades. Constatado o efeito do tipo de amostragem, o período de coleta foi utilizado como um fator a ser controlado nas análises taxonômicas. Nas análises funcionais, a variação dos atributos foliares foi comparada entre as parcelas e entre as coletas, uma vez que diferenças de disponibilidade de água, teoricamente, afetam os atributos mensurados (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Escalonamentos multidimensionais não métricos (nMDS) foram utilizados para detectar possíveis agrupamentos de espécies e atributos entre as parcelas (Apêndice 8). Além disso, foram geradas coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM) a partir das coordenadas geográficas de cada parcela e as mesmas foram utilizadas também como variáveis independentes no intuito de entender o efeito da distribuição espacial sobre os atributos das assembleias de plântulas.

Diversidade e composição taxonômica

Para analisar mudanças na diversidade de espécies, foram utilizados os números de Hill de ordem 0 (q_0 , equivalente à riqueza de espécies) e 2 (q_2 , inverso da concentração de Simpson, detalhados por Jost (2006). Enquanto q_0 não é influenciado pela abundância das espécies, q_2 reflete o número de espécies dominantes na comunidade (Jost, 2006). As relações entre a precipitação média, PAC, biomassa e PCNM com q_0 e q_2 foram testadas a partir de modelos lineares mistos (LME) utilizando o pacote lme4 no software R 3.5.2. Os valores de q_0 e q_2 foram transformados em log para normalização dos resíduos, verificados através do teste de Shapiro-wilk, e o efeito da coleta foi controlado utilizando a mesma como fator aleatório.

Posteriormente, a escolha do melhor modelo foi feita através de *backward selection* no pacote lmerTest, com extração dos valores de r^2 marginal (variação explicada apenas pelos efeitos fixos) e r^2 condicional (variação explicada pelos efeitos fixo e aleatório) utilizando a função r.squaredGLMM.

Para entender a relação de cada variável independente com a variação na composição das espécies ao longo das parcelas, foi utilizada uma análise de redundância baseada em matriz de distância (dbRDA). A matriz utilizada na dbRDA foi derivada de uma matriz de abundância de espécies e a distância utilizada foi a de Raup Crick (Chase, Kraft, Smith, Vellend, & Inouye, 2011). Os modelos dbRDA foram construídos com o pacote vegan do R. Considerando que a diferença do método de amostragem entre a primeira coleta e as coletas posteriores teve efeito na riqueza de espécies observada, a distância de Raup Crick permite analisar as diferenças na diversidade β controlando as possíveis influências na diversidade α através de randomizações, i.e. se a diversidade β observada difere da esperada pelo acaso. Após a criação dos modelos iniciais utilizando a precipitação média anual, biomassa, PAC e PCNM, foi testada a colinearidade entre estas variáveis, adotando valor de VIF (*Variation Inflation Factor*) >5 como critério de corte. Após o teste de colinearidade, o modelo final foi selecionado por forward selection. Em seguida, foi realizada uma análise de dbRDA parcial (p-dbRDA) para calcular o R^2 parcial entre a matriz de distância e cada uma das variáveis independentes.

Para complementar a descrição das assembleias de plântulas, as espécies que compõem estas assembleias foram comparadas com a vegetação adulta de cada parcela com base nas informações de Rito et al., 2017, .e. se as plântulas recrutadas são autóctones – possivelmente são oriundas da mesma comunidade – ou alóctones – chegam a partir de outras matrizes por meio do processo de dispersão de diásporos.

Composição e diversidade funcional

Inicialmente, foram realizadas ordenações a partir de escalonamentos multidimensionais não-métricos (nMDS) e análise de componentes principais (PCA) com as médias dos nove atributos funcionais ponderadas pela abundância das espécies (CWM, Community Weighted Mean), seguida de exploração das correlações entre os atributos. Uma vez que foram observados agrupamentos entre os períodos de coleta, foi realizada uma outra ordenação apenas com os atributos funcionais foliares (LA, SLA, LDMC, Lth e LS), já que apenas estes foram mensurados de forma direta. Como foi encontrado um padrão de agrupamento mais forte, foram realizadas PCAs dos atributos foliares por cada período de coleta, no intuito de identificar variações na correlação entre estes atributos.

As mudanças na composição funcional em relação às variáveis preditoras, i.e. gradientes de precipitação e perturbação, biomassa e PCNM, foram analisadas por meio de dbRDA, com matriz de distância de Gower (Legendre & Legendre, 1998), a qual permite tanto dados contínuos quanto categóricos. Os mesmos passos realizados na dbRDA para seleção de modelo da composição taxonômica foram utilizados nesta etapa. Ainda, foram construídos modelos com os dados de cada período de coleta para verificar se as variáveis preditoras apresentam influências distintas entre eles.

Para entender a relação individual dos atributos funcionais e variáveis preditoras, foram gerados modelos lineares para cada atributo funcional por período de coleta. Ainda, foram gerados modelos mistos para as médias de cada atributo entre todas as parcelas controlando o efeito da coleta. Por fim, para a análise da diversidade funcional, foram realizadas regressões múltiplas entre o índice de diversidade funcional RaoQ (Rao, 1982) e as variáveis preditoras por período de coleta.

RESULTADOS

Composição e diversidade taxonômicas

Foram coletados 546 indivíduos distribuídos em 37 espécies (518 indivíduos) e 24 morfotipos (28 indivíduos) pertencentes a 13 famílias (Apêndice 2). As famílias mais representativas foram Euphorbiaceae (355 indivíduos) e Fabaceae (122 indivíduos), com 87% da abundância relativa total (65% e 22%, respectivamente). As dez espécies com maior número de indivíduos representaram 78.9% da abundância total, sendo *Jatropha mutabilis* (Euphorbiaceae) a espécie mais dominante (30.4% da abundância relativa total – 144 indivíduos) (Apêndice 3). A densidade de plântulas foi de aproximadamente 1 a cada 100 m². Foi observado que 70% das plântulas são autóctones (342 indivíduos) e 30% (138) parecem ser oriundas de outras matrizes, i.e. não há adultos da mesma espécie na mesma parcela.

Ao analisar a diversidade das assembleias, a riqueza máxima encontrada foi de 11 espécies por parcelas, e a de maior abundância apresentou 24 indivíduos. As médias de q0 e q2 foram maiores na segunda coleta em relação as outras duas. A precipitação e PCNM foram as variáveis que melhor explicaram as diferenças observadas em q0 e abundância das espécies a partir do LME ($p < 0,01$; $r^2_m = 0,28$ e $p < 0,01$; $r^2 = 0,41$, respectivamente) (Fig 2), i.e. ambas as variáveis aumentam em relação ao aumento da precipitação média anual. O índice q2 foi influenciado apenas por fatores espaciais entre as parcelas ($p < 0,001$; $r^2_m = 0,21$).

Em relação às composições das comunidades, não foram observados agrupamentos entre as coletas. O modelo dbRDA que melhor explicou a variação da composição taxonômica

entre as comunidades é composto pela precipitação média anual, biomassa e variáveis espaciais ($r^2_{adj} = 0,52$) (Tabela 1). Destas, os fatores espaciais (PCNM, $r^2_{adj} = 0,25$) apresentaram maior explicação que os ambientais (precipitação + biomassa $r^2_{adj} = 0,21$), embora aparentemente isso não demonstre um padrão claro da ocorrência das espécies mais abundantes, podendo-se observar seus indivíduos distribuídos ao longo dos gradientes (Apêndices 15a,b).

Composição e diversidade funcional

Os valores dos atributos funcionais foliares (LA, SLA, LDMC, LS, Lth) apresentaram alta variação, tanto no nível de indivíduo e de coleta (Tabela 2) quanto no nível de comunidade (Tabela 3). No período da coleta 2, foram observados menores valores médios da LA, SLA e LDMC, e maior valor de LS que os demais períodos.

Analisando a composição funcional das comunidades levando em conta todos os atributos, pôde-se observar um agrupamento na ordenação das comunidades da coleta 2 (Fig. 3a) em relação as outras duas, e um agrupamento mais acentuado ainda utilizando apenas os atributos foliares (Fig. 3b). A maior variação dos dados (PCA - Dimensão 1 – 47,5%) foi explicada principalmente pela densidade de madeira (WD), folhas compostas e conteúdo de massa seca foliar (LDMC) num extremo, e suculência foliar (LS) e folhas simples no outro; a segunda maior variação dos dados (24%) foi representada pelo tamanho da folha (Fig. 4). Foram observados fortes coeficientes de correlação entre o CWM de alguns atributos, dentre eles: conteúdo de massa seca foliar (LDMC) com a densidade de madeira (WD) (0.83), com frequência do tipo de folha (± 0.65), suculência foliar (LS) com WD (-0.68) e com área específica foliar (SLA) (-0.59) (Apêndice 11).

Ao testar a correlação entre a composição funcional com as variáveis preditoras, o modelo dbRDA que melhor explicou a variação dos dados é composto pelo período de coleta, precipitação, biomassa da vegetação acima do solo e fatores espaciais ($p = 0.0001$; $r^2_{adj} = 0.523$). Neste modelo, coleta ($r^2_{adj} = 0.234$) como variável independente apresentou maior explicação que as demais; precipitação + biomassa possuem um valor de $r^2_{adj} = 0.175$, enquanto que os fatores espaciais apresentam um $r^2_{adj} = 0.174$ (Tabela 4)

Ao analisar a variação dos atributos foliares entre os períodos de coleta, o eixo de maior variação das coletas 1 e 3 manteve o padrão geral observado anteriormente, onde LDMC, LS e tipo de folha captaram a maior variação dos dados (Fig. 5a e c). Na segunda coleta, a espessura foliar (Lth) e área específica foliar (SLA) também apresentaram altos valores de explicação na primeira dimensão (acima de 15% cada) (Apêndice 12c). Ao analisar as mudanças nas correlações entre os atributos por coleta, temos que: na primeira, as comunidades parecem

apresentar uma composição funcional que varia de folhas simples e suculentas a folhas compostas com maior conteúdo de massa seca. Na segunda coleta, observamos correlações mais fortes, onde folhas compostas aparentam ser mais finas ($L_{th} = -0.85$), com maior conteúdo de massa seca ($LDMC = 0.93$), menor capacidade de armazenar água ($LS = -0.70$), porém possivelmente mais duradouras e com alto custo de produção ($SLA = -0.71$). Na terceira coleta, as correlações foram mais fracas, sendo possível observar uma variação entre comunidades com folhas mais duras, finas ($LDMC - L_{th} = -0.53$), com menor capacidade de armazenar água a folhas suculentas e grossas (Apêndice 13).

Os modelos lineares gerados por coleta entre cada atributo funcional e as variáveis preditoras demonstraram baixo poder explicativo. As variáveis ambientais apresentaram correlação positiva na coleta 1 com SM (prec, $p=0,007$; PAC; $p=0.03$) e fcomp (prec; $p=0,007$, PAC; $p < 0.0001$); e na coleta 3 com SM (biom; $p=0,02$).

Dentre os modelos gerados para cada atributo funcional em relação às variáveis independentes, controlando o efeito da diferença entre os períodos das coletas, 7 dos 9 atributos foram influenciados pelas variáveis ambientais em determinado grau. A precipitação afetou quatro dos nove atributos analisados ($LDMC$, LS , SM e tipo de dispersão), enquanto que foram observadas influências da perturbação antrópica crônica nos valores de LA e tipo de folha, e da biomassa em SM (Fig. 6, Tabela 6). Ou seja, de acordo com a precipitação histórica, aparentemente áreas mais úmidas resultam em folhas mais suculentas, com mais conteúdo de massa seca, sementes maiores e um predomínio de espécies com dispersão abiótica. O aumento da PAC parece favorecer folhas menores, de tipo de folha simples, enquanto o aumento de biomassa parece favorecer espécies com maior massa de semente. É importante ressaltar que fatores ambientais apresentaram alta influência em atributos relacionados ao tipo de dispersão ($f=15,52$, $p < 0,001$) (Tabela 5).

A partir da rarefação funcional (Fig 7), foram observadas diferenças na diversidade funcional entre as coletas: a coleta 2, que período com maior disponibilidade hídrica, apresentou menor diversidade funcional que as demais, com um padrão próximo a estabilização; as coletas 1 e 3 apresentaram padrões semelhantes, indicando que um número maior de parcelas captaria mais diversidade. A influência do período de coleta na diversidade funcional foi reforçada a partir do modelo linear entre o coeficiente de RaoQ e as variáveis preditoras, sendo o melhor modelo ($r^2_{adj} = 0,37$) representado pela coleta ($t = -5,306$, $p < 0,0001$) e fatores espaciais ($t = -2,372$, $p=0,01$). Ao retirar o efeito da coleta, a diversidade funcional é influenciada apenas por fatores espaciais ($r^2_m=0,06$).

DISCUSSÃO

Composição e diversidade taxonômicas

Os resultados encontrados sugerem que a floresta seca da Caatinga suporta assembleias de plântulas de espécies lenhosas com as seguintes características: (1) a densidade de plântulas recrutadas é baixa, uma vez que algumas parcelas não apresentaram nenhum indivíduo regenerante, independente do período de coleta; (2) o aumento da precipitação parece interferir no aumento da riqueza e da abundância e afeta, em parte, a composição taxonômica das assembleias de plântulas, junto com a quantidade de biomassa florestal acima do solo; (3) um subconjunto das espécies arbóreas presentes nas parcelas parece conseguir se estabelecer e dominar as assembleias de plântulas, independente do período de coleta e, (4) distância geográfica/fatores espaciais são importantes na montagem das assembleias de plântulas na Caatinga.

Algumas ideias ou padrões já conhecidos para florestas secas foram corroboradas pelos nossos achados: (1) sabe-se que o recrutamento de plântulas é limitado devido diversos fatores bióticos, como predação, perturbação humana, pisoteio por animais, e abióticos, como alta luminosidade e temperatura, baixa disponibilidade hídrica sazonal e espaços favoráveis para germinação (e.g. sombreados)) (Paine, 2011; Vieira & Scariot, 2006; Zangerl, 2002); (2) todas as etapas para o sucesso da sobrevivência das plântulas (i.e. recrutamento, crescimento e estabelecimento) acontecem de forma mais acentuada durante estações com alta disponibilidade hídrica. Além disso maior biomassa acima do solo, i.e. aproximação de quantidade de vegetação, pode refletir em condições microclimáticas locais mais favoráveis para o recrutamento das mesmas, i.e. sombreamento, umidade do solo, facilitação, além dos gradientes ambientais (Cadotte & Tucker, 2017; Carrión et al., 2017); (3) a dominância de Euphorbiaceae e Fabaceae na assembleia arbórea parece influenciar na composição taxonômica das plântulas (Rito, Tabarelli, & Leal, 2017), além da alta plasticidade fenotípica observada nas espécies (Sfair et al., 2018) ser capaz de influenciar na capacidade de colonização em diferentes ambientes; e (4) uma parte substancial dos regenerantes aparentam ser oriundos de outras matrizes. Desta forma, a resiliência da Caatinga não pode estar associada a outros fatores além da capacidade de rebrota (Gariglio et al., 2010).

Além disso, vale apenas destacar que as diferenças entre as abundâncias das espécies dominantes é bastante acentuada na Caatinga: *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill, *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill, *Croton heliotropiifolius* Kunth, *Cnidoscolus bahianus* (Ule) Pax & K.Hoffm e *Senna rizzinii* H.S.Irwin & Barneby somaram quase 50% da abundância relativa das assembleias investigadas em nossa paisagem focal e são espécies que conseguem continuar

recrutando, independente do período de coleta, com alto número de indivíduos. Ainda, dentre os 30% dos indivíduos que aparentemente estão chegando de outras matrizes, quase 90% pertencem a três das espécies acima. Assumindo a presença destas espécies em todo o gradiente, as mesmas devem então apresentar elevada plasticidade fenotípica; i.e possuem estratégias que as permitem se ajustar às condições oferecidas da Caatinga, sejam elas ambientais (água e recursos) ou relacionadas as ações humanas. Ainda, considerando que a floresta está sempre submetida a perturbações crônicas e a ciclos de agricultura de subsistência (Silva et al., 2017), a capacidade de se manter no ambiente através do mecanismo de rebrota pode ser crucial para a persistência e recuperação acelerada da biomassa perdida.

