

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

DIEGO PIRES FERRAZ DA TRINDADE

**MONTAGEM DE COMUNIDADES DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA: efeito da limitação de dispersão e recrutamento de plantas**

Recife
2017

DIEGO PIRES FERRAZ DA TRINDADE

**MONTAGEM DE COMUNIDADES DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA: efeito da limitação de dispersão e recrutamento de plantas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos parciais para a obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia Vegetal

Orientador: Prof^o. Dr. Marcelo Tabarelli

Recife

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Trindade, Diego Pires Ferraz da

Montagem de comunidades durante a sucessão secundária na caatinga : efeito da limitação de dispersão e recrutamento de plantas / Diego Pires Ferraz da Trindade. – 2017.

73 f. : il.

Orientador: Marcelo Tabarelli.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2018.

Inclui referências.

1. Plantas da Caatinga 2. Ecologia florestal I. Tabarelli, Marcelo (orient.)
II. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2018 - 318

DIEGO PIRES FERRAZ DA TRINDADE

**MONTAGEM DE COMUNIDADES DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA: efeito da limitação de dispersão e recrutamento de plantas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos parciais para a obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 24/02/2017.

COMISSÃO EXAMINADORA

Profº. Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador) – UFPE

Profª. Drª Júlia Caram Sfair – UFPE

Profª. Drª Elâine Maria dos Santos Ribeiro – UFPE

RESUMO

Este estudo teve como objetivo avaliar como se dá a montagem da comunidade de plantas em sucessão secundária na Caatinga, através do conceito do conjunto de espécies, traços funcionais e diferentes fases ontogenéticas das plantas (e.g. sementes, plântulas e adultos). Para isso, foram construídos diferentes conjuntos de espécies de plantas lenhosas, sendo estes: (1) conjunto regional: composto por espécies no estágio adulto presentes em áreas de floresta madura ($n=20$), no entorno das áreas em sucessão secundária; (2) conjunto local: composto por espécies no estágio adulto presentes em áreas em sucessão secundária ($n=15$); (3) conjunto de propágulos: composto por sementes coletadas no banco e na chuva de sementes, dentro das áreas em sucessão secundária; e (4) conjunto de plântulas: composto por indivíduos coletados no banco de plântulas, nas áreas em sucessão secundária. Com o uso de modelos nulos foi observado como a diversidade funcional e o padrão de divergência e/ou convergência dos traços funcionais variou na passagem entre os conjuntos. Além disso, foi avaliado como o valor médio dos atributos variou durante essa passagem, a fim de inferir a respeito de que tipo de limitação exerce maior influência nesse processo de montagem (e.g. limitação de dispersão, recrutamento/estabelecimento). Os resultados demonstram que uma alta porcentagem de espécies conseguiu colonizar e se estabelecer no conjunto local (70%), assim como continuam colonizando e recrutando (50-45%, respectivamente). Apesar disso, houve evidência da existência de um filtro ambiental para a maioria dos traços avaliados, ao qual foi denominado como um “filtro ambiental secundário”, pois grande parte das espécies conseguiu superá-lo e houve pouca variação na média dos atributos. O valor médio dos atributos demonstrou que a limitação na dispersão e no recrutamento possui uma importância relativa maior do que a limitação no estabelecimento nesse processo. A limitação na dispersão foi uma força importante na passagem das espécies da região para o conjunto local, pois somente espécies com alta capacidade dispersiva conseguiram colonizar esse ambiente. Por outro lado, atualmente, a limitação de recrutamento é uma força importante para o conjunto de plântulas, restringindo a germinação ou persistência de espécies com sementes pequenas e com alta densidade da madeira. Esses resultados demonstram que a sucessão secundária na Caatinga não

é mediada por fatores randômicos, ou seja, as espécies no conjunto local não são um subgrupo das espécies mais abundantes regionalmente. Além disso, espécies com maior capacidade de dispersão, maior massa da semente e menor densidade da madeira conseguem colonizar e recrutar nas áreas em sucessão de maneira mais efetiva do que as demais.

Palavras-chave: Estágios Ontogenéticos. Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. Regras de Montagem.

