

LENYNEVES DUARTE ALVINO DE ARAÚJO

**VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA DIVERSIDADE FUNCIONAL A PARTIR
DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS EM FLORESTA DE BREJO DE ALTITUDE,
NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE - PE

2016

LENYNEVES DUARTE ALVINO DE ARAÚJO

**VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA DIVERSIDADE FUNCIONAL A PARTIR
DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS EM FLORESTA DE BREJO DE ALTITUDE,
NORDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Centro de Biociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de Concentração: Ecologia e conservação

Linha de Pesquisa: Ecologia de populações e comunidades

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Isabel Cristina S. Machado

RECIFE – PE

2016

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Araújo, Lenyneves Duarte Alvino

Varição espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de brejo de altitude, Nordeste do Brasil/ Recife: O Autor, 2016.

133 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Isabel Cristina S. Machado

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco.

Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2016.

Inclui referências e anexos

1. Ecologia vegetal 2. Fenologia vegetal 3. Florestas I. Machado, Isabel Cristina S. (orientadora) II. Título

581.7

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017-053

LENYNEVES DUARTE ALVINO DE ARAÚJO

**VARIAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA DIVERSIDADE FUNCIONAL A PARTIR
DE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS EM FLORESTA DE BREJO DE ALTITUDE,
NORDESTE DO BRASIL**

APROVADA EM 18/02/2016

BANCA EXAMINADORA

Dra. Isabel Cristina S. Machado (Orientadora) – UFPE

Dra. Júlia Caram Sfair – UFPE

Dr. José Domingos Ribeiro Neto – UFPE

Dra. Ariadna Valentina de Freitas e Lopes – UFPE

Dr. Bráulio Almeida Santos – UFPB

Recife – PE

2016

À minha filha Maryam, por quem faço todos os sacrifícios e supero todos os obstáculos, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradecer não é somente dizer obrigada, mas o desejo de expressar àquele que me ajudou o quanto sua presença e participação foi importante e que sem a sua ajuda, eu não teria chegado aonde cheguei e talvez a minha jornada não tivesse se concretizado com tamanho valor. Agradeço a Deus, pela força e coragem para superar cada obstáculo, até mesmo quando eu duvidei de mim mesma.

Aos meus pais, em especial a minha mãe, Maria de Fátima Duarte, ao meu irmão Francisco José D. Alvino e sua esposa Eliny Donato, pelo incentivo, ajuda e compreensão.

Ao meu esposo Marksralison Araújo, por todo o seu apoio, compreensão, paciência, dedicação e por me acompanhar em todas as excursões ao campo, para se assegurar de que eu ficaria bem. Agradeço por acreditar em mim e por compartilhar todos os momentos, bons e difíceis, e quantos foram estes últimos.

À professora Dr.^a Isabel Cristina Machado, minha orientadora, obrigada pela sua paciência, compreensão e confiança. Espero continuar com essa parceria e que esta, nos renda bons frutos.

Aos professores: Dr. Marco Antonio Batalha e Dr. Helder Farias P. Araujo pelas colaborações nos manuscritos. Ao Dr. Nico Blüthgen pelas contribuições e por me receber na Technische Universität Darmstadt, Alemanha. Ao Dr. Leonardo P. Felix pela ajuda na identificação das espécies.

Aos componentes da banca de qualificação: Dr.^a Ariadna Valentina Lopes, Dr.^a Julia Caram Sfair e ao Dr. Marcelo Tabarelli, pelas contribuições. Também agradeço aos componentes da banca da defesa da tese, o aceite ao convite de avaliador da tese: Dr.^a Ariadna Valentina Lopes, Dr.^a Julia Caram Sfair, Dr. José Domingos Ribeiro Neto, Dr. Bráulio Almeida Santos (membros titulares) e ao Dr. Marcelo Tabarelli e Dr. Artur Maia Wanderley (membros suplentes).

Aos meus colegas de trabalho e bons amigos de todas as horas: Núbia P. Costa, Carlos Henrique Brito, David Holanda, Maria Lindomárcia, Zelma Glebya Quirino, e em especial, a Laís Angélica Borges e Helder Araujo, que me acompanharam mais de perto (porque não dizer, que aguentaram os meus aperseios). Agradeço a vocês por todos os momentos de ajuda, discussão científica, desabafos, choros e incentivo para não desanimar!

Aos demais amigos e familiares, que, de alguma forma, me incentivaram e torceram por mim.

Aos meus ex-alunos e orientados que auxiliaram nas excursões em campo e laboratório: Thamiris Melo, Nilton Barreto, Ramon da Silva e Laís Leite Barreto. Obrigada por fazerem os dias difíceis se tornarem descontraídos na Mata do Pau Ferro.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV/UFPE), bem como àqueles que contribuíram para ampliar o meu conhecimento e aprendizado. Aos funcionários do PPGBV/UFPE, pelo profissionalismo e respeito, em especial, a Hildebrando.

Às instituições, Universidade Federal da Paraíba e Universidade Federal de Pernambuco, pelo apoio financeiro e/ou logístico.

Aos órgãos de fomento: ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de doutorado, e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelos auxílios e bolsa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE).

À todos, “Muito Obrigada! ”

Resumo geral

As peculiaridades das comunidades biológicas resultam da dinâmica e interação de diferentes processos ecológicos e evolutivos que atuam no espaço e no tempo. O objetivo desse trabalho foi calcular a diversidade funcional (DF) em escalas temporal e espacial, a partir da análise de atributos reprodutivos das plantas como atributos funcionais, em floresta úmida. No primeiro capítulo, testamos a variação espacial das diversidades, funcional e taxonômica. Postulamos que essas diversidades variam em função de filtros abióticos e antrópicos locais. A inclinação do terreno atuou como filtro ambiental, de forma que, na comunidade estudada, a filtragem ambiental predominou nos locais mais íngremes, levando à redução da DF. Por sua vez, outros processos de nicho parecem predominar nos locais mais planos, levando ao aumento da DF. No segundo capítulo, testamos a variação temporal da DF e do número de espécies em eventos fenológicos, e se as variáveis climáticas atuam como preditoras desses eventos e da DF. Corroborando a literatura, registramos sazonalidade nos eventos baseados no número de espécies. Por outro lado, registramos ausência de sazonalidade nos eventos funcionais. Calcular a DF através de análises fenológicas foi uma maneira inédita de compreender a funcionalidade no tempo. A partir disso, também discutimos a ocupação do nicho temporal. Concluimos que a DF variou no espaço, direcionada pela microtopografia, mas não variou significativamente no tempo, mostrando estabilidade temporal da diversidade funcional na comunidade.

Palavras-chave: atributos reprodutivos; diversidade funcional; diversidade taxonômica; estabilidade temporal; fenologia; filtragem ambiental; nicho temporal; variáveis ambientais.

Abstract

The peculiarities of biological communities result from the dynamics and interaction of different ecological and evolutionary processes that act in space and time. The aim of this study was to calculate the functional diversity (FD) in temporal and spatial scales, from the analysis of reproductive attributes of plants as functional traits, a rainforest fragment. In the first chapter, we tested the spatial variation of functional and taxonomic diversities. We postulate that these diversities vary according to local abiotic and anthropic filters. As the terrain slope acted as an environmental filter, environmental filtering prevailed in steep areas, leading to reduced FD. On the other hand, other niche-based processes seem to predominate in the flat areas, leading to increased FD. In the second chapter, we tested the temporal variation of FD and the number of species in phenological events, and if climatic variables act as predictors of these phenological events and FD. Corroborating the literature, we recorded seasonality in events based on the number of species. On the other hand, we recorded absence of seasonality in functional diversity. Calculating FD through phenological analyses was a novel way to understand the functionality in time. From this, we also we discuss the occupation of temporal niche. We conclude that FD varied in space, driven by microtopography, but did not vary significantly in time, showing temporal stability of functional diversity in the community.

Keywords: environmental filtering; environmental variables; functional diversity; phenology; reproductive traits; taxonomic diversity; temporal niche; temporal stability.

Sumário

APRESENTAÇÃO	1
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	3
Atributos funcionais	3
Atributos reprodutivos funcionais.....	5
Diversidade funcional: conceito e índices.....	7
Relações entre diversidade funcional, diversidade taxonômica e riqueza de espécies	12
Filtros ambientais e diversidade funcional.....	13
Fenologia: conceito e importância.....	15
Fenologia e variáveis climáticas.....	17
Fenologia em florestas tropicais: Floresta Atlântica	19
Brejos de Altitude: origem e fragmentação.....	21
Referências bibliográficas.....	23
CAPÍTULO 1: Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta úmida na Caatinga	37
Introdução.....	40
Métodos.....	42
Resultados.....	45
Discussão	47
Referências	52
Tabelas e Figuras.....	59
Material suplementar	67
Anexos	72
CAPÍTULO 2: Fenologia reprodutiva mostra estabilidade temporal da diversidade funcional em floresta úmida	75
Introdução.....	78
Métodos.....	80
Resultados.....	85
Discussão	88
Referências	93

Tabelas e Figuras.....	100
Material suplementar.....	114
CONCLUSÕES	133

Apresentação

Compreender os diferentes processos que influenciam a estrutura, composição e dinâmica das comunidades naturais, é um dos maiores desafios da Ecologia. Existe um consenso de que as comunidades são resultado de diferentes processos ecológicos e evolutivos, passados e contínuos (ACKERLY, 2003; TOFTS; SILVERTOWN, 2000; WEIHER; KEDDY, 1995), que atuam em diferentes escalas, no espaço e no tempo (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993a).

No espaço, as variáveis ambientais podem atuar como filtros locais (WEIHER; KEDDY, 1995) influenciando a riqueza, a distribuição e a abundância das espécies e seus atributos funcionais, bem como dos valores de diversidade taxonômica e funcional (e.g. CORNWELL; ACKERLY, 2010; DAINESE; LEPŠ; DE BELLO, 2015; DE BELLO et al., 2013a; DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; DUFLOT et al., 2014; GARNIER et al., 2007; LOPES et al., 2009). No tempo, através do clima, as variáveis ambientais podem influenciar o número de espécies vegetais em eventos fenológicos, resultando em sazonalidade desses eventos (e.g. BENDIX et al., 2006; BURGHARDT et al., 2015; CLELAND et al., 2007; MORELLATO, 2007; TABARELLI et al., 2010), e conseqüentemente, influenciar processos de manutenção, regeneração natural e migrações nas comunidades vegetais (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; HEIDEMAN, 1989; RATHCKE; LACEY, 1985; SAKAI, 2001). A amplitude dessa sazonalidade depende do comprimento da estação de crescimento na qual as espécies estão inseridas, permitindo a maior ou menor ocupação do espaço do nicho ao longo do tempo (PAU et al., 2011).

O objetivo desse trabalho foi estudar a variação da diversidade funcional, em escalas temporal e espacial, a partir da análise de atributos reprodutivos das plantas como atributos funcionais. O primeiro capítulo teve como objetivo testar se as variáveis abióticas atuavam como filtros, direcionando os valores das diversidades, taxonômica e funcional (calculada a partir de atributos reprodutivos), em escala local. Nesse capítulo, também chamamos a atenção para o uso dos atributos reprodutivos das plantas como atributos funcionais, uma vez que esses são cruciais por influenciar a estrutura e o funcionamento das comunidades (CORNELISSEN et al., 2003; DIAZ; CABIDO, 1997; FONTAINE et al., 2006; GIRÃO et al., 2007; MAYFIELD et al., 2005).

O segundo capítulo teve como objetivo testar a variação temporal da diversidade funcional. Através de análises fenológicas, testamos se havia sazonalidade nos

eventos fenológicos das espécies e na diversidade funcional, bem como se as variáveis climáticas atuavam como preditoras desses eventos e da diversidade funcional, em floresta tropical úmida. Nesse capítulo, discutimos as implicações da estabilidade temporal da diversidade funcional para a floresta tropical úmida e o uso do índice de diversidade funcional nas análises fenológicas.

Fundamentação teórica

Atributos funcionais

São considerados atributos funcionais as características das espécies que estão fortemente associadas aos processos ecológicos (DÍAZ; CABIDO, 2001; LAVOREL et al., 1997; TILMAN, 2001). Esses diferem na informação que contêm e na maneira com que representam a diversidade (PETCHEY; GASTON, 2006; RICOTTA, 2005). Os atributos funcionais devem ser ponderados pela sua importância funcional sobre o processo em questão, bem como devem ser capazes de explicar e prever a variação dos processos ecossistêmicos (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006). Portanto, os melhores atributos funcionais são aqueles que maximizam o poder explicativo da diversidade funcional (PETCHEY; HECTOR; GASTON, 2004), ou seja, aqueles que afetam o funcionamento dos ecossistemas, como aqueles que controlam a aquisição, o uso e a disponibilidade de recursos, que modificam a estrutura das cadeias alimentares e aqueles que afetam a ocorrência e a magnitude dos distúrbios (CHAPIN III, 1997; CHAPIN et al., 2000).

Também não há um número “mágico” para a quantidade de atributos a serem escolhidos, o melhor número é aquele necessário para cobrir o processo a ser investigado. Isso é extremamente importante, pois o número de atributos funcionais, bem como as correlações entre eles e sua ponderação podem, sob certas circunstâncias, alterar o nível de redundância funcional que uma assembleia parece exibir (PETCHEY; GASTON, 2002a, 2006; ROSENFELD, 2002). Portanto, a escolha dos atributos deve ser bem justificada através da questão ecológica sobre quais atributos são realmente importantes (PETCHEY; GASTON, 2006; PETCHEY; O’GORMAN; FLYNN, 2009). Os atributos funcionais podem ser medidas categóricas, binárias e contínuas. Nas duas primeiras, as espécies são classificadas de acordo com algum método de classificação, de maneira que as espécies de uma classe são bastante similares. A diversidade funcional consiste em medir a dispersão de espécies em um espaço n -dimensional de atributos funcionais, de modo que as expectativas teóricas de como as medidas de diversidade devem se comportar sejam atendidas (PETCHEY; GASTON, 2006; RICOTTA, 2005).

Os atributos categóricos devem ter uma classificação intrínseca (PETCHEY; GASTON, 2002). Esses atributos são relatados com muitas limitações, tais como, a necessidade de decisões arbitrárias a respeito do nível em que as diferenças entre os

organismos são funcionalmente significativas (DIAZ; CABIDO, 1997; FONSECA; GANADE, 2001; PETCHEY; GASTON, 2002). Isso pode levar à perda de informações durante a categorização dos dados (PETCHEY; GASTON, 2006). No entanto, em algumas situações, por exemplo, quando a diversidade biológica é difícil de ser mensurada em números, a categorização das informações parece ser a mais adequada. Assim, quando é possível ter toda a informação quantitativa (variáveis contínuas) dos atributos, não há necessidade e nem é recomendável categorizar. Uma das maiores desvantagens das medidas contínuas é o número aparentemente infinito de formas nas quais as distâncias par a par podem ser sumarizadas (PETCHEY; GASTON, 2006).

A padronização, tanto nas unidades de medidas, como a padronização estatística dos atributos é um passo inicial e importante nas análises. Todos os atributos devem apresentar média igual a zero e variância igual a um. A padronização estatística é necessária para que a variação dos atributos seja igualmente importante na análise (PETCHEY; GASTON, 2006). O uso dos protocolos (CORNELISSEN et al., 2003) e dos bancos de dados de atributos funcionais como o TRY ("*Plant Trait Database*", www.try-db.org) tem promovido a padronização nas medidas dos atributos, nas escolhas dos atributos e na forma de como medi-los. No entanto, esses protocolos ainda não abrangem todos os atributos e a diversidade de espécies, especialmente para atributos que representem processos associados à regeneração e reprodução das plantas.

Com relação aos termos utilizados para se referir aos atributos, Violle et al., (2007) chama a atenção para a existência de uma confusão no uso dos termos pelos autores, e a fim de evitar mais confusões, sugeriu a definição desses termos. Segundo esses autores, "trait" é qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica a nível de indivíduos, desde células ao nível de organismo, não devendo ser referenciado às variáveis do ambiente ou qualquer outro nível de organização. O valor ou modalidade de cada "trait" é chamado de "attribute" e "*functional traits*" é qualquer "trait" que influencia o fitness através de seus efeitos sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência, que mantém a definição de atributo funcional. Os autores ainda descrevem outros termos a nível de indivíduos, interações com o ambiente e outros níveis de organização. Para mais detalhes ver Violle et al., (2007).

O número de atributos funcionais em uma comunidade é determinado pelo ambiente, a partir do banco regional de espécies, bem como pela história evolutiva

das espécies (HILLERISLAMBERS et al., 2012; KEDDY, 1992; WEBB et al., 2002). Por outro lado, a abundância e a distribuição dos atributos estão relacionadas às interações das espécies e podem implicar em diferentes mecanismos de coexistência (DAYAN; SIMBERLOFF, 2005; PETCHEY et al., 2007). Essas e outras relações dos atributos funcionais com diferentes processos ecológicos têm levado a um vasto número de publicações com atributos funcionais nos últimos anos.

Atributos reprodutivos funcionais

Dentre os atributos funcionais estão os atributos reprodutivos, que também têm grande potencial de informar sobre a estrutura e o funcionamento das comunidades (CORNELISSEN et al., 2003; DIAZ; CABIDO, 1997; FONTAINE et al., 2006; MAYFIELD et al., 2005), uma vez que estão intimamente associados à processos de manutenção, como polinização, dispersão e regeneração natural das comunidades vegetais, e tendem a influenciar a estabilidade, recolonização após perturbações e migrações entre paisagens (DIAZ; CABIDO, 1997). Além disso, esses atributos têm forte relação com os meios abiótico e biótico (JOHANSSON; NILSSON; JONZÉN, 2015; MORELLATO et al., 2000; PUEYO et al., 2010; SAKAI, 2001).

Mesmo com todo esse potencial, a maioria dos estudos envolve essencialmente os atributos funcionais morfológicos ou fisiológicos de estruturas vegetativas (e.g. BATALHA et al., 2011; CARVALHO et al., 2014; DE BELLO et al., 2013a) e o número de estudos com os atributos reprodutivos ainda é pequeno. A diversidade funcional de sistemas de polinização é crucial para a sustentabilidade dos ecossistemas (FONTAINE et al., 2006). O modo de polinização, por exemplo, já foi corroborado como um dos atributos que mostrou maior número de diferenças entre os diferentes gradientes e o banco regional de espécies (DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998). Atributos de flor foram indicados com importantes indicadores dos processos de regeneração natural de florestas (GARCIA et al., 2015). Outros autores já mostraram que, ambos, história filogenética e perturbação de floresta têm influência na distribuição dos atributos reprodutivos dentro e entre comunidades de floresta tropical úmida (CHAZDON et al., 2014; CIANCIARUSO; BATALHA; PETCHEY, 2013).

Alguns estudos também utilizaram as características fenológicas como atributos funcionais (e.g. ALVINO; ARAUJO; MACHADO, 2016; CRAINE et al., 2011; MASON et al., 2013; MCKOWN et al., 2013; SELWYN; PARTHASARATHY, 2006; TABARELLI et al., 2010), mostrando como esses atributos influenciam a estruturação de

comunidades. Por exemplo, Mason et al., (2010), encontraram evidências de que as espécies de pradarias diferem na estratégia de uso de recursos, especialmente, com a inclinação da folha na captação de luz, e temporalmente, através dos eventos fenológicos vegetativos, e que essas estratégias devem contribuir para coexistência de espécies nessas comunidades. Utilizando outros atributos reprodutivos, além dos fenológicos, Tabarelli et al. (2010) mostraram que as diferenças na composição taxonômica e funcional de arbóreas em floresta tropical foram direcionadas principalmente pela maior abundância de espécies pioneiras nas bordas de floresta e pequenos fragmentos.

Atributos funcionais associados aos processos de dispersão, polinização e fenológicos são significativamente afetados pelos filtros ambientais (CRAINE et al., 2011; DAINESE; LEPŠ; DE BELLO, 2015; DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; DUFLOT et al., 2014; LAMBRECHT; DAWSON, 2007). Mudanças no ambiente por ações antrópicas também têm sido relatadas como fatores que selecionam as espécies e influenciam a riqueza de espécies, os atributos funcionais e a diversidade funcional nas comunidades (GARCIA et al., 2015; GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; MAYFIELD et al., 2010; TABARELLI et al., 2010; TREMLOVÁ; MÜNZZBERGOVÁ, 2007). Esses autores alertam que os serviços ecológicos, como polinização e dispersão, representados por esses atributos, são muito mais sensíveis às perturbações, refletindo diretamente na disponibilidade de recursos e na regeneração natural das populações (MURCIA, 1996; RATHCKE; JULES, 1993; WILCOCK; NEILAND, 2002). Ou seja, os atributos reprodutivos não só informam sobre processos de manutenção e regeneração das comunidades, mas também são sensíveis às mudanças ambientais e antrópicas, e mesmo assim, o número de publicações com esses atributos ainda é pequeno quando comparado com os atributos vegetativos.

Uma vez que os atributos reprodutivos estão relacionados a etapas cruciais do desenvolvimento das plantas, esses também devem ser considerados em estudos que busquem entender os processos ecológicos que regulam a assembleia de comunidades (ALVINO; BATALHA; MACHADO, 2016; GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; TABARELLI et al., 2010).

Diversidade funcional: conceito e índices

Uma das abordagens amplamente utilizadas para compreender a biodiversidade é o cálculo da diversidade funcional. Essa diversidade foi definida por Tilman (2001), como o valor e a variação das espécies e de seus atributos que influenciam o funcionamento das comunidades. Mas, de maneira geral, os autores concordam que a diversidade funcional é a diversidade de atributos funcionais das espécies em uma comunidade (MASON et al., 2013b). Assim, a diversidade funcional representa a extensão dos valores dos atributos funcionais das espécies, na qual, maiores diferenças nesses atributos, levam a maior complementaridade de nicho e maior diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2002a). A diferenciação complementar ou complementaridade é a diferenciação de nicho em diversas dimensões, na qual as espécies ocupam posições similares ao longo de uma dimensão e tendem a diferir ao longo de outra, ou seja, as espécies podem usar os recursos de formas complementares (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Esse processo tem sido demonstrado para diversos grupos de espécies que necessitam do mesmo tipo de recurso (guildas), como por exemplo em árvores tropicais (DAVIES, 1998) e tem sido relatado como um dos mecanismos chave de direcionamento da manutenção da biodiversidade (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Assumindo um conceito mais atual, a complementaridade de nicho também representa as diferenças nos atributos funcionais entre espécies co-ocorrentes em uma comunidade (MASON et al., 2013a).

Nesse sentido, o funcionamento das comunidades é dependente dos atributos funcionais das espécies, nas quais, aquelas comunidades com maior diversidade de atributos funcionais, ou seja, maior diversidade funcional, devem operar de modo mais eficiente em termos de produtividade (TILMAN et al., 1997), resiliência (NYSTRÖM; FOLKE, 2001) e resistência a invasores (DUKES, 2001; PRIEUR-RICHARD; LAVOREL, 2000).

A abordagem funcional está estritamente associada à teoria de nicho ecológico (HUTCHINSON, 1957), em que a diferenciação de nichos permite a coexistência das espécies, pela redução da competição por recursos similares, o que leva a maior complementaridade (MACARTHUR, 1972). Nessa abordagem, valores de diversidade funcional diferentes do que seria esperado simplesmente ao acaso, apoiam a teoria de nicho, pois padrões não randômicos da diversidade das características funcionais podem indicar que processos como a similaridade limitante ou filtros ambientais são importantes na estruturação das comunidades (CORNWELL; ACKERLY, 2009;

KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; PETCHEY et al., 2007). Por outro lado, valores de diversidade funcional iguais ao esperado ao acaso apoiariam a teoria neutra, pois os nichos das espécies não seriam importantes na estruturação das comunidades (HUBBELL, 2001).

Uma definição mais ampla da diversidade funcional foi apresentada por (MASON et al., 2005) e posteriormente por Mason e Mouillot (2013). Segundo esses autores, a diversidade funcional é a distribuição das espécies e sua abundância no espaço funcional, incluindo os três componentes da diversidade: riqueza, equabilidade e divergência. Essa definição assume que esses componentes são independentes, e que, portanto, nenhum índice pode dar uma quantificação completa da diversidade funcional. Sendo assim, segundo os autores, para uma quantificação total da diversidade funcional, é necessário um índice para cada componente. As medidas que informam sobre esses três aspectos são complementares e descrevem a distribuição das espécies e suas abundâncias dentro do espaço funcional (MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010). A riqueza funcional representa a quantidade de espaço funcional ocupado por uma assembleia de espécies. A equabilidade funcional corresponde a quão regularmente as abundâncias das espécies são distribuídas. Divergência funcional define o quão distante as abundâncias das espécies estão do centro do espaço funcional (MOUCHET et al., 2010).

Há um consenso de que as medidas tradicionais de diversidade podem ser estimativas superficiais da estrutura e do funcionamento das comunidades, uma vez que existe uma inevitável perda de informações quando se resume um grande conjunto de dados de uma comunidade (DÍAZ; CABIDO, 2001; HOOPER et al., 2005; PETCHEY; HECTOR; GASTON, 2004; RICOTTA, 2005). A partir disso, as medidas que incorporam os atributos funcionais dos organismos têm sido amplamente utilizadas. As medidas da diversidade funcional são eficientes, uma vez que são bons indicadores da dinâmica de recursos, estabilidade e produtividade nos ecossistemas (DÍAZ; CABIDO, 2001; DIAZ et al., 2007; LOHBECK et al., 2012; TILMAN, 2001).

Nas últimas décadas houve um grande aumento no número de estudos com abordagem funcional (e.g. CIANCIARUSO et al., 2012; DÍAZ et al., 2007; FLYNN et al., 2009; GIRÃO et al., 2007; LOHBECK et al., 2012; LOIOLA et al., 2010; LOPES et al., 2009; STEVENS et al., 2003; TILMAN et al., 1997)

Existe um leque de opções de índices para medir a diversidade funcional, os quais são geralmente influenciados pelo tipo e tamanho da amostragem, alguns não são

fáceis de interpretar (GASTON, 1996) e/ou ainda não são eficientes em diagnosticar os processos da comunidade que resultam na diversidade das comunidades (SHIMATANI, 2001). Os índices de diversidade funcional devem ter um conjunto de requerimentos, os quais devem atender ao critério da taxa de monotonicidade, onde o índice não se altera quando uma espécie idêntica funcionalmente a outra já existente é adicionada ou removida (SOLOW; POLASKY, 1994).

As medidas de diversidade funcional são divididas em dois tipos: aquelas que utilizam um único atributo funcional (“*single traits*”), e aquelas que utilizam vários atributos (“*multi traits*”). Dentre as medidas mais utilizadas para testar um único atributo estão: *Community Weighted Mean* (CWM, GARNIER et al., 2004), *Functional diversity variety* (FDvar, MASON et al., 2003) e *Functional Regularity* (FRO, MOUILLOT et al., 2005). Para testar múltiplos atributos, a opção de medidas é muito maior e algumas dependem da informação da abundância das espécies. Essas medidas são classificadas em: medidas baseadas na distância dos pares de espécies, como a *Functional Attribute Diversity* (FAD, WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999) e o *Quadratic Entropy* (RAO, 1982, BADY et al., 2005; BOTTA-DUKÁT, 2005); medidas baseadas no volume que as espécies de uma comunidade ocupam em um espaço multidimensional, como o *Convex Hull* (CHULL, CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006); e aquelas baseadas nas análises de agrupamento, como a *Functional diversity* (FD, PETCHEY; GASTON, 2002, 2006).

Dentre os índices mais utilizados estão aqueles que sumarizam a extensão das diferenças funcionais das espécies, tais como *Functional attribute diversity escolha* (FAD) (WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999), *Functional diversity* (FD) (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006) e aqueles que incorporam a abundância relativa e as medidas computadas pela distância entre os pares de espécies nas análises, tais como, *Functional diversity variety* (FDvar) (MASON et al., 2003) e *Quadratic entropy* (Q) (RAO, BOTTA-DUKÁT, 2005; BADY et al., 2005). O FAD e o Q não satisfazem o critério da taxa de monotonicidade (RICOTTA, 2005), pois essas medidas consideram, erroneamente, que as distâncias entre os pares de espécies sejam independentes, levando a uma estimativa inflacionada da diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2006).

A diversidade funcional também foi avaliada a partir de uma adaptação dos índices de Shannon e Simpson, proposta por Girão et al., (2007). Essa adaptação incluiu o número e a abundância dos atributos reprodutivos funcionais nas tradicionais medidas

de diversidade, da seguinte forma: primeiro, usando as categorias como equivalente às espécies e o número de espécies com cada categoria como equivalente aos indivíduos; e depois, usando as categorias como equivalente às espécies e o número de indivíduos dentro de cada categoria. Assim, essa adaptação incluiu o número e a abundância dos atributos funcionais, permitindo avaliar a riqueza e equabilidade funcional (LOPES et al., 2009), os quais são importantes aspectos a serem considerados na quantificação da diversidade funcional (MASON; MOUILLOT, 2013; MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010).

Diversos trabalhos têm testado, discutido e sugerido a escolha dos índices de diversidade funcional (e.g. MASON; MOUILLOT, 2013; MASON et al., 2013b; MOUCHET et al., 2010; PETCHEY; O'GORMAN; FLYNN, 2009; RICOTTA, 2005; SCHLEUTER et al., 2010). Por exemplo, Mouchet et al., (2010) sugere que a escolha dos índices leve em consideração duas questões: a influência da biodiversidade sobre o funcionamento do ecossistema e quais os processos ecológicos subjacentes à estrutura das assembleias. Para a primeira questão, os autores sugerem os índices *Functional richness*, *Functional divergence* e *Functional evenness* (FRic, FDiv e FEve, respectivamente, VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008) e para a segunda sugerem, a *Generalized Functional Diversity* (GDF, MOUCHET et al., 2008), a *Functional diversity* (FD, PETCHEY; GASTON, 2002, 2006) e *Functional richness* (FRic, VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Mason et al., (2013), registrou que a riqueza funcional e a divergência funcional tiveram maior poder de detectar mudanças nos processos ao longo do hipotético gradiente de estresse ambiental, embora o poder desses índices foi altamente dependente do contexto.

Uma adaptação do índice *Functional diversity* (FD) foi proposta para a inclusão da variação intraespecífica das espécies de uma comunidade, sendo chamada de Diversidade Funcional Intraespecífica (iFD) (CIANCIARUSO et al., 2009). A inclusão da variabilidade intraespecífica foi justificada por fortes evidências de que as diferenças funcionais entre os indivíduos de uma mesma espécie sejam importantes para os processos da comunidade. Portanto, a iFD permitiu relacionar, com maior eficiência, os indivíduos e os processos ecológicos (PETCHEY et al., 2007).

Alguns autores (DÍAZ; CABIDO, 2001; LOPES et al., 2009; MOUILLOT et al., 2005; RICOTTA, 2005; TABARELLI et al., 2010) consideram a inclusão da abundância um fator importante, sugerindo que algumas espécies são mais importantes do que outras no controle dos processos ecossistêmicos devido a sua maior abundância. Sugerem

ainda, que uma assembleia pode ser mais diversa se os valores de atributos distintos são representados pelo número similar de indivíduos do que se uma vasta maioria de indivíduos exibir os mesmos valores de atributos (MOUILLOT et al., 2005).

O índice FD (*Functional diversity*, Petchey e Gaston 2002, 2006), consiste na soma dos comprimentos dos braços de um dendrograma funcionais necessários para ligar todas as espécies, gerado a partir de uma matriz “espécies x atributos”. As vantagens desse índice incluem as decisões não arbitrárias que devem ser tomadas, como qual a medida de distância e o método de ligação que devem ser utilizados no agrupamento hierárquico e os critérios matemáticos atendidos, como o princípio da monotonicidade. O uso do dendrograma leva em conta a dependência das distâncias entre as espécies no espaço n -dimensional, evitando a inflação da medida, ou seja, evita a contagem dupla das diferenças entre as espécies (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006). Entre as desvantagens relatadas por alguns autores (MASON; MOUILLOT, 2013; PODANI; SCHMERA, 2006) está o uso de dendrogramas que assume uma hierarquia entre os organismos, não estando claro como essa hierarquia pode descrever as diferenças entre as espécies. No entanto, Petchey e Gaston (2006) sugerem checar a medida da extensão em que a variação funcional é hierárquica através da medida de correlação da distância (coeficiente de correlação cofenética) para checar se o dendrograma corresponde a matriz de distância apropriadamente. Uma boa correlação entre eles indica que o dendrograma está representando bem a matriz. Essa medida não leva em consideração a abundância das espécies, sendo considerada, portanto, como uma medida de riqueza funcional.

De maneira geral, a escolha por um índice de diversidade funcional dependerá das propriedades intrínsecas e eficiência em testar a hipótese biológica em questão (PAVOINE; BONSALL, 2011; PETCHEY; GASTON, 2006). Saber qual deles usar deve ser uma etapa importante na construção metodológica do estudo.