Ao analisar a dominância de determinados grupos de plantas, temos um alto sucesso da família Euphorbiaceae. Isto deve estar atrelado não só à capacidade de plasticidade fenotípica (Sfair et al., 2018), mas também a uma forte interação com o processo de mimercoria, que influenciam todas as etapas do recrutamento: 1) algumas formigas podem apresentar capacidade média de dispersão até 3x maior que outros dispersores (artigo Fernanda), o que reduz a competição intraespecífica; 2) a retirada do elaiossoma das sementes aumenta a embebição das mesmas e resulta em melhores condições para germinação; 3) formigas depositam as sementes em solos próximos aos ninhos (i.e. apresentam melhores condições nutricionais de germinação) e resultam em proteção contra outros herbívoros.

A influência da precipitação na abundância e diversidade de espécies é um fato frequentemente apontado nos estudos ecológicos, especialmente nos estudos que abordam estágios ontogenéticos iniciais (Gaviria, Turner, & Engelbrecht, 2017; Melo, Lemire, & Tabarelli, 2007). Este é um padrão razoável, visto que o aumento da disponibilidade hídrica resulta em maior heterogeneidade ambiental, maior ganho de biomassa, i.e. melhor desempenho, e maior participação do banco de sementes na regeneração florestal (Becknell, Kissing Kucek, & Powers, 2012; McDonald, 2010). Ainda, o aumento na disponibilidade de recursos (decorrente da maior disponibilidade de água) pode resultar em compartilhamento de nicho ecológico e diferenciação de estratégias de uso de recursos entre as espécies (Lohbeck et al., 2014).

Diferente do que postulamos inicialmente e do que alguns estudos indicam para a Caatinga (Ribeiro-Neto et al., 2016; Ribeiro et al., 2015; Rito, Arroyo-Rodríguez, et al., 2017) PAC não influenciou a composição e diversidade taxonômica das assembleias de plântulas. Três fatores devem ser levados em consideração quanto a essa questão: 1) o índice é composto por uma combinação de diferentes variáveis que podem influenciar o recrutamento de forma direta (e.g. pisoteio por animais, quedas de galhos) e indireta (e.g. menor sombreamento devido

a retirada de biomassa, 2) o índice é uma fotografia da situação no período e originalmente utilizado para comunidades arbóreas, e 3) ambos os processos de perturbação antrópica crônica e de recrutamento ocorrem de forma contínua e não uniforme no espaço-tempo, provavelmente refletindo na falta de correlação entre os mesmos. Entretanto, o baixo poder preditivo desta variável neste contexto deve ser tomado com cuidado, levando em consideração a baixa densidade de plântulas ocorrente na floresta.

O fato de 70% das plântulas recrutadas serem possivelmente autóctones e majoritariamente composto por um subconjunto de espécies altamente dominante, junto ao fato de que esse padrão também é observado no grupo alóctone, nos leva a pensar que a flora futura das assembleias arbóreas será um reflexo destas espécies que já estão estabelecidas atualmente e dominam a paisagem como um todo. Isto reforça resultados encontrados por Barros (2018) e Paula (2017) de que a regeneração da floresta na Caatinga parece não implicar em ciclos de substituição de espécies, visão clássica da sucessão secundária em florestas tropicais (Chazdon, 2008).

Composição e diversidade funcionais

Os nossos resultados também sugerem que as assembleias de plântulas apresentaram ampla variação em seus componentes funcionais: foram observadas diferenças em até cinco vezes entre os valores mínimos e máximos de LA, SLA e LS. A composição funcional, de forma geral, sofre influência de múltiplos fatores em diferentes níveis. Nossa hipótese quanto à influência da precipitação na composição funcional foi corroborada, embora seja importante ressaltar que os períodos de coleta, i.e. diferentes disponibilidades hídricas, exerceram maior influência que a precipitação média anual ou a biomassa. Espera-se que atributos foliares respondam as características físicas locais, principalmente precipitação, como já observado para a assembleia de plantas adultas na Caatinga (Zorger, 2017). Já a diversidade funcional apresentou alterações apenas entre os períodos de coleta, não sendo influenciada pelos gradientes ambientais.

Nossos achados também sugerem que as plântulas parecem apresentar diferentes estratégias para lidar com alterações na disponibilidade hídrica, com adaptações necessárias dependendo da variação de recursos. Em uma mesma assembleia (i.e. mesma condição ambiental), as diferenças variam desde folhas simples e suculentas, com maior capacidade de armazenar água a folhas compostas com maior conteúdo de massa seca foliar, mais densas e menos suculentas. No período com maior disponibilidade hídrica, as folhas apresentaram menores tamanhos e conteúdo de massa seca (LDMC) e maior suculência (LS), indicando uma

estratégia de maior acúmulo de água, crescimento mais lento e alta resistência ao estresse hídrico (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Poorter & Bongers, 2006). O fato do período de coleta ter sido determinante nas diferenças observadas na composição funcional das comunidades, juntamente com variação das correlações entre os atributos foliares por coleta, podem indicar que as plântulas apresentam plasticidade fenotípica, como observado por Pineda-García et al. (2011), que sugerem múltiplas estratégias em plântulas de florestas secas.

Ao contrário do que se esperava, a diversidade funcional foi menor no período com maior disponibilidade hídrica (i.e. mais recursos). Este fato pode ser devido à alta dominância taxonômica de espécies com características semelhantes (e.g. folhas simples), menor variação intraespecífica e maior correlação entre os atributos, resultando num conjunto mais homogêneo de combinações entre eles.

Uma vez que os resultados taxonômicos indicam que (i) um mesmo subconjunto de espécies domina as assembleias de plântulas frente a diferentes períodos de disponibilidade hídrica; (ii) que esse subconjunto dominante aparentemente apresenta plasticidade fenotípica e capacidade de ajustar suas estratégias de uso de recursos; e (iii) que maior disponibilidade de água resulta em maior riqueza e abundância taxonômicas e menor diversidade funcional, num cenário futuro com previsões climáticas de redução de precipitação e períodos mais secos, as assembleias arbóreas provavelmente serão mais empobrecidas taxonomicamente, possivelmente com diversidade funcional limitada, e potencialmente afetando o funcionamento e serviços ecossistêmicos (Song, Wang, Guangdi, & Zhou, 2014). Neste cenário, outros mecanismos de regeneração além do recrutamento de plântulas podem estar garantido a recuperação da biomassa perdida, como a capacidade de rebrotar após a perturbação e de propagação vegetativa (Gariglio, Kageyama, Sampaio, & Cestaro, 2010; Jenik, 1994)

Em síntese, a floresta de Caatinga suporta assembleias de plântulas pouco densas e pobres do ponto de vista taxonômico; i.e. $< 0,5$ plântulas por metro quadrado, com poucas espécies dominando ao longo dos gradientes ambientais. Por outro lado, a variação nos atributos funcionais parece elevada, tanto intraespecífica como no nível de assembleia. Como demonstrado para as plantas adultas, a plasticidade fenotípica é um atributo importante no nível de plântulas e um elemento importante da resiliência da Caatinga (Sfair et al., 2018). Esta plasticidade pode permitir que várias estratégias sejam usadas para lidar com os mesmos filtros ecológicos. Embora variáveis ambientes tais como precipitação e biomassa acima do solo afetem a organização das assembleias de plântulas, as relações não são tão estreitas e ponto de permitir o estabelecimento de regras de montagem. Possivelmente a única regra é que espécies mais plásticas do ponto de vista dos atributos foliares tendem a dominar as

assembleias, visto que filtros ambientais são as forças organizadoras. Competição parece ser um fator pouco importante se considerarmos a baixíssima densidade de plântulas. Finalmente, a presença do mesmo grupo de “vencedores” considerando plântulas e adultos sugere que a regeneração natural da floresta de Caatinga não implica em substituição das espécies dominantes. Sugerimos que estudos futuros realizem explorações adicionais da variação intraespecífica entre os atributos para melhores inferências sobre as estratégias das plântulas frente a gradientes ambientais, como também acessar diferentes atributos (e.g. *hard traits*) que reflitam aspectos fisiológicos e nutricionais. Além disso, acompanhamentos mais refinados em campo em relação ao recrutamento durante variações mais pontuais de disponibilidade hídrica são recomendados, principalmente para identificar os gargalos de recrutamento, incluindo limitação de dispersão, predação de sementes e mortalidade das plântulas.

4 CONCLUSÃO

Os resultados encontrados neste estudo trazem contribuições teóricas sobre o recrutamento e organização de assembleias de plântulas lenhosas da Caatinga. Especificamente, como ocorrem mudanças nos componentes taxonômicos e funcionais das assembleias de plantas lenhosas, quais são as forças influenciam esta estrutura das assembleias e como as mesmas respondem aos diferentes fatores. Em síntese, temos que:

- 1) As assembleias de plântulas lenhosas da Caatinga são caracterizadas por predominantemente por um grupo limitado de espécies “vencedoras” que representam a maior parte da abundância total, grupo este que consegue manter o recrutamento durante períodos de diferente disponibilidade hídrica, e que parece refletir a composição da comunidade arbórea. Ainda, este mesmo subgrupo dominante aparentemente está também chegando a assembleias onde eles não estavam previamente estabelecidos.
- 2) As plântulas apresentam alta variação nos atributos funcionais, indicando boa capacidade de adaptação das estratégias foliares para lidar com as diferentes flutuações climáticas da Caatinga.
- 3) Perturbação antrópica crônica parece não afetar diretamente a estruturação das assembleias de plântulas. E, embora a precipitação e biomassa afetem a organização dessas assembleias, um padrão de ocorrência de determinadas espécies restritas a certas condições ambientais parece não ocorrer, o que reforça a importância da capacidade de adaptação destas plântulas.
- 4) Estudos complementares são necessários para melhor comparação e entendimento dos resultados achados. Mais especificamente, estudos que procurem entender que outros fatores podem interferir o recrutamento neste tipo de floresta e quais as implicações a longo prazo para a conservação da biodiversidade, resiliência da floresta, provisão de serviços e bem-estar humano.

AGRADECIMENTOS

This publication was possible thanks to the support provided by the Long-Term Ecological Research Project (PELD-PRONEX Catimbau - Process 441386/2016-4) "Anthropogenic disturbances, climatic changes and the future Caatinga biota: implications for semi-arid sustainability". Renato Vanderlei thanks the scholarship received (CAPES/BRASIL Scholarship).

REFERÊNCIAS

- Abramoff, M. D., Magelhaes, P. ., & Ram, S. . (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11, 36–42.
- Aguiar, V., & Tabarelli, M. (2010). Edge Effects and Seedling Bank Depletion : The Role Played by the Early Successional Palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 42(2), 158–166.
- Arnan, X., Leal, I. R., Tabarelli, M., Andrade, J. F., Barros, M. F., Câmara, T., ... Andersen, A. N. (2018). A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: surrogate, direct, single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. *Conservation Biology*, no prelo(February), 274–282. doi:10.1016/J.ECOLIND.2018.07.001
- Barros, M. F. (2018). *Regeneração natural da caatinga após agricultura: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas*. Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press.
- Becknell, J. M., Kissing Kucek, L., & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88–95. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.033
- Borchett, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75, 1437–1449.
- Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, 32(6), 429–437. doi:10.1016/j.tree.2017.03.004
- Carrión, J. F., Gastauer, M., Mota, N. M., Meira-Neto, J. A. A., Mesquita, N., & Fernando, J.

- (2017). Facilitation as a driver of plant assemblages in Caatinga. *Journal of Arid Environments*, 1–9. doi:10.1016/j.jaridenv.2017.03.006
- Chase, J. M., Kraft, N. J. B., Smith, K. G., Vellend, M., & Inouye, B. D. (2011). Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, 2(2). doi:10.1890/ES10-00117.1
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, 320, 1458–1460.
- Coimbra-Filho, A. F., & Câmara, I. G. (1996). *Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Pooter, H. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide . Aust J Bot A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380. doi:10.1071/BT02124
- Engelbrecht, B. M. J., Dalling, Æ. J. W., Pearson, T. R. H., Wolf, Æ. R. L., Tobias, Æ., Melvin, K. Æ., & Kursar, T. A. (2006). Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*, 148, 258–269. doi:10.1007/s00442-006-0368-5
- Engelbrecht, B. M. J., & Kursar, T. A. (2003). Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 136, 383–393.
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J. M., Lacabana, P., Portillo Q, C. A., Carrasquel, F., & Rodríguez, J. P. (2005). Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*, 37(4), 531–546. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00071.x
- Gariglio, M. A., Kageyama, P. Y., Sampaio, E. V. de S. B., & Cestaro, L. A. (2010). *Uso sustentável e Conservação dos recursos florestais da Caatinga (2º)*. Brasília/DF: Serviço Florestal Brasileiro.
- Gaviria, J., Turner, B. L., & Engelbrecht, B. M. J. (2017). Drivers of tree species distribution across a tropical rainfall gradient. *Ecosphere*, 8(2), e01712. doi:10.1002/ecs2.1712
- Hammond, D. S., & Brown, V. . (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance,

- 680 dispersal, soil type in wet neo- tropical forests. *Ecology*, (76), 2544–2561.
- 681 Jenik, J. (1994). Clonal Growth in Woody Plants: a Review. *Folia geobotanica et*
682 *phytotaxonomica* , *Praha*, 29, 291–306.
- 683 Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375.
- 684 Khurana, E., & Singh, J. S. (2000). Ecology of seed and seedling growth for conservation and
685 restoration of tropical dry forest : a review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39–52.
- 686 Khurana, E., & Singh, J. S. (2001). Ecology of tree seed and seedlings : Implications for tropical
687 forest conservation and restoration. *Current Science*, 80(6), 748–757.
- 688 Leal, L. C., Andersen, A. N., & Leal, I. R. (2015). Disturbance Winners or Losers? Plants
689 Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*, 47(4), 466–474.
690 doi:10.1111/btp.12230
- 691 Lebrija-trejos, E., Pérez-garcía, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., & Poorter, L. (2010).
692 Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich
693 tropical system. *Ecology*, 91(2), 386–398. doi:10.1890/08-1449.1
- 694 Lieberman, D., & Li, M. (1992). Seedling Recruitment Patterns in a Tropical Dry Forest in
695 Ghana Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation*
696 *Science*, 3(3), 375–382.
- 697 Lohbeck, M. et al, Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martinez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H.,
698 ... Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet
699 tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211–1216. doi:10.1890/12-1850.1
- 700 Lohbeck, M., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., van Breugel, M., Rodriguez-Velázquez, J., &
701 Poorter, L. (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession.
702 *Functional Ecology*, 28(4), 1052–1058. doi:10.1111/1365-2435.12240
- 703 Maass, J. M., & Burgos, A. (2011). Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry
704 tropical forests. In R. Dirzo (Ed.), *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*
705 (pp. 141 – 156). Island Press.
- 706 McDonald, M. A. (2010). What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical
707 dry forest? *Environmental Evidence*, 37.