ABSTRACT

The aim of this study was to evaluate the community assembly during a secondary succession in the Caatinga vegetation, through the concept of species pool, functional traits and different plant life stages (e.g. seeds, seedlings and adults). Different species pools were assembled: (1) regional pool: composed by trees present in old-growth forest plots ($n = 20$), surrounding secondary forests; (2) local pool: composed by trees present in secondary forest plots ($n = 15$); (3) propagules pool: composed by seeds from seed bank and seed rain in the secondary forest plots; and (4) seedlings pool: represented by individuals from seedling bank, in the secondary forest plots. Null models were performed to evaluate how the functional diversity and the pattern of divergence and/or convergence of traits varied between the pools. In addition, how the mean value of the attributes varied during this passage was evaluated, in order to infer about which type of limitation had higher relative importance in the assembly process (e.g., dispersal, recruitment or establishment limitation). The results demonstrate that a high percentage of species colonized and established into the local pool (70%), as well as continue colonizing and recruiting (50-45% respectively). In spite of this, there was evidence of an environmental filter for most of the traits evaluated, which was called as a "secondary environmental filter", since most of the species were able to overcome it and there was a little variation in the trait mean. The trait values showed that the dispersal and recruitment limitation have a greater relative importance than establishment limitation in this process. The dispersal limitation was important in the transition of species from region to the local pool, since only species with high dispersal capacity could colonize such habitat. On the other hand, currently, recruitment limitation is an important force to the seedlings pool, restricting the germination or persistence of small seeds and high wood density species. These results demonstrate that the secondary succession in Caatinga is not mediated by random factors. In other words, the local species pool is not a subgroup of the most abundant species in the region. Furthermore, species with higher dispersal capacity, higher seed mass and lower wood density colonize and recruit better than the others.

Keywords: Assembly Rules. Seasonally Dry Tropical Forests. Ontogenetic Stages.

LISTA DE FIGURAS

Artigo

Figure 1 - Representação do Conjunto regional com 20 parcelas (50x20m) circundando o Conjunto local com 15 parcelas (50x20m)	42
Figure 2 - Valor médio ponderado (CWM) da capacidade máxima de dispersão (CMD) na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.....	43
Figure 3 - Valor médio ponderado (CWM) da massa da semente na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.	43
Figure 4 - Valor médio ponderado (CWM) da densidade da madeira na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.....	44
Figure 5 - Valor médio ponderado (CWM) da espessura foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.....	44
Figure 6 - Valor médio ponderado (CWM) do conteúdo de massa seca foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.....	45
Figure 7 - Valor médio ponderado (CWM) da área específica foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.....	45

LISTA DE TABELAS

Artigo

- Tabela 1 - Valores de mediana do tamanho do efeito padronizado da dispersão funcional (SES.FDis) e proporção de parcelas em que houve filtragem ambiental (FDis <0.05, n=15 parcelas) na passagem entre os pools, para cada traço funcional. Valores negativos de SES.FDis indicam convergência funcional (evidência de filtragem ambiental). Acrônimos: RL = Regional-Local; LP = Local-Propágulo; PP = Propágulo-Plântula; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar e AEF = área específica foliar 40
- Tabela 2A - Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p>0,05$). Acrônimos: RL = Regional-Local; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; AEF = área específica foliar 41
- Tabela 2B - Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p>0,05$). Acrônimos: LP = Local-Propágulo; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão 41
- Tabela 2C - Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p>0,05$). Acrônimos: PP = Propágulo-Plântula; MS = massa da semente; CMD = capacidade

máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da
madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; AEF = área
específica foliar

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	REVISÃO DA LITERATURA.....	12
2.1	MONTAGEM DE COMUNIDADES: definição e breve histórico	12
2.2	CONJUNTO DE ESPÉCIES, METÁFORA DOS FILTROS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS	13
2.3	CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA FUNCIONAL AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS.....	15
3	RESULTADOS	19
3.1	MONTAGEM DE COMUNIDADES DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA: o estágio de vida das plantas importa.....	19
4	CONCLUSÃO	48
	REFERÊNCIAS	50
	ANEXO A – MATERIAL SUPLEMENTAR	56
	ANEXO B – NORMAS PARA A SUBMISSÃO	72