No Brasil, os estudos com abordagem funcional foram realizados principalmente na floresta Atlântica (e.g. GARCIA et al., 2015; GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; SANTOS et al., 2008; TABARELLI et al., 2010) e no Cerrado (e.g. BATALHA et al., 2011; CARVALHO et al., 2014; CIANCIARUSO et al., 2012; LOIOLA et al., 2010). De forma geral, o interesse pela diversidade funcional tem aumentado nos últimos anos na ecologia, o conceito tem adquirido grande importância e a proposta é bastante promissora para a solução de diversos paradigmas ecológicos, embora ainda pouco utilizada pelos pesquisadores brasileiros.

Relações entre diversidade funcional, diversidade taxonômica e riqueza de espécies

Embora a diversidade taxonômica (MAGURRAN, 2004) e a riqueza de espécies (KREBS, 1999) sejam duas das medidas de diversidade mais antigas e utilizadas na ecologia, a necessidade de entender, de forma mais ampla, os processos ecológicos que estruturam as comunidades, levou os pesquisadores a desenvolver outras medidas de diversidade, a exemplo das diversidades, funcional e filogenética. Enquanto as medidas tradicionais de diversidade não levam em conta as diferenças entre as espécies, as medidas de diversidades, funcional e filogenética, se mostraram mais eficientes em incorporar essas diferenças. Como a diversidade filogenética não foi adotada nesse trabalho, essa fundamentação se limitará as demais.

Tomando o exemplo dado por Cianciaruso et al. (2009), se duas comunidades (A e B) tem o mesmo número de espécies, mas se a comunidade A tem espécies dispersas por um único vetor e a comunidade B tem espécies dispersas por diferentes vetores, apesar de ambas possuírem o mesmo número de espécies, B será mais diversa por apresentar espécies funcionalmente diferentes quanto ao tipo de dispersão. Dessa forma, o número de espécies e a diversidade taxonômica de uma comunidade nem sempre refletem a sua funcionalidade.

As relações entre essas medidas ainda não são completamente claras. Enquanto alguns trabalhos mostram que as diversidades, taxonômica e funcional, representam aspectos independentes da estrutura da comunidade (e.g. PAVOINE; BONSTALL, 2011; PAVOINE et al., 2013), outros (e.g. DAINESE; LEPŠ; DE BELLO, 2015; DE BELLO et al., 2013b) defendem que, em diferentes escalas, essas medidas de diversidades podem estar correlacionadas ou não. Através da análise de outros estudos, Petchey e Gaston (2002) observaram que as relações entre diversidade funcional, funcionamento do ecossistema e riqueza de espécies dependem da distribuição da riqueza e composição de espécies das comunidades, e que diferentes extensões dos atributos funcionais entre as espécies ilustram como a riqueza e a composição de espécies influenciam a diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2002). Por exemplo, já foi observado que a riqueza de espécies parece fortemente associada à diversidade funcional quando os atributos das espécies são igualmente complementares (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI, 2007; PETCHEY; GASTON, 2002a).

As relações de saturação de espécies podem indicar redundância na contribuição dessas espécies para a diversidade funcional, pois as chances de adicionar espécies com atributos únicos e complementares diminui à medida que o número de espécies aumenta. Quando a redundância funcional dentro de uma comunidade é alta, a diversidade funcional aumenta a uma taxa menor do que a riqueza de espécies, enquanto que, quando há maior complementaridade entre as espécies, a diversidade funcional aumenta proporcionalmente com a riqueza de espécies (MOUILLOT; DUMAY; TOMASINI, 2007). Ou seja, comunidades contendo espécies com diferentes atributos funcionais, tendem a ser mais complementares e têm maior diversidade funcional do que aquelas que têm espécies com atributos funcionais similares, independentemente do número de espécies. Como consequência dessas relações, a ocorrência de espécies com diferentes atributos funcionais pode resultar em uma relação estreita e linear entre a diversidade funcional e a diversidade taxonômica (PETCHEY; GASTON, 2002).

Nesse contexto, as relações entre a diversidade taxonômica, riqueza de espécies e a diversidade funcional variam de acordo com a composição dos atributos funcionais em termos de complementaridade e redundância funcional.

Filtros ambientais e diversidade funcional

Clima, regimes de perturbação, alguns aspectos da composição atmosférica e interações bióticas são considerados os principais filtros ambientais que determinam fortemente quais atributos e funções podem permanecer em determinado lugar (DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; KEDDY, 1992). Alterações nessas variáveis podem gerar diferentes efeitos sobre a diversidade funcional, em todas as escalas (DÍAZ et al., 2007). A diversidade funcional de uma comunidade também resulta da ação dos filtros ambientais sobre o banco regional de espécies (DÍAZ et al., 2007). Os processos biogeográficos de grande escala determinam o banco regional de espécies, a partir dos quais as assembleias são formadas. Como consequência, os processos ecológicos em escala local podem ser resultado da composição e da diversidade do banco regional daquelas espécies capazes de tolerar ou competir eficazmente sob um conjunto particular de condições ambientais (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993b; WEIHER; KEDDY, 1999).

Embora os autores afirmem que os filtros ambientais estruturam as assembleias em escalas regionais e a exclusão competitiva estruturam em escalas locais

(WEIHER; KEDDY, 1999), existe um consenso crescente de que as comunidades são resultado tanto dos processos locais quanto regionais (LOREAU, 2000; SHURIN; SRIVASTAVA, 2005). Em algumas situações, por exemplo, o filtro ambiental e a exclusão competitiva podem ocorrer em uma mesma comunidade (WEIHER; CLARKE; KEDDY, 1998), produzindo padrões aparentemente estocásticos de diversidade funcional (HELMUS et al., 2007), levando a falsa conclusão de que o padrão estocástico esteja estruturando a comunidade.

A composição de atributos funcionais em uma comunidade também é frequentemente influenciada por diferentes fatores ambientais e não somente através de eventos estocásticos e dispersão (KEDDY, 1992; MASON et al., 2011; PETCHEY et al., 2007; SHIPLEY, 2010; SWENSON; ENQUIST, 2009; VILLÉGER et al., 2010). A hipótese da filtragem ambiental (WEIHER; KEDDY, 1999) é bem aceita (DE BELLO et al., 2013b), e de acordo com esta, o ambiente atua com filtros, selecionando progressivamente as espécies melhor adaptadas (atributos funcionais) às condições locais do *pool* de espécies regional, inicialmente, pelos fatores ambientais em larga escala, como o clima, a altitude e temperatura, depois pelos fatores ambientais em escalas finas como propriedades do solo e inclinação e por fim, pelas interações bióticas, determinando as abundâncias relativas das espécies (DE BELLO et al., 2013b; DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; MASON et al., 2011; WEIHER; KEDDY, 1995).

Diversos trabalhos têm corroborado essa hipótese, demonstrando que a filtragem ambiental influencia a riqueza, distribuição, densidade e abundância das espécies, bem como os atributos funcionais e os valores de diversidade funcional em diferentes processos, escalas e ecossistemas (e.g. BATALHA et al., 2011; CARVALHO et al., 2014; CORNWELL; ACKERLY, 2010; DAINESE; LEPŠ; DE BELLO, 2015; DANTAS; BATALHA; PAUSAS, 2013; GARNIER et al., 2007; GIRÃO et al., 2007; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008; LOHBECK et al., 2012).

Estudos têm mostrado que a resposta das espécies aos filtros é controlada por seus atributos funcionais (CORNWELL; ACKERLY, 2010; DAINESE; LEPŠ; DE BELLO, 2015; DE BELLO et al., 2013a; DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; GARNIER et al., 2007), os quais estão fortemente associados aos processos ecológicos (DÍAZ; CABIDO, 2001; TILMAN, 2001). Por exemplo, atributos funcionais associados aos processos de dispersão, de polinização e fenológicos são significativamente afetados pelos filtros ambientais (CRAINE et al., 2011; DAINESE;

LEPŠ; DE BELLO, 2015; DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; DUFLOT et al., 2014; LAMBRECHT; DAWSON, 2007). Mudanças no ambiente por ações antrópicas também têm sido relatadas como fatores que selecionam as espécies nas comunidades locais e influenciam a riqueza de espécies, os atributos funcionais e a diversidade funcional em diferentes escalas (GARCIA et al., 2015; GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; MAYFIELD et al., 2010; TABARELLI et al., 2010; TREMLOVÁ; MÜNZBERGOVÁ, 2007). Enquanto o número de atributos funcionais em uma comunidade é determinado pelo ambiente, a partir do banco de espécies regional, e pela história evolutiva das espécies (HILLERISLAMBERS et al., 2012; WEBB et al., 2002), a abundância desses traços dentro das comunidades está relacionada às interações das espécies, especialmente pela exclusão competitiva (DAYAN; SIMBERLOFF, 2005)

Assim, a partir da abordagem funcional é possível testar quais processos ecológicos são determinantes na organização das comunidades, uma vez que diferentes distribuições nos atributos funcionais podem implicar em diferentes mecanismos de coexistência (PETCHEY et al., 2007), por exemplo, distribuições diferentes de um padrão aleatório podem indicar que processos como a exclusão competitiva ou filtros ambientais são importantes na estruturação das assembleias (HOLDAWAY; SPARROW, 2006).

Kraft et al. (2014), chamam a atenção para o fato de que, ambos os fatores, abióticos e bióticos, interagem dinamicamente direcionando os padrões de comunidades e não podem ser separados dentro de efeitos independentes ou que ocorrem em sequência. De maneira geral, devemos ter em mente que diferentes processos podem atuar concomitantemente nas diferentes escalas.

Fenologia: conceito e importância

O termo fenologia é derivado da palavra grega “*phaino*”, que significa mostrar ou aparecer (RATHCKE; LACEY, 1985). O conceito básico de fenologia é a ciência que estuda os eventos biológicos cíclicos e das causas de ocorrência em às forças seletivas bióticas e abióticas e da sua relação entre as fases caracterizadas por esses eventos, dentro de uma mesma ou de várias espécies (LEITH, 1974). A fenologia é um aspecto importante a ser investigado na ecologia de plantas, uma vez que essa auxilia na compreensão de diferentes processos ecológicos e pode ser estudada desde indivíduos à ecossistemas (CLELAND et al., 2007). Por exemplo, os estudos

têm mostrado que as variações nos eventos fenológicos entre as espécies são importantes mecanismos para a manutenção da coexistência de espécies pela redução da competição por polinizadores e outros recursos (RATHCKE; LACEY, 1985). Outros têm mostrado, que o aumento da complementariedade fenológica tem um efeito positivo sobre a produtividade nas comunidades de pradarias (MASON et al., 2013b; MOUILLOT et al., 2011). Por exemplo, Mason et al. (2013) revelaram que a complementariedade de nichos entre espécies que diferem na estratégia do uso do recurso temporal explica a coexistência de espécies em comunidade de pradarias.

A fenologia também contribui nos estudos que procuram avaliar os efeitos da fragmentação e das mudanças climáticas na fenologia de plantas, uma vez que as respostas das plantas às variações ambientais e antrópicas representam uma excelente ferramenta na medição da intensidade dessas mudanças (e.g. LAURANCE et al., 2003; PARMESAN, 2007; TABARELLI et al., 2010; VISSER; BOTH, 2005). Por exemplo, uma das maiores perguntas na pesquisa de mudanças globais é saber se as respostas das plantas à essas mudanças irão amortecer ou acelerar a atual elevação de gás carbônico na atmosfera, ou como essas mudanças climáticas podem gerar alterações na sincronia das interações planta-animal e afetar, negativamente, as populações de plantas e animais, e como isso alterar a estrutura das comunidades (CLELAND et al., 2007; INOUYE, 2008; PARMESAN, 2007; VISSER; BOTH, 2005).

Do ponto de vista evolutivo, os eventos fenológicos estão sujeitos à seleção natural e às interações ecológicas são potencialmente importantes forças seletivas influenciando a evolução (JOHANSSON; NILSSON; JONZÉN, 2015). Na agricultura, permite acompanhar os ciclos de produtividade, avaliar o risco de danos por geadas e a epidemiologia de pragas e doenças (MORELLATO, 2007). Por fim, os estudos fenológicos contribuem com estratégias de conservação e manejo de áreas naturais (MORELLATO, 2007).

Dessa forma, os estudos fenológicos ganharam diferentes abordagens e são reconhecidos como fundamentais para o entendimento da reprodução das plantas e da regeneração natural das comunidades (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; RATHCKE; LACEY, 1985), das interações ecológicas (BRADLEY et al., 2011; JOHANSSON; NILSSON; JONZÉN, 2015), dos recursos e sua associação com a fauna (VAN SCHAİK; TERBORGH; WRIGHT, 1993), das mudanças climáticas (CLELAND et al., 2007; INOUYE, 2008) e dos diferentes mecanismos de coexistência

e evolução dos componentes das comunidades (FORREST; MILLER-RUSHING, 2010; MASON et al., 2013a; PAU et al., 2011).

Portanto, estudar a fenologia é a chave para o conhecimento dos aspectos funcionais das comunidades e dos processos internos dos ecossistemas (BORCHERT, 1983; FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; MORELLATO; CAMARGO; GRESSLER, 2013; MORELLATO, 2007) e deve ser incluída em modelos que visem a identificação dos grupos de espécies que são resilientes ou sensíveis às mudanças globais, e entender como as perturbações nos eventos fenológicos podem afetar a dinâmica de comunidades, serviços ecossistêmicos e conservação ao longo do tempo (MORELLATO et al., 2016).

Fenologia e variáveis climáticas

Dentre as diferentes abordagens da fenologia há o estudo das interações dos eventos cíclicos de vida das plantas e o meio ambiente (LEITH, 1974; RATHCKE; LACEY, 1985). Essa abordagem visa entender como as variáveis ambientais podem influenciar os eventos fenológicos e, conseqüentemente, a disponibilidade de recursos em uma comunidade (e.g. HENRY; STEVENS; CARSON, 2009; PÉREZ-CAMACHO et al., 2012). Fatores abióticos podem limitar os períodos dos eventos, por exemplo, os períodos de floração afetam diretamente a habilidade de produção de flores ou indiretamente os vetores de pólen (VAN SCHAİK C. P.; WRIGHT, 1993).

De maneira geral, três principais fatores ambientais têm sido identificados na literatura: precipitação, fotoperíodo e temperatura (e.g. BORCHERT et al., 2005; LESICA; KITTELSON, 2010; PEÑUELAS et al., 2004). A maioria das espécies arbóreas temperadas e algumas herbáceas perenes florescem em resposta à temperatura (RATHCKE; LACEY, 1985). Baixas temperaturas são fatores limitantes da fenologia em florestas temperadas (LONGMAN; JENIK, 1974) e em florestas tropicais semidecíduas no sudeste do Brasil (MORELLATO, L.P.C. RODRIGUES, R.R. LEITÃOFILHO; JOLY, 1989).

Em florestas tropicais fortemente sazonais, a floração é frequentemente induzida pela precipitação (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974, REICH; BORCHERT, 1984, VAN SCHAİK C. P.; WRIGHT, 1993, MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997). Borchert (1983) registrou que a floração em árvores tropicais ocorre em resposta ao decréscimo do estresse hídrico, o qual pode ser estimulado pela perda de folhas ou pela chuva. Correlações entre fenologia de plantas tropicais e a sazonalidade de

precipitação são comuns (e.g. GROGAN; SCHULZE, 2012; PÉREZ-CAMACHO et al., 2012). A disponibilidade de água tanto é um fator proximal quanto um fator final no controle fenológico de muitas plantas de floresta tropical. Na ausência da limitação por água, as plantas tropicais podem produzir flores nos períodos de maior assimilação de luz (fotoperíodo, insolação e radiação) (VAN SCHAİK C. P.; WRIGHT, 1993). Em florestas Neotropicais, árvores tropicais tendem a concentrar a floração durante o período mais ensolarado do ano, exceto quando precisam prevenir o estresse hídrico (VAN SCHAİK C. P.; WRIGHT, 1993).

Diversos estudos já demonstraram que as plantas também são sensíveis à pequenas mudanças no comprimento do dia, sendo este um dos fatores mais importantes na periodicidade dos ciclos fenológicos das plantas tropicais (e.g. BORCHERT et al., 2005; LONGMAN; JENIK, 1974; MARQUES; OLIVEIRA, 2004; MARQUES; ROPER; SALVALAGGIO, 2004; PAU et al., 2011; RICHARDS, 1996; WRIGHT; VAN SCHAİK, 1994). Isso também já foi demonstrado em áreas de floresta Atlântica (ALVIM; ALVIM, 1978; MORELLATO et al., 2000; RUBIM; NASCIMENTO; MORELLATO, 2010).

Fatores ambientais raramente estimulam o início do amadurecimento da frutificação, uma vez que o início desse processo é determinado principalmente por fatores internos que controlam a taxa de desenvolvimento dos frutos. Por outro lado, os fatores ambientais podem influenciar secundariamente a taxa de amadurecimento por influenciar o metabolismo (RATHCKE; LACEY, 1985), embora pouco tem se estudado sobre essa relação. Condições ambientais externas podem influenciar a deiscência, abscisão e dispersão. A umidade relativa, por exemplo, controla a dispersão de sementes em diversas espécies (VAN DER PIJL, 1982).

O tempo de amadurecimento do fruto deve refletir as condições que influenciam o sucesso de dispersão. Em florestas tropicais sazonais, as espécies dispersas pelo vento amadurecem e dispersam seus frutos próximo ao final da estação seca, quando os ventos alísios são fortes e quando muitas folhas já têm caído (RATHCKE; LACEY, 1985). Esse tempo de dispersão também minimiza o tempo em que as sementes caem e permanecem no chão até germinarem no início da estação chuvosa.

As intrínsecas relações entre as comunidades e as variáveis ambientais têm sido pouco testadas, especialmente nas formações brasileiras. Os estudos são limitados, testando poucas variáveis, e se concentram principalmente nas áreas de floresta Atlântica (ENGEL; MARTINS, 2005; MARQUES; OLIVEIRA, 2004; MORELLATO et

al., 2000; TALORA; MORELLATO, 2000) e Cerrado (BATALHA; MARTINS, 2004; BULHÃO; FIGUEIREDO, 2002). Registramos apenas um trabalho em área de Caatinga, o qual testou as correlações entre os eventos de floração e a precipitação (LIMA et al., 2012) e um em áreas de mangue, o qual testou correlações entre os picos de floração e frutificação com cinco variáveis ambientais (NADIA; MORELLATO; MACHADO, 2012).

Fenologia em florestas tropicais: Floresta Atlântica

As florestas tropicais apresentam elevada diversidade de espécies e taxas de endemismo de forma tão intrigante que os ecólogos sempre se propuseram a compreender e mensurar, de fato, toda essa diversidade. Essa impressionante diversidade levantou a questão sobre quais os mecanismos que permitem a coexistência de espécies e que atuam na organização e montagem dessas comunidades.

A diversidade biológica nas florestas tropicais úmidas é expressada, da mesma forma, na diversidade de seus padrões fenológicos (FOURNIER, 1974; LEITH, 1974; SAKAI, 2001). De acordo com Heideman (1989), a variação e diversidade de recursos em árvores de floresta tropical pode ser atribuída a divergências na fenologia entre diferentes áreas de floresta, devido a maior diferença na composição de espécies arbóreas. Nas florestas tropicais, os eventos tendem a ser sazonais, mesmo em florestas muito úmidas (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; LIMA; RODAL; LINS-E-SILVA, 2008; MORELLATO et al., 2000). Isso implica em dizer que mesmo diversificadas e com pouca restrição climática, as espécies dessas florestas apresentam padrões sazonais.

Diversos estudos em diferentes formações florestais, localizadas em regiões com sazonalidade climática, mostraram que os eventos fenológicos apresentam marcada sazonalidade em resposta às variáveis climáticas que moldam essas regiões (MACHADO; BARROS; SAMPAIO, 1997; MORELLATO et al., 2000; RUBIM; NASCIMENTO; MORELLATO, 2010; STEVENSON et al., 2008; WRIGHT; VAN SCHAİK, 1994). Por outro lado, também já foi mostrado, que a composição de espécies também influencia esses eventos, bem como a disponibilidade de recursos (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; MORELLATO et al., 2000; WRIGHT, 2002). Portanto, as florestas tropicais podem exibir ampla variação dos padrões fenológicos, até mesmo em pequenas escalas geográficas, em função da sazonalidade climática

e da composição de espécies (HEIDEMAN, 1989; MORELLATO; CAMARGO; GRESSLER, 2013).

Os padrões de produção de flor e fruto nas florestas sazonais têm sido correlacionados com a variação anual na precipitação e temperatura e com a presença da estação seca no qual a precipitação é usualmente < 60 mm (FRANKIE; BAKER; OPLER, 1974; MORELLATO, L.P.C. RODRIGUES, R.R. LEITÃO-FILHO; JOLY, 1989; VAN SCHAİK; TERBORGH; WRIGHT, 1993). Nos Neotrópicos sazonais muitas herbáceas e arbustos florescem na estação chuvosa, mas muitas árvores florescem duas vezes, uma na chuvosa e outra na estação seca. Em florestas não sazonais, não há picos de floração e muitas espécies florescem mais do que uma vez ao ano (RATHCKE; LACEY, 1985). Padrões de floração sazonais bem definidos foram observados por Frankie et al. (1974) em árvores de floresta tropical úmida na Costa Rica, com picos de atividade durante os meses mais secos. Esses eventos foram correlacionados principalmente com chuvas sazonais.

Nas áreas de floresta Atlântica, foram realizados estudos, especialmente, nas formações do sudeste (e.g. MORELLATO et al., 2000; STAGGEMEIER; MORELLATO, 2011; TALORA; MORELLATO, 2000), e poucos estudaram outros estratos, além do arbóreo (MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1996). Esses estudos mostraram que a comunidade arbórea da Floresta Atlântica do litoral do sudeste apresenta sazonalidade de floração, com picos durante os meses chuvosos, apesar da baixa sazonalidade climática e da ausência de uma estação seca nessas florestas. A frutificação apresenta picos no período com menor precipitação, enquanto que os frutos carnosos foram ofertados durante todo o ano. Na floresta Atlântica nordestina, os estudos são mais escassos, as primeiras observações foram realizadas na década de 50 por Andrade-Lima (1957), depois nas décadas de 70 e 80 (ALVIM; ALVIM, 1978; MAYO; FEVEREIRO, 1982; MORI; BOOM, 1983), e mais recentemente por Lima et al. (2008) e Cara et al. (2013), estes também incorporaram apenas arbóreas. Nas áreas de Brejo de Altitude, apenas um estudo foi desenvolvido apenas com arbóreas (LOCATELLI; MACHADO, 2004). Diferente dos padrões das formações do sudeste, essas apresentam picos de floração no período seco ou de baixa precipitação e picos de frutificação no final do período seco e/ou início do período chuvoso. Assim, a diversidade da floresta Atlântica também reflete a diversidade de seus padrões fenológicos nas diferentes fitofisionomias.

Brejos de Altitude: origem e fragmentação

No nordeste brasileiro, são encontradas disjunções de florestas úmidas inseridas no domínio semiárido da Caatinga, chamados na literatura brasileira como “brejos de altitude” (ANDRADE-LIMA, 1982). A existência dessas ilhas de floresta, em uma região onde a precipitação média anual varia entre 240-900 mm (IBGE, 1985; LINS, 1989), está associada à ocorrência de planaltos e chapadas entre 500-1.300 m altitude (e.g., Borborema, Chapada do Araripe, Chapada de Ibiapaba), onde as chuvas orográficas garantem níveis de precipitação superiores a 1.200 mm/ano. Dessa forma, propicia-se um ambiente com maior umidade relativa, adequada para o estabelecimento de uma floresta úmida e diferenciada (ANDRADE-LIMA, 1960, 1961)

Consideradas como “áreas de exceção” dentro do domínio do nordeste semiárido (Lins *et.al* 1989), os Brejos são, em sua grande maioria, disjunções de Floresta Estacional Semidecidual Montana (IBGE 1985), um dos tipos vegetacionais que compõem a floresta Atlântica brasileira (VELOSO; RANGEL-FILHO; LIMA, 1991) e que também abrigam plantas com distribuição amazônica e algumas espécies típicas das florestas serranas do sudeste e do sul do Brasil (TABARELLI; SANTOS, 2004).

Na Paraíba, os Brejos de Altitude se localizam dentro da Ecorregião do Planalto da Borborema, apresentando uma flora característica de mata úmida (ANDRADE-LIMA, 1982). Apesar das ligações florísticas com a Mata Atlântica, estes brejos estão dentro da área de domínio da Caatinga e sofrem influência direta desta (VELLOSO et al., 2002). Isso explica a existência de muitas espécies vegetais endêmicas de Caatinga nessas matas serranas, o que pode estar intimamente associado a essa indefinição de fronteiras entre um e outro ecossistema (BARBOSA et al., 2004).

A hipótese mais aceita sobre a origem vegetacional dessas florestas está associada às variações climáticas ocorridas durante o Pleistoceno (últimos 2 milhões - 10.000 anos), as quais permitiram que a Floresta Atlântica penetrasse nos domínios da Caatinga (ANDRADE-LIMA, 1982). Ao retornar a sua distribuição original, após períodos interglaciais, ilhas de floresta Atlântica permaneceram em locais de microclima favorável. Desta forma, este autor considera esses enclaves úmidos como “refúgios atuais” para espécies de floresta Atlântica nordestina dentro dos domínios da Caatinga

Da mesma forma que as demais áreas de floresta Atlântica, a cobertura florestal nativa dos Brejos de Altitude foi gradativamente substituída por monoculturas e pela pecuária (TABARELLI; SANTOS, 2004). Tais atividades têm causado perda e

fragmentação de habitats, extração seletiva de plantas e eliminação de polinizadores e dispersores (SILVA; TABARELLI, 2000). Atualmente, os Brejos nordestinos comportam uma comunidade biológica influenciada pelos efeitos da fragmentação o que os torna como um dos setores mais ameaçados da floresta Atlântica brasileira, não sendo possível estabelecer o quanto a atual condição dos Brejos de Altitude representa da vegetação original (TABARELLI; SANTOS, 2004).

Referências bibliográficas

- ACKERLY, D. D. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. 3, p. 165–184, 2003.
- ALVIM, P. T.; ALVIM, R. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (Eds.). . **Tropical trees as living systems**. New York: Cambridge University Press, 1978. p. 445–464.
- ALVINO, L. D.; ARAUJO, H. F. . DE; MACHADO, I. C. **Fenologia reprodutiva mostra estabilidade temporal da diversidade funcional em floresta úmida**. [s.l.] Universidade Federal de Pernambuco, 2016.
- ALVINO, L. D.; BATALHA, M. A.; MACHADO, I. C. Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta na Caatinga (Capítulo 1). In: **Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de Brejo de Altitude, Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado**. Recife: Programa de Pós- Graduação em Biologia Vegetal, UFPE., 2016. p. 1–28.
- ANDRADE-LIMA, D. Notas para a fenologia da zona da mata de Pernambuco. **Revista de Biologia**, v. 1, n. 2, p. 125–135., 1957.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivo do Instituto de Pesquisas Agrônomicas de Pernambuco**, v. 5, p. 305–341, 1960.
- ANDRADE-LIMA, D. Tipos de floresta de Pernambuco. **Anais da Associação dos Geógrafos Brasileiros**, v. 2, p. 69–85, 1961.
- ANDRADE-LIMA, D. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In: PRANCE, G. T. (Ed.). . **Biological Diversification in the Tropics**. New York: Columbia University Press, 1982. p. 245–254.
- BADY, P. et al. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: The effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 1, p. 159–173, 2005.
- BARBOSA, M. R. V. et al. Diversidade florística da Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba. In: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Eds.). . **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. 1^a. ed. Brasília/DF: Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. : il. ; 23 cm. — (Série Biodiversidade, 9)., 2004. p. 111–122.
- BATALHA, M. A. et al. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant

communities at Emas National Park (Brazil). **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 11, p. 949–956, 2011.

BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 149–161, 2004.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed, 2007.

BENDIX, J. et al. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. **International Journal of Biometeorology**, v. 50, n. 6, p. 370–384, 2006.

BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, v. 15, n. 2, p. 81–89, 1983.

BORCHERT, R. et al. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. **Nature**, v. 433, n. 7026, p. 627–629, 2005.

BOTTA-DUKÁT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 5, p. 533–540, 2005.

BRADLEY, A. V. et al. Relationships between phenology, radiation and precipitation in the Amazon region. **Global Change Biology**, v. 17, n. 6, p. 2245–2260, 2011.

BULHÃO, C. F.; FIGUEIREDO, P. S. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 361–369, 2002.

BURGHARDT, L. T. et al. Modeling the Influence of Genetic and Environmental Variation on the Expression of Plant Life Cycles across Landscapes. **The American Naturalist**, v. 185, n. 2, p. 212–227, 2015.

CARA, P. A. A.; TABARELLI, M.; MACHADO, I. C. Efeito de borda e fenologia reprodutiva de assembléias de árvores em um remanescente de Floresta Atlântica nordestina. In: TABARELLI, M. et al. (Eds.). **Serra Grande: uma floresta de ideias**. Recife: Editora universitária da UFPE, 2013. p. 672.

CARVALHO, G. H. et al. Are fire, soil fertility and toxicity, water availability, plant functional diversity, and litter decomposition related in a Neotropical savanna? **Oecologia**, v. 175, n. 3, p. 923–935, 2014.

CHAPIN III, F. S. Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. **Science**, v. 277, n. 5325, p. 500–504, 1997.

CHAPIN, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 234–42, 2000.

CHAZDON, R. L. et al. Community and Phylogenetic Structure of Reproductive Traits of Woody Species in Wet Tropical Forests COMMUNITY AND PHYLOGENETIC STRUCTURE OF REPRODUCTIVE TRAITS OF WOODY SPECIES IN WET TROPICAL FORESTS. v. 73, n. 3, p. 331–348, 2014.

CIANCIARUSO, M. V. et al. Including intraspecific variability in functional diversity. **Ecology**, v. 90, n. 1, p. 81–89, 2009.

CIANCIARUSO, M. V. et al. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 3, p. 205–216, 2012.

CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A.; PETCHEY, O. L. High loss of plant phylogenetic and functional diversity due to simulated extinctions of pollinators and seed dispersers in a tropical savanna. **Natureza a Conservacao**, v. 11, n. 1, p. 36–42, 2013.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional : novas abordagens para a Ecologia de comunidades Diversidades filogenética e funcional : novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 0–11, 2009.

CLELAND, E. E. et al. Shifting plant phenology in response to global change. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 7, p. 357–365, 2007.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, n. 1, p. 109–126, 2009.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 814–821, 2010.

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

CRAINE, J. M. et al. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. **New Phytologist**, v. 193, n. 3, p. 673–682, 2011.

DAINESE, M.; LEPŠ, J.; DE BELLO, F. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 44–53, 2015.

DANTAS, V. D. L.; BATALHA, M. A.; PAUSAS, J. G. Fire drives functional thresholds on the savanna – forest transition. **Ecology**, v. 94, n. 11, p. 2454–2463, 2013.

DAVIES, S. J. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 662–673, 1998.

DAYAN, T.; SIMBERLOFF, D. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. **Ecology Letters**, v. 8, n. 8, p. 875–894, 2005.

DE BELLO, F. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, v. 36, n. 3, p. 393–402, 2013a.

DE BELLO, F. et al. Which trait dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap? **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 807–819, 2013b.

DIAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 2007.

DÍAZ, S. et al. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (Eds.). . **Terrestrial Ecosystems in a Changing World**. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. p. 81–91.

DIAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, n. 4, p. 463–474, 1997.

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

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 9, n. 1, p. 113–122, 1998.

DUFLOT, R. et al. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. **Acta Oecologica**, v. 56, p. 19–26, 2014.

DUKES, J. S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. **Oecologia**, v.

126, n. 4, p. 563–568, 2001.

ENGEL, V. L.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of Atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. **Tropical Ecology**, v. 46, n. 1, p. 1–16, 2005.

FLYNN, D. F. B. et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology letters**, v. 12, n. 1, p. 22–33, jan. 2009.

FONSECA, C. R.; GANADE, G. Species functional redundancy , random extinctions and the stability of ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 118–125, 2001.

FONTAINE, C. et al. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. **PLoS Biology**, v. 4, n. 1, p. e10129–e10135, 2006.

FORREST, J.; MILLER-RUSHING, A. J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1555, p. 3101–3112, 2010.

FOURNIER, L. A. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. **Turrialba**, v. 24, n. 4, p. 422–423, 1974.

FRANKIE, G.; BAKER, H.; OPLER, P. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands. **The Journal of Ecology**, v. 62, n. 3, p. 881–919, 1974.

GARCIA, L. C. et al. Flower functional trait responses to restoration time. **Applied Vegetation Science**, v. 18, n. 3, p. 402–412, 2015.

GARNIER, E. et al. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.

GARNIER, E. et al. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. **Annals of Botany**, v. 99, n. 5, p. 967–985, 2007.

GASTON, K. J. **Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference**. Oxford, UK: Blackwell Science, 1996.

GIRÃO, L. C. et al. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. **PloS One**, v. 2, n. 9, p. 1–12, jan. 2007.

GROGAN, J.; SCHULZE, M. The Impact of Annual and Seasonal Rainfall Patterns on Growth and Phenology of Emergent Tree Species in Southeastern Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 44, n. 3, p. 331–340, 2012.

HEIDEMAN, P. D. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and

fruiting in a tropical rainforest. **Journal of Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1059–1079, 1989.