- 708 Melo, F. P. L., Lemire, D., & Tabarelli, M. (2007). Extirpation of large-seeded seedlings from
709 the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment 1. *Ecoscience*, 14(1), 124–129.
- 710 Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... Gordon, J. E.
711 (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of*
712 *Biogeography*, 33(3), 491–505. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x
- 713 Paine, T. (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on
714 community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120, 720–727.
- 715 Paula, A. S. de. (2017). *Regeneração natural de uma área de caatinga após o uso para a*
716 *agricultura ao longo de uma cronossequência*. Universidade Federal de Pernambuco.
- 717 Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-
718 Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 4, 439–473.
- 719 Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ...
720 Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional
721 traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(34), 167–234.
722 doi:http://dx.doi.org/10.1071/BT12225
- 723 Pineda-garcía, F., Paz, H., & Tinoco-ojanguren, C. (2011). Morphological and physiological
724 differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and*
725 *Environment*, 34, 1536–1547. doi:10.1111/j.1365-3040.2011.02351.x
- 726 Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across
727 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743.
- 728 Rao, C. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical*
729 *Population Biology*, 21, 24–43.
- 730 Reid, R. S., Galvin, K. A., & Kruska, R. S. (2008). Global significance of extensive grazing
731 lands and pastoral societies: an introduction. In *Fragmentation in semi-arid and arid*
732 *landscapes: consequences for human and natural systems* (Galvin, K., pp. 45–91). Dordrecht:
733 Springer.
- 734 Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic
735 disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga.
736 *Biodiversity and Conservation*, 25(5), 943–956. doi:10.1007/s10531-016-1099-5

- 737 Ribeiro, E. M. S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2015).
 738 Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian
 739 Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 611–620. doi:10.1111/1365-
 740 2664.12420
- 741 Rito, K. F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., Tabarelli, M., de Queiroz, R. T.,
 742 ... Tabarelli, M. (2017). Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian
 743 Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105(January 2017), 1–11. doi:10.1111/1365-
 744 2745.12712
- 745 Rito, K. F., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2017). Euphorbiaceae responses to chronic
 746 anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic
 747 homogenization. *Plant Ecology*, 218, 749–759.
- 748 Sampaio, E. V. de S. B. (1995). Overview of the Brazilian caatinga. In M. E. Bullock S H,
 749 Mooney HA (Ed.), *Seasonal dry tropical forests* (p. 450). Cambridge: Cambridge University
 750 Press.
- 751 Santo-Silva, E. E., Almeida, W. R., Melo, F. P. L., Zickel, C. S., & Tabarelli, M. (2013). The
 752 nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: Implications for forest
 753 regeneration. *Biotropica*, 45(3), 386–394. doi:10.1111/btp.12013
- 754 Sfair, J. C., De Bello, F., De Frana, T. Q., Baldauf, C., & Tabarelli, M. (2018). Chronic human
 755 disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental*
 756 *Research Letters*, 13(2). doi:10.1088/1748-9326/aa9f5e
- 757 Silva, J. M. C. da, Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). *Caatinga: The Largest Tropical Dry*
 758 *Forest Region in South America*. Springer International Publishing.
 759 doi:https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3
- 760 Singh, S. P. (1998). Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in
 761 developing countries. *Environmental Conservation*, 25(1). doi:10.1017/S0376892998000010
- 762 SNE, S. N. de E. (2002). *Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE*
 763 *– versão final, em cumprimento ao contrato n° 086- 00/02, Subprojeto “Proposta para criação*
 764 *do Parque Nacional do Catimbau/PE.”*
- 765 Song, Y., Wang, P., Guangdi, L., & Zhou, D. (2014). Relationships between species diversity

- 766 and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 85–91.
767 doi:10.1016/j.chnaes.2014.01.001
- 768 Souza, D. G., Sfair, J. C., de Paula, A. S., Barros, M. F., Rito, K. F., & Tabarelli, M. (2019).
769 Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry
770 forest. *Forest Ecology and Management*, 435(December 2018), 57–65.
771 doi:10.1016/j.foreco.2018.12.042
- 772 Swaine, M. D. (1996). Foreword. In *Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Paris: United
773 Nations Educational, Scientific and Cultural Organization.
- 774 Swenson, N., & Enquist, B. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant
775 functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation.
776 *American Journal of Botany*, 94, 451–459.
- 777 Tabarelli, M., Siqueira, F. F. ., Backé, J., Wirth, R., & Leal, I. R. (2017). Ecology of leaf-cutting
778 ants in human-modified landscapes. In S. Oliveira, Paulo S. and Koptur (Ed.), *Ant-Plant*
779 *Interactions: Impacts of Humans on Terrestrial Ecosystems* (pp. 73–90). Cambridge University
780 Press.
- 781 Trindade, D. P. F. (2017). *Montagem da comunidade de plantas durante a sucessão secundária*
782 *na caatinga: efeito da limitação de dispersão, recrutamento e estabelecimento*. Universidade
783 Federal de Pernambuco.
- 784 Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of Tropical Dry
785 Forests for regeneration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11–20. doi:10.1111/j.1526-
786 100X.2006.00100.x
- 787 Vieira, D. L. M., Scariot, A., Sampaio, A. B., & Holl, K. D. (2006). Tropical dry-forest
788 regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 22(03), 353–
789 357. doi:10.1017/S0266467405003135
- 790 Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R.
791 (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.
792 doi:10.1038/nature02403
- 793 Zangerl, A. (2002). Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes.
794 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 9, 1088–1091.

Zorger, B. B. (2017). *Respostas funcionais de plantas arbustivo-arbóreas da Caatinga à precipitação e perturbação antrópica crônica*. Universidade Federal de Pernambuco.

FIGURAS

Figura 1 - Localização da região de estudo no Nordeste do Brasil (a), e a paisagem do estudo (retângulo) no estado de Pernambuco (área sombreada em b). O Catimbau Nacional (n = 19) também é indicado (c). Os números no (c) Parque e a localização de todas as parcelas de 0 a 1 ha representam a precipitação média anual em cada parcela.

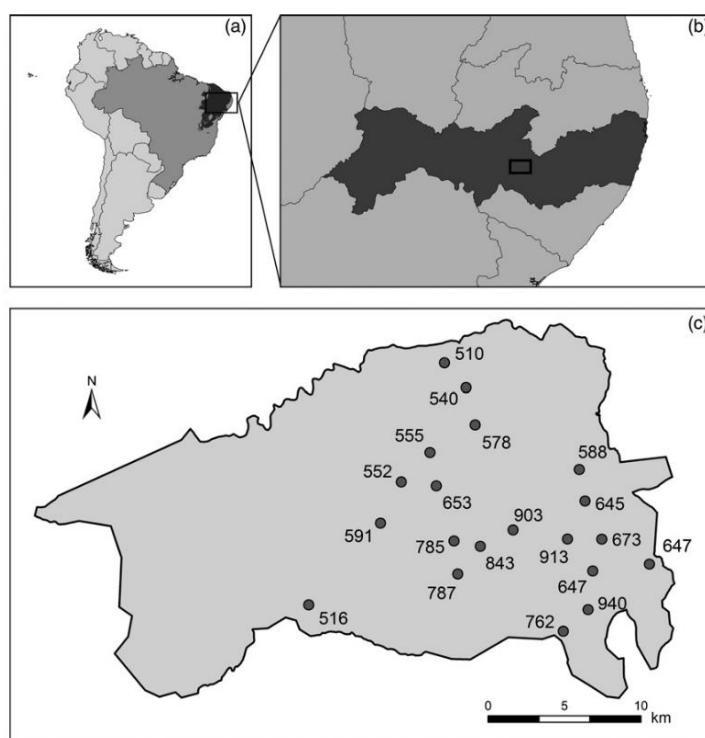


Figura 2 – Relação entre (a) riqueza e (b) abundância de espécies e precipitação média anual no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Pontos mais escuros significam pontos sobrepostos.

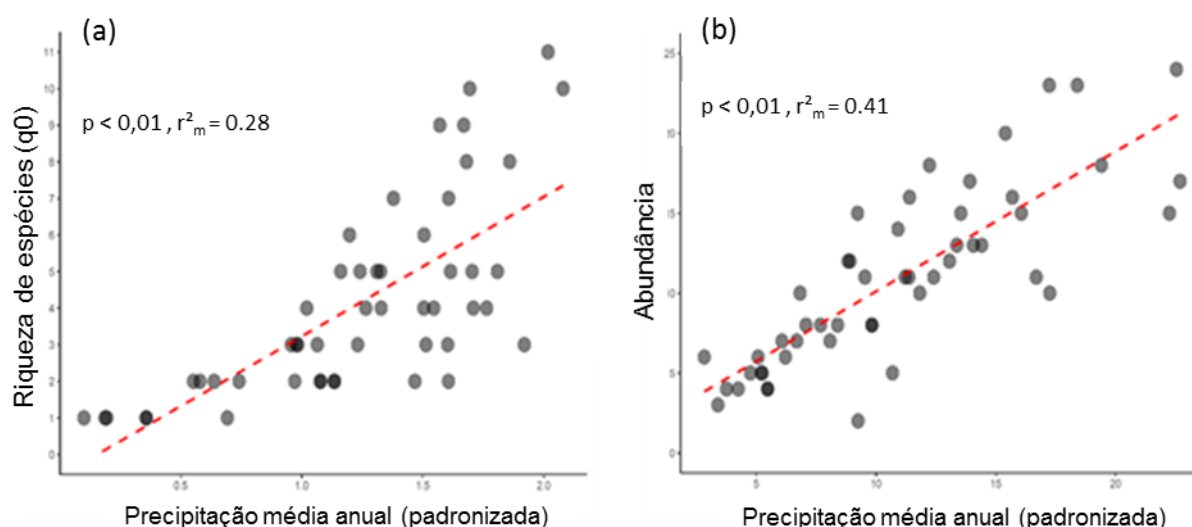


Figura 3 – Escalonamento multim dimensional não-métrico (nMDS da composição funcional utilizando os CWMs dos nove atributos funcionais (a) e apenas dos atributos foliares (b) das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Períodos de coleta indicados por cores/formas diferentes.

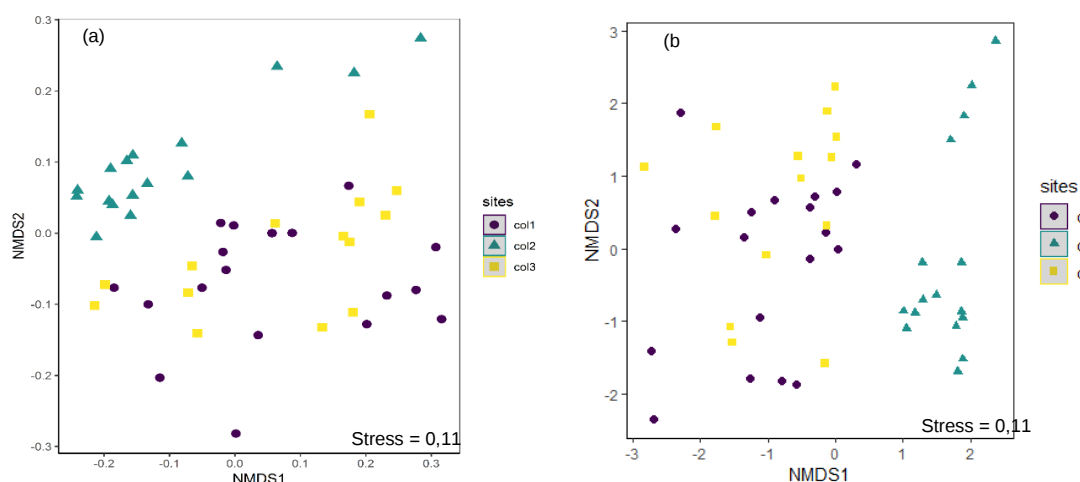
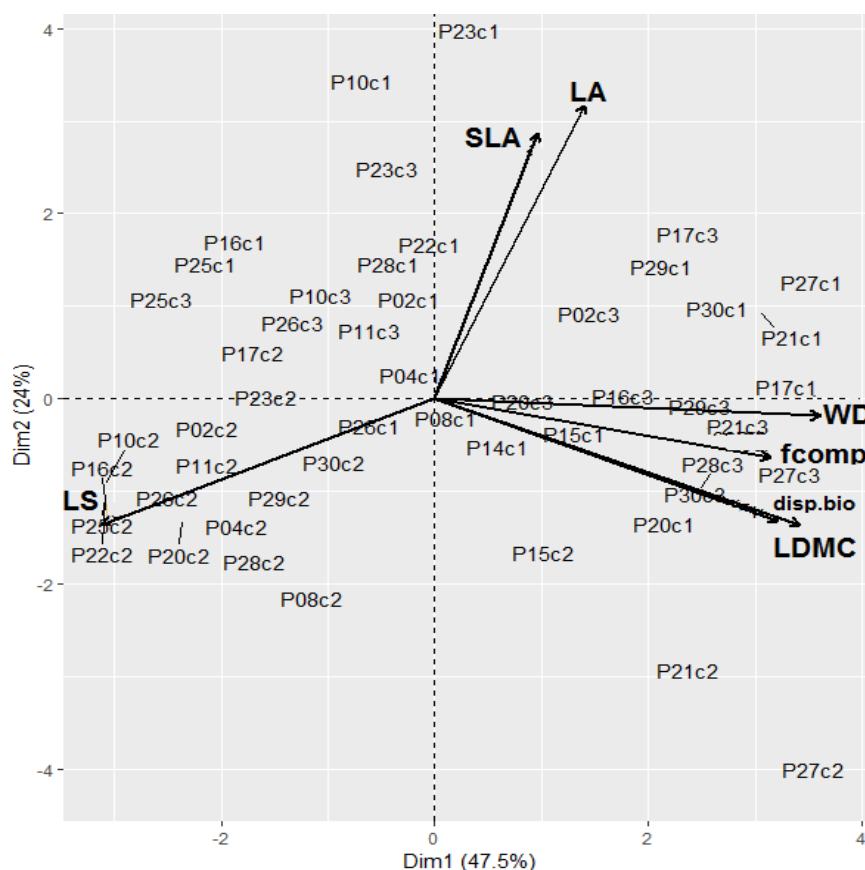


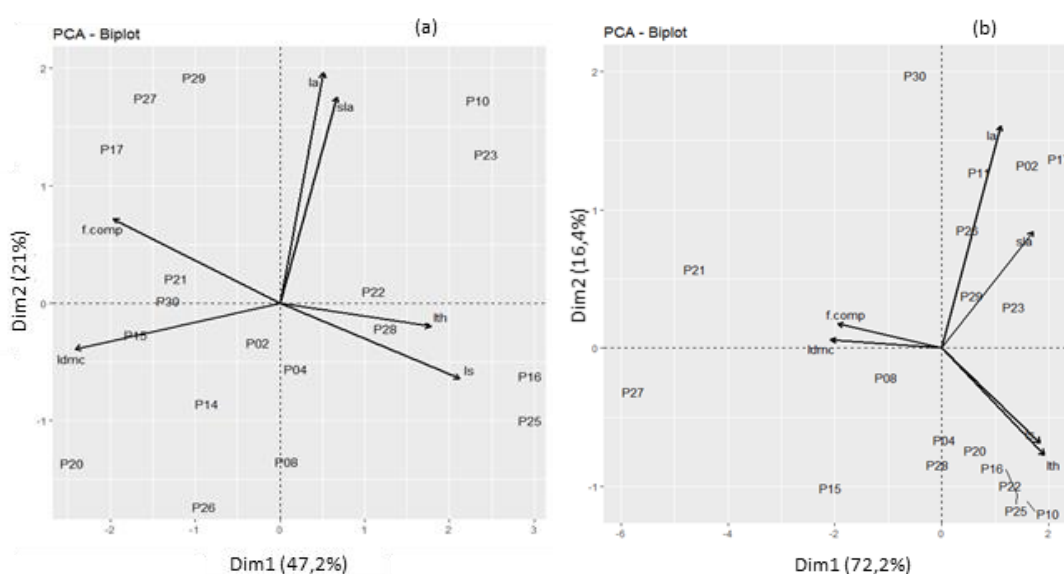
Figura 4: Análise de componentes principais da composição funcional utilizando os CWMs de todos os atributos funcionais das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Setas representadas pelos atributos que apresentaram maior explicação das dimensões. Unidades indicadas pelo nome da parcela seguido do período de coleta.