1 INTRODUÇÃO

A dicotomia ecológica entre o determinismo e a estocasticidade, na tentativa de elucidar os padrões de estruturação das comunidades vegetais, surgiu há quase um século. Enquanto Clements (1916) sugeria que as comunidades eram como organismos complexos e, portanto, eram estruturadas por processos previsíveis, Gleason (1927) postulava o contrário, que as comunidades não eram como um organismo e que sua estruturação se dava por mera coincidência, ou seja, de forma aleatória. Essas duas visões distintas foram a base de uma série de teorias subsequentes (HUBBELL, 2001; WEIHER & KEDDY, 1995) e hoje, acredita-se na existência de um gradiente conceitual em que ambas são passíveis de ocorrência. Estudos mais atuais se concentram na integração de três conceitos para elucidar acerca do papel do determinismo e da estocasticidade na estruturação das comunidades: conjunto de espécies, metáfora dos filtros e traços funcionais (KRAFT & ACKERLY, 2014). Com isso, acredita-se que as comunidades são montadas por meio da disponibilidade de espécies presentes numa região, as quais colonizam, interagem e se estabelecem na comunidade local (GÖTZENBERGER et al., 2012; HILLERISLAMBERS et al., 2012).

Florestas secundárias são um importante cenário para testar hipóteses relacionadas à montagem de comunidades, pois essas áreas sofreram uma perturbação aguda e estão recebendo novas espécies por colonização, as quais posteriormente se estabelecem ano após ano (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). Além disso, com a inclusão de diferentes estágios ontogenéticos podemos avaliar como a filtragem ambiental, a limitação na dispersão e no estabelecimento atuam não só no estágio adulto, mas no ciclo de vida completo das plantas (MARTEINSDÓTTIR, 2014). Portanto, entender quais espécies colonizaram e se estabeleceram na comunidade, quais não conseguiram colonizar e quais estão se estabelecendo atualmente, nos auxilia numa visão mais holística dos processos que regem a montagem das comunidades vegetais em regeneração natural ou sucessão secundária.

Para preencher essa lacuna no conhecimento, este trabalho visa compreender como ocorre a montagem da comunidade de plantas em sucessão secundária na

Caatinga. A dissertação está dividida em duas partes. Na primeira, eu apresento os principais temas tratados e procuro elucidar a respeito dos padrões e processos que estão por trás da montagem de comunidades. Enquanto que a segunda parte é composta por um manuscrito no qual testei de que maneira ocorre a montagem da comunidade de plantas na Caatinga durante a sucessão secundária, considerando diferentes conjuntos de espécies, estágios ontogenéticos e traços funcionais.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES: definição e breve histórico

Por definição, a montagem de comunidades consiste no processo pelo qual as espécies de determinada região (conjunto regional) colonizam e interagem formando comunidades locais (HILLERISLAMBERS et al., 2012). Para Keddy (1992), a melhor maneira de visualizar esse processo se dá por meio da análise de deleção de traços funcionais, onde o ambiente atua como um filtro, removendo espécies com características desfavoráveis para sua sobrevivência naquele ambiente e selecionando as mais favoráveis. No entanto, essa definição, bem como a maneira de se avaliar como se dá a montagem das comunidades, vem sendo lapidada há cerca de quatro décadas, desde o seu surgimento, em meados dos anos 70. Os ecólogos desse período estavam em busca de uma ecologia de caráter preditivo, que pudessem inferir diretamente nos padrões e processos de formação das comunidades (MACARTHUR; WILSON, 1967). Muito influenciado pela recente teoria da biogeografia de ilhas, Jared Diamond (1975) observou que em uma comunidade de aves, em ilhas oceânicas da nova Guiné, determinadas combinações de espécies não eram possíveis. Para ele, as comunidades eram montadas com base na exclusão competitiva por limitação de recursos, o que gerava um conjunto de restrições na coexistência das espécies. Diamond denominou estas restrições com o termo “regras de montagem” (DIAMOND, 1975). Este estudo foi o primeiro a sugerir explicitamente que as comunidades eram organizadas por meio de processos preditivos e que a competição teria forte influência nessa organização. No entanto, este estudo recebeu inúmeras críticas, principalmente por não ter inserido modelos nulos nas análises, fazendo com que o padrão de restrição observado pudesse ser mero produto do acaso (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979). A partir de então, inúmeros autores passaram a testar, para diversos ambientes e organismos, as regras de montagem de comunidades com a inserção do que se espera que aconteça ao acaso, ou simplesmente, modelos nulos (WEIHER; KEDDY 1995; GÖTZENBERGER et al., 2012; HILLERISLAMBERS et al., 2012).