HELMUS, M. R. et al. Separating the determinants of phylogenetic community structure. **Ecology Letters**, v. 10, n. 10, p. 917–925, 2007.

HENRY, M.; STEVENS, H.; CARSON, W. P. Phenological Complementarity, Species Diversity, and Ecosystem Function. **Oikos**, v. 92, n. September 2000, p. 291–296, 2009.

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.

HOLDAWAY, R. J.; SPARROW, A. D. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1092–1102, 2006.

HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. July 2004, p. 3–35, 2005.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Populations studies - animal ecology and demography - concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415–427, 1957.

IBGE. **Atlas nacional do Brasil: região Nordeste**. Rio de Janeiro: [s.n.].

INOUYE, D. W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of Montane Wildflowers. **Ecology**, v. 89, n. 2, p. 353–362, 2008.

JOHANSSON, J.; NILSSON, J.-Å.; JONZÉN, N. Phenological change and ecological interactions: an introduction. **Oikos**, v. 124, n. 1, p. 1–3, 2015.

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

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

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

KREBS, C. J. **Ecological methodology**. San Francisco: Benjamin Cummings, 1999.

LAMBRECHT, S. C.; DAWSON, T. E. Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. **Oecologia**, v. 151, n. 4, p. 574–583, 2007.

LAURANCE, W. F. et al. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 3, p. 343–347, 2003.

LAVOREL, S. et al. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology&Evolution**, v. 12, n. 11, p. 474–478, 1997.

LEITH, H. **Phenology and seasonality modeling**. Berlin Heidelberg: Springer, 1974.

LESICA, P.; KITTELSON, P. M. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 9, p. 1013–1017, 2010.

LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, v. 26, n. 5, p. 1605–1616, 2012.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N.; LINS-E-SILVA, A. C. B. Phenology of Tree Species in a Fragment of Atlantic Forest in Pernambuco – Brazil. **Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability**, v. 2, n. 1, p. 68–75, 2008.

LINS, R. . **As áreas de exceção do agreste de Pernambuco**. Recife: [s.n.].

LOCATELLI, E.; MACHADO, I. C. Fenologia das Espécies Arbóreas de uma Mata Serrana (Brejo de Altitude) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. In: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Eds.). . **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. 1^a. ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. : il. ; 23 cm. — (Série Biodiversidade, 9)., 2004. p. 255–284.

LOHBECK, M. et al. Functional diversity changes during tropical forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 2, p. 89–96, 2012.

LOIOLA, P. D. P. et al. Functional diversity of herbaceous species under different fire frequencies in Brazilian savannas. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 10, p. 674–681, 2010.

LONGMAN, K. A.; JENIK, J. **Tropical forest and its environment**. [s.l.] Longman Group United Kingdom, 1974.

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.

LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos**, v. 91, n. 1, p. 3–17, 2000.

MACARTHUR, R. H. **Geographical Ecology: patterns in the distribution of species**. New Jersey: Princeton University Press, 1972.

MACARTHUR, R. H.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377–385, 1967.

MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of Caatinga Species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57–68, 1997.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. 1^a. ed. Oxford, UK: Blackwell Science, 2004.

MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 4, p. 713–723, 2004.

MARQUES, M. C. M.; ROPER, J. J.; SALVALAGGIO, A. P. B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in Southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 173, p. 203–213, 2004.

MASON, N. W. H. et al. Functional richness , functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 1, n. February, p. 112–118, 2005.

MASON, N. W. H. et al. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 788–796, 2011.

MASON, N. W. H. et al. Does complementarity in leaf phenology and inclination promote co-existence in a species-rich meadow? Evidence from functional groups. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 1, p. 94–100, 2013a.

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, 2013b.

MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. Functional Diversity Measures. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3, p. 597–608, 2013.

MASON, W. H. N. et al. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 4, p. 571–578, 2003.

MAYFIELD, M. M. et al. Human-Dominated Plant Communities. **Ecology**, v. 86, n. 9,

p. 2365–2372, 2005.

MAYFIELD, M. M. et al. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 4, p. 423–431, 2010.

MAYO, S. J.; FEVEREIRO, V. P. B. **Mata de Pau Ferro: A pilot study of the Brejo Forest of Paraíba, Brazil**. [s.l.] Royal Botanic Kew Gardens, 1982.

MCKOWN, A. D. et al. Seasonality and phenology alter functional leaf traits. **Oecologia**, v. 172, n. 3, p. 653–665, 2013.

MORELLATO, L.P.C. RODRIGUES, R.R. LEITÃO-FILHO, H. F.; JOLY, C. A. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 12, p. 85–98, 1989.

MORELLATO, L. et al. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811–823, 2000.

MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60–72, 2016.

MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A Review of Plant Phenology in South and Central America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: An Integrative Environmental Science**. [s.l.] Springer New York Dordrecht Heidelberg London, 2013. p. 91–113.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. **Biotropica**, v. 28, p. 180–191, 1996.

MORELLATO, P. C. Fenologia e suas implicações no estudo e monitoramento de mudanças climáticas. In: REGO, G. M.; NEGRELLE, R. R. B.; MORELLATO, P. C. (Eds.). **Fenologia como ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos**. Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007. p. 203–212.

MORI, S. A.; BOOM, B. M. Southern Bahian Moist Forest. **The Botanical Review**, v. 49, n. 2, p. 155–232, 1983.

MOUCHET, M. et al. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. **Oikos**, v. 117, n. February, p. 794–800, 2008.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional**

Ecology, v. 24, n. 4, p. 867–876, 2010.

MOUILLOT, D. et al. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. **Oecologia**, v. 142, n. 3, p. 353–359, 2005.

MOUILLOT, D. et al. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. **PLoS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17476, 2011.

MOUILLOT, D.; DUMAY, O.; TOMASINI, J. A. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 71, n. 3-4, p. 443–456, 2007.

MURCIA, C. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: SCHELHAS, J.; GREENBERG, R. (Eds.). **Forest Patches in Tropical Landscapes**. Washington, DC: Island Press, 1996. p. 19–36.

NADIA, T. D. L.; MORELLATO, L. P. C.; MACHADO, I. C. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotic constraints. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 9, p. 682–692, 2012.

NYSTRÖM, M.; FOLKE, C. Spatial resilience of coral reefs. **Ecosystems**, v. 4, n. 5, p. 406–417, 2001.

PARMESAN, C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. **Global Change Biology**, v. 13, n. 9, p. 1860–1872, 2007.

PAU, S. et al. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. **Global Change Biology**, v. 17, n. 12, p. 3633–3643, 2011.

PAVOINE, S. et al. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 781–793, 2013.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, n. 4, p. 792–812, 2011.

PEÑUELAS, J. et al. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. **New Phytologist**, v. 161, n. 3, p. 837–846, 2004.

PÉREZ-CAMACHO, L. et al. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. **Functional Ecology**, v. 26, n. 3, p. 740–749, 2012.

PETCHEY, O.; HECTOR, A.; GASTON, K. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, v. 85, n. 3, p. 847–857, 2004.

PETCHEY, O. L. et al. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 5, p. 977–985, 2007.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402–411, 2002a.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Extinction and the loss of functional diversity. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 269, n. 1501, p. 1721–7, 2002b.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741–58, jun. 2006.

PETCHEY, O.; O’GORMAN, E.; FLYNN, D. A functional guide to functional diversity measures. In: NAEEM, S. et al. (Eds.). . **Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing**. Oxford, UK: Oxford University Press, 2009. p. 49–59.

PODANI, J.; SCHMERA, D. On dendrogram-based measures of functional diversity. **Oikos**, v. 115, n. 1, p. 179–185, 2006.

PRIEUR-RICHARD, A. H.; LAVOREL, S. Invasions: The perspective of diverse plant communities. **Austral Ecology**, v. 25, n. 1, p. 1–7, 2000.

PUEYO, Y. et al. The role of reproductive plant traits and biotic interactions in the dynamics of semi-arid plant communities. **Theoretical Population Biology**, v. 78, n. 4, p. 289–297, 2010.

RATHCKE, B. J.; JULES, E. S. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. **Current Science**, v. 65, n. 3, p. 273–277, 1993.

RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Patterns of Terrestrial Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1985, p. 179–214, 1985.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 72, n. 1, p. 61–74, 1984.

RICHARDS, P. W. **The tropical rain forest: an ecological study**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. [s.l.] University of Chicago Press, 1993a.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1993b.

RICOTTA, C. A note on functional diversity measures. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 479–486, 2005.

ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, n. 1, p. 156–162, 2002.

RUBIM, P.; NASCIMENTO, H. E. M.; MORELLATO, L. P. C. Variações interanuais na fenologia de uma comunidade arbórea de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 756–762, 2010.

SAKAI, S. Phenological diversity in tropical forests. **Population Ecology**, v. 43, n. 1, p. 77–86, 2001.

SANTOS, B. A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n. 1, p. 249–260, 2008.

SCHLEUTER, D. et al. A user's guide to functional diversity indices. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 469–484, 2010.

SELWYN, M. A.; PARTHASARATHY, N. Reproductive Traits and Phenology of Plants in Tropical Dry Evergreen Forest on the Coromandel Coast of India. **Biodiversity and Conservation**, v. 15, n. 10, p. 3207–3234, 2006.

SHIMATANI, K. On the measurement of species diversity incorporating species differences. **Oikos**, v. 93, n. 1, p. 135–147, 2001.

SHIPLEY, B. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. **Oikos**, v. 119, n. 4, p. 604–609, 2010.

SHURIN, J. B.; SRIVASTAVA, D. S. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. In: HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M. A.; HOLT, R. D. (Eds.). **Metacommunities**. Chicago, IL: University of Chicago Press, 2005. p. 399–417.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72–74, 2000.

SOLOW, A.; POLASKY, S. Measuring biological diversity: discussion. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 1, p. 95–107, 1994.

STAGGEMEIER, V. G.; MORELLATO, L. P. C. Reproductive phenology of coastal plain Atlantic forest vegetation: comparisons from seashore to foothills. **International Journal of Biometeorology**, v. 55, n. 6, p. 843–854, 2011.

STEVENS, R. D. et al. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. **Ecology Letters**, v. 6, n. 12, p. 1099–1108, 2003.

- STEVENSON, P. R. et al. Flowering Patterns in a Seasonal Tropical Lowland Forest in Western Amazonia. **Biotropica**, v. 40, n. 5, p. 559–567, 2008.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2161–2170, 2009.
- TABARELLI, M. et al. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, n. 6, p. 1654–1663, 2010.
- TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. M. Uma Breve Descrição Sobre a História Natural dos Brejos Nordestinos. In: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Eds.). **. Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. : il. ; 23 cm. — (Série Biodiversidade, 9)., 2004. p. 17–24.
- TALORA, D. C.; MORELLATO, P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 13–26, 2000.
- TILMAN, D. et al. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. **Science**, v. 277, n. August, p. 1300–1302, 1997.
- TILMAN, D. **Functional diversity** *Encyclopedia of Biodiversity*, 2001. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0104-59702009000300009&lng=pt&nrm=iso&tlng=pt>
- TOFTS, R.; SILVERTOWN, J. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. **Proc .R. Soc. Lond. B**, v. 267, n. November 1999, p. 363–369, 2000.
- TREMLOVÁ, K.; MÜNZBERGOVÁ, Z. Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. **Ecology**, v. 88, n. 4, p. 965–977, 2007.
- VAN DER PIJL, L. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. New York: Springer, 1982.
- VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primery consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, n. 1993, p. 353–377, 1993.
- VELLOSO, A. L. et al. **Ecorregião Planalto da Borborema. In Ecorregiões Propostas Para o Bioma Caatinga**. Recife: Flamar Gráfica E Editora, 2002.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da**

vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

VILLÉGER, S. et al. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America**, v. 20, n. 6, p. 1512–1522, 2010.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensionale functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, 2008.

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

VISSER, M. E.; BOTH, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 272, p. 2561–2569, 2005.

WALKER, B.; KINZIG, A.; LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, v. 2, n. 2, p. 95–113, 1999.

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

WEIHER, E.; CLARKE, P.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, of plant species the coexistence. **Oikos**, v. 81, n. 2, p. 309–322, 1998.

WEIHER, E.; KEDDY, P. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats.** Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old pattern. **Oikos**, v. 74, n. 1, p. 159–164, 1995.

WILCOCK, C.; NEILAND, R. Pollination failure in plants: Why it happens and when it matters. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 6, p. 270–277, 2002.

WRIGHT, J. S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1–14, 2002.

WRIGHT, S. J.; VAN SCHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. **The American Naturalist**, v. 143, n. 1, p. 192–199, 1994.

CAPÍTULO 1

Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta úmida na Caatinga

Artigo a ser submetido à Journal of Vegetation Science

Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta úmida na Caatinga

Lenyneves D. Alvino¹, Marco A. Batalha² & Isabel C. Machado³

¹ Department of Biological Sciences, Agrarian Science Center, Federal University of Paraíba, Areia, 58397-000, Brazil.

² Department of Botany, Federal University of São Carlos, PO Box 676, São Carlos, 13565-905, Brazil.

³ Department of Botany, Federal University of Pernambuco, Recife, 50670-901, Brazil.

Autor para correspondência: lenyneves@cca.ufpb.br

RESUMO

Questões: As variáveis ambientais podem atuar como filtros e, conseqüentemente, influenciar a riqueza de espécies e a diversidade funcional nas comunidades. Postulamos que as variáveis abióticas e as condições antrópicas podem atuar como filtros e direcionar os valores das diversidades, taxonômica e funcional, em escala local.

Localização: Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Nordeste, Brasil.

Métodos: Calculamos a diversidade taxonômica utilizando o índice de Shannon e a diversidade funcional utilizando um índice baseado em dendrogramas e a partir de 18 atributos funcionais da reprodução de plantas. Testamos através de regressões múltiplas, a variação desses índices de diversidade em função das seguintes variáveis: fertilidade do solo, altitude, inclinação e distância da paisagem perturbada. Escolhemos o melhor modelo através do Critério de Informação de Akaike (AIC). Também calculamos o Community Weighted Mean (CWM) dos atributos funcionais para identificar quais atributos direcionaram a resposta da diversidade funcional às variáveis ambientais selecionadas como melhor modelo.

Resultados: Ambos os índices variaram significativamente, mas apenas em relação à inclinação do terreno, aumentando das áreas mais para as áreas menos inclinadas. Os atributos florais e de polinização influenciaram significativamente a resposta da diversidade funcional à inclinação do terreno. A correlação significativa e positiva entre os dois índices de diversidade sugere que as espécies que ali ocorrem tendem a ser complementares.

Conclusões: Concluímos que as variações microtopográficas geraram a inclinação como filtro, de forma que, na comunidade estudada, os processos baseados na filtragem ambiental predominaram nos locais mais íngremes, levando a redução da diversidade funcional, e outros processos baseados em nichos, parecem predominar nos locais mais planos, permitindo maior diversidade funcional nessas áreas.

Palavras-chave: atributos funcionais reprodutivos; escala local; fertilidade do solo; filtragem ambiental; filtro ambiental; floresta atlântica; inclinação; processos de nicho; variáveis ambientais.

Nomenclatura: APG (2009)

INTRODUÇÃO

As variáveis ambientais podem atuar como filtros em diferentes escalas, selecionando progressivamente, a partir do banco regional de espécies, aquelas melhor adaptadas às condições locais (Weiher & Keddy 1995). Dessa forma, as variáveis do ambiente podem influenciar a riqueza, a distribuição e a abundância das espécies, bem como o número de atributos funcionais e os valores de diversidade taxonômica e funcional (por exemplo, Díaz et al. 1998; Garnier et al. 2007; Cornwell & Ackerly 2010; de Bello et al. 2013; Dufлот et al. 2014; Dainese et al. 2015).

A ideia de que os filtros ambientais estructurem as assembleias apenas em escalas regionais, uma vez que, em escalas locais, as características abióticas são mais homogêneas, já foi amplamente difundida (Wiens 1989). No entanto, existe um consenso crescente de que as comunidades são resultado desses processos em ambas as escalas (Shurin & Srivastava 2005; de Bello et al. 2013). Diversos estudos têm corroborado essa ideia (por exemplo, Cornwell & Ackerly 2009; de Bello et al. 2013; Dainese et al. 2015), demonstrando que a filtragem ambiental influencia a riqueza, distribuição e abundância das espécies, bem como os atributos funcionais e os valores de diversidade taxonômica e funcional em diferentes processos, escalas e comunidades. Em escalas locais, além das perturbações naturais e antrópicas (Mayfield et al. 2010), as variáveis de ordem edáfica, como por exemplo, fertilidade de solo, textura e disponibilidade de água, bem como sua variação entre áreas relativamente próximas, por exemplo, ao longo de uma encosta, de um gradiente altitudinal e relevo, promovem um ambiente heterogêneo, atuam como filtros de espécies e, portanto, estão fortemente envolvidas na riqueza de espécies (Oliveira-Filho et al. 1997; Martins et al. 2003; Tews et al. 2004; Tamme et al. 2010; Stein et al. 2014) e na composição de atributos funcionais nas comunidades (Batalha et al. 2011; Carvalho et al. 2014; Dufлот et al. 2014).

A composição dos atributos funcionais em uma comunidade é frequentemente influenciada por diferentes fatores ambientais e não somente por eventos estocásticos e de dispersão (Petchey et al. 2007). Estudos têm mostrado que a resposta das espécies aos filtros é controlada por seus atributos funcionais (Díaz et al. 1998; Garnier et al. 2007; Cornwell & Ackerly 2010; de Bello et al. 2013; Dainese

et al. 2015), os quais estão fortemente associados aos processos ecológicos (Tilman 2001; Díaz & Cabido 2001). Por exemplo, atributos funcionais associados aos processos de dispersão, de polinização e fenológicos são significativamente afetados pelos filtros ambientais (Díaz et al. 1998; Lambrecht & Dawson 2007; Craine et al. 2011; Duflot et al. 2014; Dainese et al. 2015). Mudanças no ambiente por ações antrópicas também têm sido relatadas como fatores que selecionam as espécies e influenciam a riqueza de espécies, os atributos funcionais e a diversidade funcional (Girão et al. 2007; Tremlová & Münzbergová 2007; Lopes et al. 2009; Tabarelli et al. 2010; Mayfield et al. 2010; Garcia et al. 2015).

Embora os atributos reprodutivos ou de regeneração tenham o potencial de informar sobre processos de manutenção e regeneração natural das comunidades vegetais (Diaz et al. 1997), e apresentar forte relação com o meio abiótico (Johansson et al. 2015), estudos sobre a filtragem desses atributos, ainda são escassos ou levam em consideração um pequeno número de atributos. A diversidade funcional de sistemas de polinização é crucial para a sustentabilidade dos ecossistemas (Fontaine et al. 2006). O modo de polinização, por exemplo, já foi corroborado como um dos atributos que mostrou maior número de diferenças entre os diferentes gradientes e o banco regional de espécies (Díaz et al. 1998), bem como entre áreas fragmentadas (Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009; Tabarelli et al. 2010) – ou seja, esse é um atributo sensível às mudanças ambientais e antrópicas, mas que poucos autores têm testado.

Considerando a filtragem ambiental sobre a estrutura das comunidades locais, postulamos que a diversidade funcional, calculada a partir dos atributos reprodutivos, varia em função das variáveis ambientais que atuam como eventuais filtros. Postulamos que a diversidade funcional diminua nas áreas mais elevadas, mais inclinadas, com solos menos férteis e mais próximas à paisagem perturbada, onde condições menos favoráveis limitariam o estabelecimento de algumas espécies, promovendo a agregação fenotípica de espécies e, conseqüentemente, a baixa diversidade funcional. Considerando também a elevada riqueza de espécies da Floresta Atlântica, e que a ocorrência da diversidade de atributos resulta em uma relação linear e estreita entre a diversidade funcional e o número de espécies na comunidade (Petchey & Gaston 2002), também postulamos que a diversidade taxonômica, em uma área de floresta úmida, responderá à filtragem ambiental do

mesmo modo que a diversidade funcional calculada através de atributos reprodutivos.

MÉTODOS

Área de estudo

Desenvolvemos nosso estudo em uma fisionomia da floresta atlântica reconhecida na literatura brasileira como brejo de altitude. Essas áreas são enclaves de floresta atlântica inseridos no domínio de uma vegetação seca, denominada caatinga (Andrade-Lima 1982). Essa configuração permite a coexistência de espécies de ambos os tipos vegetacionais, caracterizando essas áreas com peculiaridades florísticas e fisionômicas (Veloso et al. 1991).

O Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, localizado no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (6°58'12" S, 35°42'15" W), Brasil (Fig. 1), apresenta peculiaridades físicas, edáficas e florísticas, não apenas por ser uma floresta de brejo de altitude, mas também em função da sua localização geográfica, inserido ecorregião do Planalto da Borborema, que propicia diferentes microambientes em toda a sua extensão. Seguindo a classificação de Veloso et al. (1991), a área de estudo tem predominância de floresta ombrófila aberta. O fragmento encontra-se a 650 m de altitude, com temperatura média anual de 22.0 °C, umidade relativa em torno de 85% e precipitação anual total em torno de 1400 mm. O clima é úmido e os solos são profundos e medianamente férteis. Apresenta uma topografia acidentada, configurando-se com um relevo rico em vales, encostas abruptas e morros escarpados, podendo alcançar desníveis superiores a 100 m (Mayo & Fevereiro 1982) e formações de corpos d'água, com uma vegetação ciliar bem característica. Com 609.30 ha, o Parque Estadual Mata do Pau-Ferro abriga a floresta de brejo de altitude mais representativa do estado da Paraíba (Barbosa et al. 2004). A área foi transformada em Parque Estadual pelo governo em 1992, mas, antes disso, o fragmento sofreu forte pressão antrópica, principalmente nas áreas de matas ciliares, as quais foram desmatadas para dar lugar a monoculturas e a criação de animais. Essas áreas, atualmente, estão abandonadas, formando capoeiras em diferentes estádios sucessionais.

Amostragem de campo

Estabelecemos 30 parcelas de 10 m x 10 m, totalizando 3000 m², distribuídas aleatoriamente por toda a área (Fig. 1) com o auxílio de um sistema de posicionamento global para a localização das coordenadas. Para cada parcela, registramos quatro variáveis ambientais: altitude, inclinação, distância da parcela à paisagem perturbada e fertilidade do solo. Registramos a altitude para cada parcela utilizando barômetro com altímetro digital; para a inclinação, utilizamos inclinômetro digital; e para medirmos a distância da parcela à paisagem perturbada, utilizamos um sistema de posicionamento global. Coletamos amostras de solo, recolhendo cinco subamostras com 10 cm de diâmetro e 25 cm de profundidade do solo, uma de cada extremidade da parcela e uma central. Misturamos as subamostras e retiramos desse montante uma amostra de 500 g (Silva 2009; Embrapa 2011)

Mensalmente e durante dois anos, realizamos o levantamento dos dados e a coleta de amostras botânicas. Amostramos os indivíduos adultos dos componentes arbóreo, arbustivo, herbáceo, trepadeiro e epifítico presentes nas parcelas. Conservamos as amostras ($N \geq 10$) de flores e frutos carnosos em etanol 70% ou FAA 75%, ou ambos, de acordo com a necessidade; e os frutos secos, a temperatura ambiente.

Registramos, para cada espécie, os atributos e recursos florais e de frutos, bem como a medida de peso fresco dos frutos.

Análises em laboratório

Realizamos as análises de química e fertilidade das amostras de solo análise no Laboratório de Solos do Departamento de Solos da Universidade Federal da Paraíba. Utilizamos como descritor para determinar a fertilidade, o valor de saturação de bases ($V\%$), recomendado pela Sociedade Brasileira de Ciência do Solo (SBCS), para classificar a fertilidade dos solos em: solos eutróficos, com alta fertilidade ($V > 50\%$) e solos distróficos com média à baixa fertilidade ($V \leq 50\%$), dada pela seguinte fórmula:

$$V (\%) = 100 \times S / T$$

Onde:

$S = Ca^{++} + Mg^{++} + K^+ + Na^+$ – Soma de cátions trocáveis (cmol_d/kg)

$T = S + (H^+ + Al^{+++})$ – Capacidade de troca catiônica (cmol_d/kg).

Para mais detalhes, ver Silva (2009) e Embrapa (2011).

Realizamos a morfometria de flores, frutos e sementes, utilizando paquímetro digital para grandes estruturas e estereomicroscópio com ocular micrométrica para pequenas estruturas. Classificamos as variáveis categóricas a partir das análises das amostras e de bibliografia especializada. Seleccionamos 18 atributos reprodutivos (Tabela 1), considerados importantes por influenciar a estrutura e o funcionamento das comunidades (Díaz & Cabido 1997; Cornelissen et al. 2003; Mayfield et al. 2005; Fontaine et al. 2006).

Coletamos ramos férteis para identificação das espécies e confecção de exsiccatas, as quais foram depositadas no Herbário Jaime Coelho de Moraes da Universidade Federal da Paraíba, com réplicas no Herbário Geraldo Mariz da Universidade Federal de Pernambuco, como espécimes-testemunho.

Análises estatísticas

Escolhemos o índice Functional Diversity (FD, Petchey & Gaston 2002, 2006) para calcular a diversidade funcional. Esse índice é capaz de medir a extensão da complementariedade dos valores dos atributos funcionais entre espécies, não viola os critérios da taxa de monotonicidade e tem um elevado poder para detectar as regras de montagem, como similaridade limitante e filtragem ambiental, principalmente para comunidades com mais de 30 espécies (Petchey & Gaston 2002, 2006; Mouchet et al. 2010).

Inicialmente testamos se os atributos contínuos apresentavam forte correlação entre si, para evitar a inclusão de atributos redundantes na análise (Petchey & Gaston 2002). Calculamos o índice FD através das seguintes etapas: (1) construímos uma matriz com espécies nas linhas, os atributos funcionais nas colunas e as médias dos valores dos atributos nas entradas; (2) depois de padronizarmos os valores contínuos da matriz de atributos funcionais para média igual a zero e variância igual a um, convertimos a matriz de atributos funcionais em uma matriz de distância pelo método de Gower (Legendre & Legendre 1998), uma vez que os dados incluíam variáveis contínuas e categóricas; (3) para construir o dendrograma, realizamos o agrupamento da matriz de distância pela média de grupos (UPGMA) como sugerido por Petchey & Gaston (2007); (4) calculamos o comprimento total dos ramos do dendrograma necessários para conectar todas as espécies de uma dada parcela para inferir o valor da diversidade funcional. Para realizar o cálculo da FD, utilizamos os pacotes 'FD', 'cluster' e 'vegan'. Para testar se

o dendrograma correspondia à matriz de distância apropriadamente, calculamos o coeficiente de correlação cofenética (Petchey & Gaston 2002, 2006).

Para testar se as variáveis ambientais atuavam como preditoras da diversidade funcional, realizamos análises de regressão linear múltipla (Jongman et al. 1995) dos valores do índice FD (variável-resposta) em função da altitude, inclinação, fertilidade do solo e distância à paisagem perturbada. O melhor modelo entre as variáveis ambientais, foi selecionado usando o Critério de Informação de Akaike (AIC, do inglês “Akaike’s Information Criterion”, Johnson & Omland 2004).

Afim de identificar quais atributos reprodutivos influenciaram na resposta da diversidade funcional às variáveis ambientais, calculamos os valores de CWM (“Community Weighted Mean”, Diaz et al. 2007; Lavorel et al. 2007) para cada atributo, e em seguida, realizamos análises de regressões múltiplas entre o CWM de cada atributo e as variáveis ambientais selecionadas anteriormente como melhores modelos.

Calculamos a diversidade taxonômica utilizando o índice de Shannon (H') para cada unidade amostral. Para verificar se havia correlação entre os índices de diversidade funcional (FD) e diversidade taxonômica (H'), utilizamos o teste de Spearman (Zar 2010) após testada a normalidade. Em seguida, testamos se as variáveis ambientais também atuavam como preditoras da diversidade taxonômica e, para isso, realizamos novas análises de regressão linear múltipla (Jongman et al. 1995), utilizando os valores do índice de diversidade taxonômica em função das mesmas variáveis ambientais.

Realizamos todas as análises no ambiente computacional R (version 3.2.1; R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>).

RESULTADOS

Amostramos 2197 indivíduos pertencentes a 110 espécies em 47 famílias (Tabela S1 em Apêndice S1). Os maiores números de espécies foram apresentados por Fabaceae (14 espécies), Rubiaceae (nove espécies), Bignoniaceae (sete espécies) e Myrtaceae (sete espécies). As mais abundantes foram *Erythroxylum simonis* (524 indivíduos), *E. paufferense* (145 indivíduos), *Margaritopsis chaenotricha* (139 indivíduos) e *Thyrsodium spruceanum* (109 indivíduos),

pertencentes às famílias Erythroxylaceae, Rubiaceae e Sapindaceae, respectivamente.

A comunidade apresentou elevada riqueza de atributos reprodutivos nas diferentes categorias, com a predominância de espécies hermafroditas (73.6 %), com flores do tipo disco/taça (37.2 %), oferecendo néctar como recurso floral (69.0 %), frutos com polpa como recurso (58.1 %), modo de polinização por abelhas (62.7 %) e modo de dispersão por animais (63.6 %).

As variáveis ambientais apresentaram as seguintes amplitudes: (1) fertilidade do solo (5.9% - 59.7%), (2) inclinação (1.4° - 33°), (3) altitude (502 m - 644 m) e (4) distância da paisagem perturbada (31.7 m - 600 m). Uma vez que as variáveis contínuas apresentadas na Tabela 1 não apresentaram forte correlação entre si, utilizamos todas nas análises. A correlação cofenética das parcelas foi de 0.84 ± 0.06 (média \pm desvio-padrão), indicando que as estruturas das matrizes de distância foram preservadas nos dendrogramas.

A diversidade funcional, calculada a partir de atributos reprodutivos, variou significativamente, mas apenas o coeficiente parcial da inclinação foi significativamente diferente de zero, aumentando das áreas mais para as menos inclinadas (Tabela 2, Fig. 2). Uma vez que, a diversidade funcional respondeu apenas à inclinação, não houve a necessidade de testar quais variáveis ambientais representavam o melhor modelo.

Registramos a correlação significativa e positiva ($r = 0.91$, $P < 0.0001$) entre os dois índices de diversidade, taxonômica e funcional e, portanto, o comportamento do índice de diversidade taxonômica foi semelhante, ou seja, variou significativamente apenas para o coeficiente parcial da inclinação, aumentando das áreas mais para as áreas menos inclinadas (Tabela 2, Fig. 2).

Dentre os atributos reprodutivos, aqueles associados aos atributos florais e de polinização foram os principais responsáveis pela resposta da diversidade funcional reprodutiva à inclinação do terreno (Tabelas 3, 4). Observamos nas áreas mais inclinadas, a agregação fenotípica de espécies com flores com tipo disco/taça, recurso néctar, heterostílicas e sistema de polinização por abelhas (Fig. 3). Por outro lado, nas áreas mais planas, observamos maior número de espécies com diferentes atributos (Fig. 4). Por exemplo, registramos desde espécies monoicas, com atributos mais especializados, com flores do tipo estandarte, funil/campânula, tubo/trombeta e com modo de polinização por mariposas e borboletas, até espécies hermafroditas e

com atributos mais generalistas, como flores com néctar e polinizadas por abelhas e diversos pequenos insetos.

DISCUSSÃO

Os diferentes níveis de inclinação, resultantes das variações microtopográficas, atuaram na filtragem de espécies e influenciaram os valores das diversidades taxonômica e funcional. A redução desses índices de diversidades nas áreas mais inclinadas, têm duas implicações: pelo índice de diversidade taxonômica, que há um decréscimo do número de espécies, ou seja, uma relação negativa desse filtro com a riqueza de espécies; e, pelo índice de diversidade funcional, que a inclinação proporcionou a agregação fenotípica de espécies com os mesmos atributos reprodutivos, ou seja, gerou a redundância funcional nessas áreas. A concentração de determinados atributos funcionais, como flores do tipo disco/taça, recurso néctar, heterostílicas e sistema de polinização por abelhas nas áreas mais inclinadas se deve, provavelmente, a predominância de espécies e indivíduos de Erythroxylaceae nessas áreas, os quais possuem esses atributos. De fato, estudos têm mostrado que as variações microtopográficas no relevo são capazes de afetar padrões florísticos e de diversidade nas comunidades, uma vez que, em escalas locais, essas variações geram um dos filtros que mais influencia a heterogeneidade ambiental, a inclinação, que promove diferentes situações de umidade e fertilidade do solo nos diferentes micro-habitats de uma floresta situada sobre terrenos acidentados ou montanhosos (Oliveira-Filho et al. 1997; Cielo-Filho et al. 2007). Outros estudos têm mostrado que, gradientes microtopográficos em florestas tropicais tendem a ser particionados por um pequeno número de grupos (Wright 2002; Valencia et al. 2004) com muitas espécies generalistas através do gradiente (Kraft & Ackerly 2010).