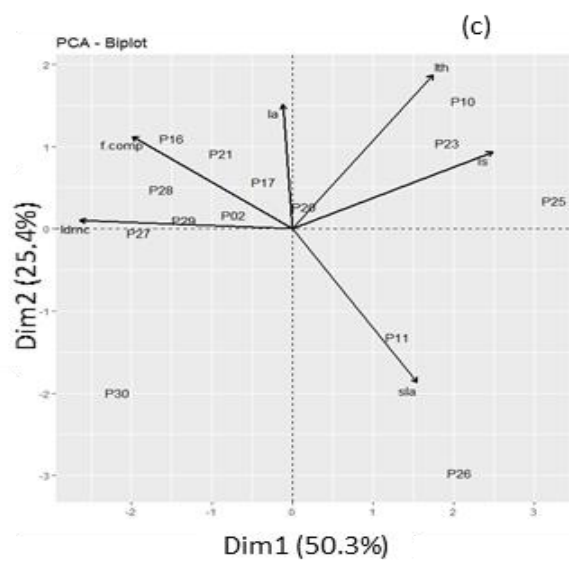
822

823

824 Figura 5 – Análise de componentes principais entre os atributos funcionais foliares das (a)
 825 primeira, (b) segunda e (c) terceira coleta de dados das assembleias de plântulas no Parque
 826 Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

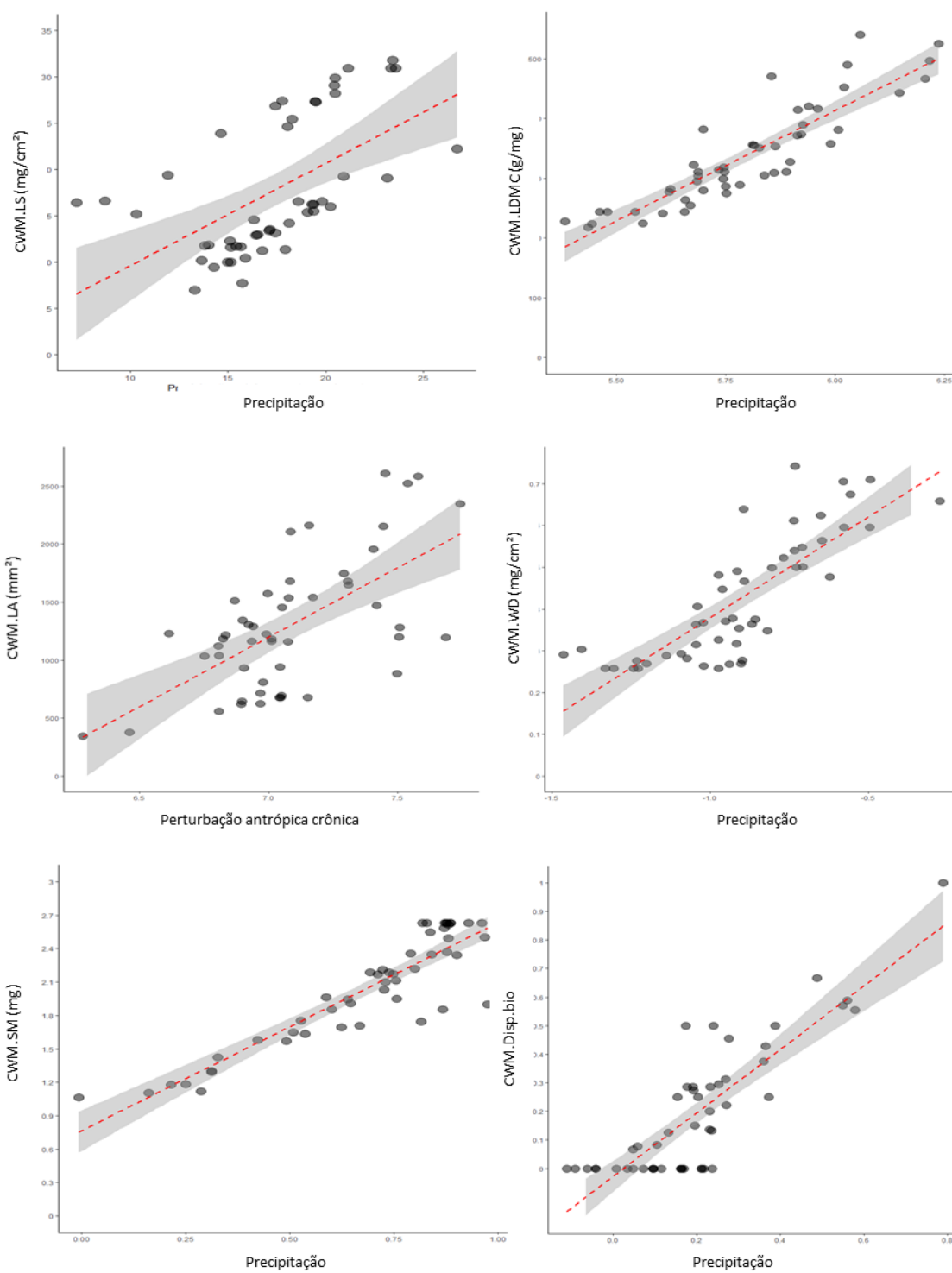


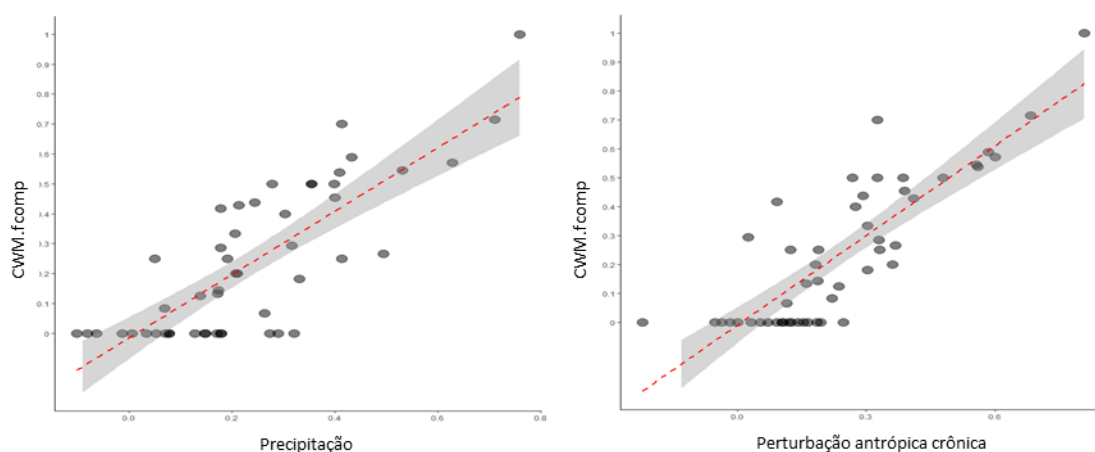
827



828

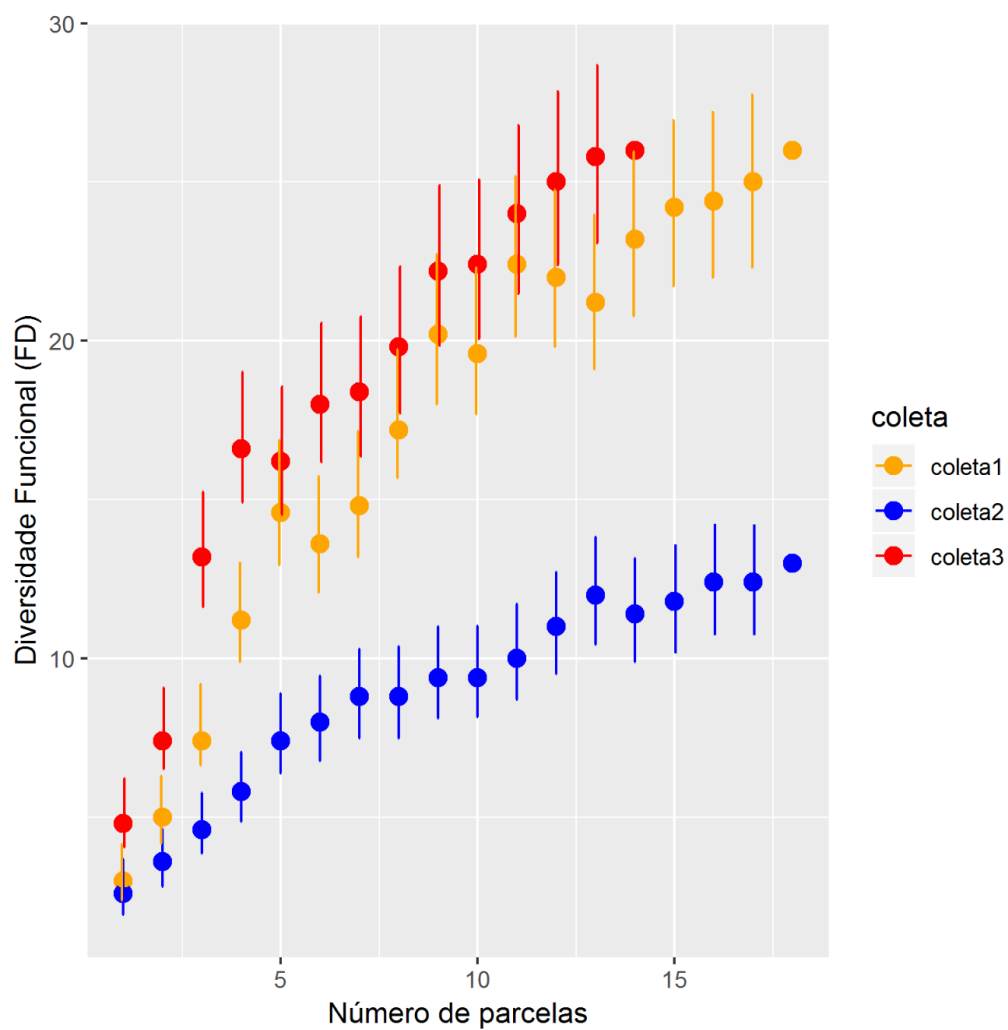
829 Figura 6 – Relações entre o efeito isolado das variáveis ambientais estatisticamente
 830 significativas e os atributos funcionais das assembleias de plântulas no Parque Nacional do
 831 Catimbau, Pernambuco, Brasil.





833

834 Figura 7 – Rarefação da diversidade funcional entre as coletas das assembleias de plântulas no
 835 Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.



836

837

838

TABELAS

Tabela 1 – Modelo estatisticamente escolhido como mais explicativo para a variação da composição taxonômica das assembleias de plântulas em relação às variáveis preditoras precipitação (prec), perturbação antrópica crônica (P.A.C.), biomassa vegetal acima do solo (biom) e fatores espaciais (PCNMs) no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Variação parcial	Componentes	P	<i>r</i>²<i>adj</i>
Ambiental	Prec + biom	0.001	0.216
Espacial	PCNMs 1+3+5	0.001	0.301
Completo	Ambiental + espacial	0.001	0.523
Variáveis	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>r</i>²
Precipitação	8.58	0.001	0.11
P.A.C.	1.58	0.105	-
PCNM1	7.44	0.001	0.141
PCNM3	3.46	0.003	0.078
PCNM5	3.05	0.002	0.068
Biomassa	2.68	0.010	0.756

Tabela 2: Variação intraespecífica dos traços funcionais por coleta no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

		Coleta 1	Coleta 2	Coleta 3
LA (mm²)				
	Média	1631.21	883.03	1598.82
	Mínimo	39.80	71.70	234.80
	Máximo	6442.20	3691.10	7736.40
	Desvio Padrão	1260.47	648.93	1358.41
SLA (m²/kg)				
	Média	22.58	11.78	20.70
	Mínimo	3.01	1.01	3.28
	Máximo	411.57	74.58	117.40
	Desvio Padrão	30.24	5.85	11.53
LDMC (g/mg)				
	Média	330.35	278.22	385.08
	Mínimo	85.11	70.21	64.52
	Máximo	998.63	782.61	740.00
	Desvio Padrão	165.47	136.67	183.47
LS (mg/cm²)				
	Média	13.69	28.28	11.88
	Mínimo	0.04	2.54	2.11
	Máximo	39.57	121.01	49.94
	Desvio Padrão	6.85	12.44	8.05
Lth (mm)				
	Média	0.212	0.190	0.194
	Mínimo	0.040	0.030	0.060
	Máximo	0.480	0.357	0.495
	Desvio Padrão	0.090	0.057	0.072

Tabela 3: Variação interespecífica dos atributos funcionais entre os indivíduos.

Traço funcional	Média	Mínimo	Máximo	Desvio padrão
Área foliar (mm ²)	1296.26	345.64	2609.46	569.31
Área específica foliar (m ² /kg)	18.12	5.66	33.87	6.40
Conteúdo de massa seca foliar (g/mg)	336.86	217.65	539.65	84.52
Suculência foliar (mg/cm ²)	17.76	6.93	31.80	7.30
Espessura foliar (mm)	0.20	0.13	0.27	0.03

885 Tabela 4: Modelo estatisticamente escolhido como mais explicativo para a variação da
 886 composição funcional das assembleias de plântulas em relação às variáveis preditoras - Parque
 887 Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Variação parcial	Componentes	P	<i>r</i>²<i>adj</i>
Coleta	Coleta	0.001	0.234
Ambiental	Prec + biom	0.008	0.175
Espacial	PCNM 5	0.001	0.174
Completo	Amb+Esp+Coleta	0.001	0.523
Variáveis	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>r</i>²<i>adj</i>
Coleta	26.0563	0.001	0.234
PCNM5	20.4489	0.001	0.175
Biomassa	7.2842	0.001	0.063
Precipitação	4.2338	0.013	0.159

888

889 Tabela 5: Modelos estatisticamente selecionados para a relação entre os CWM das parcelas e
 890 variáveis preditoras, controlando o efeito da coleta, para as assembleias de plântulas no Parque
 891 Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Valores de p significativo indicados por asteriscos.

Lth	CWM.lth ~ PCNM1 + (1 coleta)	
<i>Variáveis</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
PCNM3	0.4339	0.51375
prec	0.257	0.61481
PAC	0.2579	0.61413
biom	1.4179	0.24012
PCNM5	2.5753	0.1155
PCNM1	4.5558	0.03813 *
<i>r</i> ²	<i>r</i> ² <i>m</i> =0.07	<i>r</i> ² <i>c</i> =0.18
LDMC	CWM.ldmc ~ prec + PCNM5 + (1 coleta)	
PAC	0.20	0.65
PCNM3	0.38	0.54
biom	1.48	0.23
PCNM1	2.33	0.13
prec	4.18	0.05 *
PCNM5	10.81	0.001 **
<i>r</i> ²	<i>r</i> ² <i>m</i> =0.30	<i>r</i> ² <i>c</i> =0.34
LS	CWM.ls ~ prec + PCNM5 + (1 coleta)	
PAC	0.001	0.98
PCNM1	0.758	0.39
biom	3.672	0.06
PCNM3	1.690	0.20

prec	5.783	0.02 *
PCNM5	7.638	0.008 **
r ²	r ² m=0.06	r ² m=0.80

LA	CWM.la ~ PAC + PCNM3 + (1 coleta)	
PCNM1	0.083	0.77
biom	0.866	0.36
prec	1.886	0.18
PCNM5	2.701	0.11
PAC	6.761	0.01 *
PCNM3	12.085	0.001 **
r ²	r ² m=0.10	r ² c=0.10

SLA	CWM.sla~ PCNM1 + PCNM5 + (1 coleta)	
prec	0.001	0.98
PCNM3	0.780	0.38
PAC	0.535	0.47
biom	0.602	0.44
PCNM1	4.800	0.03 *
PCNM5	8.234	0.006 **
r ²	r ² m=0.05	r ² c=0.81

WD	CWM.wd ~ prec + PCNM5 + (1 coleta)	
PCNM3	0.004	0.95
PAC	0.025	0.88
biom	2.867	0.10
prec	9.928	0.003 **
PCNM1	4.612	0.04 *
PCNM5	14.814	0.0003 ***
r ²	r ² m=0.37	r ² c=0.57

SM	CWM.sm ~ prec + biom + (1 coleta)	
PAC	1.595	0.21
PCNM1	0.729	0.40
PCNM3	0.868	0.36
PCNM5	1.646	0.21
prec	18.064	0.0001 ***
biom	5.653	0.02 *
r ²	r ² m=0.38	r ² c=0.43

fcomp	CWM.f.composta ~ prec + PAC + PCNM5 + (1 coleta)	
PCNM3	0.119	0.73
PCNM1	2.195	0.15
biom	2.101	0.15

prec	5.278	0.03 *
PAC	13.045	0.0007 ***
PCNM5	8.302	0.006 **
r ²	r ² m=0.38	r ² c=0.48
disp.bio		
disp.bio ~ prec + PCNM1 + PCNM5 + (1 coleta)		
PCNM3	0.462	0.50
biom	0.862	0.36
PAC	1.942	0.17
prec	7.127	0.01 *
PCNM1	5.641	0.02 *
PCNM5	15.625	0.0002 ***
r ²	r ² m=0.41	r ² c=0.49

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo apresenta um teor primariamente descritivo no intuito de entender como a perturbação antrópica crônica e a variação na precipitação estão afetando a regeneração natural em áreas de floresta madura na Caatinga utilizando áreas previamente estabelecidas do Projeto Ecológico de Longa Duração do Parque Nacional Vale do Catimbau (PELD – Catimbau). Diante disto, é importante salientar que o tema trata de dois objetos de estudo pouco estudados: ao chegar numa floresta, poucos olhares se voltam para a parte mais baixa da mesma. Estudos com plântulas, quando comparados com o estrato arbóreo, são escassos. Somando isso ao filtro ambiental de florestas secas, o esforço científico se torna extremamente mais reduzido, uma vez que os padrões descritos para ecologia de plântulas são majoritariamente em florestas úmidas.