Grande parte dos estudos subsequentes ao de Diamond (1975) apresentavam uma visão determinística do processo de montagem, baseada na competição, ainda

muito atreladas ao conceito de nicho (definição segundo HUTCHINSON, 1957). Essa visão estritamente determinística acabou saturando o debate e durante as décadas de 80 e 90, esse debate, que vinha em ascensão, perdeu força (HILLERISLAMBERS et al., 2012). No início dos anos 2000, dois autores marcaram a fase de transição dos estudos sobre montagem de comunidades, incluindo novos conceitos e ferramentas de análise. O primeiro estudo diz respeito ao trabalho de Webb (2000), no qual houve a inserção de análises filogenéticas, na tentativa de explicar os padrões de estruturação das comunidades. Enquanto que o segundo trabalho a marcar esse período foi a teoria neutra da biodiversidade e biogeografia (HUBBELL, 2001), sugerindo que fatores estocásticos são mais relevantes do que determinísticos na montagem de comunidades. A partir de então, o número de estudos e citações cresce a cada ano e o termo regras de montagem, que sugeria algo determinístico, foi ampliado para montagem de comunidades, no intuito de contemplar também fatores randômicos envolvidos no processo (GÖTZENBERGER et al., 2012; HILLERISLAMBERS et al., 2012).

2.2 CONJUNTO DE ESPÉCIES, METÁFORA DOS FILTROS E TRAÇOS FUNCIONAIS

Desde seu surgimento até os dias atuais é notável o avanço, tanto no modo de análise quanto de compreensão, dos estudos de montagem de comunidades. Se no trabalho de Diamond (1975) a ideia era avaliar apenas as espécies, trabalhos subsequentes foram incluindo novos componentes explicativos nesse processo. Atualmente, três destes componentes são essenciais nos estudos de montagem de comunidades: conceito do conjunto de espécies, a metáfora de filtros e os traços funcionais (KRAFT; ACKERLY, 2014). O primeiro diz respeito ao conjunto de espécies presentes em uma região que possuem a capacidade de colonizar e se estabelecer em comunidades locais (ZOBEL, 2016). O segundo corresponde às barreiras bióticas e/ou abióticas impostas pelo ambiente que afetam o estabelecimento dessas espécies na comunidade local (KRAFT et al., 2015). Enquanto o último diz respeito às características fenotípicas das espécies que as conferem vantagens ou desvantagens a depender do ambiente e das condições impostas pelo mesmo (VIOLLE et al., 2007). Tanto o conceito de conjunto de espécies quanto à ideia do filtro ambiental foi

originalmente proposto de maneira independente (NOBEL; SLATYER 1967; ZOBEL, 1997). No entanto, estudos recentes têm reportado cada vez mais esses dois conceitos de maneira integrada. Além disso, com a inclusão dos traços funcionais foi possível focar não só nas espécies que ficaram de fora da comunidade local, mas também quais são e como estão distribuídas as características dessas espécies dentro da comunidade (WESTOBY; WRIGHT, 2006).

Por meio do valor dos traços funcionais foi possível observar que existem três padrões de distribuição funcional durante a montagem das comunidades: divergência, convergência e neutralidade (WEIHER; KEDDY, 1995). Quando a divergência funcional é o padrão observado, espera-se que filtros bióticos, representados pelas interações entre organismos, estejam estruturando a comunidade, sejam estes: competição, facilitação, patógenos, herbivoria etc. De acordo com o princípio da similaridade limitante, as espécies que compartilham o mesmo nicho tendem a ser excluídas por competição. Por meio dessa exclusão competitiva, as espécies que permanecem na comunidade são justamente aquelas que utilizam diferentes dimensões do nicho e, portanto, tendem a apresentar traços funcionais divergentes entre si (VIOLLE; JIANG, 2009). Quando o padrão é convergente, geralmente, espera-se que filtros abióticos (condições ambientais) restrinjam a coexistência das espécies, visto que somente aquelas com traços funcionais específicos tendem a se estabelecer no local (WEIHER; KEDDY 1995; DÍAZ et al., 1998; GRIME, 2006). No entanto, também recentemente, Mayfield e Levine (2010), sugeriram que a competição poderia levar não só a um padrão de divergência, mas também de convergência funcional. Isso acontece quando espécies melhores competidoras excluem as espécies que têm menor poder de competição, gerando, uma menor diversidade de atributos presentes na comunidade e, portanto, um padrão convergente. Finalmente, a neutralidade ocorre quando nem a convergência ou divergência funcional explicam a distribuição observada, gerando, portanto, um padrão randômico (WEIHER; KEDDY 1995).