A relação negativa da inclinação do terreno com a diversidade na floresta estudada também pode estar associada à algumas características da Floresta Atlântica, como por exemplo, a predominância de espécies arbóreas, formando um contínuo de floresta, que limita a entrada de luz, e os solos rasos, úmidos e cobertos por serrapilheira (Veloso et al. 1991; Ivanauskas & Assis 2012), tornam os locais com elevada inclinação mais instáveis e um menor número de espécies vegetais consegue se estabelecer. Por outro lado, a resposta da diversidade funcional à inclinação nem sempre é negativa. Por exemplo, em áreas dominadas por pradarias,

há uma relação positiva entre a inclinação e a diversidade funcional devido à diminuição da similaridade fenotípica entre as espécies herbáceas e subarbustivas coexistentes nas áreas mais inclinadas (de Bello et al. 2013). Em tais pradarias, em áreas mais planas, há exclusão de espécies arbustivas tolerantes a estresses por espécies herbáceas mais competitivas (de Bello et al. 2013). Em áreas de cerrado no Parque Nacional das Emas, a inclinação do terreno tem uma relação positiva com a diversidade funcional, uma vez que, em áreas mais inclinadas, o lençol freático menos profundo permite o estabelecimento não só de arbustos e árvores, mas também de ervas e subarbustos (Carvalho et al. 2014). Considerando esses exemplos, podemos sugerir que a relação da inclinação com a diversidade funcional depende da fisionomia e do tipo de vegetação.

Com relação as demais variáveis ambientais, observamos que a área de estudo apresentou predominância de solos medianamente férteis em praticamente toda a sua extensão, o que implica que os nutrientes não são filtros ambientais limitantes. Em solos mais pobres, é possível haver agregação fenotípica e, portanto, diminuição da diversidade funcional e, em solos mais ricos, dispersão fenotípica e, portanto, aumento da diversidade funcional (Carvalho et al. 2014), mas esse não foi o caso da área estudada. As diferenças na altitude entre as unidades amostrais da área de estudo também não foram suficientemente grandes para influenciar a diversidade funcional. Em escalas maiores, quando as diferenças na altitude também são maiores, pode haver uma relação negativa dessa variável com a diversidade funcional à medida que as condições ambientais ficam mais restritivas (de Bello et al. 2013; Dainese et al. 2015). Vale destacar que nem mesmo as unidades amostrais mais distantes (com 600 m) da paisagem perturbada apresentaram valores de diversidade funcional, significativamente maiores, do que aquelas mais próximas. Portanto, nossos dados oferecem evidências empíricas de que a fragmentação sofrida pela área durante décadas pode ter provocado a homogeneização dos atributos reprodutivos, de modo que esse processo já não está mais influenciando a diversidade funcional baseada nos atributos reprodutivos. Estudos já mostraram a homogeneização dos atributos reprodutivos de arbóreas em florestas de terras baixas na floresta Atlântica (Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009; Tabarelli et al. 2010). Por exemplo, Girão et al. (2007), registraram diferenças significativas de atributos reprodutivos entre as unidades amostrais de fragmentos e interiores de

floresta, como a perda de sistemas de polinização por aves, moscas e mamíferos não voadores e a redução da diversidade funcional nos fragmentos.

Considerando esse contexto e que a agregação fenotípica pode resultar de outros processos além da filtragem ambiental, incluindo interações planta-polinizador e facilitação (Cavender-Bares et al. 2009), podemos postular que a composição atual dessa comunidade deva ser moldada, principalmente, por processos como exclusão competitiva e facilitação nos locais mais planos e pela filtragem ambiental nos locais mais íngremes. Em outras áreas de floresta úmida, com padrões definidos pela filtragem ambiental por meio da variação topográfica e de nutrientes do solo, também há evidências de processos baseados em nichos (Kraft et al. 2008). Alguns autores como (Kraft et al. 2015), chamaram a atenção para o fato de que, ambos os fatores, abióticos e bióticos, interagem dinamicamente direcionando os padrões de comunidades e não podem ser separados dentro de efeitos independentes ou que ocorrem em sequência.

A maioria dos estudos testando a filtragem ambiental sobre os atributos vegetais envolve essencialmente os atributos funcionais morfológicos ou fisiológicos de estruturas vegetativas (tais como Batalha et al. 2011; de Bello et al. 2013). Nesse estudo, utilizamos os atributos funcionais envolvidos nas fases de polinização e dispersão das plantas e buscamos contemplar a diversidade e complexidade que as estruturas reprodutivas apresentam através da escolha de atributos contínuos e categóricos. Apesar do potencial de informar sobre processos de manutenção, como polinização e dispersão, estabilidade, regeneração natural e dispersão das comunidades vegetais (Díaz & Cabido 1997), bem como apresentarem forte ligação com os fatores abióticos e bióticos (Johansson et al. 2015), o número de estudos com atributos reprodutivos ainda é pequeno. Estudando a filtragem dos atributos funcionais em gradientes de pradarias a paisagens serranas e xerofíticas, Díaz et al. (1998) argumentam que os atributos vegetativos são mais filtrados do que os atributos reprodutivos ou de regeneração, alegando que diferenças entre os gradientes e o banco regional de espécies são menos consistentes para atributos de reprodução do que para atributos vegetativos, embora as diferenças entre esses tipos de atributos não tenham sido significativas. Além disso, já foi observado que os atributos reprodutivos são muito mais suscetíveis aos filtros antrópicos (Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009; Tabarelli et al. 2010), uma vez que diversos serviços ecológicos, como polinização e dispersão, representados por esses atributos, são

muito mais sensíveis às perturbações, refletindo diretamente na disponibilidade de recursos e na regeneração natural das populações (Rathcke & Jules 1993; Wilcock & Neiland 2002). Assim, uma vez que os atributos funcionais reprodutivos estão relacionados a etapas cruciais do desenvolvimento das plantas, recolonização após perturbações e migrações entre paisagens (Díaz & Cabido 1997), esses também devem ser considerados nos estudos que busquem entender os processos ecológicos que regulam as comunidades.

A correlação positiva entre os dois índices de diversidade, taxonômica e funcional, mostrou que, nesse caso, a diversidade taxonômica respondeu à filtragem ambiental do mesmo modo que a diversidade funcional. Existe uma ampla discussão sobre as relações entre diversidade funcional, riqueza e abundância de espécies. Alguns autores têm sugerido que a riqueza de espécies pode ser limitada pelo banco regional de espécies, enquanto que a diversidade funcional seja limitada pelas condições locais que determinam a disponibilidade de nichos (Schmid et al. 2002). Por outro lado, outros autores argumentam que as relações entre diversidade funcional, funcionamento da comunidade e o número de espécies dependem da distribuição do número e da abundância de espécies generalistas ou especialistas e da composição da comunidade, determinando a extensão da redundância na contribuição das espécies para a diversidade funcional (Díaz & Cabido 2001; Rosenfeld 2002).

Em nosso estudo, a diversidade funcional apresentou forte correlação com a diversidade taxonômica, sugerindo que as espécies que ali ocorrem tendem a ser complementares. Alguns autores já mostraram que quando a diversidade funcional aumenta proporcionalmente com o número de espécies, isso indica que há complementaridade entre as espécies e, quando a diversidade funcional aumenta a uma taxa menor do que o número de espécies, isso indica que há redundância entre elas (Mouillot et al. 2007). Em um gradiente de pradarias a remanescentes de florestas, de Bello et al. (2013) registraram que a diversidade de espécies e a diversidade funcional variam de forma similar aos filtros ambientais em escalas regionais, mas de forma independente em escalas locais, diferente do que registramos em escala local. Ainda que alguns autores indiquem que as diversidades taxonômica e funcional representem aspectos independentes da estrutura da comunidade (por exemplo, Pavoine & Bonsall 2011; Pavoine et al. 2013), outros (por exemplo, de Bello et al. 2013; Dainese et al. 2015) sugerem que,

em diferentes escalas, essas medidas de diversidades podem estar correlacionadas ou não em suas respostas às variáveis ambientais.

A correlação positiva da diversidade funcional com a riqueza de espécies já foi constatada em experimentos com comunidades controladas (Tilman et al. 1997; Tilman 2001), no entanto, a relação entre diversidade funcional e riqueza e abundância de espécies ainda precisa ser testada em diferentes ecossistemas naturais. Estudos têm mostrado que essa relação pode ser afetada por diferentes fatores, intrínsecos as comunidades, como o banco local de espécies, o nível de redundância funcional, processos de filtragem, sobreposição de nicho, variação intraespecífica e número de atributos funcionais e suas propriedades (Díaz & Cabido 2001; Petchey & Gaston 2002; Mayfield et al. 2005, 2010; Cadotte et al. 2011; Song et al. 2014). Por exemplo, Mayfield et al. (2005) encontrou que a relação entre a diversidade funcional e a riqueza de espécies variou significativamente entre habitats florestais e não florestais, enquanto que Flynn et al. (2009), registrou que a diversidade funcional e a riqueza de espécies não variaram significativamente em paisagens com diferentes intensidades de uso. O fato é que essas relações entre as diferentes medidas de diversidade ainda precisam ser melhor investigadas em todas as suas possibilidades.

Através desse estudo, observamos como a diversidade funcional e os atributos funcionais reprodutivos, podem responder aos filtros abióticos em escala local de floresta tropical úmida. As variações microtopográficas geraram diferentes condições ambientais que direcionaram os valores de diversidade funcional e taxonômica nessa comunidade. A agregação fenotípica de espécies com atributos reprodutivos semelhantes nas áreas mais inclinadas levou a redundância funcional nessas áreas. A correlação positiva entre diversidade funcional e a diversidade taxonômica indica que deve haver complementariedade de nichos nas áreas mais planas nessa comunidade, uma vez que o processo de filtragem ambiental atua nas áreas mais inclinadas.

Incorporar os efeitos das variáveis abióticas como eventuais filtros ambientais e compreender as relações desses filtros com os atributos funcionais e as diferentes medidas de diversidade, nas pesquisas de funcionamento da biodiversidade em comunidades naturais, é uma etapa importante para a compreensão dos fatores que contribuem para a composição e o funcionamento das comunidades, um dos maiores desafios da ecologia de comunidades.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida à Araújo, L.D.A. e de Produtividade em Pesquisa à Batalha, M.A. e Machado, I.C.; a Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e a Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo apoio concedido para a realização das atividades. Ao professor Dr. Leonardo P. Félix/CCA/UFPB pela ajuda na identificação das espécies. Aos alunos de graduação Thamiris Melo da Silva, Ramon da Silva Santos e Nilton Ramalho de Moraes Barreto; e a Marksralison Araújo de Oliveira pela ajuda nas atividades em campo.

REFERÊNCIAS

- Andrade-Lima, D. 1982. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In PRANCE, G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics.*, pp. 245–254. Columbia University Press, New York.
- APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Barbosa, M.R.V., Agra, M.F., Sampaio, E.V.S.B., Cunha, J.P., & Andrade, L.A. 2004. Diversidade florística da Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba. In Porto, K.C., Cabral, J.J.P., & Tabarelli, M. (eds.), *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*, pp. 111–122. Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. : il. ; 23 cm. — (Série Biodiversidade, 9)., Brasília/DF.
- Batalha, M.A., Silva, I.A., Cianciaruso, M.V., França, H., & de Carvalho, G.H. 2011. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 949–956.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F., & Thuiller, W. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36: 393–402.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. 2011. Beyond species: Functional

- diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087.
- Carvalho, G.H., Batalha, M.A., Silva, I.A., Cianciaruso, M.V., & Petchey, O.L. 2014. Are fire, soil fertility and toxicity, water availability, plant functional diversity, and litter decomposition related in a Neotropical savanna? *Oecologia* 175: 923–935.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., & Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M.A., & Martins, F.R. 2007. Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. *Plant Ecology* 190: 189–203.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G. a, Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology* 98: 814–821.
- Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Gene Towne, E., & Kembel, S.W. 2011. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist* 193: 673–682.
- Dainese, M., Lepš, J., & de Bello, F. 2015. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 44–53.
- Díaz, S., & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463–474.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Díaz, S., Lavorel, S., Bello, F. De, Quétier, F., Grigulis, K., & Matthew Robson, T.

2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684–20689.
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., & Burel, F. 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica* 56: 19–26.
- Embrapa. 2011. *Manual de métodos de análise do solo*. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., & DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12: 22–33.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. 2006. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology* 4: e10129–e10135.
- Garcia, L.C., Cianciaruso, M.V., Ribeiro, D.B., dos Santos, F.A.M., & Rodrigues, R.R. 2015. Flower functional trait responses to restoration time. *Applied Vegetation Science* 18: 402–412.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thebault, A., Vile, D., & Zarovali, M.P. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* 99: 967–985.
- Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M., & Bruna, E.M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PloS One* 2: 1–12.
- Ivanauskas, N.M., & Assis, M.C. de. 2012. Formações florestais brasileiras. In Martins, S.V. (ed.), *Ecologia de florestas tropicais do Brasil*, pp. 107–140. Editora UFV, Viçosa, MG.
- Johansson, J., Nilsson, J.-Å., & Jonzén, N. 2015. Phenological change and ecological interactions: an introduction. *Oikos* 124: 1–3.
- Johnson, J., & Omland, K. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in*

- Ecology & Evolution* 19: 101–108.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., & van Tongeren, O.F.R. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University, Cambridge.
- Kraft, N.J.B., & Ackerly, D.D. 2010. Functional Trait and Phylogenetic-Based Tests of Community Assembly in a Neotropical Forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E., Fuller, S., & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., & Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580–582.
- Lambrecht, S.C., & Dawson, T.E. 2007. Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. *Oecologia* 151: 574–583.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134–147.
- Legendre, P., & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier., Amsterdam.
- Lopes, A.V., Girão, L.C., Santos, B.A., Peres, C. a., & Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142: 1154–1165.
- Martins, S.V., Silva, N.R.S., De Souza, A.L., & Neto, J.A.A.M. 2003. Distribuição de espécies arbóreas em um gradiente topográfico de Floresta Estacional Semidecidual em Viçosa, MG. *Scientia Forestalis/Forest Sciences* 172–181.
- Mayfield, M.M., Boni, M.F., Daily, G.C., & Ackerly, D. 2005. Human-Dominated Plant Communities. *Ecology* 86: 2365–2372.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. a. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19: 423–431.
- Mayo, S.J., & Fevereiro, V.P.B. 1982. Mata de Pau Ferro: A pilot study of the Brejo Forest of Paraíba, Brazil.
- Mouchet, M. a., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Moullot, D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.

- Mouillot, D., Dumay, O., & Tomasini, J.A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443–456.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, E., & Carvalho, D.. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192: 47–64.
- Pavoine, S., & Bonsall, M.B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86: 792–812.
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M.B., & Mason, N.W.H. 2013. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? *Journal of Vegetation Science* 24: 781–793.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., & Gaston, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977–985.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422–1426.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Rathcke, B.J., & Jules, E.S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273–277.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156–162.
- Schmid, B., Joshi, J., & Schl pfer, F. 2002. Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In Kinzig, A.P., Pacala, S.W., & Tilman, D. (eds.), *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions. Monographs in Population Biology* 33, pp. 120–150. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Shurin, J.B., & Srivastava, D.S. 2005. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. In Holyoak, M., Leibold, M.A., & Holt, R. (eds.), *Meta communities*, pp. 399–417. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Silva, F.C. 2009. *Manual de an lises qu micas de solos, plantas e fertilizantes*. Embrapa Solos, Bras lia/DF.
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica* 34: 85–91.

- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17: 866–880.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Girão, L.C., Peres, C.A., & Lopes, A. V. 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24: 1654–1663.
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R., & Pärtel, M. 2010. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 21: 796–801.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 109–120.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tremlová, K., & Münzbergová, Z. 2007. Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology* 88: 965–977.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E., & Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214–229.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Weiher, E., & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old pattern. *Oikos* 74: 159–164.
- Wiens, J. a. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385–397.
- Wilcock, C., & Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: Why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270–277.
- Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.

Informação de suporte

Apêndice S1. Lista das espécies estudadas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Brasil.

Tabela 1. Atributos funcionais reprodutivos utilizados no cálculo da diversidade funcional.

Categóricos	Descrição das classes
Tipo floral ^a	Disco/taça, tubo/trombeta, pincel, estandarte, goela, câmara, campânula/funil.
Recurso floral ^{a, b, c, d}	Néctar, pólen, óleo, pólen/ ACPFL, resina, sem recurso.
Sistema sexual (EM) ^{d, e, f}	Hermafroditas (distinguindo das heterostílicas), heterostílicas, monoicas e dioicas.
Modo de polinização ^{a, b, c, g}	Melitofilia, falenofilia, psicofilia, cantarofilia, esfingofilia, miofilia, ornitofilia, quiropterofilia, DPI, anemofilia.
Recurso de fruto	Polpa (parte carnosa do pericarpo), semente (recurso para granívoros), ACTSe, sem recurso.
Modo de dispersão ^h	Anemocoria, autocoria, zoocoria, anemo/autocoria [*] , auto/zoocoria [*] .
Contínuos	
Comprimento da corola ou tépala (mm)	Área total de estigma (mm ²)
Diâmetro da corola ou tépala (mm)	Comprimento do fruto (mm)
Diâmetro do tubo seletor de visitante floral (mm) ^{**}	Diâmetro do fruto (mm)
Comprimento dos estames (mm)	Peso fresco do fruto (g)
Número de estames (unit)	Tamanho da semente (mm)
Área total de antera (mm ²)	Número de sementes (unit)

Abrigo, cópula ou partes florais (ACPFL); expressão morfológica (EM); diversos pequenos insetos (DPI); anexos carnosos do tegumento da semente (ACTSe).

^a Faegri and van der Pijl (1979), ^b Endress (1994), ^c Proctor et al. (1996), ^d Girão et al. (2007), ^e Bawa (1980), ^f Richards (1997), ^g Machado & Lopes (2004), ^h (adapted from van der Pijl 1982).

^{*} Dispersão primária/secundária

^{**} Diâmetro do tubo floral que limita o acesso ao recurso.

Tabela 2. Coeficientes parciais de regressão múltipla entre os índices de diversidade, funcional (FD) e taxonômica (H'), e os preditores ambientais.

Preditores ambientais	FD		H'	
	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Altitude	0.222	0.825	0.286	0.776
Distância da paisagem perturbada	0.064	0.949	0.359	0.722
Fertilidade do solo	0.259	0.797	-0.596	0.556
Inclinação	-2.854	0.008	-2.365	0.026

Tabela 3. Coeficientes parciais de regressão múltipla entre o índice CWM (Community Weighted Mean) dos atributos categóricos e a inclinação do terreno.

Tipo floral	<i>t</i>	<i>P</i>	Modo de polinização	<i>t</i>	<i>P</i>
Disco/taça	2.86	0.008	Melitofilia	3.58	0.001
Tubo/trombeta	-2.00	0.05	Falenofilia	-2.10	0.03
Pincel	-0.08	0.92	Psicofilia	-3.47	0.001
Estandarte	-2.20	0.03	Cantarofilia	-1.41	0.16
Goela	0.19	0.84	Esfingofilia	-1.34	0.18
Câmara	-1.29	0.20	Ornitofilia	-0.55	0.58
Campânula/funil	-2.60	0.01	Quiropterofilia	0.39	0.69
-	-	-	DPI	-2.13	0.04
Recurso floral	<i>t</i>	<i>P</i>	Recurso de fruto	<i>t</i>	<i>P</i>
Néctar	2.22	0.03	Polpa	0.76	0.45
Pólen	-1.61	0.11	Semente	-1.63	0.11
Óleo	-1.32	0.19	ACTSe	1.04	0.30
Pólen/ ACPFL	-2.45	0.02	Sem recurso	-0.84	0.40
Sistema sexual	<i>t</i>	<i>P</i>	Modo de dispersão	<i>t</i>	<i>P</i>
Hermafrodita	-2.0	0.04	Anemocoria	-0.30	0.76
Heterostílica	2.42	0.02	Autocoria	-0.62	0.53
Monoica	-2.70	0.01	Anemo/autocoria	-1.73	0.09
Dioica	-1.06	0.29	Auto/zoocoria	0.55	0.58
-	-	-	Zoocoria	0.53	0.59

Abrigo, cópula ou partes florais (ACPFL); expressão morfológica (EM); diversos pequenos insetos (DPI); anexos carnosos do tegumento da semente (ACTSe).

Tabela 4. Coeficientes parciais de regressão múltipla entre o índice CWM (Community Weighted Mean) dos atributos contínuos e a inclinação do terreno.

Atributos funcionais reprodutivos	<i>t</i>	<i>P</i>
Comprimento da corola ou tépala	-0.82	0.41
Diâmetro da corola ou tépala	-0.44	0.65
Diâmetro do tubo seletor de visitante floral	-0.49	0.62
Comprimento dos estames	-0.49	0.61
Número de estames	-0.08	0.93
Área total de antera	0.08	0.93
Área total de estigma	0.36	0.71
Comprimento do fruto	-0.77	0.44
Diâmetro do fruto	-1.40	0.17
Peso fresco do fruto	-1.11	0.27
Tamanho da semente	-0.19	0.84
Número de sementes	-0.38	0.70

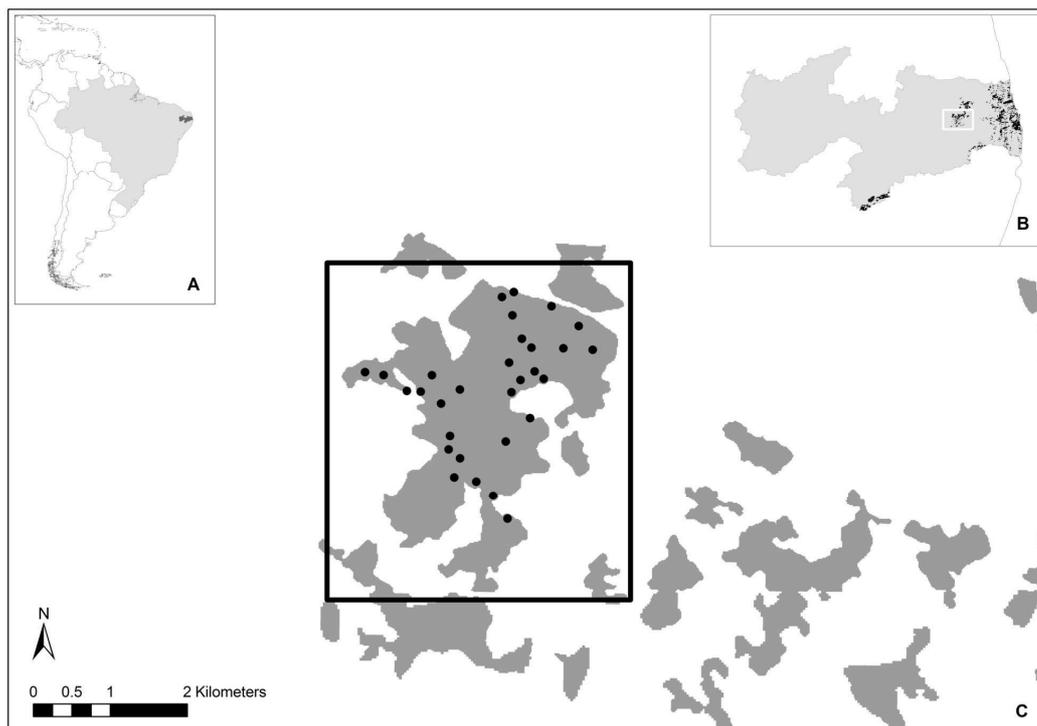


Fig. 1. Localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste, Brasil. (A) Distribuição dos remanescentes de floresta Atlântica no estado da Paraíba (cinza escuro), destacando os remanescentes de floresta de Brejo de Altitude na Paraíba. (B) Fragmentos de floresta de Brejo de Altitude, destacando as unidades amostrais (circulos escuros) no Parque Estadual Mata do Pau Ferro ($6^{\circ}58'12''$ S and $35^{\circ}42'15''$ W) (C). Mapa em ArcGis Desktop 10.1.

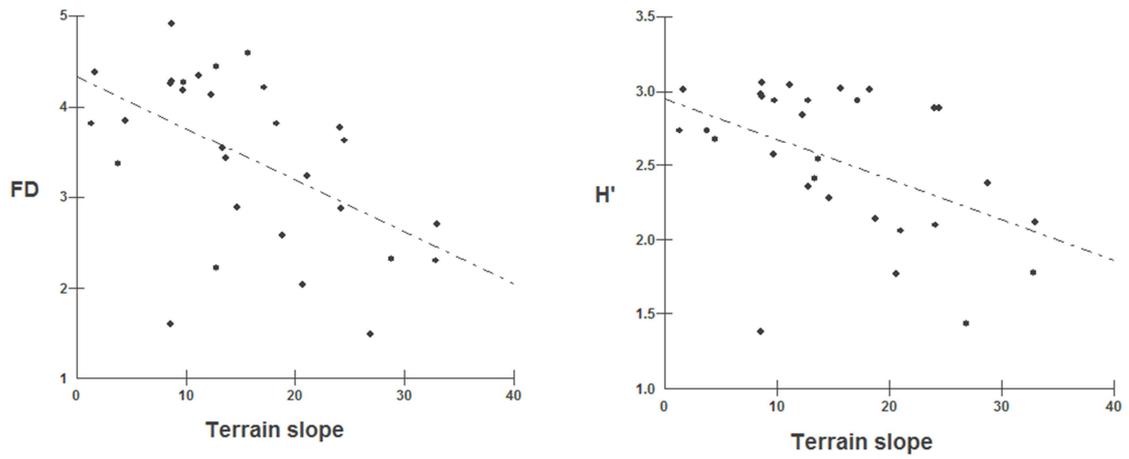


Fig. 2. Relações entre as diversidades, funcional (FD) e taxonômica (H'), e a inclinação do terreno.

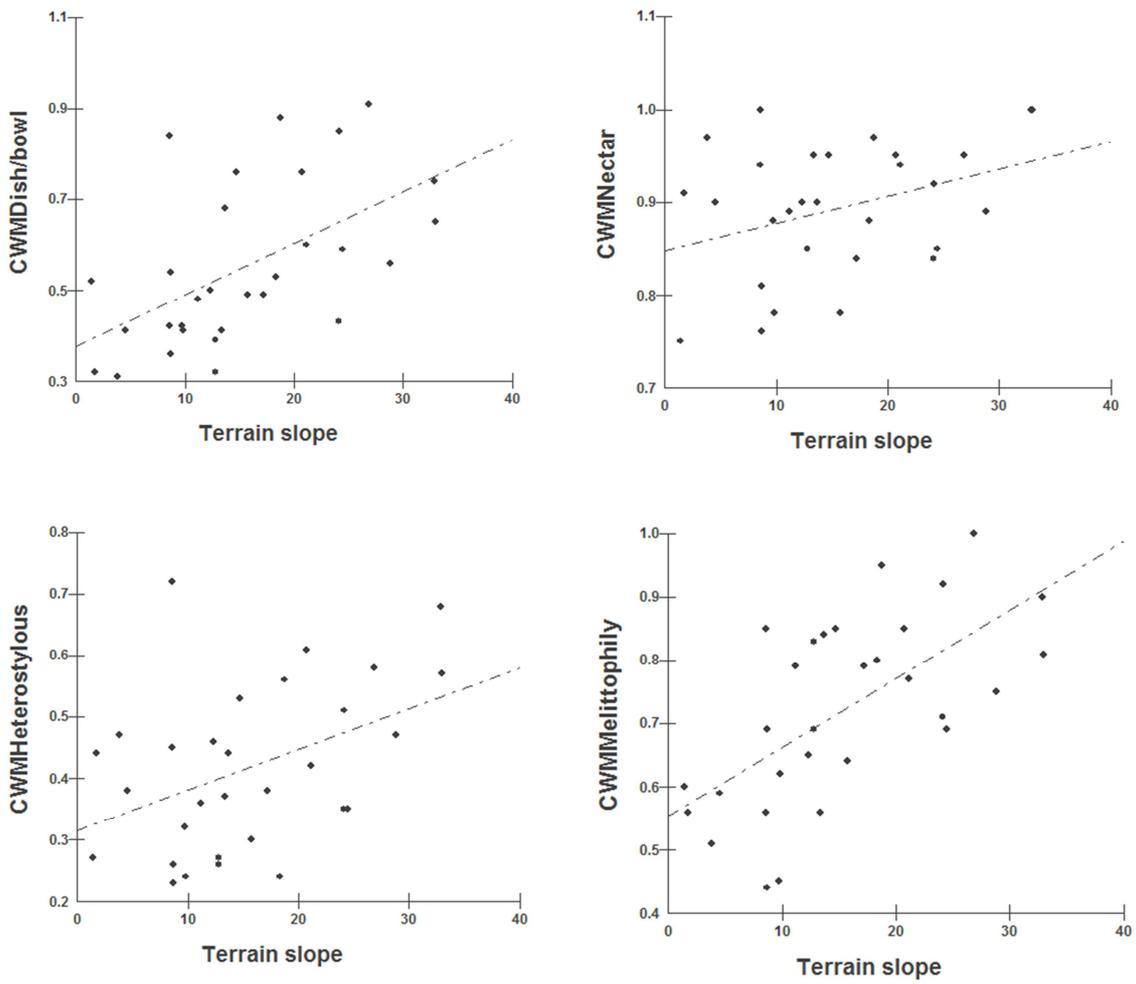


Fig. 3. Relações positivas entre o índice Community Weighted Mean (CWM) dos atributos reprodutivos e a inclinação do terreno.

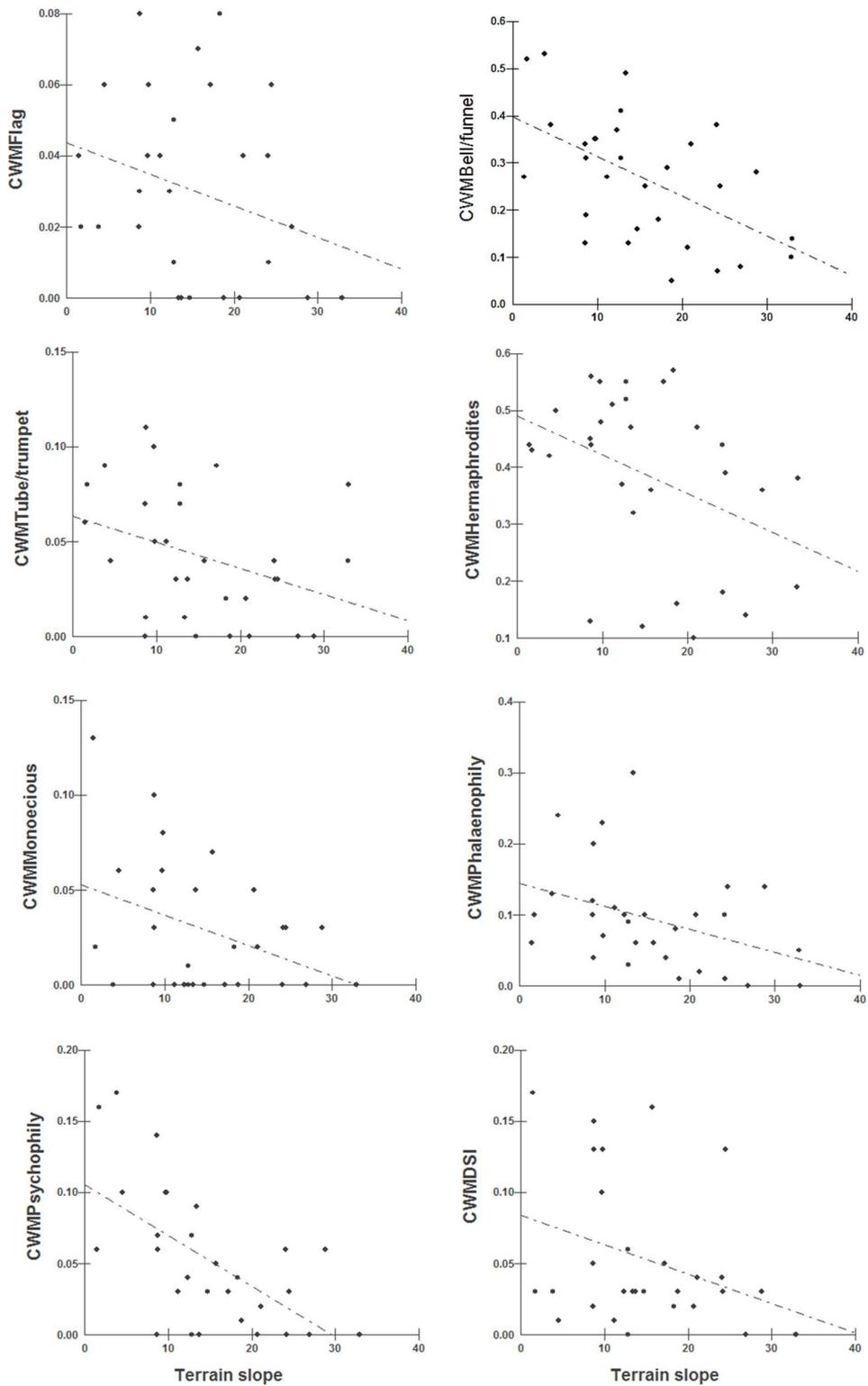


Fig. 4. Relações negativas entre o índice Community Weighted Mean (CWM) dos atributos reprodutivos e a inclinação do terreno.