Estudos abordando ecologia funcional de plântulas também apresentam um número reduzido, uma vez que o estágio ontogenético pode refletir em mudanças nos atributos que não necessariamente refletem mudanças ambientais, havendo maior precisão em plantas mais desenvolvidas. Estes estudos geralmente utilizam a média dos valores de traços funcionais da espécie para as plântulas (e.g. valor da massa de semente ou densidade de madeira no caso de lenhosas, uma vez que é impossível obter tais valores diretamente de plântulas).

Estes fatores expostos funcionam como uma faca de dois gumes: enquanto a literatura disponível é relativamente escassa para discutir e comparar os padrões observados com aqueles registrados em estudos prévios, as informações coletadas representarão novidades científicas e auxiliarão no preenchimento de lacunas no conhecimento de ecologia, organização e estruturação de comunidades de plântulas e regeneração natural em florestas secas nos âmbitos taxonômico e funcional.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, V.; TABARELLI, M. Edge Effects and Seedling Bank Depletion : The Role Played by the Early Successional Palm *Attalea oleifera* (*Arecaceae*) in the Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 42, n. 2, p. 158–166, 2010.
- BARROS, M. F. **Regeneração natural da caatinga após agricultura: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas**. 2018. Universidade Federal de Pernambuco, Brasil, 2018.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination**. [s.l.] Academic Press, 1998.
- BATISTI, C.; POETA, G.; FANELLI, G. **An introduction to disturbance ecology: a road map for wildlife management and conservation**. XIII ed. [s.l.] Springer, 2016.
- BECKNELL, J. M.; KISSING KUCEK, L.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88–95, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.033>>.
- BELLO, F. De et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities : a case study in the French Alps. **Ecography**, n. May, p. 1–10, 2012.
- BOND, W. J. et al. Ecology of sprouting in woody plants : the persistence niche. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 1, p. 45–51, 2001.
- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities : the past , the present , and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 18–34, 2008.
- BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003.
- BULLERI, F. et al. Facilitation and the niche: Implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. **Functional Ecology**, v. 30, n. 1, p. 70–78, 2016.
- CADOTTE, M. W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. **Ecology Letters**, v. 20, n. 8, p. 989–996, 2017.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 6, p. 429–437, 2017. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>>.
- CALAÇA, A. M.; GRELLE, C. E. V. Diversidade funcional de comunidades: Discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 4, p. 401–416, 2016.
- CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, v. 78, p. 1958–1965, 1997.
- CARRIÓN, J. F. et al. Facilitation as a driver of plant assemblages in Caatinga. **Journal of Arid Environments**, p. 1–9, 2017.
- CASTILLO, J. P.; VERDÚ, M.; VALIENTE-BANUET, A. Neighborhood phylogenetic diversity affects plant performance. **Ecology**, v. 91, p. 3656–3663, 2010.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.

- CHASE, J. M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, 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**, v. 366, p. 2351–2363, 2011.
- CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Growth of tree seedlings in a tropical dry forest in relation to soil moisture and leaf traits. **Journal of Plant Ecology**, v. 6, n. 2, p. 158–170, 2013.
- COIMBRA-FILHO, A. F.; CÂMARA, I. G. **Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região Nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, 1996.
- CONDIT, R.; CHISHOLM, R. A.; HUBBELL, S. P. Thirty Years of Forest Census at Barro Colorado and the Importance of Immigration in Maintaining Diversity. **PLoS ONE**, v. 7, n. 11, 2012.
- CONNOR, E. ; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, p. 1132–1140, 1979.
- CORLETT, R. T. The Anthropocene concept in ecology and conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 30, p. 36–41, 2014.
- CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, p. 109–126, 2009.
- CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. **Ecology**, v. 87, p. 1465–1471, 2006.
- CUCHIETTI, A. et al. Leaf litter mixtures and neighbour effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours. **Applied Soil Ecology**, v. 82, p. 44–51, 2014.
- DE BELLO, F. et al. Importance of Species Abundance for Assessment of Trait Composition: An Example Based on Pollinator Communities. **Community Ecology**, v. 2, p. 163–170, 2007.
- DERROIRE, G. et al. Resilience of tropical dry forests ? A meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. **Oikos**, v. 125, n. 10, p. 1386–1397, 2016.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. (Ed.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge, MA.: Havard University Press, 1975. p. 342–344.
- DIAS, A. et al. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 29–37, 2013.
- DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–17, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nature16489>>.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 1, p. 646–655, 2001.

- EICHHORN, M. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. **Ecology**, v. 91, p. 1092–1101, 2010.
- ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. **Oecologia**, v. 148, p. 258–269, 2006.
- ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. **Oecologia**, v. 136, p. 383–393, 2003.
- EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **RAVEN - Biologia Vegetal**. [s.l.] Guanabara Koogan, 2013.
- FAJARDO, L. et al. Tropical dry forests of Venezuela: Characterization and current conservation status. **Biotropica**, v. 37, n. 4, p. 531–546, 2005.
- FENNER, M. **Ecology of seed banks. In: Seed Development and Germination**. New York, USA: Marcel Dekker, Inc., 1995.
- FETENE, M. et al. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical afro-montane. p. 269–283, 2001.
- FLORES, J.; JURADO, E. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? **Journal of Vegetation Science**, v. 14, p. 911–916, 2003.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION. **Trees, forests and land use in drylands. The first global assessment**. [s.l.: s.n.]
- FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, 2016.
- GARIGLIO, M. A. et al. **Uso sustentável e Conservação dos recursos florestais da Caatinga**. 2° ed. Brasília/DF: Serviço Florestal Brasileiro, 2010.
- GAVIRIA, J.; TURNER, B. L.; ENGELBRECHT, B. M. J. Drivers of tree species distribution across a tropical rainfall gradient. **Ecosphere**, v. 8, n. 2, p. e01712, 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/ecs2.1712>>.
- GERISCH, M. et al. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. **Oikos**, v. 121, p. 508–515, 2012.
- GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, n. 1, p. 111–127, 2012.
- GRIME, J. P.; PIERCE, S. **The evolutionary strategies that shape ecosystems**. [s.l.] Blackwell Scientific Publications, Oxford, 2012.
- HART, S. P.; MARSHALL, D. J. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. **Ecology**, v. 94, n. 12, p. 2719–2731, 2013.
- HIERRO, J. L.; COCK, M. C. Herbivore-mediated facilitation alters composition and increases richness and diversity in ruderal communities. **Plant Ecology**, v. 214, n. 10, p. 1287–1297, 19 out. 2013. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s11258-013-0251-5>>. Acesso em: 30 mar. 2017.
- HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.

43, n. 1, p. 227–248, 2012. Disponível em:
<<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>>.

HIROTA, M. et al. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. **Science**, n. 334, p. 232–235, 2011.

HOBBS, R. J. et al. Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, n. 1, p. 1–7, 2006.

HODGSON, J. G. et al. Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. **Oikos**, v. 85, n. 2, p. 282, 1999. Disponível em:
<<http://www.jstor.org/stable/3546494?origin=crossref>>.

HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, v. 31, p. 229–242, 1999.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 3–35, 2005.

HUBBELL, S. P. dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. **Science**, v. 203, p. 1299–1309, 1979.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. [s.l.] Princeton University Press, 2001.

JANZEN, D. H. Tropical dry forest: area de conservacion Guanacaste, north- western Costa Rica. In: **Handbook of Ecological Restoration**. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. p. 559–583.

JENIK, J. Clonal Growth in Woody Plants: a Review. **Folia Geobot. Phytotax., Praha**, v. 29, p. 291–306, 1994.

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

KATTGE, J. et al. TRY - a global database of plant traits. **Global Change Biology**, v. 17, n. 9, p. 2905–2935, 2011.

KENNARD, D. K. et al. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 162, n. 2–3, p. 197–208, 2002.

KHURANA, E.; SAGAR, R.; SINGH, J. S. Original article Seed size : a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. v. 29, p. 196–204, 2006.

KHURANA, E.; SINGH, J. S. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : a review. **Environmental Conservation**, v. 28, n. 1, p. 39–52, 2000.

KHURANA, E.; SINGH, J. S. Ecology of tree seed and seedlings : Implications for tropical forest conservation and restoration. **Current Science**, v. 80, n. 6, p. 748–757, 2001.

KOCH, R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; KLEINSCHMIT, B. Revealing areas of high nature conservation importance in a seasonally dry tropical forest in Brazil:

Combination of modelled plant diversity hot spots and threat patterns. **Journal for Nature Conservation**, v. 35, p. 24–39, 2017. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1617138116301935>>.

KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592–599, 2015.

KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, E.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v. 322, p. 580–582, 2008.

LALIBERTE, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, 2010.

LAUGHLIN, D. C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 1, p. 186–193, 2014.

LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters ! v. 22, p. 134–147, 2008.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545–556, 2002. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>>.

LEAL, I. R. et al. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 7, p. 1687–1701, 2012.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 173–181, 2014.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. **Biotropica**, v. 47, n. 4, p. 466–474, 2015. Disponível em: <https://media.wix.com/ugd/4c522e_7943647223d749699c1f3c0c49eb8f60.pdf>. Acesso em: 21 mar. 2017.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, 2010.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 5, p. 477–489, 2011.

LEIGH JR., E. G. et al. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, v. 36, n. 4, p. 447–473, 2004.

LI, Y.; SHIPLEY, B. R. eports R eports. **Ecology**, v. 0, n. 0, p. 1–7, 2018.

LIEBERMAN, D.; LI, M. Seedling Recruitment Patterns in a Tropical Dry Forest in Ghana Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 3, p. 375–382, 1992.

LÔBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 2011.

LOHBECK, M. et al et al. Successional changes in functional composition contrast

for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211–1216, 2013. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23923479>>.

LOPES, A. V. et al. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1154–1165, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.007>>.

LORTIE, C. .; CALLAWAY, R. M. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 7–16, 2006.

MAASS, J. M.; BURGOS, A. Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. In: DIRZO, R. (Ed.). **Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation**. [s.l.] Island Press, 2011. p. 141 – 156.

MAGURRAN, A. **Introduction: measurement of (biological) diversity** *Measuring Biological Diversity*, 2004. .

MARTORELL, C.; PETERS, E. Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. **Conservation Biology**, v. 23, p. 377–387, 2009.

MASON, N. W. H. et al. Functional richness , functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, p. 112–118, 2005.

MASON, N. W. H. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 794–806, 2013.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 1085–1093, 2010.

MCDONALD, M. A. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? **Environmental Evidence**, v. 37, 2010.

MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178–185, 2006.

MCLAREN, K. P.; MCDONALD, M. A. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. **Forest Ecology and Management**, v. 183, n. 1–3, p. 61–75, 2003.

MELO, F. P. L.; LEMIRE, D.; TABARELLI, M. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment 1. **Ecoscience**, v. 14, n. 1, p. 124–129, 2007.

MENEZES, B. S.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Montagem de comunidades: Conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 1, p. 1–17, 2016.

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

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

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Tree**, v. 10, p. 58–62, 2000.

- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, p. 278–285, 2000.
- OLIVEIRA, F. M. P. et al. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: Interactions with soil type in Brazilian Caatinga. **Environmental Conservation**, v. 44, n. 2, p. 115–123, 2016.
- PAINE, T. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. **Oikos**, v. 120, p. 720–727, 2011.
- PAKEMAN, R. J. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 893–905, 2004.
- PAULA, M. D. De; PATRÍCIA, C.; COSTA, A. Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest : the role played by edge-affected habitats and emergent trees. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 349–358, 2011.
- PAVOINE, S. ; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, p. 792–812, 2011.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, 2009. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>>.
- PEREIRA, I. M. et al. Use-history Effects on Structure and Flora of Caatinga. **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 154–165, 2003. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00275.x>>.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167–234, 2013. Disponível em: <http://www.uv.es/jgpausas/papers/PerezHarguindeguy-2013-AJB_traits-handbook2.pdf>.
- POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.
- PULLA, S. et al. Assessing the resilience of global seasonally dry tropical forests. **International Forestry Review**, v. 17, n. S2, p. 91–113, 2015.
- RAMOS, M. A. Can woody quality justify local preferences for firewood in area of Caatinga (dryland) vegetation? **Biomass and Bioenergy**, v. 32, p. 503–509, 2008.
- REID, R. S.; GALVIN, K. A.; KRUSKA, R. S. Global significance of extensive grazing lands and pastoral societies: an introduction. In: **Fragmentation in semi-arid and arid landscapes: consequences for human and natural systems**. Galvin, K. ed. Dordrecht: Springer, 2008. p. 45–91.
- RIBEIRO-NETO, J. D. et al. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 5, p. 943–956, 2016.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.

- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.
- RICKLEFS, R. E. Disintegration of the ecological community. **The American Naturalist**, v. 172, p. 741–750., 2008.
- RICOTTA, C.; MORETTI, M. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 181–188, 2011.
- RIETKERK, M.; VAN DEN BOSCH, F.; VAN DE KOPPEL, J. Site-Specific Properties and Irreversible Vegetation Changes in Semi-Arid Grazing Systems. **Oikos**, v. 80, n. 2, p. 241, 1997. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/3546592?origin=crossref>>.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. January 2017, p. 1–11, 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12712>>.
- ROSADO, B. H. P.; DIAS, A. T. C.; DE MATTOS, E. A. Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. **Natureza a Conservacao**, v. 11, n. 1, p. 15–22, 2013.
- ROSADO, B. H. P.; MATOS, I. S.; AMORIM, T. A. A matter of scale and traits: a comment on 'On the need for phylogenetic "corrections" in functional trait-based approaches' by de Bello et al. (2015). **Folia Geobotanica**, v. 51, n. 4, p. 383–387, 2016.
- ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, n. 1, p. 156–162, 2002.
- SAMPAIO, E. V. de S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK S H, MOONEY HA, M. E. (Ed.). **Seasonal dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 450.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 5, n. 9, p. 1–7, 2010.
- SANTOS, J. Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 276–286, 2011. Disponível em: <http://tropicalconservationscience.mongabay.com/content/v4/11-09-25_276-286_Santos_et_al.pdf>.
- SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. **Biodiversity and Ecosystem Function**. [s.l: s.n.]
- SILVA, J. M. C. da; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. [s.l.] Springer International Publishing, 2017.
- SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, v. 25, n. 1, 1998. Disponível em: <http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0376892998000010>.
- SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 4, p. 617–631, 2012.
- STRATTON, L.; GOLDSTEIN, G. Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. **Tree Physiology**, v. 21, p. 1327–1334, 2001.