2.3 CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA FUNCIONAL AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS

Os padrões de convergência e divergência podem variar ainda a depender do traço funcional avaliado e ao longo de gradientes ambientais. Por exemplo, a hipótese de estresse-dominância, sugere quanto maior o estresse mais importante será o papel da filtragem ambiental no processo de montagem das comunidades e que, por outro lado, quanto menor o estresse maior será a influência da competição (COYLE 2014). No entanto, muitos trabalhos encontram essa relação de maneira parcial, sendo muito dependente dos atributos funcionais avaliados e do gradiente de estresse. Bernard-Verdier et al. (2012), por exemplo, avaliando a montagem de comunidades em um gradiente de profundidade do solo, observaram que, em solos rasos, traços vegetativos (e.g. conteúdo de massa seca foliar) tendem a apresentar divergência funcional, mudando para convergência funcional com o aumento da profundidade do solo. Por outro lado, traços regenerativos (e.g. massa da semente) tendem a apresentar divergência funcional em direção a solos mais profundos. Este tipo de resultado suporta a ideia de Grime (2006) de que a divergência é mais comum em traços reprodutivos, enquanto que a convergência é frequentemente observada em atributos vegetativos, pois estão associados a adaptações às condições ambientais.

A convergência/divergência ou neutralidade pode variar também ao longo da sucessão secundária. De acordo com Lebrijas-Trejos et al. (2010) “*A sucessão secundária é a montagem da comunidade em ação*”. Isso se dá, pois, a sucessão secundária consiste em um processo de recolonização, no qual tanto a estrutura, ambiente e composição de espécies são alterados com o tempo (LEBRIJAS-TREJOS et al., 2010). Apesar desta afirmação, ainda existem poucos estudos na literatura que utilizam a abordagem da montagem de comunidades para explicar os padrões sucessionais, o que dificulta as generalizações dos padrões de montagem nesse cenário (CHANG; HILLERISLAMBERS, 2016). No entanto, dos estudos existentes, Lohbeck et al. (2014) encontraram que, em uma floresta úmida no México, as espécies mais abundantes no início da sucessão possuem traços foliares similares, enquanto que espécies funcionalmente dissimilares foram encontradas em áreas com maior

tempo de sucessão. Ao comparar floresta seca com úmida, Lohbeck et al. (2013) observaram que traços conservativos relacionados a tolerância à seca diminuíram ao longo da sucessão secundária, na floresta seca. Por outro lado, a massa da semente aumentou com o avanço da sucessão. Já ao longo da sucessão na floresta úmida, os traços foliares mudaram de uma característica aquisitiva para conservativa, indicando que a disponibilidade de luz é um dos principais fatores de estruturação dessas comunidades (LOHBECK et al. 2013).

Numa revisão recente, a respeito dos estudos de montagem de comunidades, Götzenberger et al. (2012) observaram que, dos 1966 testes realizados para observar o padrão de distribuição dos traços funcionais, apenas 18% (358) apresentaram valores não randômicos. Destes, 64% apresentaram divergência no valor dos traços e 36% apresentaram convergência (GÖTZENBERGER et al., 2012). Botta-Dukát e Czúcz (2016) sugerem que esse alto número de testes detectando valores randômicos (82%) podem ser decorrentes de falha nas análises. Existe uma gama de índices funcionais utilizados para detectar esses padrões e, segundo os autores dos índices funcionais mais utilizados, apenas o índice de Rao e a riqueza funcional (FRic) apresentaram um alto poder de teste para detectar valores não randômicos. O índice de Rao foi efetivo na detecção de convergência e/ou divergência, enquanto que a riqueza funcional foi efetiva na detecção da convergência funcional. Os autores apontam ainda que, em ambientes com pouca heterogeneidade, gerar modelos nulos a partir do valor dos traços observados pode influenciar nessa prevalência de valores randômicos (BOTTA-DUKÁT; CZÚCZ, 2016). Portanto, a inclusão das espécies presentes na região, mas ausentes localmente (diversidade escura, *sensu* PÄRTEL et al., 2011), é fundamental para acessar os valores dos traços funcionais que não foram capazes de superar a força do processo de filtragem (DE BELLO et al., 2012; BOTTA-DUKÁT; CZÚCZ, 2016).