Material Suplementar

Apêndice S1

Tabela S1. Lista de espécies amostradas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste, Brasil (6°58'12" S, 35°42'15" W). Identificadas de acordo com APG III (2009).

Espécies
Acanthaceae
<i>Ruellia cearensis</i> Lindau
<i>Ruellia ochroleuca</i> Mart. ex Nees
Anacardiaceae
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.
Annonaceae
<i>Guatteria pogonopus</i> Mart.
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.
Apocynaceae
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson
<i>Peltastes peltatus</i> (Vell.) Woodson
Araliaceae
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin
Arecaceae
<i>Acrocomia intumescens</i> Drude
<i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr.
Asparagaceae
<i>Furcraea foetida</i> (L.) Haw.
<i>Sansevieria trifasciata</i> Prain
Asteraceae
<i>Mikania</i> sp.
Bignoniaceae
<i>Amphilophium crucigerum</i> (L.) L.G.Lohmann
<i>Fridericia pubescens</i> (L.) L.G.Lohmann
<i>Handroanthus serratifolius</i> (A.H.Gentry) S. Grose
<i>Handroanthus</i> sp.

Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers

Sp46 Indet

Boraginaceae

Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Cham.

Bromeliaceae

Aechmea costantinii (Mez) L.B.Sm.

Bromelia karatas L.

Burseraceae

Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand

Cactaceae

Rhipsalis bacifera (J.M.Muell.) Stearn

Cannabaceae

Celtis pubescens (Kunth) Spreng.

Capparaceae

Cynophalla flexuosa (L.) J.Presl

Celastraceae

Prionostemma aspera (Lam.) Miers.

Chrysobalanaceae

Hirtella racemosa Lam.

Connaraceae

Connarus rostratus (Vell.) L.B.Sm.

Rourea doniana Baker

Convolvulaceae

Merremia cissoides (Lam.) Hallier f.

Sp105 Indet

Erythroxylaceae

Erythroxylum citrifolium A.St.-Hil.

Erythroxylum deciduum A. St.- Hil.

Erythroxylum paufferense Plowman

Erythroxylum simonis Plowman

Euphorbiaceae

Sapium glandulosum (L.) Morong

Fabaceae

Albizzia polycephala (Benth.) Killip ex Record
Bowdichia virgilioides Kunt.
Chloroleucon dumosum (Benth.) G.P.Lewis
Dioclea grandiflora Mart. ex Benth.
Diplostropis purpurea (Rich.) Amshoff
Hymenaea courbaril L.
Inga thibaudiana DC.
Lonchocarpus sericeus (Poir.) Kunth ex DC.
Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.
Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose
Senegalia riparia (Kunth) Britton & Rose ex Britton & Killip
Senna georgica H. S. Irwin & Barneby
Senna sp.

Heliconiaceae

Heliconia psittacorum L. f

Lamiaceae

Aegiphila verticillata Vell.
Vitex rufescens A. Juss.

Lauraceae

Ocotea glomerata (Nees) Mez

Lecythidaceae

Eschweilera ovata Mart. ex Miers
Lecythis pisonis (Cambess.)

Loranthaceae

Psittacanthus sp.

Malpighiaceae

Byrsonima sericea DC.
Heteropterys aenea Griseb.
Heteropterys eglandulosa A.Juss.

Malvaceae

Ceyba glaziovii (Kuntze) K. Schum.
Luehea ochrophylla Mart.

Marantaceae

Sp76 Indet

Stromanthe tonckat (Aubl.) Eichler

Melastomataceae

Clidemia hirta (L.) D. Don

Miconia cinnamomifolia (DC.) Naudin

Menispermaceae

Hyperbaena domingensis (DC.) Benth.

Moraceae

Brosimum guianense (Aubl.) Huber

Ficus calyptroceras (Miq.) Miq.

Sorocea hilarii Gaudich.

Myrtaceae

Campomanesia aromatica (Aubl.) Griseb.

Eugenia candolleana DC.

Eugenia puniceifolia (Kunth) DC.

Myrcia sp.

Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.

Plinia cauliflora (Mart.) Kausel

Psidium guineense Sw.

Nyctaginaceae

Guapira nitida (Mart. ex J.A. Schmidt) Lundell

Guapira opposita (Vell.) Reitz

Olacaceae

Ximenia americana L.

Xymenia sp.

Phytolaccaceae

Rivina humilis L.

Primulaceae

Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze

Rhamnaceae

Colubrina glandulosa Perkins

Gouania virgata Reissek

Ziziphus joazeiro Mart.

Rubiaceae

Chiococca alba (L.) Hitchc.

Coutarea hexandra (Jacq.) K.Schum.

Geophila repens (L.) I.M.Johnst.

Guettarda viburnoides Cham. & Schltl.

Margaritopsis chaenotricha (DC.) C.M.Taylor

Palicourea crocea (Sw.) Roem. & Schult.

Psychotria bracteocardia (DC.) Müll.Arg.

Psychotria carthagenensis Jacq.

Psychotria hoffmannseggiana (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.

Psychotria racemosa Rich.

Rutaceae

Zanthoxylum rhoifolium Lam.

Salicaceae

Casearia sylvestris Sw.

Sapindaceae

Allophylus laevigatus (Turcz.) Radlk.

Cupania impressinervia Acev.-Rodr.

Paullinia pinnata L.

Serjania glabrata Kunth

Talisia esculenta (Cambess.) Radlk.

Sapotaceae

Chrysophyllum rufum Mart.

Schoepfiaceae

Schoepfia brasiliensis A.DC.

Simaroubaceae

Simarouba amara Aubl.

Solanaceae

Lycianthes pauciflora (Vahl) Bitter

Solanum paludosum Moric.

Anexos

Tabela 1. Coeficientes parciais de regressão múltipla entre diferentes índices de diversidade e a inclinação do terreno em comunidades do Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste, Brasil (6°58'12'S and 35°42'15'W). Functional Diversity (FD, Petchey & Gaston 2002, 2006), Rao's quadratic entropy (Q, Rao 1982, Botta-Dukát 2005), Functional richness (FRic, Villéger et al. 2008), Functional attribute diversity (FAD2, Walker & Langridge 2002), Modified FAD (MFAD, Schmera et al. 2009), Shannon species e Shannon individuals (Girão et al. 2007). Valores significativos em negrito.

Variáveis	FD		Q		FRic		FAD2		MFAD		H' Species		H' Individuals	
	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P
Altitude	0.222	0.825	-0.19	0.84	0.02	0.98	-0.03	0.97	0.23	0.81	0.01	0.98	-0.09	0.92
Distância da paisagem perturbada	0.064	0.949	0.72	0.47	0.49	0.62	0.003	0.99	0.26	0.79	0.81	0.42	0.87	0.39
Fertilidade de solo	0.259	0.797	-0.76	0.44	0.93	0.35	-0.33	0.73	-0.09	0.92	-0.25	0.80	-0.09	0.92
Inclinação	-2.854	0.008	-2.48	0.01	-2.49	0.01	-2.97	0.006	-2.99	0.006	-3.37	0.002	-2.88	0.007

Tabela 2. Resultados dos testes de correlação entre os índices de diversidade funcional e diversidade taxonômica (H') em comunidades do Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste, Brasil (6°58'12'S and 35°42'15'W). Functional Diversity (FD, Petchey & Gaston 2002, 2006), Rao's quadratic entropy (Q, Rao 1982, Botta-Dukát 2005), Functional richness (FRic, Villéger et al. 2008), Functional attribute diversity (FAD2, Walker & Langridge 2002), Modified FAD (MFAD, Schmera et al. 2009), Shannon species e Shannon individuals (Girão et al. 2007).

Índices de diversidade funcional	r	p
FD	0.91	< 0.0001
FRic	0.83	< 0.0001
Rao	0.75	< 0.0001
FAD2	0.95	< 0.0001
MFAD	0.93	< 0.0001
H' species	0.70	< 0.0001
H' individuals	0.76	< 0.0001

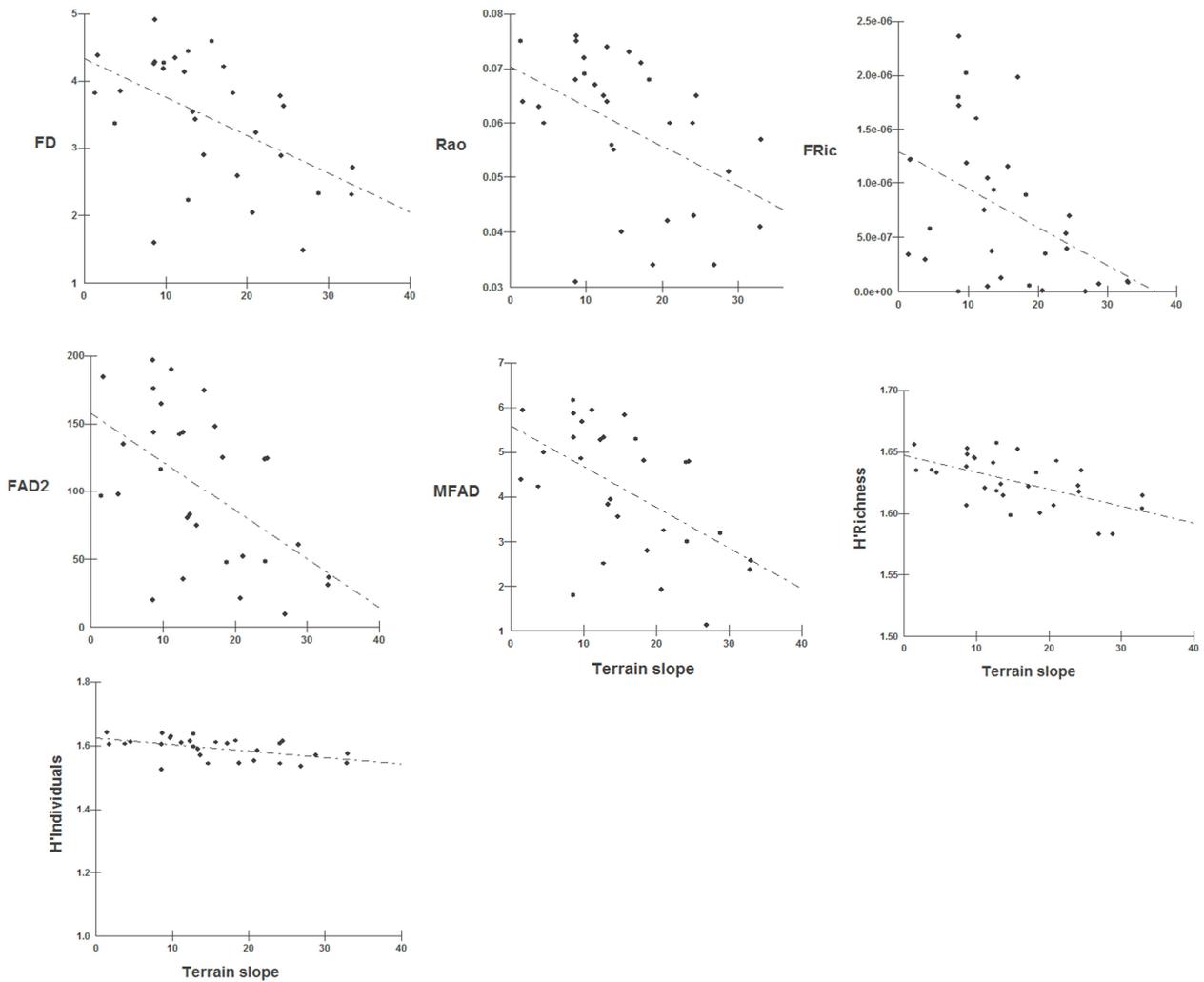


Figure 1. Relações entre os índices de diversidade funcional e a inclinação do terreno em comunidades do Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste, Brasil (6°58'12'S and 35°42'15'W). Functional Diversity (FD, Petchey & Gaston 2002, 2006), Rao's quadratic entropy (Q, Rao 1982, Botta-Dukát 2005), Functional richness (FRic, Villéger et al. 2008), Functional attribute diversity (FAD2, Walker & Langridge 2002), Modified FAD (MFAD, Schmera et al. 2009), Shannon species e Shannon individuals (Girão et al. 2007).

CAPÍTULO 2

Fenologia reprodutiva mostra estabilidade temporal da diversidade funcional em
floresta úmida

Artigo a ser submetido à Journal of Vegetation Science

**Fenologia reprodutiva mostra estabilidade temporal da diversidade funcional
em floresta úmida**

Lenyneves Duarte Alvino¹, Helder F. P. de Araujo¹ e Isabel C. Machado²

¹ Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Areia, 58397-000, Brasil.

² Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50670-901, Brasil.

Autor para correspondência: lenyneves@cca.ufpb.br

RESUMO

Questões: Os eventos fenológicos das plantas representam um importante componente na organização das comunidades. Postulamos que as condições de floresta tropical úmida, como baixa transição sazonal e longa estação de crescimento, que promovem maior espaço de nicho temporal, associados a baixa influência das variáveis climáticas, permitam a estabilidade da diversidade funcional temporal em floresta tropical úmida.

Localização: Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Nordeste do Brasil.

Métodos: Utilizando uma floresta úmida como modelo, acompanhamos cinco eventos fenológicos durante 24 meses. Calculamos a diversidade funcional a partir de 11 atributos fenológicos reprodutivos. Realizamos testes de sazonalidade nos eventos baseados no número de espécies e na diversidade funcional. Testamos 10 variáveis climáticas como potenciais preditoras dos eventos fenológicos do número de espécies e da diversidade funcional, através de análises de séries temporais (função de correlação cruzada, CCF) e de regressões simples ou múltipla stepwise.

Resultados: Registramos sazonalidade nos eventos fenológicos das espécies em função da sazonalidade climática. No entanto, não houve sazonalidade na diversidade funcional. Os eventos fenológicos das espécies se mostraram mais influenciados pelas variáveis ambientais do que a diversidade funcional.

Conclusões: A baixa transição sazonal associada à longa estação de crescimento, que promove maior espaço de nicho ao longo do tempo, e a baixa influência das variáveis climáticas devem contribuir com a estabilidade temporal da diversidade funcional na floresta tropical úmida estudada. Nosso modelo sugere que a estabilidade temporal da diversidade funcional, tenha duas implicações: i) contribua com processos de manutenção e regeneração natural das comunidades, e, conseqüentemente, devem auxiliar na manutenção da biodiversidade em florestas tropicais úmidas; ii) que a funcionalidade temporal de uma floresta tropical úmida seja mais resiliente às alterações climáticas de baixa amplitude.

Palavras-chave: atributos funcionais reprodutivos; Brejos de Altitude; diversidade funcional; fenologia; Floresta Atlântica; nicho temporal; sazonalidade; variáveis climáticas; fotoperíodo; estabilidade funcional.

Nomenclatura: APG (2009)

INTRODUÇÃO

A fenologia de plantas envolve a interação entre fatores bióticos e abióticos que influenciam processos de manutenção da biodiversidade, como a oferta de recursos, polinização e dispersão e, conseqüentemente, a regeneração natural e migrações nas comunidades vegetais (Frankie et al. 1974; Rathcke & Lacey 1985; Heideman 1989; Sakai 2001). Portanto, os eventos fenológicos das plantas desempenham importante papel na organização e manutenção das comunidades (Rathcke & Lacey 1985; van Schaik et al. 1993; Newstrom et al. 1994; Craine et al. 2011).

A sazonalidade desses eventos fenológicos tem amplas conseqüências nas interações ecológicas, nos serviços ecossistêmicos e na estrutura das comunidades (e.g. Bendix et al. 2006; Cleland et al. 2007; Morellato 2007; Burghardt et al. 2015). Essa sazonalidade decorre, principalmente, das respostas das plantas às variáveis climáticas e a amplitude dessas respostas depende do comprimento da estação de crescimento na qual as espécies estão inseridas, permitindo maior ou menor ocupação do espaço do nicho ao longo do tempo. Ou seja, a amplitude dessas respostas varia nos diferentes ambientes na qual as espécies estão submetidas, desde comunidades com baixa sazonalidade a comunidades com marcada sazonalidade nos eventos fenológicos. Revisando trabalhos sobre as respostas dos eventos fenológicos a diferentes fatores ambientais, Pau et al. (2011) observaram uma relação positiva entre o comprimento da estação de crescimento das plantas e a ocupação do espaço do nicho temporal de acordo com a latitude. Por exemplo, baixas latitudes apresentam estações de crescimento maiores e, conseqüentemente, maior ocupação do nicho temporal. Por outro lado, em ambientes fortemente sazonais, os eventos fenológicos determinam a habilidade das espécies em se estabelecer e persistir dentro de um nicho temporal local (filtragem ambiental em relação a fenologia). Esses autores também observaram que os eventos fenológicos das espécies de ambientes com baixa transição sazonal são menos sensíveis às variáveis climáticas e mais sensíveis a outros processos como a competição.

A variação dessa sazonalidade, geralmente, é estudada a partir de métodos de avaliação que se baseiam no número ou proporção de espécies e/ou de indivíduos apresentando eventos fenológicos no tempo, e essa constitui a metodologia mais utilizada na fenologia (Fournier 1974; Fournier & Charpantier 1975; d'Eça-Neves & Morellato 2004). Alguns estudos como os realizados por Tabarelli et al. (2010); Craine et al. (2011); Mason et al. (2013); McKown et al. (2013), têm considerado atributos fenológicos como atributos funcionais, ou seja, como influenciadores de processos nas comunidades, mas não há estudos que tenham utilizado os atributos fenológicos como atributos funcionais para avaliar se também há sazonalidade na diversidade funcional, como observado no número ou proporção de espécies e/ou de indivíduos. Como os eventos fenológicos e o clima são intimamente interligados (e.g. Cleland et al. 2007; Parmesan 2007; Bahuguna & Jagadish 2015) e esses eventos podem refletir temporalmente a diversidade de atributos funcionais, é possível que a diversidade funcional temporal também esteja relacionada à variação desses atributos funcionais ao longo do tempo.

Considerando que a correlação positiva do número de espécies com a diversidade funcional já foi observada em diferentes comunidades (e.g. Tilman et al. 1997; Tilman 2001; Flynn et al. 2009; Alvino et al. 2016), poderíamos esperar, inicialmente, que também haja variação temporal da diversidade funcional, em florestas úmidas, em resposta a sazonalidade climática, semelhante ao que já foi registrado quando observado o número de espécies (e.g. Koptur et al. 1988; Morellato et al. 2000; Lima et al. 2008; Couralet et al. 2013). Por outro lado, considerando também que, comunidades com maior riqueza funcional têm maior produtividade, são mais estáveis (Tilman et al. 1997; Fonseca & Ganade 2001; Polley et al. 2013) e mais resilientes (Nyström & Folke 2001), e que as espécies são menos sensíveis às variações climáticas em comunidades com longa estação de crescimento e baixa transição sazonal (Pau et al. 2011), poderíamos esperar estabilidade na diversidade funcional temporal nessas comunidades.

Com o intuito de entender como a diversidade funcional pode variar no tempo em floresta tropical, avaliamos a variação temporal dos eventos fenológicos reprodutivos das espécies e da diversidade funcional, calculada a partir de atributos fenológicos reprodutivos, e relacionamos esses eventos e a diversidade funcional às variáveis climáticas locais. Esperamos que as condições de floresta úmida, como baixa transição sazonal e longa estação de crescimento permitam estabilidade da

diversidade funcional no tempo. Assim pretendemos responder as seguintes questões: (1) semelhante ao registrado em outras florestas tropicais úmidas, há sazonalidade na oferta de recursos e nos eventos fenológicos das espécies em função da sazonalidade climática?; (2) por outro lado, as condições de floresta tropical úmida proporcionam estabilidade temporal da diversidade funcional, uma vez que permitem maior espaço de nicho ao longo do tempo?

MÉTODOS

Área de estudo

Conduzimos nosso estudo no Parque Estadual Mata do Pau-Ferro (6°58'12' S e 35°42'15' W), Paraíba, Brasil (Material Suplementar, Apêndice Fig. S1). Essa área representa uma das fitofisionomias da floresta Atlântica reconhecida na literatura brasileira como brejo de altitude. Essas áreas são enclaves de floresta úmida inseridos no domínio de uma vegetação seca, conhecida como Caatinga (Andrade-Lima 1982). A existência desses enclaves de floresta está associada à ocorrência de planaltos e chapadas entre 500-1.100 m altitude, onde as chuvas orográficas garantem níveis de precipitação superiores a 1.200 mm/ano (Andrade-Lima 1960, 1961, 1982). A área de estudo, com aproximadamente 600 ha, possui predominância de floresta ombrófila aberta alcançando altitude de até 650 m. A temperatura média anual é de 22°C, a umidade relativa fica em torno de 85% e a precipitação anual total, em torno de 1400 mm. O clima é úmido e os solos são profundos e medianamente férteis (Mayo & Fevereiro 1982).

Caracterização das estações climáticas

Tomando como base os valores médios mensais dos últimos dez anos de temperatura, evaporação, precipitação e balanço hídrico, dividimos as estações do ano em: *período de baixa precipitação*, compreendidos entre os meses de janeiro a março, com índices pluviométricos entre 50 e 120mm, temperatura média de 24.5°C, evaporação média de 165 mm e excesso hídrico inferior a 50mm; *período de elevada precipitação*, compreendidos entre os meses de abril a agosto, com índices pluviométricos superiores a 120mm, temperatura média de 22°C, evaporação média de 119 mm e excesso hídrico superior a 50mm; e *período seco*, que abrange os meses de setembro a dezembro, com índices pluviométricos de até 50mm, temperatura média de 24°C, evaporação média de 170 mm e déficit hídrico de até -

50mm (Fig. 1). Os dados dessas variáveis ambientais foram obtidos junto a Estação Meteorológica do Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Areia, Brasil.

Fenologia reprodutiva

Estabelecemos 30 parcelas de 10 m x 10 m, totalizando 3000 m², distribuídas aleatoriamente por toda a área de estudo (Material Suplementar, Apêndice Fig. S1), com o auxílio de um sistema de posicionamento global para a localização das coordenadas (GPS). Mensalmente e durante 24 meses consecutivos, realizamos o acompanhamento fenológico e aplicamos o Índice de Atividade (Bencke & Morellato 2002), o qual registra a presença ou ausência da fenofase, em todos os indivíduos em fase reprodutiva dos componentes arbóreo, arbustivo, herbáceo, trepadeiro e epífítico presentes nas parcelas. Para as espécies com poucos indivíduos registrados dentro de todas as parcelas, marcamos outros indivíduos adultos próximos às unidades amostrais para conseguirmos um acompanhamento mínimo de 10 indivíduos por espécie. De cada espécie, coletamos amostras de flores e frutos para identificação do recurso ofertado, em laboratório. Também coletamos ramos férteis para identificação das espécies e confecção de exsiccatas, as quais foram depositadas no Herbário Jaime Coelho de Moraes (EAN) da Universidade Federal da Paraíba, com réplicas no Herbário Geraldo Mariz (UFP) da Universidade Federal de Pernambuco.

Classificamos os eventos fenológicos em: *floração*, período compreendido desde a formação de botões florais até o final da antese; *frutificação*, período compreendido desde a formação de frutos verdes até a sua maturação, *dispersão*, período em que os frutos (secos e carnosos) estavam maduros e em fase de dispersão; *recursos florais*, período de antese das flores com recursos; *recursos de frutos*, período de oferta de frutos maduros que disponibilizam recursos para frugívoros.

Analisamos os padrões fenológicos a partir dos fenogramas (eventos x meses, com o número de espécies ou com os valores de diversidade funcional nas células) e os classificamos segundo Newstrom *et al.* (1994).

Análises dos dados

Para o cálculo da diversidade funcional, selecionamos 11 atributos fenológicos reprodutivos, considerados importantes não só na caracterização fenológica e de recursos, mas por influenciarem fortemente os processos de manutenção, como oferta de recursos para a fauna, polinização e dispersão, regeneração natural e migrações nas comunidades vegetais (Tabela 1). Utilizamos os respectivos atributos funcionais fenológicos de cada evento para construir a planilha utilizada no cálculo da diversidade funcional.

Escolhemos o índice Functional Diversity (Petchey & Gaston 2002; 2006) para calcular a diversidade funcional. Esse índice é capaz de medir a extensão da complementaridade dos valores dos atributos funcionais entre espécies, não viola os critérios da taxa de monotonicidade e tem um elevado poder para detectar as regras de montagem, como similaridade limitante e filtragem ambiental, principalmente para comunidades com mais de 30 espécies (Petchey & Gaston 2002, 2006; Mouchet et al. 2010). Calculamos o índice FD, para cada evento, através das seguintes etapas: (1) construímos, para cada evento, uma matriz com espécies nas linhas, os atributos funcionais nas colunas e as médias dos valores dos atributos nas entradas; (2) depois de padronizarmos os valores contínuos da matriz de atributos funcionais para média igual a zero e variância igual a um, convertimos a matriz de atributos funcionais em uma matriz de distância pelo método de Gower (Legendre & Legendre 1998), uma vez que os dados incluíam variáveis contínuas e categóricas; (3) para construir o dendrograma, realizamos o agrupamento da matriz de distância pela média de grupos (UPGMA) como sugerido por Petchey & Gaston (2007); (4) calculamos o comprimento total dos ramos do dendrograma necessários para conectar todas as espécies de uma dada parcela para inferir o valor da diversidade funcional. Para realizar o cálculo da FD, utilizamos os pacotes “FD”, “cluster” e “vegan”. Calculamos os valores de FD de todos os eventos e utilizamos os 24 meses como unidades amostrais.

Testamos a sazonalidade de todos os eventos fenológicos das espécies e da diversidade funcional a partir da aplicação da estatística circular proposta por Morellato et al. (2010), baseada no número de espécies em eventos fenológicos e nos valores de diversidade funcional por mês. Os meses foram convertidos em ângulos (janeiro = 15° a dezembro = 345°, com intervalos de 30°), seguindo Morellato et al. (2010). Em seguida, construímos uma planilha na qual associamos os ângulos às respectivas frequências de espécies e valores de diversidade

funcional por mês. Antes de realizarmos as análises circulares, transformamos os valores de diversidade funcional multiplicando-os por 10, uma vez que os valores brutos de diversidade funcional são baixos para realizar a análise circular.

Transformamos os dados em radianos, em seguida, em dados circulares, para então realizarmos os testes circulares.

Para identificar se havia diferenças significativas na uniformidade e distribuição dos dados de frequência do número de espécies e dos valores de FD entre os dois anos estudados, realizamos o teste Watson-Wheeler (F) para os dados bimodais e o Watson-Williams para os dados unimodais.

Na estatística circular, Zar (2010) indica que a distribuição bimodal deve ser convertida em uma variante unimodal pela redução dos ângulos de um dos lados do círculo. Afim de atender esse critério e a partir do entendimento biológico dos dados, optamos em separar as duas maiores concentrações dos eventos em pico I (representado pelo conjunto de espécies com ocorrência dos eventos em maior concentração no período seco ou de baixa precipitação) e pico II (representado pelo conjunto de espécies com ocorrência dos eventos em maior concentração no período de elevada precipitação).

Para verificar se as distribuições dos dados nos picos representavam distribuições diferentes (sobrepostas ou não), correlacionamos a distribuição dos eventos do pico I e do pico II, através da correlação de Pearson ou Spearman (de acordo com a normalidade dos dados). Desse modo, quando não encontramos correlação positiva e significativa, entre o conjunto de dados dos diferentes picos, realizamos as análises considerando os picos I e II, separadamente. Quando os dados foram positivamente correlacionados, os dados mostraram distribuições semelhante e sobreposição e, portanto, não separamos as informações em picos. A partir disso, aplicamos a estatística circular afim de identificar a sazonalidade dos eventos fenológicos das espécies e da diversidade funcional.

Calculamos o ângulo médio (μ), o comprimento do vetor (r) e o teste de Rayleigh (Z) para verificar a significância do ângulo na distribuição circular (Zar 2010), e assim, verificar a sazonalidade dos eventos. Se os dados são uniformemente distribuídos em torno do círculo (hipótese nula), o teste não é significativo e consideramos que não há sazonalidade. Se os dados não estão dispostos uniformemente em torno do círculo, o valor de Z é significativo, rejeitamos a hipótese nula e consideramos o padrão como sazonal (Morellato et al. 2010). Para realizar as

análises de estatística circular, utilizamos o pacote “circular” e para construir os gráficos, o pacote “plotrix”.

Coletamos informações mensais de 10 variáveis climáticas relatadas na literatura por influenciarem os processos fisiológicos e fenológicos das comunidades vegetais: temperatura (TEMP), precipitação (RAIN), evaporação (EVAP), evapotranspiração (ETR), umidade (MOIST), radiação (RAD), insolação (INSOL), excesso/déficit hídrico (WED), armazenamento de água no solo (SWS), fotoperíodo (PHOTO). Os dados das variáveis ambientais foram obtidos junto a Estação Meteorológica do Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Areia, Brasil, ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET/Brasil) e ao Programa de monitoramento climático em tempo real da região Nordeste (PROCLIMA, Brasil).

Inicialmente realizamos testes de correlações entre todas as variáveis ambientais através de uma Matriz de Correlação para verificar quais estavam fortemente correlacionadas ($r > 0.7$ e $P < 0.05$) (Material suplementar, Apêndice Tabela S2). Após testada as correlações, selecionamos aquelas variáveis que não se mostraram fortemente correlacionadas: temperatura (TEMP), precipitação (RAIN), evapotranspiração (ETR), insolação (INSOL) e fotoperíodo (PHOTO).

Para testar quais dessas variáveis ambientais atuavam como preditoras dos eventos fenológicos, dos recursos e da diversidade funcional, realizamos duas análises: primeiramente, as análises de correlação cruzada (CCF, do inglês “Sample cross correlation function”, Venables & Ripley 2002), a qual identifica os intervalos (lags) da variável independente que podem ser úteis como preditores da variável resposta, ou seja, testamos as correlações entre cada uma das variáveis climáticas e os eventos. Selecionamos todas as correlações significativas ($r > 0.4$, aquelas que ultrapassaram o intervalo de confiança do gráfico da correlação cruzada) ocorrentes no mês (lag = 0) ou no mês anterior ao evento (lag = -1). A partir dessa análise, identificamos quais variáveis e, em que momento, estavam correlacionadas significativamente com os eventos. Para essa análise, transformamos os dados (frequência de espécies e os valores de diversidade funcional) em séries temporais (ts) e utilizamos o pacote “astsa”. Em seguida, realizamos análises de regressões simples ou múltipla STEPWISE (Venables & Ripley 2002), para testar as interações do conjunto de variáveis selecionadas pela análise de cross correlation e os eventos, e, a partir disso, selecionar os melhores modelos indicados através do Critério de Informação de Akaike (AIC, do inglês “Akaike’s Information Criterion”; Johnson &

Omland 2004). Para essa análise, utilizamos o pacote “MASS”. Também testamos se os eventos de floração seriam preditores dos eventos de frutificação e dispersão a partir da análise de regressões simples.

Realizamos todas as análises no ambiente computacional R (version 3.2.1; R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>).

RESULTADOS

Padrões fenológicos e sazonalidade

Amostramos 2278 indivíduos pertencentes a 136 espécies, distribuídas em 55 famílias (Material Suplementar, Apêndice Tabela S3). Desse total, 130 espécies apresentaram eventos de floração, 129 espécies disponibilizaram recursos florais e eventos de frutificação e 90 espécies disponibilizaram recursos para frugívoros. Cerca de 57% do total de espécies são arbóreas. As famílias com maiores números de espécies foram Fabaceae (16 espécies), Rubiaceae (nove espécies), Bignoniaceae (nove espécies) e Myrtaceae (sete espécies).

O padrão de floração predominante entre as espécies foi a anual, ocorrendo em 92.3% das espécies, seguido por sub-anual (6,1%) e contínua (1.6%). Dentro da estratégia anual, o tipo intermediário, aquele no qual a floração dura de um a cinco meses, e o estendido, cujas espécies têm uma floração com períodos superior a cinco meses foram mais frequentes com 84.1% e 11.6%, respectivamente. A estratégia de frutificação predominante também foi anual, ocorrendo em 87,5 % das espécies, seguido pelos padrões sub-anual (6.3%) e contínuo (6.2%).

Registramos riqueza na oferta de recursos florais, com predominância de espécies produzindo néctar (70.5%) e pólen (15.5%), seguidas pelas espécies de pólen/ACPF (4.6%), óleo (3.1%) e resina (0.9%). Dentre os recursos de frutos predominou o tipo polpa (80.1%), seguido por semente (11.1%) e ACTSe (8.8%). Famílias como Rubiaceae, Anacardiaceae, Erythroxylaceae, Myrthaceae e Sapindaceae foram importantes na oferta regular desses recursos.

A comunidade não apresentou diferenças interanuais significativas na distribuição e uniformidade dos dados do número de espécies em eventos de floração, frutificação, dispersão, recurso floral e de fruto (Tabela 2).

As distribuições de dados nos picos I e II do número de espécies para os eventos de floração, frutificação, recursos florais e de frutos, não foram correlacionados significativamente entre si ($r = 0.07$, $P = 0.73$; $r = -0.22$, $P = 0.30$; $r = 0.08$, $P = 0.68$; r

= 0.09, $P = 0.67$, respectivamente), enquanto os picos dos eventos de dispersão foram correlacionados, mas negativamente ($r = -0.44$, $P = 0.03$). Portanto, todos os eventos das espécies apresentaram distribuições diferentes e não sobrepostas e, conseqüentemente, foram considerados bimodais, para os quais mantivemos a divisão dos picos.