STUBBS, W. J.; WILSON, J. B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 557–567, 2004.

SUDING, K. N. et al. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v. 14, n. 5, p. 1125–1140, 2008.

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

SWAINE, M. D. Foreword. In: **Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. Paris: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1996.

SWANBOROUGH, P.; WESTOBY, M. Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. **Functional Ecology**, v. 10, p. 176–181, 1996.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328–2340, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.02.005>>.

TABARELLI, M.; PERES, C. A.; MELO, F. P. L. The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. **Biological Conservation**, v. 155, n. April 2017, p. 136–140, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>>.

TILMAN, N. D. Functional Diversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 109–120.

VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M.; VERDU, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, nov. 2007. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x>>. Acesso em: 21 mar. 2017.

VIEIRA, D. L. M. **Efeitos da exploração madeireira na estrutura e regeneração de populações de árvores de floresta estacional decidual**. 2002. Universidade de Brasília, 2002.

VIEIRA, D. L. M. et al. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, n. 03, p. 353–357, 2006. Disponível em: <http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0266467405003135>.

VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of Tropical Dry Forests for regeneration. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 1, p. 11–20, 2006. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x/pdf>>.

VILLEGGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, p. 2290–2301, 2008.

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

VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, p. 87–93, 2009.

WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological

community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403–2413, 2011. Disponível em: <<http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2011.0056>>.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new question from old patterns. **Oikos**, v. 74, p. 159–164, 1995.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Nature**, v. 21, p. 261–268, 2006.

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

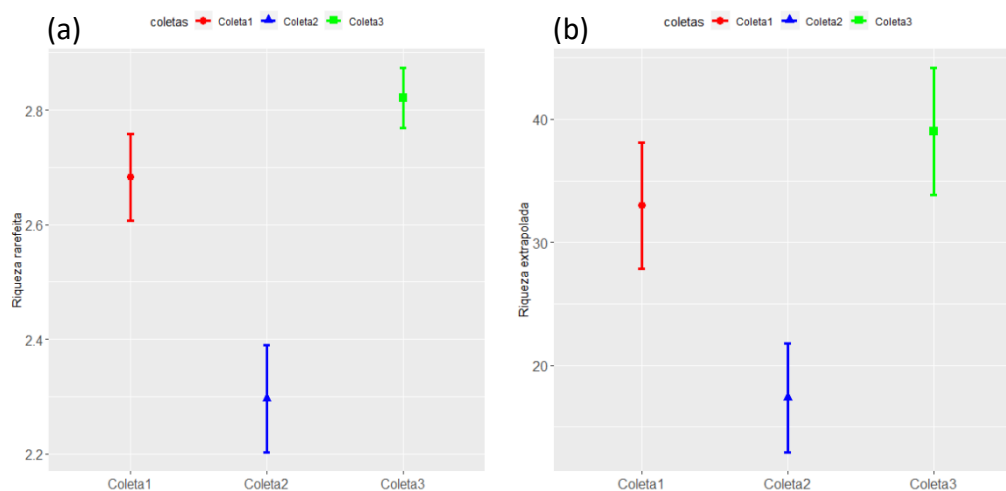
ZANGERL, A. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 9, p. 1088–1091, 2002.

APÊNDICE A – INFORMAÇÕES ADICIONAIS

Apêndice 1 – Lista de atributos funcionais separados por tipo, estratégia, abreviação, papel funcional e referência.

Measured trait	Abbreviation	Functional role	Reference
<i>Dispersal type</i> : Abiotic(0) Biotic (1)	AD, BD	Distance of dispersal, colonization chance, food source for animals	Hammond and Brown 1995
Seed mass (mg)	SM	Seedling survival vs colonization ability in space and time.	Khurana, Sagar & Singh, 2005; Khurana & Singh 2003
Leaf thickness (mm)	Lth	Construction costs, leaf life span, photosynthetic rates per unit leaf area, against mechanical and herbivore damage, gas exchange	Popma and Bongers 1991, Reich et al. 1991, Díaz et al. 2004, Loranger and Shipley 2010
Leaf Dry Matter Content (mg/g)	LDMC	Level of assimilative compounds and transfer conductance to CO ₂ , construction costs, nutrient retention, tolerance against water limitations and mechanical and herbivore damage	Poorter and Garnier 1999, Niinemets 2001, Garnier et al. 2004, Poorter and Markesteijn 2008
Leaf Compoundness (0,1)	LC	Leaf cooling, light capture economics	Niinemets 1998, Markesteijn and Poorter 2009, Lebrija-Trejos et al. 2010
Specific Leaf Area (m ² /kg)	SLA	Light capture economics, net assimilation rate, relative growth rate, leaf life span, photosynthetic capacity	Reich et al. 1997, Poorter and Garnier 1999, Poorter and Bongers 2006, Sterck et al. 2006
Leaf Area (cm ²)	LA	Light intercepting area, dry matter production, respiration, leaf cooling, gas exchange	Bazzaz and Picket 1980, Popma et al. 1992
Wood density (g/cm ³)	WD	Construction costs, growth rate, stem vulnerability, mortality rate, resistance against cavitation, drought tolerance	Augspurger and Kelly 1984, Hacke et al. 2001, Poorter et al. 2008, Chave et al. 2009, Poorter et al. 2010, Markesteijn et al. 2011
Leaf Succulence	LS	Variation in resource availability, leaf water content.	Pérez-Harguidenguy et al 2013, Pinho et al 2017

Apêndice 2 – Riquezas (a) rarefeita e (b) extrapoladas entre as coletas das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.



Apêndice 3 – Lista de famílias botânicas e suas respectivas abundâncias absoluta e relativa (Ab.Rel.(%)) das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Família	Abundância	Ab. Rel. (%)
Annonaceae	5	0.9%
Apocynaceae	1	0.2%
Boraginaceae	1	0.2%
Capparaceae	10	1.8%
Erythroxylaceae	5	0.9%
Euphorbiaceae	355	65.0%
Fabaceae	122	22.3%
Lamiaceae	1	0.2%
Myrtaceae	1	0.2%
Rutaceae	7	1.3%
Salicaceae	2	0.4%
Sapindaceae	1	0.2%
Solanaceae	4	0.7%
- Morfotipos -	31	5.7%
Total	546	100%

Apêndice 4 – Lista de espécies/morfotipos das plântulas e suas respectivas abundâncias absoluta e relativa (Ab. Rel. (%)) e famílias botânicas encontradas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. A lista está organizada em ordem decrescente de abundância.

Espécies	Abundância	Ab. Rel. (%)	Família
<i>Jatropha_mutabilis</i>	166	30.4	Euphorbiaceae
<i>Cnidoscolus_bahianus</i>	74	13.6	Euphorbiaceae
<i>Croton_heliotropiifolius</i>	44	8.1	Euphorbiaceae
<i>Jatropha_ribifolia</i>	44	8.1	Euphorbiaceae
<i>Senna_rizzinii</i>	33	6.0	Fabaceae
<i>Poincianella_microphylla</i>	20	3.7	Fabaceae
<i>Trischidium_molle</i>	14	2.6	Fabaceae
<i>Peltogyne_pauciflora</i>	13	2.4	Fabaceae
<i>Bauhinia_acuruana</i>	12	2.2	Fabaceae
<i>Cnidoscolus_pubescens</i>	11	2.0	Euphorbiaceae
<i>Neocalyptrocalyx_longifolium</i>	9	1.6	Capparaceae
<i>Balfourodendron_molle</i>	7	1.3	Rutaceae
<i>Pityrocarpa_moniliformis</i>	7	1.3	Fabaceae
<i>Senegalia_sp</i>	6	1.1	Fabaceae
<i>Annona_leptopetala</i>	5	0.9	Annonaceae
<i>Croton_tricolor</i>	5	0.9	Euphorbiaceae
<i>Erythroxylum_revolutum</i>	5	0.9	Erythroxylaceae
<i>Senna_splendida</i>	5	0.9	Fabaceae
<i>Poincianella_pyramidalis</i>	4	0.7	Fabaceae
<i>Jatropha_molissima</i>	4	0.7	Euphorbiaceae
<i>Piptadenia_stipulacea</i>	4	0.7	Fabaceae
<i>Solanum_sp</i>	4	0.7	Solanaceae
Mf_15	3	0.5	-
<i>Croton_nepetifolius</i>	2	0.4	Euphorbiaceae
Mf_14	2	0.4	-
Mf_14	2	0.4	-
Mf_26	2	0.4	-
Mf_35	2	0.4	-
Mf_36	2	0.4	-

Mf_38	2	0.4	Salicaceae
<i>Sapium_glandulosum</i>	2	0.4	Euphorbiaceae
<i>Senna_sp</i>	2	0.4	Fabaceae
<i>Allophylus_quercifolius</i>	1	0.2	sapindaceae
<i>Croton_sonderianus</i>	1	0.2	Euphorbiaceae
<i>Cynophalla_hastata</i>	1	0.2	capparaceae
<i>Ditaxis_desertorum</i>	1	0.2	Euphorbiaceae
<i>Eugenia_sp</i>	1	0.2	Myrtaceae
<i>Luetzelbergia_sp</i>	1	0.2	Fabaceae
<i>Manihot_pseudoglaziovii</i>	1	0.2	Euphorbiaceae
Mf_10	1	0.2	-
Mf_11	1	0.2	-
<i>Aspidosperma_sp</i>	1	0.2	Apocynaceae
Mf_27	1	0.2	-
<i>Libidibia_ferrea</i>	1	0.2	Fabaceae
Mf_29	1	0.2	-
Mf_30	1	0.2	-
Mf_31	1	0.2	-
Mf_32	1	0.2	-
Mf_33	1	0.2	-
Mf_34	1	0.2	-
Mf_37	1	0.2	-
Mf_39	1	0.2	-
Mf_40	1	0.2	-
Mf_41	1	0.2	-
Mf_42	1	0.2	-
Mf_43	1	0.2	-
Mf_44	1	0.2	-
Mf_6	1	0.2	-
Mf_9	1	0.2	-
<i>Hyptis_sp</i>	1	0.2	Lamiaceae
<i>Varronia_leucocephala</i>	1	0.2	Boraginaceae

Apêndice 5 – Composição taxonômica e abundâncias absoluta e relativa (%) por coleta das plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Coleta 1			Coleta 2			Coleta 3		
Espécies	Abd	Ab. R (%)	Espécies	Abd	Ab. R (%)	Espécies	Abd	Ab. R (%)
<i>Jatropha_mutabilis</i>	54	28%	<i>Jatropha_mutabilis</i>	81	45%	<i>Jatropha_mutabilis</i>	31	18%
<i>Croton_heliotropiifolius</i>	24	12%	<i>Cnidoscolus_bahianus</i>	43	24%	<i>Cnidoscolus_bahianus</i>	13	8%
<i>Cnidoscolus_bahianus</i>	18	9%	<i>Jatropha_ribifolia</i>	20	11%	<i>Jatropha_ribifolia</i>	13	8%
<i>Senna_rizzinii</i>	15	8%	<i>Croton_heliotropiifolius</i>	11	6%	<i>Senna_rizzinii</i>	13	8%
<i>Poincianella_microphylla</i>	11	6%	<i>Senna_rizzinii</i>	5	3%	<i>Bauhinia_acuruana</i>	9	5%
<i>Jatropha_ribifolia</i>	11	6%	<i>Trischidium_molle</i>	5	3%	<i>Croton_heliotropiifolius</i>	9	5%
<i>Peltogyne_pauciflora</i>	8	4%	<i>Poincianella_microphylla</i>	4	2%	<i>Neocalyptrocalyx_longifolium</i>	8	5%
<i>Cnidoscolus_pubescens</i>	5	3%	<i>Jatropha_molissima</i>	2	1%	<i>Cnidoscolus_pubescens</i>	6	4%
<i>Trischidium_molle</i>	5	3%	<i>Senna_sp</i>	2	1%	<i>Pityrocarpa_moniliformis</i>	6	4%
<i>Balfourodendron_molle</i>	4	2%	<i>Erythroxylum_revolutum</i>	1	1%	<i>Poincianella_microphylla</i>	5	3%
<i>Bauhinia_acuruana</i>	3	2%	Mf_29	1	1%	<i>Poincianella_pyramidalis</i>	4	2%
Mf_15	3	2%	<i>Eugenia_sp</i>	1	1%	<i>Erythroxylum_revolutum</i>	4	2%
<i>Senegalia_sp</i>	3	2%	Mf_30	1	1%	<i>Peltogyne_pauciflora</i>	4	2%
<i>Senna_splendida</i>	3	2%	Mf_31	1	1%	<i>Trischidium_molle</i>	4	2%
<i>Croton_nepetifolius</i>	2	1%	Mf_32	1	1%	<i>Annona_leptopetala</i>	3	2%
<i>Croton_tricolor</i>	2	1%	<i>Manihot_pseudoglaziovii</i>	1	1%	<i>Balfourodendron_molle</i>	3	2%
<i>Annona_leptopetala</i>	2	1%	<i>Peltogyne_pauciflora</i>	1	1%	<i>Croton_tricolor</i>	3	2%
Mf_14	2	1%	<i>Senegalia_sp</i>	1	1%	<i>Jatropha_molissima</i>	2	1%
<i>Piptadenia_stipulacea</i>	2	1%	-			Mf_35	2	1%
Mf_26	2	1%	-			Mf_36	2	1%
<i>Solanum_sp</i>	2	1%	-			Mf_38	2	1%
<i>Allophylus_quercifolius</i>	1	1%	-			<i>Piptadenia_stipulacea</i>	2	1%
<i>Ditaxis_desertorum</i>	1	1%	-			<i>Sapium_glandulosum</i>	2	1%
<i>Luetzelbergia_sp</i>	1	1%	-			<i>Senegalia_sp</i>	2	1%
Mf_11	1	1%	-			<i>Senna_splendida</i>	2	1%

Mf_10	1	1%	-	<i>Solanum_sp</i>	2	1%
<i>Pityrocarpa_moniliformis</i>	1	1%	-	<i>Croton_sonderianus</i>	1	1%
<i>Aspidosperma_sp</i>	1	1%	-	<i>Cynophalla_hastata</i>	1	1%
<i>Casearia_sylvestris</i>	1	1%	-	Mf_33	1	1%
Mf_6	1	1%	-	Mf_34	1	1%
MF_27	1	1%	-	Mf_37	1	1%
<i>Libidibia_ferrea</i>	1	1%	-	Mf_39	1	1%
<i>mf9_lanceolata_simples</i>	1	1%	-	Mf_40	1	1%
<i>Neocalyptrocalyx_longifolium</i>	1	1%	-	Mf_41	1	1%
<i>Hyptis_sp</i>	1	1%	-	Mf_42	1	1%
-			-	Mf_43	1	1%
-			-	Mf_44	1	1%
-			-	<i>Casearia_sylvestris</i>	1	1%
-			-	<i>Varronia_leucocephala</i>	1	1%

Apêndice 6 – Valores das métricas de diversidade taxonômica por parcela e por coleta. Métricas taxonômicas: riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Simpson ($q = 2$) e abundância absoluta das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