Registramos a produção de flores e frutos durante todo o período, com padrões predominantemente bimodais para todos os eventos das espécies (Fig. 2). A floração e a oferta de recursos florais apresentaram dois picos: o pico I, no período de baixa precipitação, nos meses de fevereiro e março (variou de acordo com o ano); e o pico II, no período de elevada precipitação (Fig. 2 A, D). Os eventos de dispersão apresentaram um pico no período seco (pico I) e outro (pico II) no início do período de elevada precipitação (Fig. 2 C). A frutificação e a oferta de recursos de frutos apresentaram maiores concentrações do número de espécies no período de elevada precipitação (pico II) (Fig. 2 B, E) e segunda concentração (pico I) no período seco.

Todos os eventos fenológicos e de recursos das espécies, foram significativamente sazonais, quando observada a distribuição de ambos os picos (Rayleigh test, $P < 0.0001$), embora os baixos valores dos vetores r sugiram baixa sazonalidade (Tabela 3, Fig. 3).

A diversidade funcional dos eventos fenológicos e de recursos também não apresentou diferenças interanuais significativas na distribuição e uniformidade dos dados (Tabela 2).

As distribuições de dados nos picos I e II dos valores de diversidade funcional para todos eventos mostraram estar positivamente correlacionadas entre si ($r > 0.44$, $P < 0.05$) (Veja todos os resultados das correlações em Material Suplementar, Apêndice Tabela S4). Portanto, todos os eventos baseados na diversidade funcional apresentaram distribuições semelhantes e sobrepostas e, portanto, foram considerados unimodais, para os quais não mantivemos a divisão dos picos.

Os valores muito baixos dos vetores r e não significativos do teste de Rayleigh, quando observada a diversidade funcional (Tabela 4), indicam que funcionalmente, os eventos fenológicos e a oferta de recursos não apresentaram sazonalidade (Fig. 4).

De maneira geral, o fotoperíodo foi um dos estímulos mais presentes, atuando positiva ou negativamente como variável preditora de 73.3% dos eventos das espécies e 60% dos eventos funcionais (Tabelas 5, 6; Fig. 5, 6, 7).

No âmbito da comunidade geral, o número de espécies em floração e disponibilizando recursos florais apresentaram correlações de força média e variaram positivamente apenas com a temperatura do mês anterior (Fig. 5A, C, Tabela 5). O número de espécies em frutificação e aquelas ofertando recursos para frugívoros apresentaram fortes correlações negativas e os melhores modelos com o fotoperíodo (Fig. 5 B, D, Tabela 5). O número de espécies em fase de dispersão não apresentou correlações significativas com nenhuma das variáveis ambientais analisadas (Tabela 5). Os eventos de frutificação e de dispersão não variaram significativamente em função dos eventos de floração ($R^2 = 0.05$; $P = 0.14$, $R^2 = 0.04$; $P = 0.16$, respectivamente).

As espécies que representaram o pico I, apresentaram eventos fenológicos e oferta de recursos correlacionados com variáveis de períodos mais quentes e dias mais longos do mês de ocorrência ou do mês anterior ao evento (Fig. 6). Ou seja, os melhores modelos no pico I foram aqueles que incluíram temperatura e fotoperíodo como variáveis preditoras (Tabela 5). Os eventos de floração, dispersão e a oferta de recursos florais apresentaram correlações positivas com essas variáveis, enquanto que os eventos de frutificação e recursos de frutos apresentaram correlações negativas (Fig. 6). Os eventos fenológicos e a oferta de recursos das espécies que representam o pico II, se mostraram correlacionados com variáveis de períodos mais chuvosos e dias mais curtos, ou do mês de ocorrência ou do mês anterior ao evento (Fig. 7). Os melhores modelos no pico II foram, portanto, aqueles que incluíram precipitação, evapotranspiração e fotoperíodo como variáveis preditoras (Tabela 5). Assim, com exceção da dispersão que se mostrou correlacionada negativamente apenas com o fotoperíodo (Fig. 7D), todos os demais eventos do pico II apresentaram correlações positivas com essas variáveis e negativas com o fotoperíodo.

De forma geral, os eventos funcionais mostraram ser menos influenciados pelas variáveis climáticas, uma vez que os melhores modelos foram aqueles com apenas uma variável preditora, com valores de R^2 bem menores do que aqueles dos modelos do número de espécies (Tabela 6).

Os tipos funcionais de floração e de recursos florais apresentaram como melhores modelos, aqueles com correlações de força média apenas com o comprimento do dia (Tabela 6), nos quais os eventos foram correlacionados positivamente com o fotoperíodo do mês de anterior (Fig. 8A, D). Os eventos funcionais de frutificação também apresentaram correlações negativas de força média apenas com o fotoperíodo do mês de ocorrência dos eventos (Tabela 6, Fig. 8B). Os tipos funcionais de dispersão se mostraram correlacionados positivamente apenas com a insolação do mês de ocorrência dos eventos (Fig. 8C). Os recursos de frutos apresentaram correlações positivas com a evapotranspiração do mês anterior como melhor modelo (Tabela 6, Fig. 8E). Os eventos funcionais de frutificação e de dispersão também não variaram significativamente em função dos eventos de floração ($R^2 = 0.08$; $P = 0.09$, $R^2 = -0.02$; $P = 0.55$, respectivamente).

Todos os resultados das análises de STEPWISE e da “Sample cross correlation function” estão em Material suplementar Apêndices Tabelas S5 e S6 e Fig. S7(a, b, c, d, e, f, g).

DISCUSSÃO

Padrões fenológicos, sazonalidade e diversidade funcional

Embora com valores baixos do vetor r no teste de sazonalidade, o nível de significância foi alto em todos os eventos, o que indica marcada sazonalidade dos eventos fenológicos das espécies. Por outro lado, tanto os valores dos vetores r , quanto o nível de significância, mostraram a ausência de sazonalidade funcional em todos os eventos e, portanto, indica estabilidade temporal da diversidade funcional.

Os atributos funcionais fenológicos e de recursos, distribuídos por todo o período, contribuiu para a estabilidade da diversidade funcional, independente das oscilações do número de espécies. Essa disponibilidade e diversidade de recursos florais e de frutos por todo o período, garante a manutenção de polinizadores, dispersores e recursos, além da possibilidade de existência de outros processos como a competição ou partilha (Rathcke & Lacey 1985). Os ciclos fenológicos promovem um mecanismo pelo qual as espécies co-ocorrentes podem reduzir a competição pela partilha de recursos através do tempo, ocupando o espaço do nicho temporal (Gotelli & Graves 1996), e esse espaço de nicho aumenta com o comprimento da estação de crescimento (Pau et al. 2011). Assim, nossos dados sugerem que há maior complementaridade e/ou substituição de espécies no espaço do nicho ao longo do

tempo em floresta tropical úmida, e isso deve contribuir para manter a estabilidade funcional temporal. A complementaridade fenológica observada em comunidades de pradarias, mostrou um efeito positivo sobre a produtividade (Henry et al. 2009; Mouillot et al. 2011) e explicou a coexistência de espécies nessas comunidades (Mason et al. 2013). O número de indivíduos em eventos fenológicos no tempo, também pode ser um fator que contribua para essa estabilidade temporal funcional, uma vez que a abundância dos atributos funcionais está relacionada às interações das espécies e podem implicar em diferentes mecanismos de coexistência (Dayan & Simberloff 2005; Petchey et al. 2007). Alguns autores (Díaz & Cabido 2001; Ricotta 2005, Mouillot et al. 2005; Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009) consideram a abundância um fator importante, sugerindo que algumas espécies são mais influentes do que outras no controle dos processos ecossistêmicos devido a seu maior número de indivíduos. Sugerem ainda, que uma comunidade pode ser mais diversa se os valores de atributos funcionais diferentes são representados pelo número similar de indivíduos, do que se uma vasta maioria de indivíduos exibir os mesmos valores de atributos.

Os padrões bimodais registrados podem ser consequências de dois fatores: i) da sazonalidade climática da região, cujo os regimes de precipitação e temperatura são regulares e sazonais a cada 12 meses (Pereira et al. 2015) e ii) da composição de espécies, com dois conjuntos de espécies, representadas pelos picos, que respondem de forma diferenciada aos ciclos climáticos da região. Assim, a maior diversidade de eventos fenológicos, e conseqüentemente, maior estabilidade funcional dos eventos, pode estar relacionada a não existência de um período crítico, que restringe completamente a estação de crescimento das espécies, bem como à diversidade de espécies com elevado número de atributos. Essa hipótese é suportada pelos estudos que mostram, que as florestas tropicais exibem ampla variação dos padrões fenológicos em função da sazonalidade climática e da composição de espécies, mesmo em pequenas escalas geográficas, e que essa variação reduz à medida em que o clima for mais sazonal e restringe a estação de crescimento das espécies (Heideman 1989; Morellato et al. 2000; Pau et al. 2011).

Os padrões encontrados na área estudada corroboraram as observações realizadas na mesma área há mais de 30 anos por Mayo & Fevereiro (1982). Esses autores sugeriram que o principal período de floração de arbóreas ocorria na primavera e no verão (setembro a fevereiro), enquanto que herbáceas e epífitas floresciam principalmente no outono e inverno (março a agosto). Encontramos

padrões semelhantes aos aqui registrados em outra comunidade arbórea de floresta de brejo de altitude, em Pernambuco, Nordeste do Brasil (Locatelli & Machado 2004). Nessa área, os autores relatam marcada sazonalidade nos eventos, com maior número de espécies em floração na estação seca e em frutificação e recursos de frutos na transição da estação seca para chuvosa. No entanto, assim como registrado aqui, observamos nos dados de Locatelli & Machado (2004) uma segunda concentração de espécies para todos os eventos: floração e recursos de frutos na estação chuvosa e frutificação no meio do período chuvoso. Assim, podemos sugerir que as áreas de Brejo de Altitude, situadas à leste do Planalto da Borborema, apresentem padrões fenológicos bimodais, com dois picos de eventos por ciclo anual.

Com a utilização do índice de diversidade funcional conseguimos identificar outras informações que não são possíveis captar utilizando apenas o número de espécies. Por exemplo, quando observados os valores de diversidade funcional do fenograma de recursos florais (Fig. 2 D, linha pontilhada), encontramos uma concentração de atributos funcionais no período de baixa precipitação (fevereiro ou março), devido ao maior número de atributos funcionais de recursos florais, como resina e óleo, nesse período. Entretanto, se observamos a distribuição do número de espécies (Fig. 2D, linha contínua), veremos duas concentrações com um número equivalente de espécies ofertando recursos. A diferença na distribuição desses dados nos mostra que as pequenas variações da diversidade funcional nos informam sobre os períodos em que há maior oferta de recursos florais diferentes, independentemente do número de espécies. Outro exemplo está na distribuição dos recursos para frugívoros (Fig. 2 E), onde observamos maior estabilidade funcional na oferta desses recursos, mesmo havendo uma redução do número de espécies. Ou seja, essa redução não afeta o número e a abundância de atributos funcionais daquelas espécies que permanecem frutificando.

Portanto, com o índice de diversidade funcional, podemos identificar não só a quantidade de espécies com determinados recursos por período, mas os períodos com maior número e abundância de atributos funcionais dos recursos. Recomendamos assim, a inclusão do índice de diversidade funcional nas análises fenológicas, uma vez que esse permite ampliar as informações que contribuirão de forma significativa para melhor compreender a funcionalidade nas comunidades e, conseqüentemente, podem auxiliar em ações de manejos e conservação.

Respostas dos eventos às variáveis climáticas

Em nosso estudo registramos o fotoperíodo como a variável que se mostrou mais correlacionada com a maioria dos eventos, principalmente com aqueles baseados no número de espécies. A literatura já sugere a muito tempo que as plantas são sensíveis às pequenas mudanças no comprimento do dia, sendo este um dos fatores mais importantes na periodicidade dos ciclos fenológicos das plantas tropicais (e.g. Longman & Jenik 1974; Wright & van Schaik 1994; Richards 1996; Marques & Oliveira 2004; Marques et al. 2004; Borchert et al. 2005). Isso também já foi relatado em outras áreas de Floresta Atlântica (Alvim & Alvim 1978; Morellato et al. 2000; Rubim et al. 2010). Pau et al. (2011) revisaram estudos que procuravam identificar os estímulos ambientais da floração e/ou brotamento, e registraram que 51% e 32% dos estudos identificaram o fotoperíodo e a temperatura, respectivamente, como principais indutores desses eventos fenológicos.

Observamos que não conseguimos captar todas as interações dos eventos com as variáveis ambientais quando analisamos o número total de espécies da comunidade. No entanto, quando observamos os dois conjuntos de espécies, representadas aqui pelos picos, verificamos que cada conjunto responde de forma específica, e algumas vezes antagônicas, às diferentes variáveis climáticas, e, portanto, algumas das correlações são mascaradas quando não analisadas separadamente.

Os eventos das espécies representadas pelo pico I, foram correlacionados com dias mais longos e quentes, ou seja, o fotoperíodo e a temperatura foram as variáveis com maior influência sobre esses eventos. Por outro lado, os eventos das espécies que representam o pico II foram correlacionados com dias mais curtos e temperaturas mais baixas, bem como as variáveis associadas ao movimento da água, como precipitação e evapotranspiração.

Alguns autores chamam a atenção para o fato de outros fatores climáticos, além do fotoperíodo, temperatura e precipitação, serem importantes moduladores fenológicos, especialmente em ecossistemas não temperados, como por exemplo, a influência da insolação pelas mudanças na cobertura de nuvens (Huete et al. 2006; Asner & Alencar 2010; Pau et al. 2011). Em escala local, verificamos que além desses três fatores mais citados, a evapotranspiração e a insolação parecem influenciar, moderadamente, os eventos de dispersão, recursos florais e de frutos.

Os eventos funcionais mostraram ser menos influenciados pelas variáveis climáticas, não sendo estas, portanto, fortes o suficiente para alterar bruscamente a estabilidade funcional dos eventos. O fotoperíodo identificado como a variável que mais influenciou nos eventos funcionais, já foi relatado como um fator importante no particionamento do nicho temporal, uma vez que, essa variável deve permitir o particionamento da estação de crescimento das espécies entre os anos (Pau et al. 2011). Além disso, essa é uma variável dominante na predição de eventos fenológicos em comunidades onde as espécies estão sob baixa transição sazonal (Calle et al. 2010). Estudos mostram que os eventos fenológicos de espécies ocorrentes em ambientes com baixa transição sazonal são menos sensíveis às variações climáticas e mais sensíveis às interações bióticas, como a competição (Pau et al. 2011). A partir disso, nossos dados sugerem que ambientes de floresta tropical úmida sejam funcionalmente mais resilientes às mudanças climáticas, que ambientes com alta transição sazonal.

A baixa variação de funcionalidade no tempo tem implicações para a manutenção da diversidade biológica nessa floresta. A estabilidade funcional de processos como polinização e dispersão, bem como da oferta de recursos para a fauna, contribui para a manutenção e regeneração natural das comunidades, e, conseqüentemente, devem auxiliar na manutenção da biodiversidade em florestas tropicais úmidas.

Compreender os padrões fenológicos e a disponibilidade de recursos nas diferentes formações vegetacionais vai muito além da descrição desses eventos. É necessário interpretar e compreender as diferentes interações desses eventos fenológicos com o ambiente, nas diferentes comunidades, levando em consideração a diversidade de espécies e as particularidades dos ecossistemas. Nosso trabalho mostra que incluir a diversidade funcional como parâmetro nas pesquisas fenológicas subsidiará maior compreensão desses padrões e processos, juntamente com a descrição de todos os demais fatores que contribuem para o funcionamento das comunidades.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado concedida à Araújo, L.D.A. e de Produtividade em Pesquisa à Machado, I.C.; a Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e a Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo apoio concedido para a realização

das atividades. Ao professor Dr. Leonardo P. Félix/CCA/UFPB pela ajuda na identificação das espécies. A professora Dra. Laís Angélica Borges/CCA/UFPB, pela ajuda e conselhos. Aos alunos de graduação Thamiris M. da Silva, Ramon S. Santos e Nilton R. M. Barreto, bem como a Marksralison A. Oliveira pela ajuda nas atividades em campo.

REFERÊNCIAS

- Alvim, P.T., & Alvim, R. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 445–464. Cambridge University Press, New York.
- Alvino, L.D., Batalha, M.A., & Machado, I.C. 2016. Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta na Caatinga (Capítulo 1). In *Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de Brejo de Altitude, Nordeste do Brasil. Tese de Doutorado.*, pp. 1–28. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFPE., Recife.
- Andrade-Lima, D. 1960. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. *Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco* 5: 305–341.
- Andrade-Lima, D. 1982. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In PRANCE, G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics.*, pp. 245–254. Columbia University Press, New York.
- Andrade-Lima, D. 1961. Tipos de floresta de Pernambuco. *Anais da Associação dos Geógrafos Brasileiros* 2: 69–85.
- APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Asner, G.P., & Alencar, A. 2010. Drought impacts on the Amazonforest: the remote sensing perspective. *New Phytologist* 569–578.
- Bahuguna, R.N., & Jagdish, K.S.V. 2015. Temperature regulation of plant phenological development. *Environmental and Experimental Botany* 111: 83–90.
- Bencke, C.S.C., & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269–275.

- Bendix, J., Homeier, J., Cueva Ortiz, E., Emck, P., Breckle, S.-W., Richter, M., & Beck, E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology* 50: 370–384.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* 433: 627–629.
- Burghardt, L.T., Metcalf, C.J.E., Wilczek, A.M., Schmitt, J., & Donohue, K. 2015. Modeling the Influence of Genetic and Environmental Variation on the Expression of Plant Life Cycles across Landscapes. *The American Naturalist* 185: 212–227.
- Calle, Z., Schlumpberger, B.O., Piedrahita, L., Leftin, A., Hammer, S.A., Tye, A., & Borchert, R. 2010. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. *Trees - Structure and Function* 24: 865–877.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A., & Schwartz, M.D. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 357–365.
- Courealet, C., Van den Bulcke, J., Ngoma, L.M., Van Acker, J., & Beeckman, H. 2013. Phenology in Functional Groups of Central African Rainforest Trees. *Journal of Tropical Forest Science* 25: 361–374.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Gene Towne, E., & Kembel, S.W. 2011. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist* 193: 673–682.
- d’Eça-Neves, F.F., & Morellato, L.P.C. 2004. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. *Acta Botanica Brasílica* 18: 99–108.
- Dayan, T., & Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8: 875–894.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646–655.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., & DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12: 22–33.

- Fonseca, C.R., & Ganade, G. 2001. Species functional redundancy , random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118–125.
- Fournier, L.A. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas en arboles. *Turrialba* 24: 422–423.
- Fournier, L.A., & Charpantier, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los arbores tropicales. *Turrialba* 25: 45–48.
- Frankie, G., Baker, H., & Opler, P. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands. *The Journal of Ecology* 62: 881–919.
- Girão, L.C., Lopes, A.V., Tabarelli, M., & Bruna, E.M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PloS One* 2: 1–12.
- Gotelli, N.J., & Graves, G.R. 1996. The temporal niche. In Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (eds.), *Null Models in Ecology*, pp. 95–111. Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Heideman, P.D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059–1079.
- Henry, M., Stevens, H., & Carson, W.P. 2009. Phenological Complementarity, Species Diversity, and Ecosystem Function. *Oikos* 92: 291–296.
- Huete, A.R., Didan, K., Shimabukuro, Y.E., Ratana, P., Saleska, S.R., Hutya, L.R., Yang, W., Nemani, R.R., & Myneni, R. 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters* 33: 1–4.
- Johnson, J., & Omland, K. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101–108.
- Koptur, S., Haber, W. a., Frankie, G.W., & Baker, H.G. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323.
- Legendre, P., & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier., Amsterdam.
- Lima, A.L.A., Rodal, M.J.N., & Lins-e-silva, A.C.B. 2008. Phenology of Tree Species in a Fragment of Atlantic Forest in Pernambuco – Brazil. *Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability* 2: 68–75.
- Locatelli, E., & Machado, I.C. 2004. Fenologia das Espécies Arbóreas de uma Mata Serrana (Brejo de Altitude) em Pernambuco, Nordeste do Brasil. In Porto, K.C.,

- Cabral, J.J.P., & Tabarelli, M. (eds.), *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação*, pp. 255–284. Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. : il. ; 23 cm. — (Série Biodiversidade, 9)., Brasília.
- Longman, K.A., & Jenik, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman Group United Kingdom.
- Lopes, A.V., Girão, L.C., Santos, B.A., Peres, C. a., & Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142: 1154–1165.
- Marques, M.C.M., & Oliveira, P.E. a. M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 713–723.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J., & Salvalaggio, a. P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in Southern Brazil. *Plant Ecology* 173: 203–213.
- Mason, N.W.H., Pipenbahr, N., Škornik, S., & Kaligarič, M. 2013. Does complementarity in leaf phenology and inclination promote co-existence in a species-rich meadow? Evidence from functional groups. *Journal of Vegetation Science* 24: 94–100.
- Mayo, S.J., & Fevereiro, V.P.B. 1982. Mata de Pau Ferro: A pilot study of the Brejo Forest of Paraíba, Brazil.
- McKown, A.D., Guy, R.D., Azam, M.S., Drewes, E.C., & Quamme, L.K. 2013. Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia* 172: 653–665.
- Morellato, P.C. 2007. Fenologia e suas implicações no estudo e monitoramento de mudanças climáticas. In Rego, G.M., Negrelle, R.R.B., & Morellato, P.C. (eds.), *Fenologia como ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos*, pp. 203–212. Embrapa Florestas, Colombo, PR.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F., & Hudson, I.L. 2010. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In Hudson, I.L. & Keatley, M.R. (eds.), *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*, pp. 339–359. Springer Netherlands, Netherlands.
- Morellato, L., Talora, D., Takahashi, a., & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32: 811–823.
- Mouchet, M. a., Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate

- community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O., & Wilson, J.B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353–359.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N.W.H. 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE* 6: e17476.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., & Baker, H.G. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141–159.
- Nyström, M., & Folke, C. 2001. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems* 4: 406–417.
- Parmesan, C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13: 1860–1872.
- Pau, S., Wolkovich, E.M., Cook, B.I., Davies, T.J., Kraft, N.J.B., Bolmgren, K., Betancourt, J.L., & Cleland, E.E. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology* 17: 3633–3643.
- Pereira, A.R., Costa, A. de S., Oliveira, V.G. de, Borges, P. de F., & Filho, I.A. 2015. Análise do comportamento das médias da precipitação pluvial e temperatura da cidade de Areia, Paraíba. *Gaia Scientia* 9: 67–73.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., & Gaston, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76: 977–985.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422–1426.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Polley, H.W., Isbell, F.I., & Wilsey, B.J. 2013. Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos* 122: 1275–1282.
- Rathcke, B., & Lacey, E.P. 1985. Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179–214.

- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479–486.
- Rubim, P., Nascimento, H.E.M., & Morellato, L.P.C. 2010. Variações interanuais na fenologia de uma comunidade arbórea de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24: 756–762.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43: 77–86.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353–377.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Girão, L.C., Peres, C.A., & Lopes, A. V. 2010. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24: 1654–1663.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3: 109–120.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Venables, W.N., & Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer-Verlag, New York.
- Wright, S.J., & van Schaik, C.P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143: 192–199.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.

Informação de suporte

Apêndice S1. Localização da área de estudo e desenho amostral no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Nordeste, Brasil.

Apêndice S2. Matriz de correlação entre as variáveis ambientais

Apêndice S3. Lista das espécies estudadas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Brasil.

Apêndice S4. Resultados das análises de correlação entre as distribuições dos picos I e II do número de espécies.

Apêndice S5. Resultados das análises de regressão simples e STEPWISE do número de espécies.

Apêndice S6. Resultados das análises de regressão simples e STEPWISE da diversidade funcional.

Apêndice S7. Resultados das análises de correlação cruzada.

Tabela 1. Atributos funcionais fenológicos utilizados no cálculo da diversidade funcional.

Catagóricos	Descrição das classes
Recurso de flor ^{a, b, c, d}	Néctar, pólen, óleo, pólen/ ACPFL, néctar/pólen, resina, sem recurso.
Padrão de floração ^e	Anual, subanual, supra-anual, contínuo
Recurso de fruto	Polpa (parte carnosa do pericarpo), semente (aquelas que serviam de recurso para granívoros), ACTSe, sem recurso.
Padrão de frutificação ^e	Anual, subanual, supra-anual, contínuo
Padrão de dispersão ^e	Anual, subanual, supra-anual, contínuo
Contínuos	Descrição
Abundância de recursos florais	Número de indivíduos ofertando recursos florais
Abundância de recursos de fruto	Número de indivíduos ofertando recurso de fruto
Período de floração	Número de meses de eventos de floração
Período de frutificação	Número de meses de eventos de frutificação
Período de dispersão	Número de meses de eventos de dispersão
Período de oferta de recursos florais	Número de meses de oferta de recursos florais
Período de oferta de recursos de frutos	Número de meses de oferta de recursos de frutos

Abrigo, cópula ou partes florais (ACPFL); anexos carnosos do tegumento da semente (ACTSe).

^a Faegri and van der Pijl (1979), ^b Endress (1994), ^c Proctor et al. (1996), ^d Girão et al. (2007), ^e Newstrom et al. (1994).

Tabela 2. Resultados dos testes de Watson-Wheeler Test e Watson-Williams Test (de acordo com a distribuição dos dados).

Eventos	Número de espécies		Diversidade funcional	
	F	(p)	F	(p)
Floração	6.40	0.08	0.34	0.84
Frutificação	0.01	0.99	0.09	0.95
Dispersão	1.63	0.44	0.10	0.94
Recurso floral	6.65	0.06	0.24	0.88
Recurso de fruto	2.66	0.26	0.12	0.93

Tabela 3. Resultados das análises da estatística circular para a riqueza de espécies. Pico I (PI), Pico II (PII), número de observações (n), vetor médio (μ), comprimento do vetor médio (r), teste de Rayleigh (Z).

Eventos	(n)		(μ)		(r)		Z(p)	
	PI	PII	PI	PII	PI	PII	PI	PII
Floração	608	526	153.1°	103.2°	0.24	0.27	0.0	0.0
Frutificação	834	1000	55.9°	348.9°	0.12	0.20	0.0	0.0
Dispersão	545	514	71.0°	64.6°	0.23	0.27	0.0	0.0
Recurso floral	565	520	153.7°	100.0°	0.28	0.26	0.0	0.0
Recurso de fruto	345	440	57.4°	34.6°	0.19	0.31	0.0	0.0

Tabela 4. Resultados das análises da estatística circular para a diversidade funcional. Número de observações (n), vetor médio (μ), comprimento do vetor médio (r), teste de Rayleigh (Z).

Eventos	(n)	(μ)	(r)	Z(p)
Floração	101	113.5°	0.11	0.48
Frutificação	161	90.3°	0.01	0.97
Dispersão	141	79.2°	0.03	0.91
Recurso floral	67	104.5°	0.13	0.50
Recurso de fruto	72	48.2°	0.09	0.69

Tabela 5. Modelos finais dos testes de regressões simples e stepwise dos valores do número de espécies em evento fenológico em função das variáveis ambientais. Temperatura (TEMP), evapotranspiração (ETR), fotoperíodo (PHOTO), precipitação (RAIN), variável do mês anterior (-1).

Eventos	Modelos	F	R ²	P
Floração				
Comunidade Total	TEMP-1	5.0	0.18	0.03
Pico I	TEMP+TEMP-1+PHOTO-1	14.9	0.69	2.487e-05
Pico II	RAIN-1+ PHOTO + PHOTO-1	27.4	0.80	2.7093-07
Frutificação				
Comunidade Total	PHOTO	9.6	0.30	0.005
Pico I	TEMP+TEMP-1+PHOTO-1	10.4	0.61	0.0002
Pico II	PHOTO	24.0	0.52	6.678e-05
Dispersão				
Comunidade Total	*	*	*	*
Pico I	PHOTO	11.2	0.33	0.002
Pico II	PHOTO	19.9	0.47	0.0001
Recursos florais				
Comunidade Total	TEMP-1	4.9	0.18	0.03
Pico I	TEMP + TEMP-1 +ETR-1+ PHOTO-1	11.5	0.70	6.378e-05
Pico II	RAIN-1 + PHOTO + PHOTO-1	27.3	0.80	2.768e-07
Recursos de frutos				
Comunidade Total	PHOTO	18.2	0.45	0.0003
Pico I	TEMP-1	13.0	0.37	0.001
Pico II	ETR-1 + PHOTO+PHOTO1	22.2	0.76	1.407e-06

*Não correlacionou com nenhuma das variáveis ambientais.

Tabela 6. Modelos finais dos testes de regressões simples e stepwise dos valores de diversidade funcional em função das variáveis ambientais. Temperatura (TEMP), evapotranspiração (ETR), fotoperíodo (PHOTO), insolação (INSOL), variável do mês anterior (-1).

Eventos/comunidades	Modelos	F	R ²	P
Floração	PHOTO1	12.4	0.36	0.001
Frutificação	PHOTO	7.81	0.26	0.010
Dispersão	INSOL	5.908	0.2117	0.02368
Recurso floral	PHOTO1	10.9	0.33	0.0031
Recurso de fruto	ETR1	6.553	0.2295	0.01786

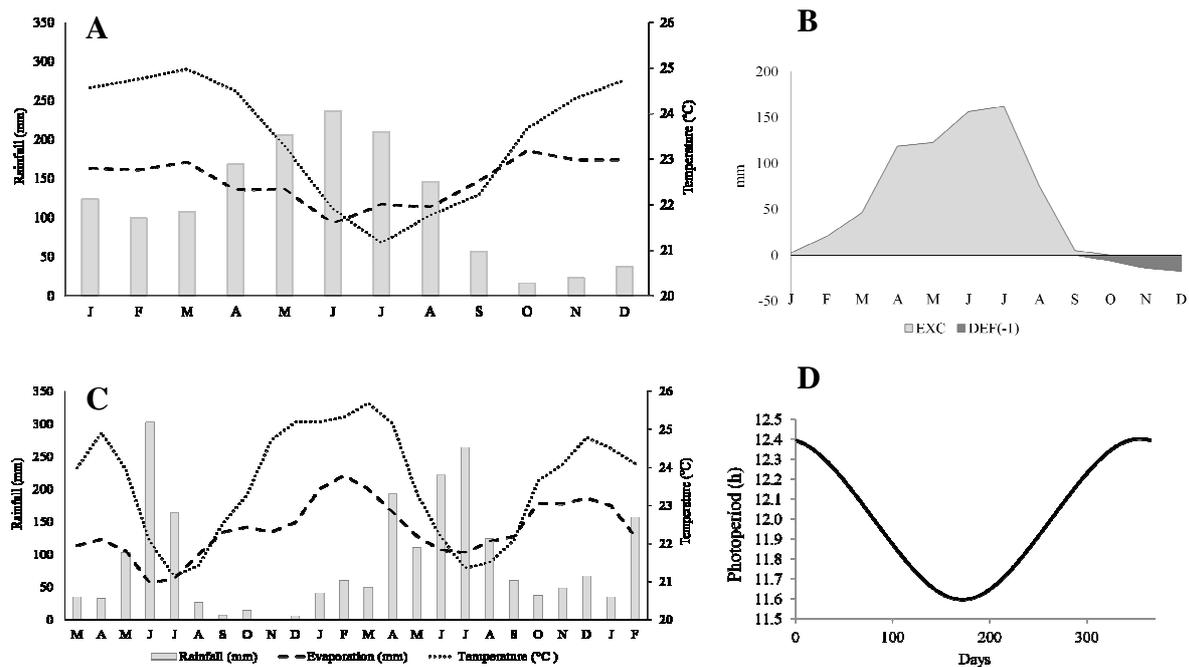


Fig. 1. Valores mensais das variáveis precipitação, evaporação e temperatura (A, C), balanço hídrico mensal (B) e fotoperíodo (D) do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Brasil (6°58'12' S e 35°42'15' W). Média de dez anos (2005 – 2014) (A) e do período do estudo (C).