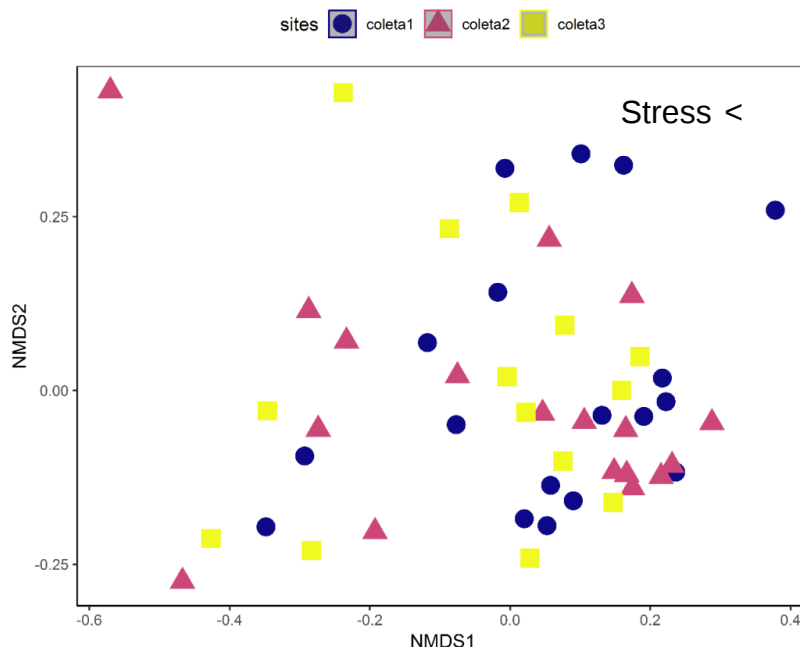
Diversidade taxonômica									
Parcela	q = 0			q = 2			Abundância		
	Coleta 1	Coleta 2	Coleta 3	Coleta 1	Coleta 2	Coleta 3	Coleta 1	Coleta 2	Coleta 3
P02	4	2	6	2.57	1.95	4.79	11	24	15
P04	2	2	0	1.80	1.28	0.00	3	8	0
P08	3	2	0	2.67	1.60	0.00	4	4	0
P10	2	2	5	1.60	1.60	4.55	8	8	10
P11	0	2	2	0.00	1.92	1.60	0	5	4
P14	4	0	0	2.58	0.00	0.00	7	0	0
P15	3	4	0	2.32	2.20	0.00	13	11	0
P16	2	1	5	1.92	1.00	3.90	5	6	11
P17	8	2	9	5.45	1.00	7.04	13	11	18
P20	8	2	5	4.74	1.18	3.06	17	12	14
P21	5	5	9	4.57	4.45	5.82	8	7	16
P22	3	1	0	2.67	1.00	0.00	4	5	0
P23	4	3	6	2.48	2.00	3.95	23	18	15
P25	1	1	3	1.00	1.00	2.00	12	10	6
P26	3	2	1	1.81	1.28	1.00	7	8	6
P27	5	2	10	4.17	1.41	9.00	10	2	15
P28	7	4	7	1.98	1.58	4.74	20	23	16
P29	11	4	10	9.94	2.27	9.00	13	15	12

P30	4	3	5	2.92	2.27	3.46	17	5	11
Média	4.16	2.32	4.37	3.01	1.63	3.36	10.26	9.58	8.89
Desv. Pad.	2.71	1.25	3.61	2.14	0.89	2.95	6.10	6.53	6.57
Mínimo	0	0	0	0.00	0.00	0.00	0	0	0
Máximo	11	5	10	9.94	4.45	9.00	23	24	18
Total	35	18	39				195	182	169

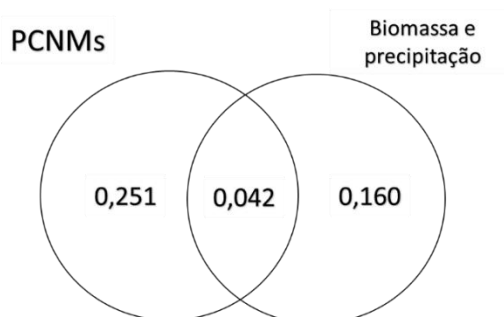
Apêndice 7 – Modelos lineares mistos entre as métricas de diversidade taxonômica q_0 , q_2 e abundância e variáveis preditoras (precipitação, perturbação antrópica crônica (P.A.C), biomassa vegetal acima do solo e variáveis espaciais (PCNMs) para as assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. A variável “coleta” foi incluída no modelo como efeito aleatório.

Métricas	$q = 0$		$q = 2$		Abundância	
Variáveis	F	p	F	p	F	p
Precipitação	5.88	0.020	3.17	0.082	20.72	< 0.001
P.A.C.	1.06	0.309	0.70	0.409	3.33	0.075
PCNM1	7.11	0.011	2.24	0.142	6.44	0.015
PCNM3	6.49	0.015	18.85	< 0.001	3.52	0.067
PCNM5	1.53	0.224	9.95	0.003	18.07	< 0.001
Biomassa	0.03	0.860	1.78	0.190	0.40	0.531
Modelos	Precipitação + PCNMs		PCNMs		Precipitação+PCNMs	
	$r^2_m = 0.28$	$r^2_c = 0.58$	$r^2_m = 0.21$	$r^2_c = 0.63$	$r^2 = 0.40$	

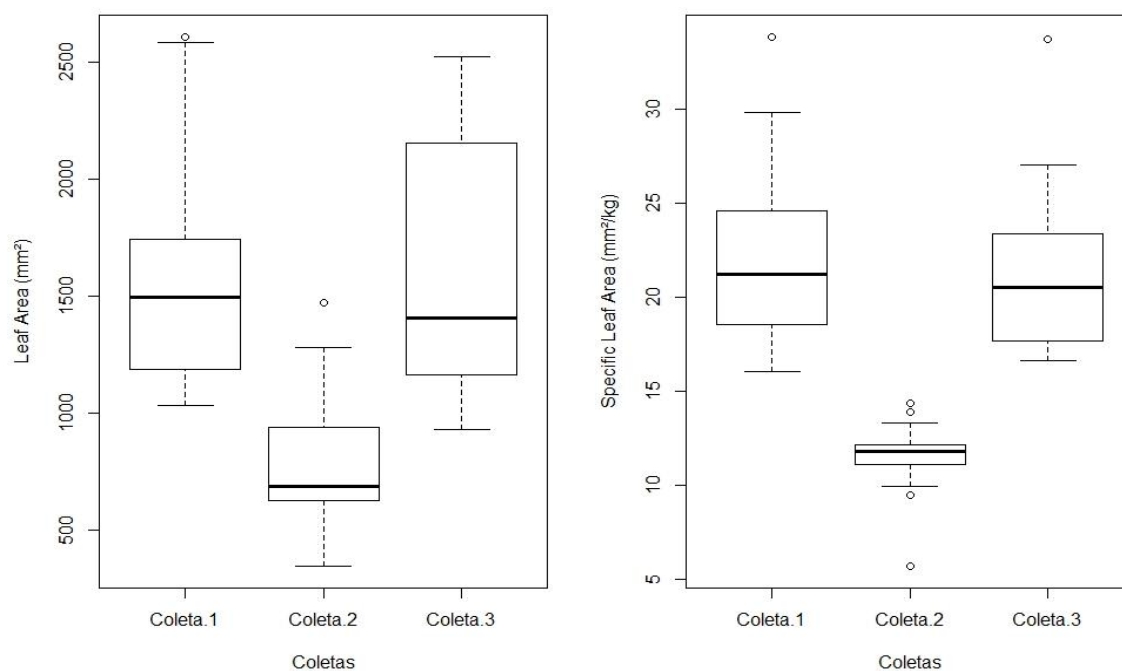
Apêndice 8 – Escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) da composição taxonômica das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Períodos de coleta indicados por cores/formas diferentes.

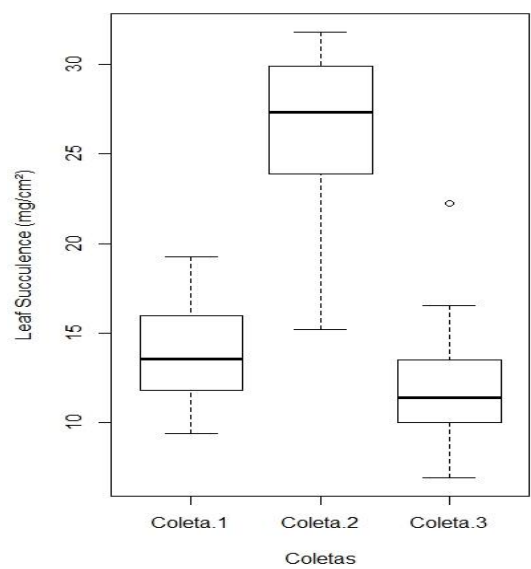
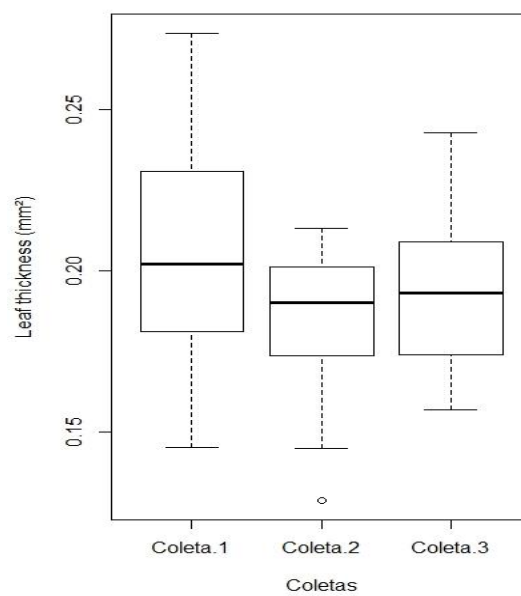
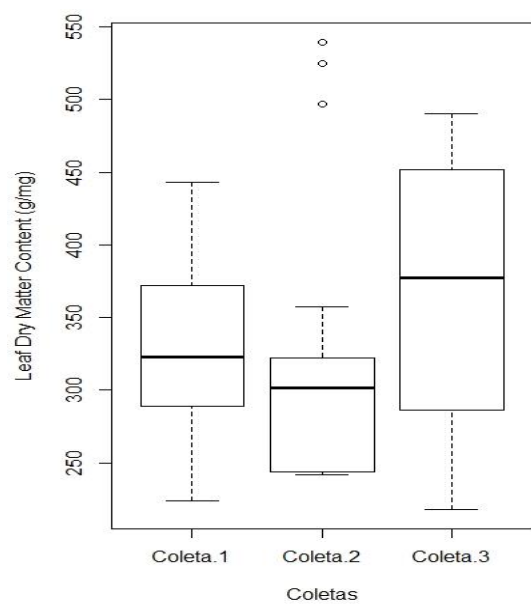


Apêndice 9 – Diagrama de Venn dos valores de r^2 ajustado da influência das variáveis preditoras na composição taxonômica das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

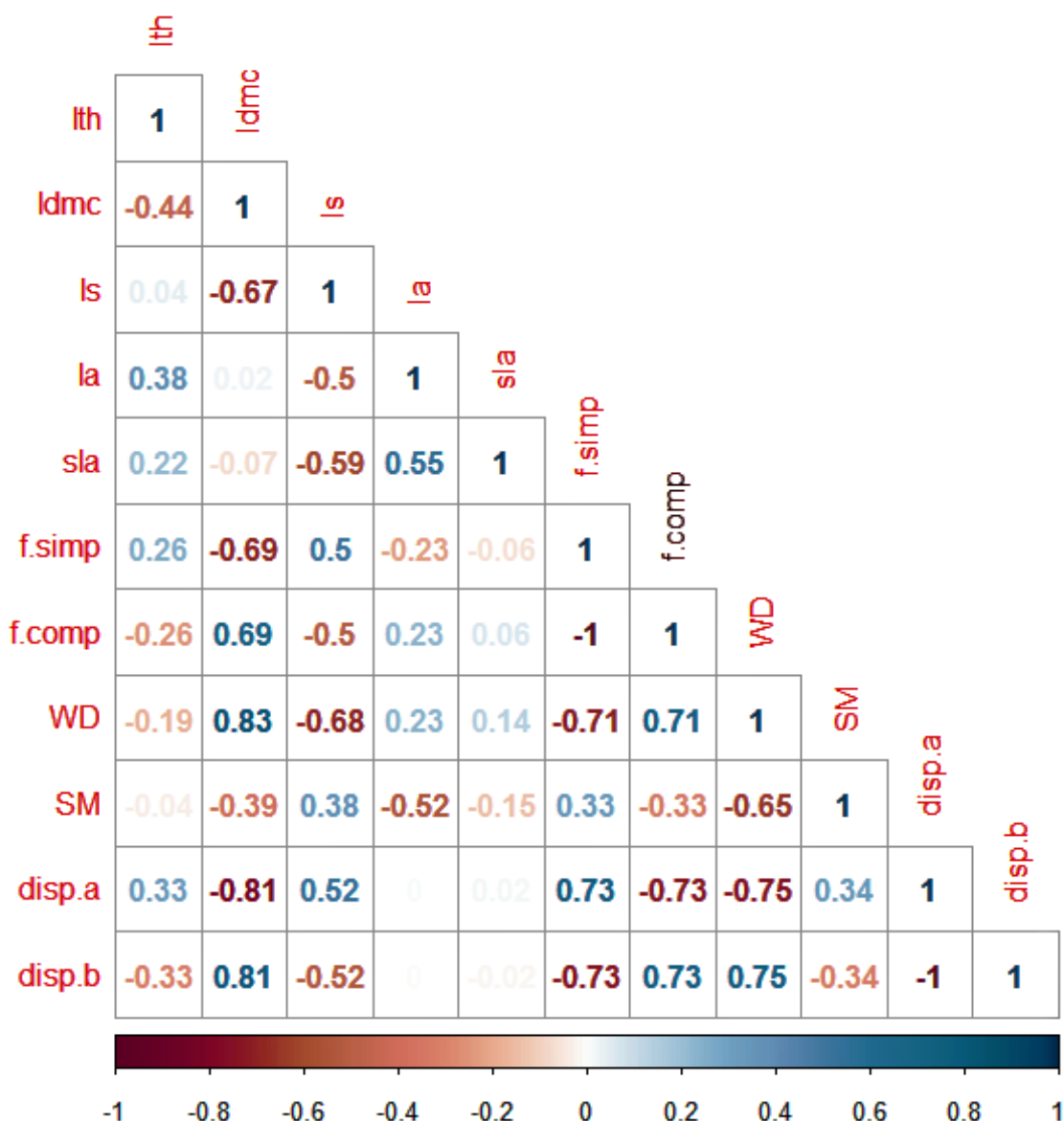


Apêndice 10 – Médias dos CWMs de cada atributo foliar mensurado nas plântulas por coleta no Parque Nacional do Catimbau.





Apêndice 11 – Coeficientes de correlação entre os valores médios do conjunto de atributos funcionais das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. Os valores estão coloridos de acordo com seu tipo de correlação (positiva em azul, negativa em vermelho) e por realce de cor (quanto mais claro, menor o valor). Abreviações: Lth = Leaf thickness (espessura foliar), LDMC = Leaf Dry Matter Content (conteúdo de massa seca foliar), LS = Leaf Succulence (suculência foliar), LA = Leaf Area (área foliar), SLA = Specific Leaf Area (área específica foliar), fsimp = folha simples, fcomp = folha composta, WD = Wood Density (densidade de madeira), SM = Seed Mass (massa de semente), disp.a = Dispersão abiótica e disp.b = Dispersão biótica.



Apêndice 12a - Tabela com valores de explicação dos atributos funcionais foliares (*loadings*) da primeira coleta em relação a cada dimensão da análise de componentes principais (PCA).

	Dim.1	Dim.2	Dim.3
Lth	17.65	0.49	30.05
LDMC	32.11	1.89	1.97
LS	24.95	5.12	3.01
LA	1.47	47.85	28.59
SLA	2.49	38.27	35.82
F.comp	21.34	6.39	0.56

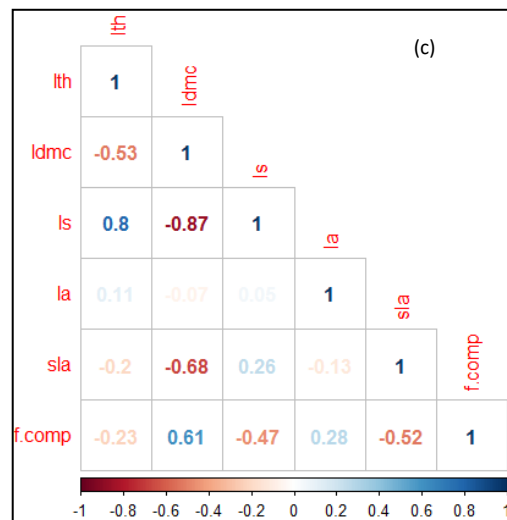
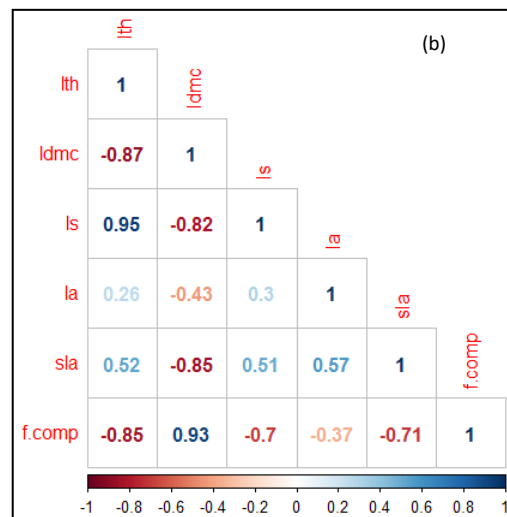
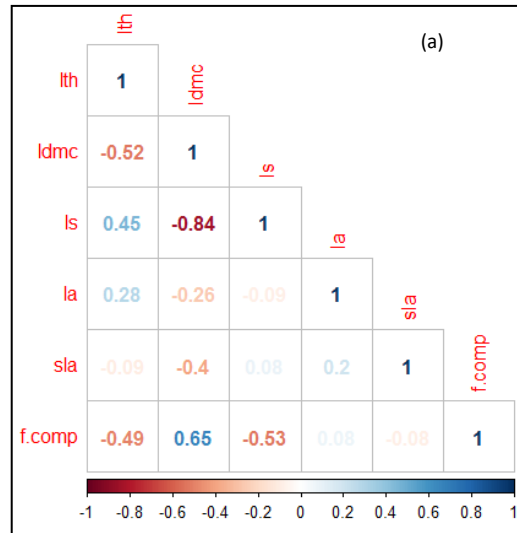
Apêndice 12b - Tabela com valores de explicação dos atributos funcionais foliares (*loadings*) da segunda coleta em relação a cada dimensão da análise de componentes principais (PCA).

	Dim.1	Dim.2	Dim.3
Lth	19.06	13.60	6.64
LDMC	22.41	0.08	5.05
LS	17.43	10.69	21.20
LA	6.25	58.73	30.71
SLA	15.23	16.18	27.47
F.comp	19.63	0.71	8.92

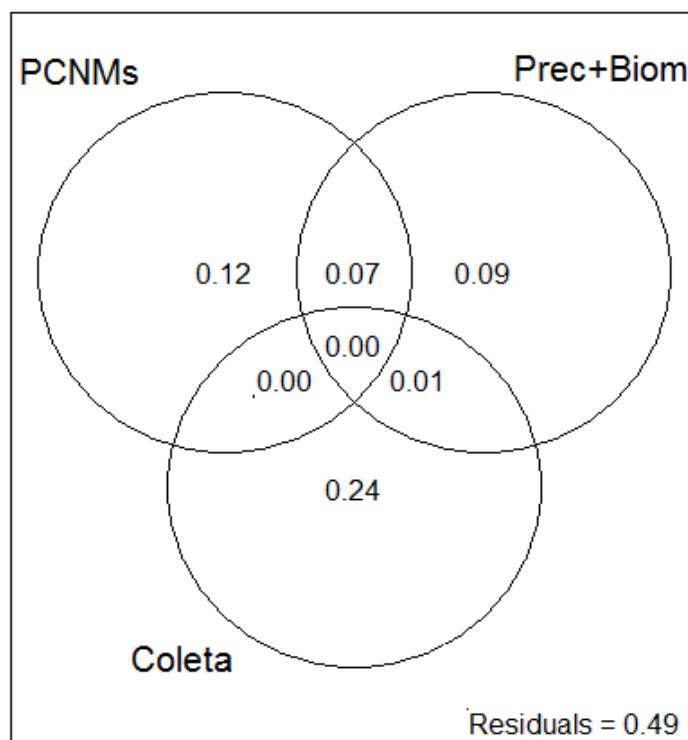
Apêndice 12c – Tabela com valores de explicação dos atributos funcionais foliares (*loadings*) da t coleta em relação a cada dimensão da análise de componentes principais (PCA).

	Dim.1	Dim.2	Dim.3
Lth	13.42	30.62	9.22
LDMC	31.01	0.09	4.21
LS	27.33	7.58	0.67
LA	0.06	20.06	66.24
SLA	10.61	30.65	16.63
F.comp	17.56	10.99	3.04

Apêndice 13 - Correlações entre os atributos funcionais foliares da primeira coleta de dados no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.



Apêndice 14 – Diagrama de Venn dos valores de r^2 ajustado da influência das variáveis preditoras na composição funcional das assembleias de plântulas no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.



Apêndice 15a – Abundância das dez espécies de plântulas lenhosas mais abundantes ao longo do gradiente de precipitação média anual (mm) histórica no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Precipi tação	Bauhinia_a curuana	Cnidoscolus_ bahianus	Cnidoscolus_ pubescens	Croton_heliot ropiifolius	Jatropha_ mutabilis	Jatropha_ ribifolia	Peltogyne_p auciflora	Poincianella_ microphylla	Senna_r izzinii	Trischidiu m_molle
510				7	7			6	3	
540					4		1	1	1	
552					7					
555			3		12			2		
578			1		5				1	
588					26					
591					9			1	1	
645					1	18				
646		20				20				
647			3		10					
653	2			1	22		10	2		1
673						6				
762	1	7	1	1	12		2	2	2	
785		25	3	16	10			1		
787					37			2	4	8
843				4	4			3	8	2
903	1			3					5	
913	8	3		8					5	
940		19		4					3	3

Apêndice 15b – Abundância das dez espécies de plântulas lenhosas mais abundantes ao longo do gradiente de perturbação antrópica crônica no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil

CAD	Bauhinia_acuruana	Cnidoscolus_bahianus	Cnidoscolus_pubescens	Croton_heliotropiifolius	Jatropha_mutabilis	Jatropha_ribifolia	Peltogyne_pauciflora	Poi
2.74		19		4				
9.07	2			1	22		10	
9.15					7			
11.01					4		1	
16.88			1		5			
19.23					26			
20.38				7	7			
22.32					9			
22.44				4	4			
26.16	1	7	1	1	12		2	
26.61					37			
26.84	1			3				
31.25					1	18		
36.37			3		12			
36.71			3		10			
45.77		25	3	16	10			
48.27						6		
52.87		20				20		
58.07	8	3		8				

ANEXO A - NORMAS DE SUBMISSÃO DO JOURNAL FUNCTIONAL ECOLOGY

Manuscript Specifications

Manuscripts should be double line-spaced with continuous line numbers throughout the article. Manuscripts must be written in English. Authors for whom English is not their first language may wish to consider using a professional editing service before submission, e.g. [Wiley's editing services](#). The use of these services does not guarantee acceptance or preference for publication. It is also recommended that authors follow search engine optimisations guidelines to maximise the reach of their article.

All submissions should be written in English. However, we encourage authors to provide a second abstract in their native language or the language relevant to the country in which the research was conducted. The second abstract will be published with the online version of the article and will not be included in the PDF. Please note that second abstracts will not be copyedited and will be published as provided by the authors. Authors who wish to take advantage of this option should provide the second abstract in the main document below the English language version.

Submissions should be divided into the following sections:

Title page

Should include:

- A concise and informative title. Do not include the authorities for taxonomic names.
- A list of all authors' names with names and addresses of Institutions.
- The name, address and e-mail address of the correspondence author

Abstract

The Abstract must not exceed 350 words and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements.

Keywords

A list in alphabetical order not exceeding eight words or short phrases. More [advice on selecting good keywords can be found here](#).

Introduction

This should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration, and should outline the essential background.

Materials and methods

Include sufficient details for the work to be repeated. Where specific equipment and materials are named, the manufacturer's details (name, city and country) should be given so that readers can trace specifications by contacting the manufacturer. Where commercially available software has been used, details of the supplier should be given in brackets or the reference given in full in the reference list. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in this section but allude to them briefly in Results.

Results

State the results and draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion

This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Conclusions (optional)

Acknowledgements (optional)

A brief statement acknowledging collaborators and research assistants who do not meet the criteria for authorship described above, or acknowledging funding sources, providing relevant permit numbers (including institutional animal use permits), or giving recognition to nature reserves or other organizations that made the work possible.

Authors' contributions

All submissions with more than one author must include an Author Contributions statement. All persons listed as authors on a paper are expected to meet ALL of the following criteria for authorship:

- substantial contributions to conception and design, or acquisition of data, or analysis and interpretation of data, or drafting the article or revising it critically for important intellectual content;
- final approval of the version to be published;
- agreement to be accountable for the aspects of the work that they conducted and ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of their work are appropriately investigated and resolved.

Acquisition of funding, provision of facilities, or supervising the research group of authors without additional contribution are not usually sufficient justifications for authorship. The statement should include an explanation of the contribution of each author. We suggest the following format for the Author Contributions statement:

- AB and CD conceived the ideas and designed methodology;
- CD and EF collected the data;
- EF and GH analysed the data;
- AB and CD led the writing of the manuscript.

All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Data accessibility

To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that has been made publicly available. For example, **Data available from the Dryad Digital Repository** (Kiere & Drummond 2016). When a DOI is available for the data, the full data citation should also be given in the reference list. See below. Please see our editorial policies page for further information

References

In text citations should follow the author-date method whereby the author's last name and the year of publication for the source should appear in the text, for example, (Jones, 1998). The complete reference list should appear alphabetically by name at the end of the paper. Please note that a DOI should be provided for all references where available.

You will not be asked to reformat references during submission or peer review however, a sample of the most common entries in our reference lists appears below.

Text Citations:

One author: Gabriel (2000) and (Gabriel, 2000)
 Two authors: (Mathes & Severa, 2004) and Mathes and Severa (2004)
 Three to five authors (first occurrence): Waterman, Roman, and Rock (1993) and (Waterman, Roman, & Rock 1993)

Six or more authors: Smith et al. (1999) and (Smith et al., 1999)

Personal communication citations are not included in the reference list. Cite personal communications in text only. Give the initials as well as the surname of the communicator, and provide as exact a date as possible.

References should be cited as 'in press' only if the paper has been accepted for publication. Work not yet submitted for publication or under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such work should not be included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded as part of the manuscript submission as a file 'not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

In Reference List:

- Journal article

Example of reference with 2 to 7 authors

Beers, S. R. , & De Bellis, M. D. (2002). Neuropsychological function in children with maltreatment-related posttraumatic stress disorder. *The American Journal of Psychiatry*, 159, 483–486. doi:10.1176/appi.ajp.159.3.483

Ramus, F., Rosen, S., Dakin, S. C., Day, B. L., Castellote, J. M., White, S., & Frith, U. (2003). Theories of developmental dyslexia: Insights from a multiple case study of dyslexic adults. *Brain*, 126(4), 841–865. doi: 10.1093/brain/awg076

Example of reference with more than 7 authors

Rutter, M., Caspi, A., Fergusson, D., Horwood, L. J., Goodman, R., Maughan, B., ... Carroll, J. (2004). Sex differences in developmental reading disability: New findings from 4 epidemiological studies. *Journal of the American Medical Association*, 291(16), 2007–2012. doi: 10.1001/jama.291.16.2007

- Book edition

Bradley-Johnson, S. (1994). *Psychoeducational assessment of students who are visually impaired or blind: Infancy through high school* (2nd ed.). Austin, TX: Pro-ed.

- Edited book

Hawkey, L. C., Preacher, K. J., & Cacioppo, J. T. (2007). Multilevel modeling of social interactions and mood in lonely and socially connected individuals: The MacArthur social neuroscience studies. In A. D. Ong & M. Van Dulmen (Eds.), *Oxford handbook of methods in positive psychology* (pp. 559–575). New York, NY: Oxford University Press.

- Data sets

For any data with a unique identifier the format should be as follows:

Prugh, L. & Golden, C. (2013). Data from: Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Dryad Digital Repository*, <http://dx.doi.org/105061/dryad.tm723>.

Olden, J. (2015). Integrating landscape connectivity and invasion vulnerability to guide offensive and defensive invasive species management. *figshare*. <https://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.1285847.v2>

Citations from web pages:

Authors may sometimes wish to cite information available from the internet in similar ways to the citation of published literature. In using this option, authors are asked to ensure that:

- fully authenticated addresses are included in the reference list, along with titles, years and authors of the sources being cited, and the most recent date the site was accessed;
- the sites or information sources have sufficient longevity and ease of access for others to follow up the citation;
- the information is of a scientific quality at least equal to that of peer-reviewed information available in learned scientific journals;
- hard literature sources are used in preference where they are available.

It is likely that official web sites from organisations such as learned societies, government bodies or reputable NGOs will most often satisfy quality criteria.

Data sources (optional)

Authors of submissions that use data from multiple published sources (e.g. if the paper describes a meta-analysis) are encouraged to cite these data sources in the main text of the manuscript. This ensures that these references are fully indexed and their authors are given proper citation credit.

Data sources can be cited in the “Materials and methods” or in the “Data accessibility” sections. If a large number of data sources are used, instead of citing the sources individually, a separate list should be provided after the literature reference list under the heading “Data sources”. The Material and methods section should then refer to this section, i.e. “A list of data sources used in the study are provided in the Data sources section.”

Data from articles published in journals or data with a DOI should follow the normal journal citation format. Citation of datasets without a DOI is permitted, provided the data repository meets the standards set out in our Data Archiving policy. They should be formatted as above but should provide the permanent repository link and accession number for the data.

Figures and tables

Figures, including photographs should be referred to in the article text as Fig. 1, Figs 2–4. References to tables should not be abbreviated i.e. Table 1. All lettering and symbols must be clear and easy to read. Legends should provide enough details for the figure or table to be understood without reference to the main text. Information (e.g. keys) that appear in the figure should not be duplicated in the legend. Figures and Tables should be presented in the manuscript file with their legends and may be either embedded in a relevant position in the main text or placed at the end of the document. Full instructions on preparing your figures are available [here](#).

Supporting Information (optional)

Essential supporting information can be published in the online version of the article. Instructions for the preparation of Supporting Information are given [here](#). Note, however, that the BES does not allow data sets to be uploaded as Supporting Information. All relevant data must be archived in accordance with the [BES data archiving policy](#).

General style points for manuscript preparation

Give Latin names in full at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or check-list which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Latin names following common names should not be separated by a comma or brackets.

Authors should use the International System of Units (S.I., Systeme International d'Unités; see Quantities, Units and Symbols, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). If the paper contains many symbols, they should be defined as early in the text as possible, or within the Materials and methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years. Use 'L' for litre not 'l' to avoid confusion with 'one'. Use the negative index for units, e.g. number of insects g⁻¹ dry wt (also note there is no period for wt). Probability values should be denoted as *P*.

Mathematical expressions should be carefully represented. Wherever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript options where applicable). Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). Ensure that expressions are spaced as they should appear. If there are several equations they should be identified by an equation number (i.e. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units, e.g. two eyes but 10 stomata; 5 °C, 3 years and 5 kg. Do not use excessive numbers of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements. The level of significance implied by numbers based on experimental measurements should reflect, and not exceed, their precision; only rarely can more than 3 figures be justified.