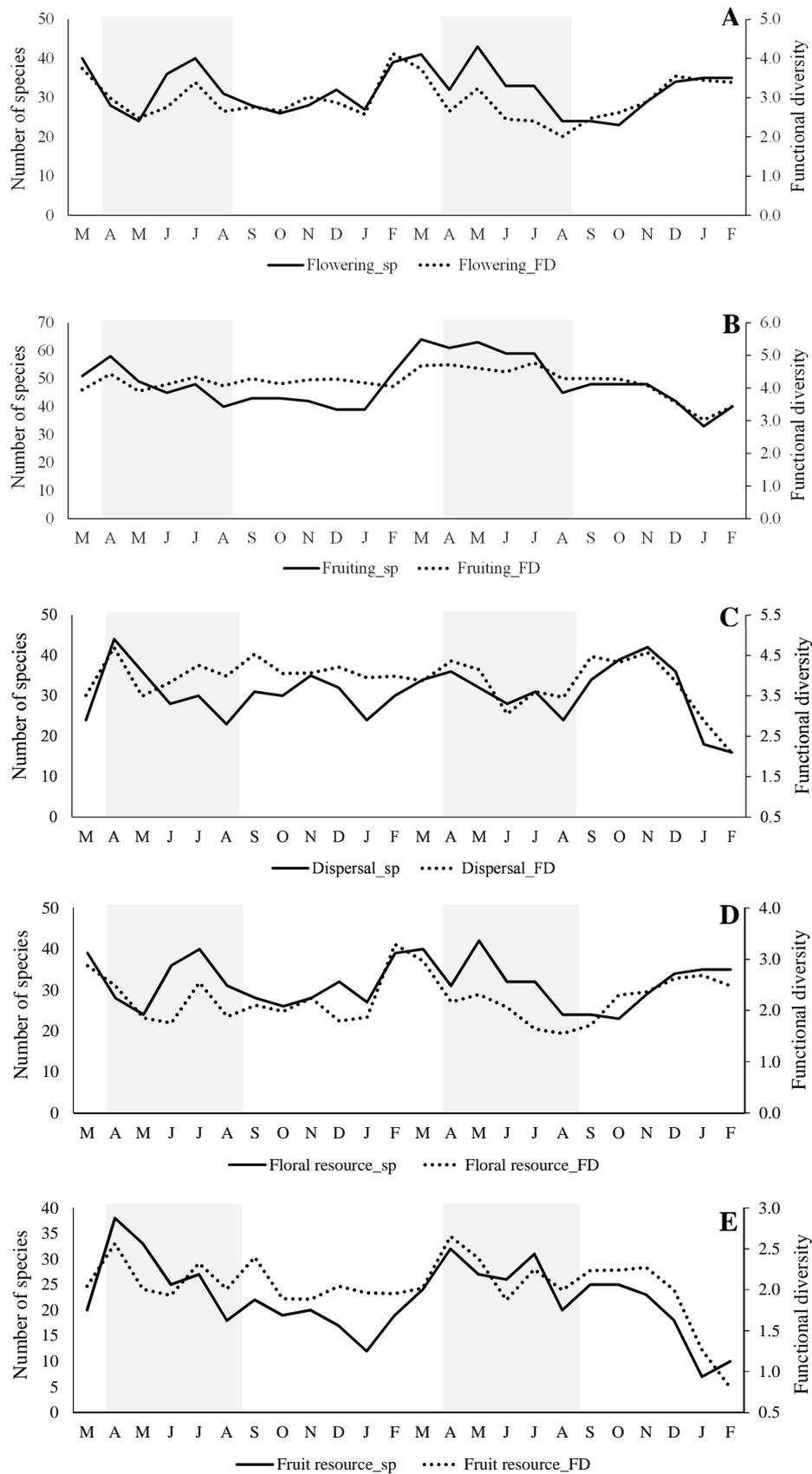


Fig. 2. Fenologia do número de espécies (sp) e da diversidade funcional (FD). Floração (A), frutificação (B); dispersão (C), recursos florais (D), recursos de frutos (E). Área hachurada em cinza: período de elevada precipitação.

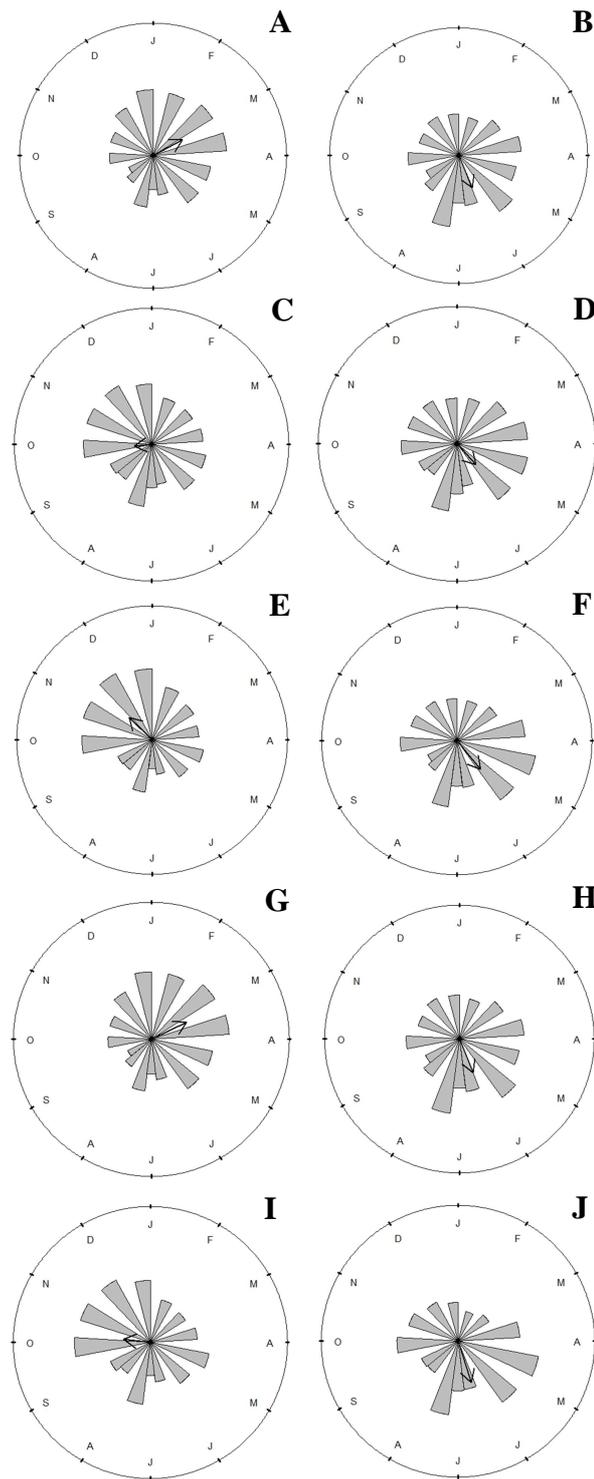


Fig. 3. Histograma circular dos eventos fenológicos baseados no número de espécies. Pico I (A, C, E, G, I), pico II (B, D, F, H, J). Floração (A, B), frutificação (C, D), dispersão (E, F), recurso floral (G, H), recurso de fruto (I, J).

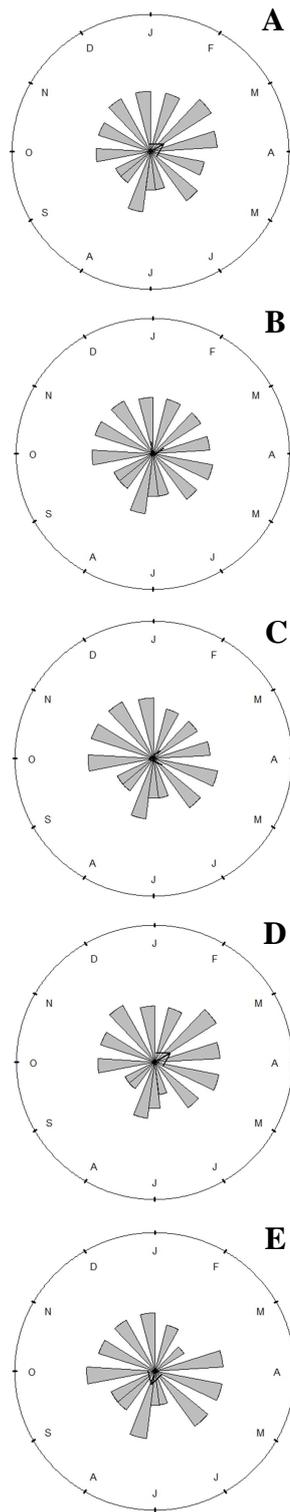


Fig. 4. Histograma circular dos eventos fenológicos baseados na diversidade funcional. Floração (A), frutificação (B), dispersão (C), recurso floral (D), recurso de fruto (E).

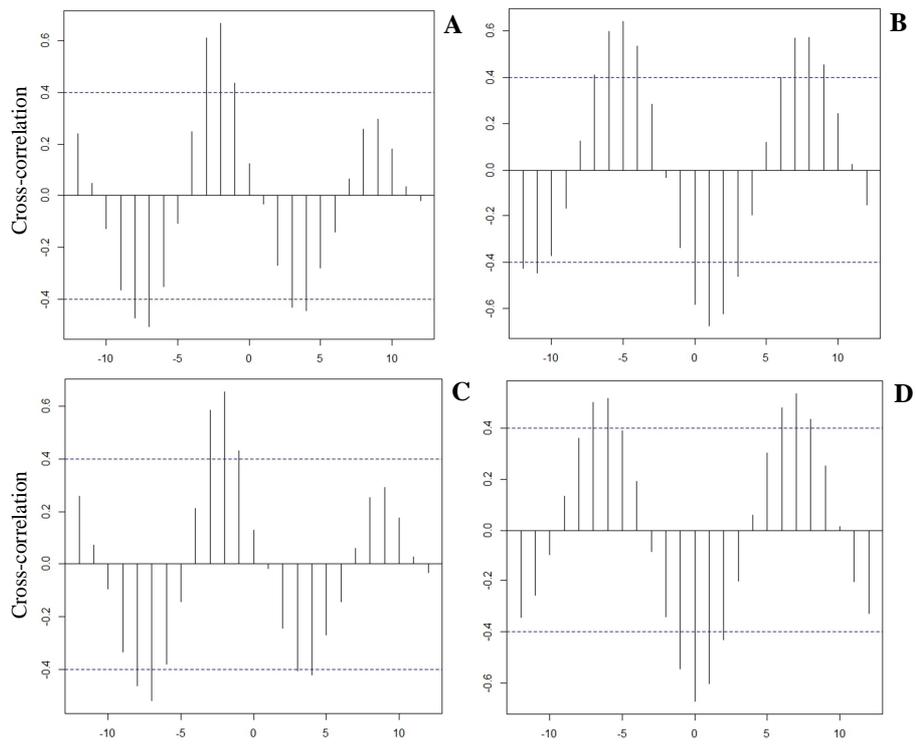


Fig. 5. Análises de correlação cruzada dos valores significativos em lag = 0 ou lag = -1 das variáveis ambientais e o número de espécies com eventos fenológicos e recursos na análise de comunidade total. Floração x temperatura (A), frutificação x fotoperíodo (B), recursos florais x temperatura (C), recursos de fruto x fotoperíodo (D).

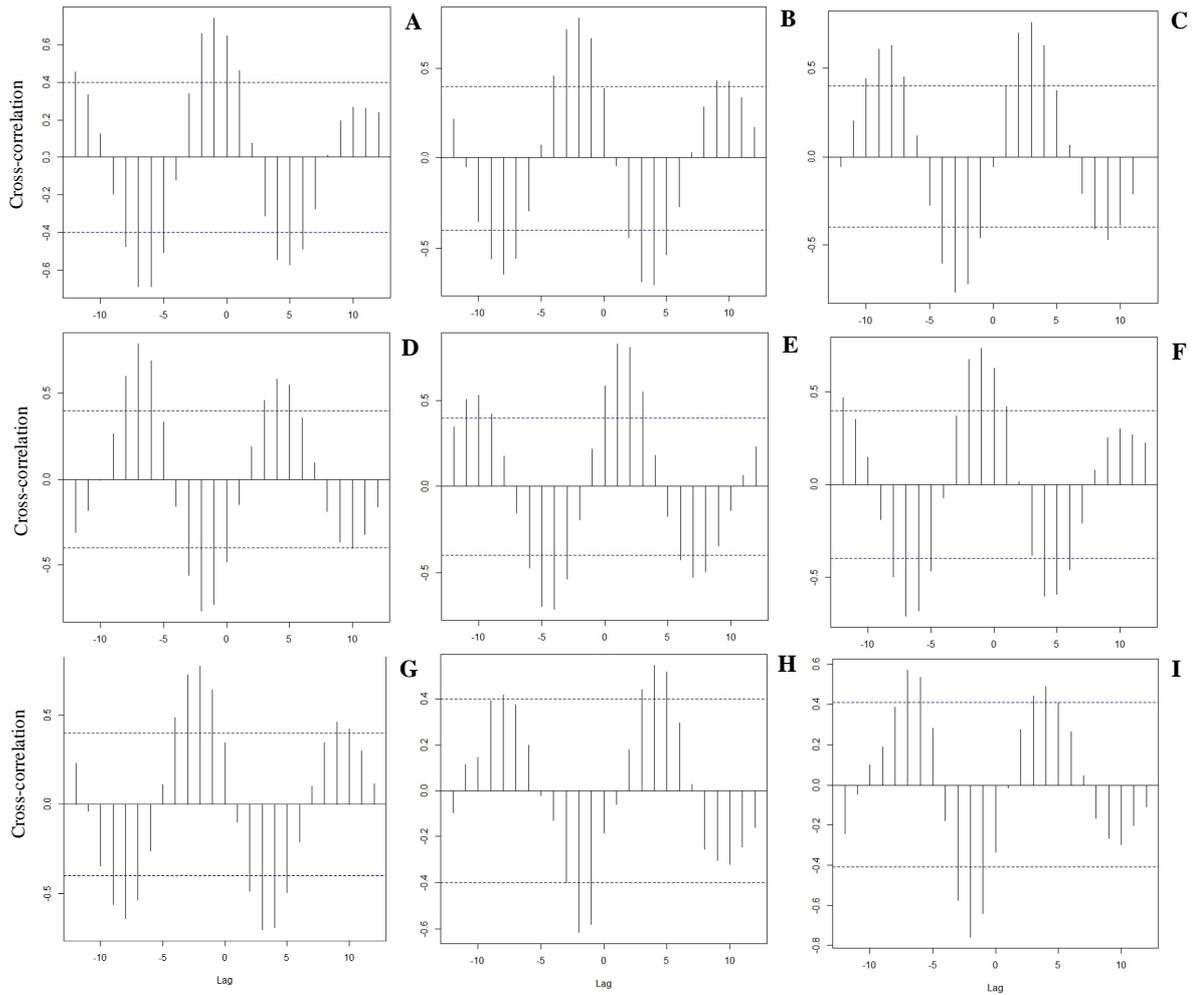


Fig. 6. Análises de correlação cruzada dos valores significativos em lag = 0 ou lag = - 1 das variáveis ambientais e o número de espécies com eventos fenológicos e recursos na análise da comunidade do pico I. Floração x temperatura (A), floração x fotoperíodo (B), frutificação x fotoperíodo (C), frutificação x temperatura (D), dispersão x fotoperíodo (E), recurso floral x temperatura (F), recurso floral x fotoperíodo (G), recurso floral x evapotranspiração (H), recurso de fruto x temperatura (I).

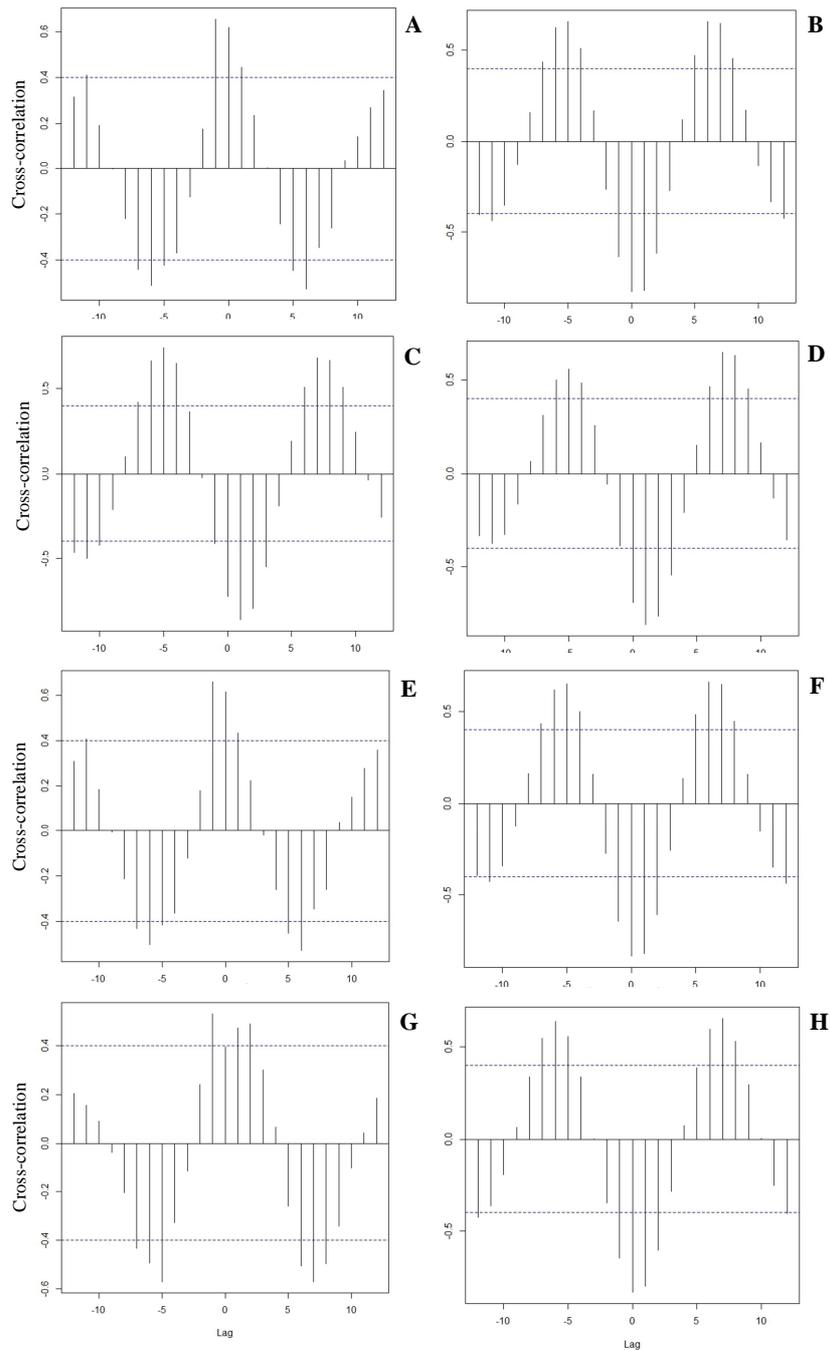


Fig. 7. Correlação cruzada dos valores significativos em lag = 0 ou lag = -1 das variáveis ambientais e o número de espécies com eventos fenológicos e recursos na análise da comunidade do pico II. Floração x precipitação (A), floração x fotoperíodo (B), frutificação x fotoperíodo (C), dispersão x fotoperíodo (D), recurso floral x precipitação (E), recurso floral x fotoperíodo (F), recurso de fruto x evapotranspiração (G), recurso de fruto x fotoperíodo (R).

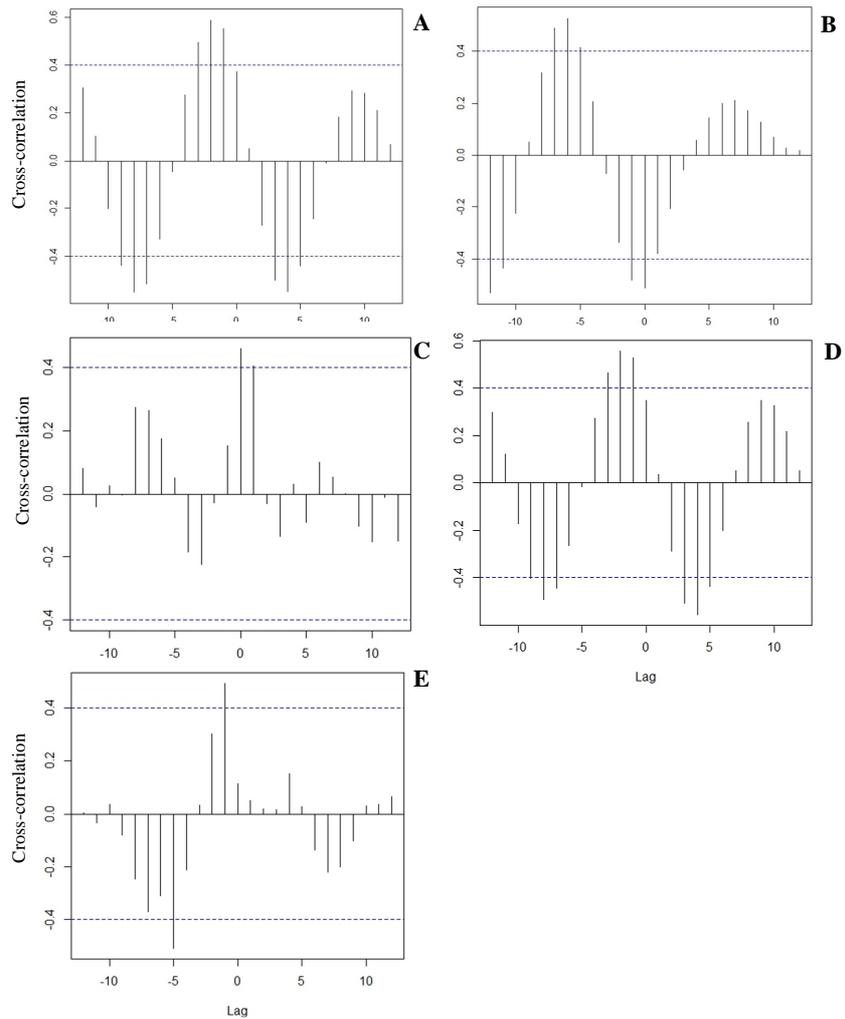


Fig. 8. Correlação cruzada dos valores significativos em lag = 0 ou lag = -1 das variáveis ambientais e a diversidade funcional dos eventos fenológicos e recursos na análise de comunidade total. Floração x fotoperíodo (A), frutificação x fotoperíodo (B), dispersão x insolação (C), recursos florais x fotoperíodo (D), recursos de fruto x evapotranspiração (E).

Material Suplementar

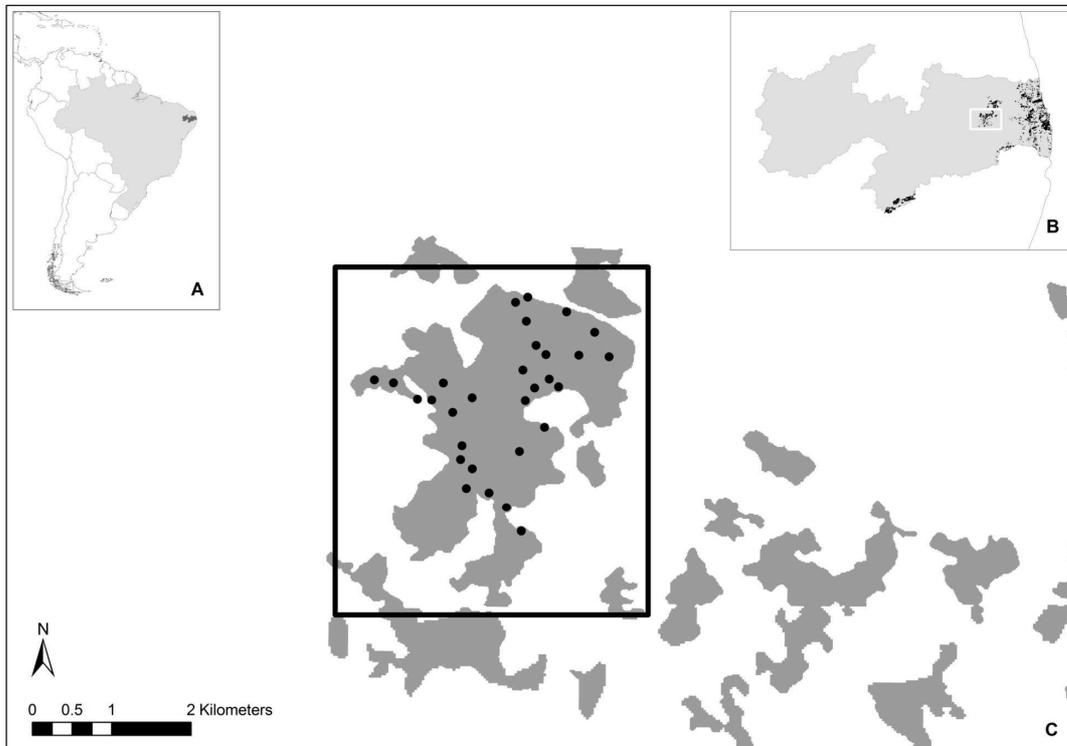


Fig. S1. Localização do Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Brasil. (A) Distribuição dos remanescentes de floresta Atlântica no estado da Paraíba (cinza escuro), destacando os remanescentes de floresta de Brejo de Altitude. (B) Fragmentos de floresta de Brejo de Altitude, destacando as unidades amostrais (círculos escuros) no Parque Estadual Mata do Pau Ferro ($6^{\circ}58'12''$ S and $35^{\circ}42'15''$ W) (C). Mapa em ArcGis Desktop 10.1.

Tabela. S2. Matriz de correlações das variáveis ambientais selecionadas. Valores de r (Pearson). Temperatura (TEMP), precipitação (RAIN), evaporação (EVAP), evapotranspiração (ETR), umidade (MOIST), radiação (RAD), insolação (INSOL), excesso/déficit hídrico (WED), armazenamento de água no solo (SWS), fotoperíodo (PHOTO).

	RAIN	EVAP	WED	TEMP	INSOL	MOIST	ETR	RAD	PHOTO	SWS
RAIN	-	-0.52	0.76	-0.46	-0.79	0.77	0.44	-0.81	-0.66	0.70
EVAP	-	-	-0.74	0.75	0.44	-0.68	-0.52	0.60	0.74	-0.66
WED	-	-	-	-0.79	-0.67	0.94	0.80	-0.77	-0.78	0.95
TEMP	-	-	-	-	0.49	-0.76	-0.68	0.73	0.67	-0.78
INSOL	-	-	-	-	-	-0.73	-0.42	0.72	0.39	-0.63
MOIST	-	-	-	-	-	-	0.84	-0.81	-0.76	0.92
ETR	-	-	-	-	-	-	-	-0.51	-0.64	0.84
RAD	-	-	-	-	-	-	-	-	0.73	-0.78
PHOTO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.76
SWS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabela. S3. Lista das espécies estudadas no Parque Estadual Mata do Pau Ferro, Paraíba, Nordeste, Brasil (6°58'12" S and 35°42'15" W). Identificadas de acordo com APG III (2009).

Species
Acanthaceae
<i>Ruellia ochroleuca</i> Mart. ex Nees
<i>Ruellia cearensis</i> Lindau
Anacardiaceae
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.
Annonaceae
<i>Guatteria pogonopus</i> Mart.
<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.
Apocynaceae
<i>Himatanthus phagedaenicus</i> (Mart.) Woodson
<i>Peltastes peltatus</i> (Vell.) Woodson
<i>Rauvolfia ligustrina</i> Willd.
Araceae
<i>Anthurium</i> sp.
Araliaceae
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin
Arecaceae
<i>Acrocomia intumescens</i> Drude
<i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr.
Asparagaceae
<i>Furcraea foetida</i> (L.) Haw.
<i>Sansevieria trifasciata</i> Prain
Asteraceae
<i>Mikania</i> sp.
Bignoniaceae
<i>Amphilophium crucigerum</i> (L.) L.G.Lohmann
<i>Fridericia pubescens</i> (L.) L.G.Lohmann
<i>Fridericia</i> sp.1

Handroanthus impetiginosus (Mart. ex DC.) Mattos

Handroanthus serratifolius (A.H.Gentry) S. Grose

Handroanthus sp.

Lundia cordata (Vell.) DC.

Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers

Sp46_Indet

Boraginaceae

Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Cham.

Bromeliaceae

Aechmea costantinii (Mez) L.B.Sm.

Bromelia karatas L.

Burseraceae

Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand

Cactaceae

Pereskia grandifolia Haw.

Rhipsalis baccifera (J.M.Muell.) Stearn

Cannabaceae

Celtis pubescens (Kunth) Spreng.

Capparaceae

Cynophalla flexuosa (L.) J.Presl

Celastraceae

Prionostemma aspera (Lam.) Miers.

Chrysobalanaceae

Hirtella racemosa Lam.

Clusiaceae

Clusia paralicola G.Mariz

Connaraceae

Connarus rostratus (Vell.) L.B.Sm.

Rourea doniana Baker

Convolvulaceae

Merremia cissoides (Lam.) Hallier f.

Sp105_Indet

Erythroxylaceae

Erythroxylum citrifolium A.St.-Hil.

Erythroxylum deciduum A. St.- Hil.

Erythroxylum paufferrense Plowman

Erythroxylum simonis Plowman

Euphorbiaceae

Sapium glandulosum (L.) Morong

Fabaceae

Albizzia polycephala (Benth.) Killip ex Record

Bowdichia virgilioides Kunt.

Chloroleucon dumosum (Benth.) G.P.Lewis

Dioclea grandiflora Mart. ex Benth.

Diplostropis purpurea (Rich.) Amshoff

Erythrina velutina Willd.

Hymenaea courbaril L.

Inga thibaudiana DC.

Lonchocarpus sericeus (Poir.) Kunth ex DC.

Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld

Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.

Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose

Senegalia riparia (Kunth) Britton & Rose ex Britton & Killip

Senna georgica H. S. Irwin & Barneby

Senna sp.

Heliconiaceae

Heliconia psitacuorum L. f

Lamiaceae

Aegiphila verticillata Vell.

Vitex rufescens A. Juss.

Lauraceae

Ocotea glomerata (Nees) Mez

Lecythydaceae

Eschweilera ovata Mart. ex Miers

Lecythis pisonis (Cambess.)

Loranthaceae

Psittacanthus sp.

Malpighiaceae

Byrsonima sericea DC.

Diplopterys lutea (Griseb.) W.R.Anderson & C.C.Davis

Heteropterys aenea Griseb.

Heteropterys eglandulosa A.Juss.

Malvaceae

Ceyba glaziovii (Kuntze) K. Schum.

Eriotheca macrophylla (K. Schum.) A. Robyns

Luehea ochrophylla Mart.

Marantaceae

Sp76_Indet

Stromanthe tonckat (Aubl.) Eichler

Sp120_Indet

Melastomataceae

Clidemia hirta (L.) D.Don

Miconia cinnamomifolia (DC.) Naudin

Meliaceae

Cedrela fissilis Vell.

Menispermaceae

Hyperbaena domingensis (DC.) Benth.

Moraceae

Brosimum guianense (Aubl.) Huber

Ficus calyptroceras (Miq.) Miq.

Sorocea hilarii Gaudich.

Myrtaceae

Campomanesia aromatica (Aubl.) Griseb.

Eugenia candolleana DC.

Eugenia puniceifolia (Kunth) DC.

Myrcia sp.

Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.

Plinia cauliflora (Mart.) Kausel

Psidium guineense Sw.

Nyctaginaceae

Guapira nitida (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell

Guapira opposita (Vell.) Reitz

Olacaceae

Ximenia americana L.

Xymenia sp.

Orchidaceae

Alatiglossum barbatum (Lindl.) Baptista

Dichaea cogniauxiana Schltr.

Oeceoclades maculata (Lindl.) Lindl.

Phytolaccaceae

Rivina humilis L.

Polygonaceae

Coccoloba sp.

Primulaceae

Myrsine guianensis (Aubl.) Kuntze

Rhamnaceae

Colubrina glandulosa Perkins

Ziziphus joazeiro Mart.

Gouania virgata Reissek

Rubiaceae

Chiococca alba (L.) Hitchc.

Coutarea hexandra (Jacq.) K.Schum.

Guettarda viburnoides Cham. & Schldtl.

Margaritopsis chaenotricha (DC.) C.M.Taylor

Palicourea crocea (Sw.) Roem. & Schult.

Psychotria bracteocardia (DC.) Müll.Arg.

Psychotria carthagenensis Jacq.

Psychotria hoffmannseggiana (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.

Psychotria racemosa Rich.

Geophila repens (L.) I.M.Johnst.

Rutaceae

Zanthoxylum rhoifolium Lam.

Salicaceae

Casearia sylvestris Sw.

Santalaceae

Phoradendron chrysocladon A.Gray

Sapindaceae

Allophylus laevigatus (Turcz.) Radlk.

Cupania impressinervia Acev.-Rodr.

Paullinia pinnata L.

Serjania glabrata Kunth

Talisia esculenta (Cambess.) Radlk.

Sapotaceae

Chrysophyllum rufum Mart.

Schoepfiaceae

Schoepfia brasiliensis A.DC.

Simaroubaceae

Simarouba amara Aubl.

Solanaceae

Lycianthes pauciflora (Vahl) Bitter

Solanum paludosum Moric.

Urticaceae

Cecropia palmata Willd.

Tabela S4. Correlações entre as distribuições dos picos I e II do número de espécies e da diversidade funcional do Parque Estadual Mata do Pau-Ferro, Areia, Brasil (6°58'12' S e 35°42'15' W).

Eventos	Número de espécies		Diversidade funcional	
	r	P	r	P
Floração	0.07	0.73	0.46	0.02
Frutificação	-0.22	0.30	0.45	0.02
Dispersão	-0.44	0.03	0.44	0.02
Recursos florais	0.08	0.68	0.47	0.01
Recursos de frutos	0.09	0.67	0.44	0.03

Tabela S5. Modelos dos testes de regressões simples e stepwise dos valores de riqueza de espécies de plantas em algum evento fenológico em função das variáveis ambientais correlacionadas ($r > 0.4$). Modelos (MOD), único (U), inicial (I), final (F), temperatura (TEMP), evapotranspiração (ETR), fotoperíodo (PHOTO), precipitação (RAIN), variável do mês anterior (-1).

EVENTOS	MOD	VARIÁVEIS AMBIENTAIS	F	R ²	P	AIC
Floração						
Comunidade Total	U	TEMP-1	5.0	0.18	0.03	86.1
Pico I	I	TEMP + TEMP-1 + ETR-1 + PHOTO-1	11.3	0.70	7.154e-05	88.6
	F	TEMP+TEMP-1+PHOTO-1	14.9	0.69	2.487e-05	87.7
Pico II	I	RAIN + RAIN-1 + TEMP + ETR + PHOTO + PHOTO-1	11.7	0.80	3.003e-05	83.8
	F	RAIN-1+ PHOTO + PHOTO-1	27.4	0.80	2.7093-07	77.9
Frutificação						
Comunidade Total	U	PHOTO	9.6	0.30	0.005	97.1
Pico I	I	TEMP + TEMP-1 + ETR-1 + PHOTO-1	7.8	0.62	0.0006	88.2
	F	TEMP+TEMP-1+PHOTO-1	10.4	0.61	0.0002	86.9
Pico II	I	RAIN + ETR + PHOTO	7.3	0.52	0.001	115.2
	F	PHOTO	24.0	0.52	6.678e-05	111.2
Dispersão						
Comunidade Total	*	*	*	*	*	*
Pico I	I	RAIN + ETR + PHOTO	4.0	0.37	0.020	103.6
	F	PHOTO	11.2	0.33	0.002	101.1
Pico II	U	PHOTO	19.9	0.47	0.0001	98.8

Recursos florais							
Comunidade Total	U	TEMP-1		4.9	0.18	0.03	84.6
Pico I	I	TEMP + TEMP-1 + ETR-1 + PHOTO-1		11.5	0.70	6.378e-05	91.3
	F	TEMP + TEMP-1 + ETR-1 + PHOTO-1		11.5	0.70	6.378e-05	91.3
Pico II	I	RAIN + RAIN-1 + ETR + PHOTO + PHOTO-1 + TEMP		11.8	0.80	2.97e-05	82.5
	F	RAIN-1 + PHOTO + PHOTO-1		27.3	0.80	2.768e-07	76.8
Recurso de frutos							
Comunidade Total	I	ETR-1 + PHOTO + PHOTO1		6.9	0.51	0.0021	84.8
	F	PHOTO		18.2	0.45	0.0003	83.5
Pico I	I	TEMP-1 + ETR-1		6.2	0.37	0.007	78.0
	F	TEMP-1		13.0	0.37	0.001	76.0
	I	RAIN + ETR-1 + PHOTO + PHOTO1		16.6	0.77	5.193e-06	83.4
Pico II	F	ETR-1 + PHOTO + PHOTO1		22.2	0.76	1.407e-06	82.3

*Não correlacionou com nenhuma das variáveis ambientais.

Tabela S6. Modelos dos testes de regressões simples e stepwise dos valores de diversidade funcional em função das variáveis ambientais correlacionadas ($r > 0.4$). Modelo (MOD), único (U), inicial (I), final (F), temperatura (TEMP), evapotranspiração (ETR), fotoperíodo (PHOTO), insolação (INSOL), variável do mês anterior (-1).

EVENTOS	MOD	VARIÁVEIS	F	R²	P	AIC
Floração	I	PHOTO1 + TEMP1 + TEMP	4.31	0.39	0.016	-36.6
	F	PHOTO1	12.4	0.36	0.001	-39.4
Frutificação	I	PHOTO + PHOTO1	3.95	0.27	0.034	-46.0
	F	PHOTO	7.81	0.26	0.010	-47.6
Dispersão	U	INSOL	5.908	0.2117	0.02368	-27.36
Recurso floral	I	PHOTO1 + TEMP1 + TEMP	3.38	0.33	0.038	-40.9
	F	PHOTO1	10.9	0.33	0.0031	-44.8
Recurso de fruto	I	ETR1 + PHOTO1	3.535	0.2518	0.04752	-48.05
	F	ETR1	6.553	0.2295	0.01786	-49.34

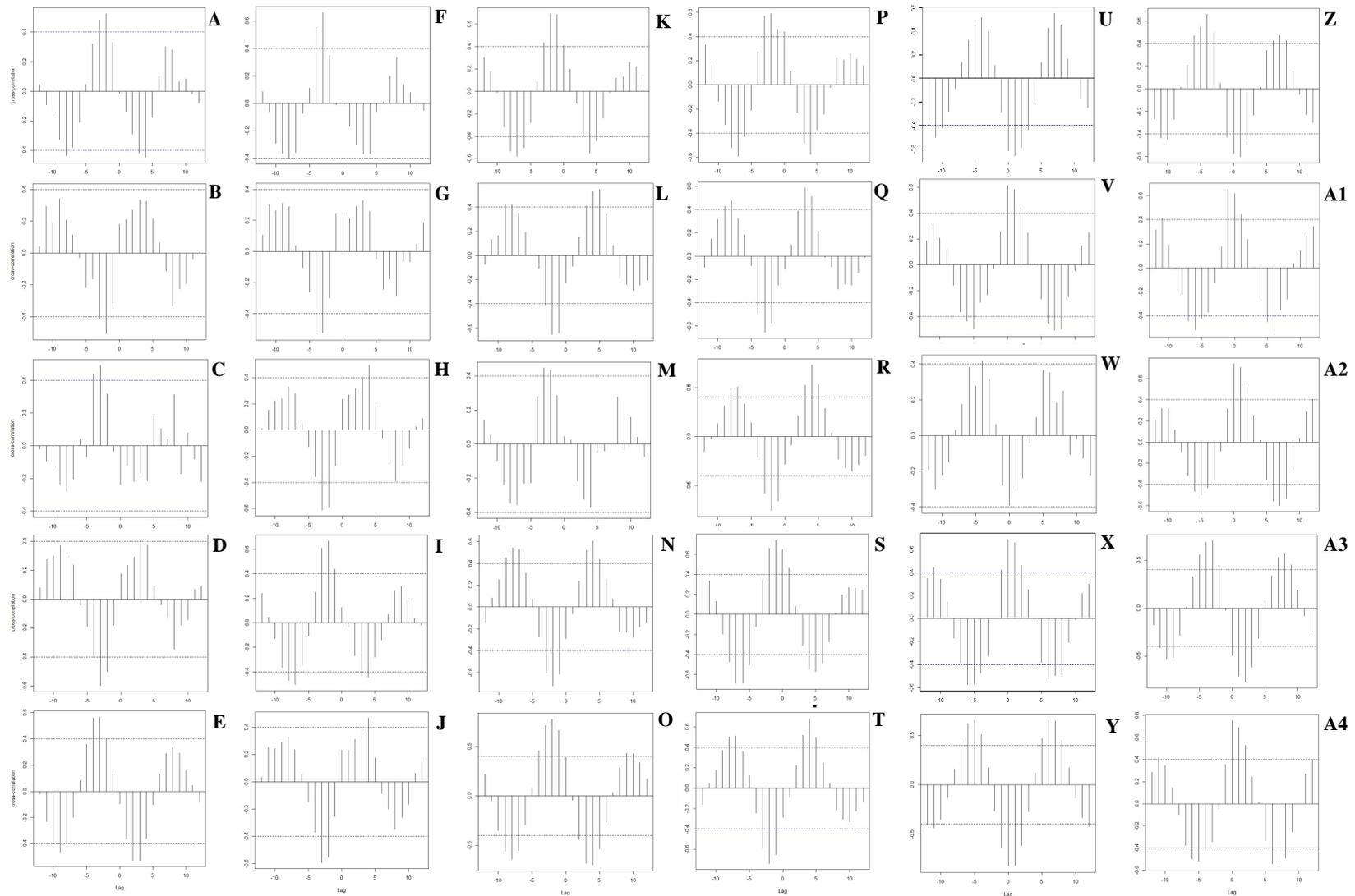


Fig. S7a. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e o número de espécies em floração. Comunidade total (A-J), Pico I (K-T), Pico II (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

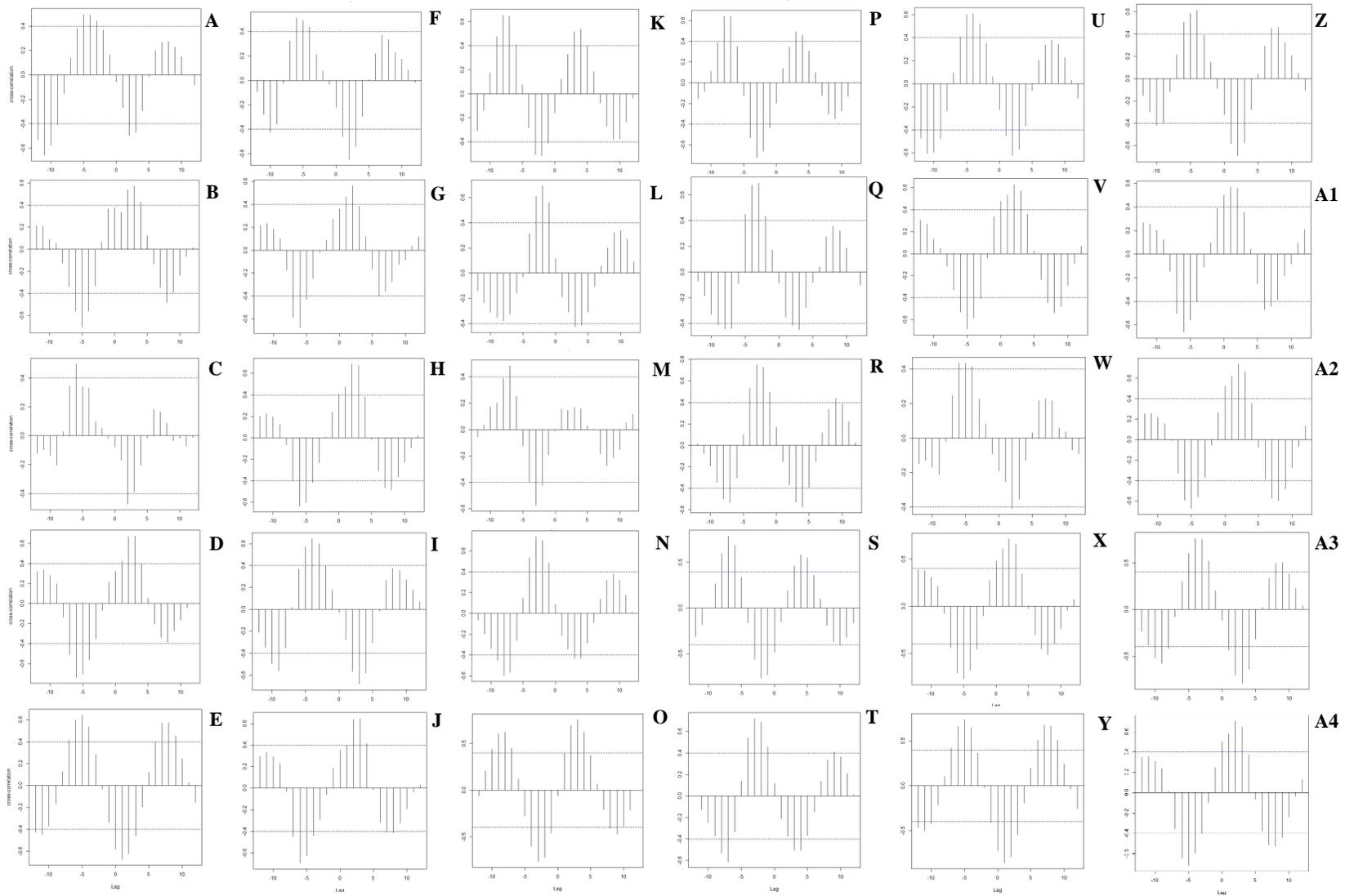


Fig. S7b. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e o número de espécies em frutificação. Comunidade total (A-J), comunidade pico I (K-T), comunidade pico II (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

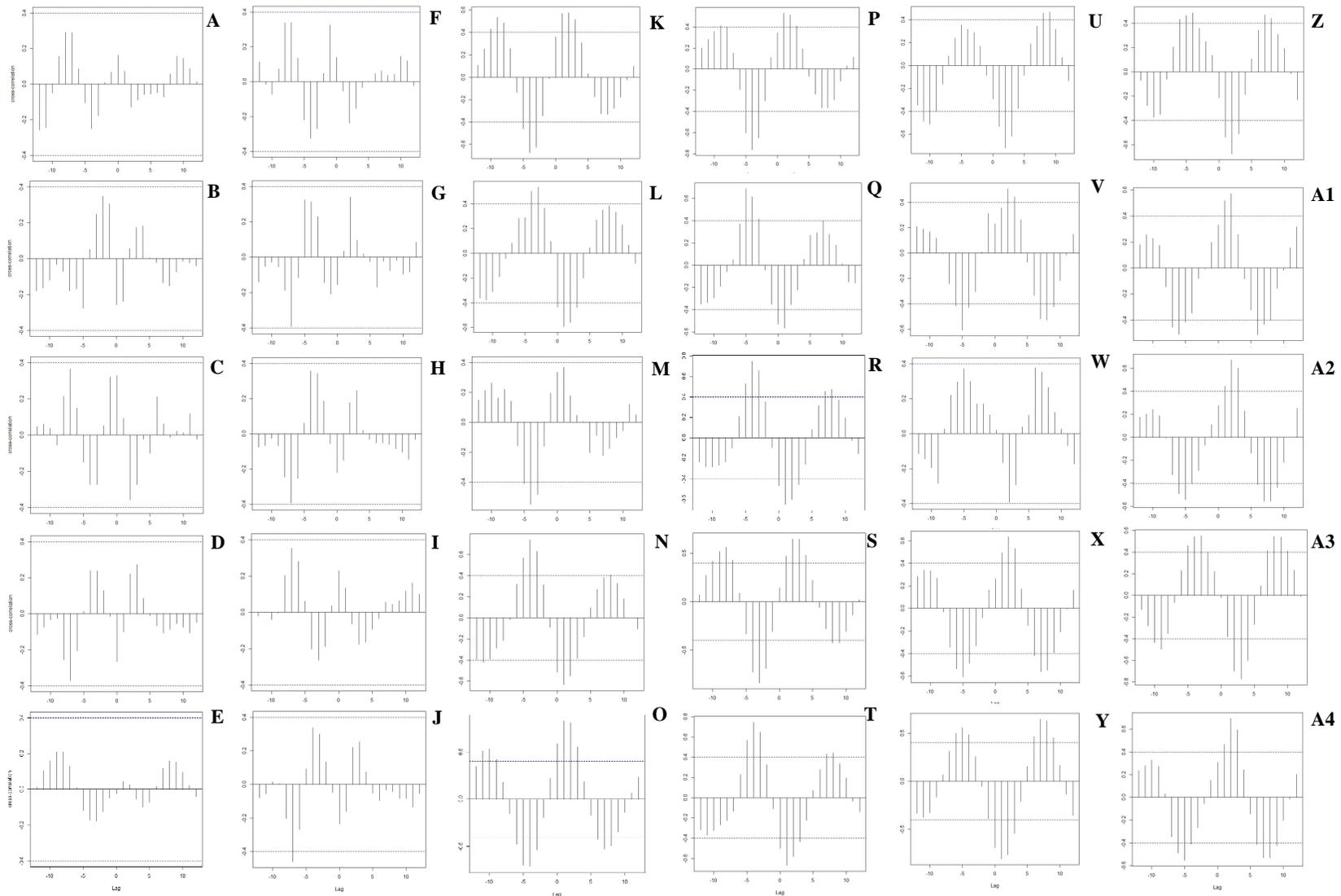


Fig. S7c. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e o número de espécies em dispersão. Comunidade total (A-J), comunidade pico I (K-T), comunidade pico II (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

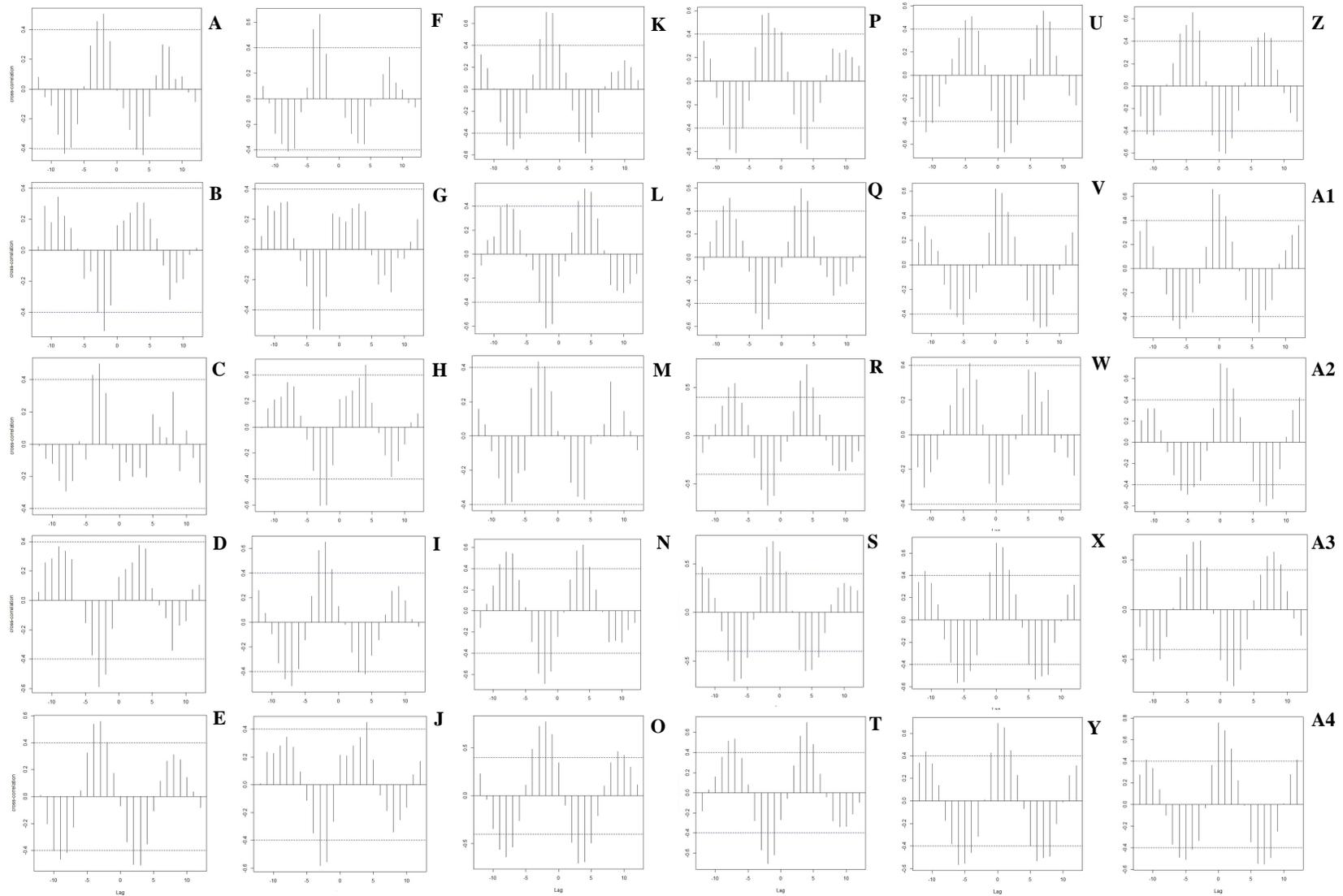


Fig. S7d. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e o número de espécies com recursos florais. Comunidade total (A-J), comunidade pico I (K-T), comunidade pico II (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

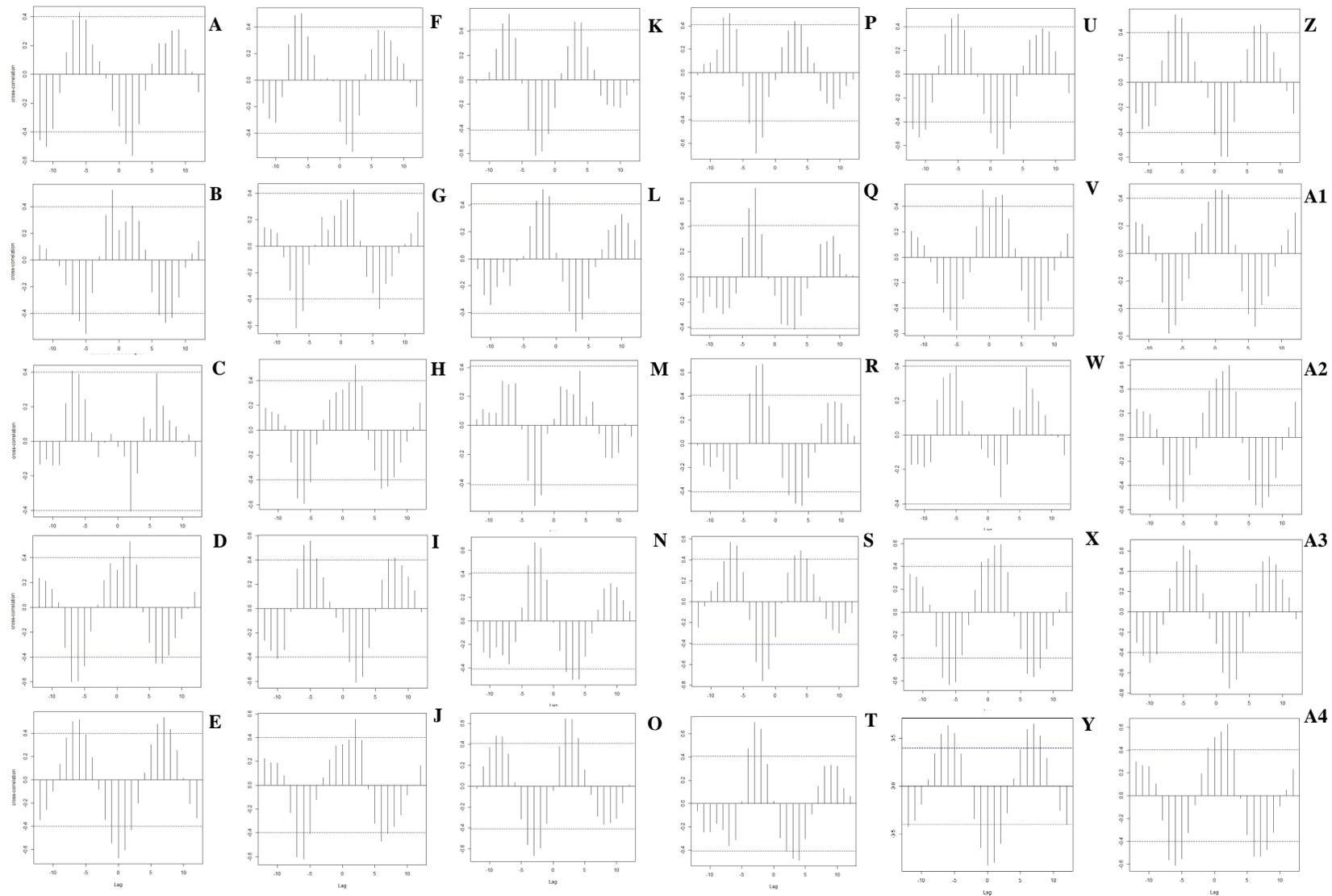


Fig. S7e. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e o número de espécies com recursos de frutos. Comunidade total (A-J), comunidade pico I (K-T), comunidade pico II (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

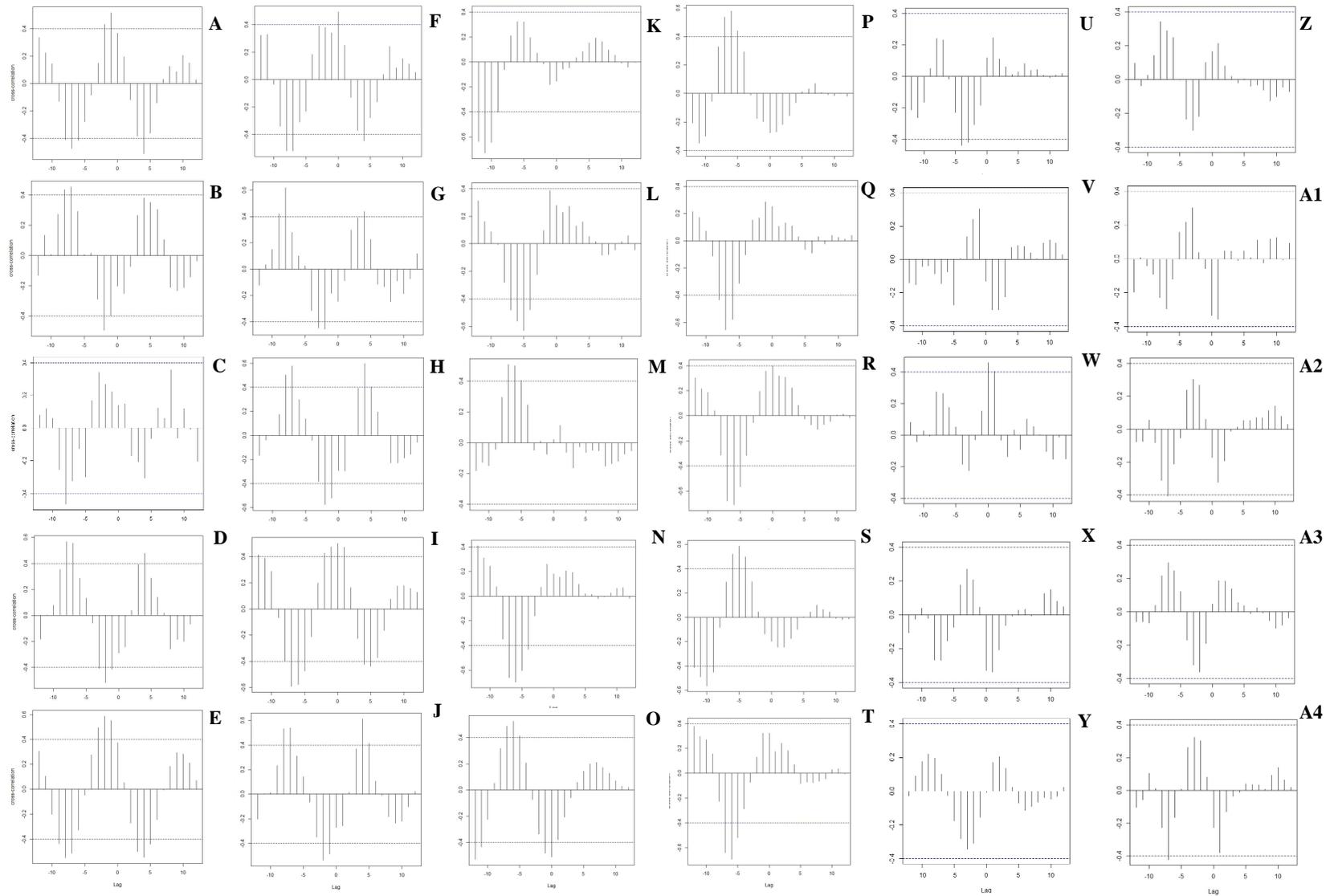


Fig. S7f. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e a diversidade funcional. Floração (A-J), frutificação (K-T) e dispersão (U-A4). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

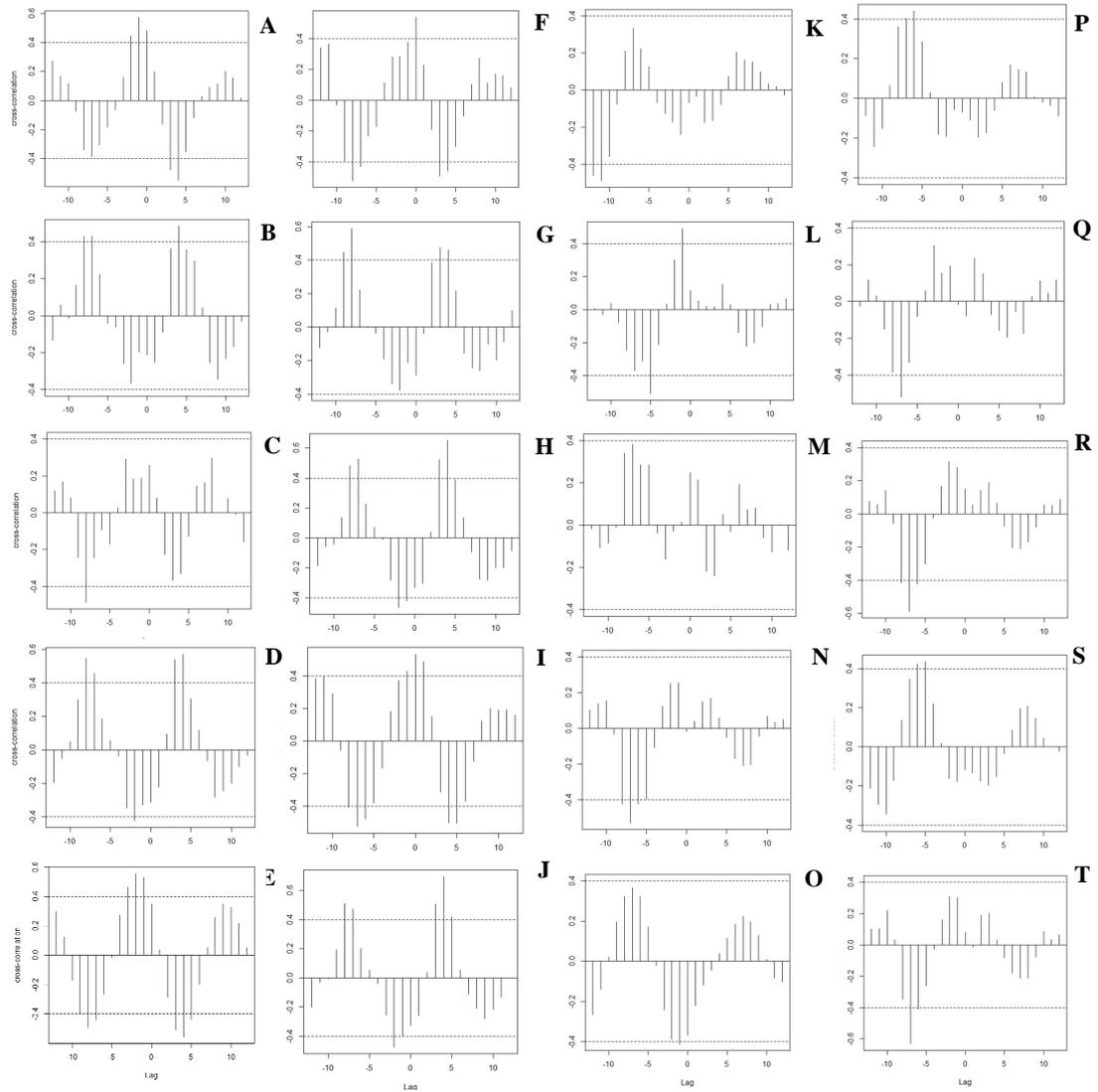


Fig. S7g. Análises de correlação cruzada das variáveis ambientais e a diversidade funcional. Recursos florais (A-J), recursos de frutos (K-T). Gráficos na sequência: EVAP, ETR, INSOL, MOIST, PHOTO, RAD, RAIN, SWS, TEMP, WED.

Conclusões

Através desse estudo, observamos como as variáveis ambientais podem direcionar os valores de diversidade funcional e o número de espécies, no espaço e no tempo, e, conseqüentemente, influenciar na estrutura de comunidades e nos processos de manutenção e regeneração das comunidades naturais.

No primeiro capítulo, concluímos que a inclinação atuou como filtro e influenciou os valores de diversidade funcional e taxonômica na comunidade de floresta úmida estudada. Os atributos florais e de polinização influenciaram a resposta da diversidade funcional à filtragem ambiental. A correlação positiva entre os índices de diversidade, funcional e taxonômica, sugeriu complementariedade de nichos nas áreas mais planas, uma vez que o processo de filtragem ambiental atuou nas áreas mais inclinadas.

No segundo capítulo, concluímos que apesar de haver sazonalidade nos eventos fenológicos das espécies não houve sazonalidade na diversidade funcional, indicando estabilidade temporal funcional. Também concluímos que incluir a diversidade funcional como parâmetro nas pesquisas fenológicas subsidiará maior compreensão desses padrões e processos, juntamente com a descrição de todos os demais fatores que contribuem para o funcionamento das comunidades. Calcular a DF através de análises fenológicas foi uma maneira inédita de compreender a funcionalidade no tempo.

Estudar os efeitos das variáveis abióticas como eventuais filtros ambientais e como influenciadores de processos nas comunidades, bem como compreender as relações dessas variáveis com os atributos funcionais, o número de espécies e as diferentes medidas de diversidade, é uma etapa importante para a compreensão dos fatores que direcionam a estrutura e o funcionamento das comunidades.