Há muito tempo a importância da influência regional na estruturação das comunidades locais é relatada na ecologia (RICKLEFS, 1987). No entanto, historicamente os estudos de montagem de comunidades geram o conjunto regional a partir de randomizações das espécies observadas localmente (DE BELLO et al., 2012). Por exemplo, em um estudo com 10 parcelas, o conjunto regional da parcela 1 é

composto da randomização das outras 9 parcelas. Em ambientes com alta heterogeneidade de hábitat talvez isso não seja um problema, como sugerido por Botta-Dukát e Czúcz (2016). No entanto, nos demais ambientes, esse tipo de abordagem levará em consideração apenas as espécies “vencedoras”, excluindo aquelas que não passaram pelo processo de filtragem (BOTTA-DUKÁT; CZÚCZ, 2016). Podendo, portanto, levar ao erro de se considerar como um processo neutro, aquilo que é determinístico. Por isso, cada vez mais os trabalhos sugerem que os estudos considerem as espécies da diversidade escura (DE BELLO et al., 2012). Geralmente, essas espécies possuem algum tipo de limitação demográfica (e.g. limitação na dispersão ou no estabelecimento). Riibak et al. (2015), por exemplo, encontraram que as espécies presentes na região, mas ausentes localmente, apresentavam baixa capacidade de dispersão e de tolerância ao estresse. Moueslund et al. (2017) ampliaram essa visão e observaram que as espécies da diversidade escura, além de apresentarem baixa capacidade de dispersão e de tolerância ao estresse, são também dependentes de micorrizas, adaptadas à pouca luz e ruderais.

Do mesmo modo, Marteinsdóttir (2014) incluíram diferentes estágios ontogenéticos de plantas (adultos e sementes) e encontram que a passagem das espécies da região para a comunidade local é mediada por traços de dispersão (e.g. sementes pequenas com alta capacidade de dispersão). Esses estudos demonstram que a montagem da comunidade é extremamente dependente das espécies presentes na região e que a limitação na dispersão e no estabelecimento exercem uma influência direta nos padrões observados. No entanto, distinguir a importância relativa dessas duas forças não tem sido uma tarefa fácil. Alguns estudos sugerem que a limitação na dispersão exerce maior influência na montagem das comunidades (MYERS; HARMS, 2009), outros relatam a importância da limitação no estabelecimento (KNAPPOVÁ et al., 2016) e existem aqueles que sugerem uma importância mútua (MARTEINSDÓTTIR; ERIKSSON, 2014).

Os estudos que avaliam a montagem de comunidades têm avançado muito na detecção dos padrões e processos por trás desse fenômeno. Apesar disso, existem poucos estudos que avaliam como espécies são filtradas do conjunto regional para o

local e como isso influencia na regeneração natural de ambientes perturbados. A inclusão de diferentes estágios ontogenéticos e a tentativa de distinguir a importância relativa das limitações na dispersão, recrutamento e estabelecimento são uma lacuna vigente nos estudos de montagem das comunidades. Portanto, com este estudo pretendemos contribuir para o melhor entendimento da importância desses fatores, o que auxiliará a construção de um modelo mecanístico de como a montagem das comunidades ocorre no processo de sucessão secundária.

3 RESULTADOS

3.1 MONTAGEM DE COMUNIDADES DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA: o estágio de vida das plantas importa

MANUSCRITO A SER SUBMETIDO AO PERIÓDICO JOURNAL OF VEGETATION
SCIENCE

Montagem de comunidades durante a sucessão secundária na Caatinga: o estágio de vida das plantas importa

Diego Pires Ferraz da Trindade^{1,*}, Alexandre Souza de Paula¹, Maria Fabíola de Barros¹, Marcelo Tabarelli¹

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, Recife, PE CEP: 50670-901, Brasil.

Resumo

Questões: A dispersão e o estabelecimento são fases cruciais no ciclo de vida das espécies vegetais e na formação de comunidades locais. Nosso objetivo neste estudo foi acessar como ocorre a montagem da comunidade de plantas em uma floresta tropical sazonalmente seca, por meio de traços funcionais, conjunto de espécies e estágios ontogenéticos. Portanto nos perguntamos: 1) qual a influência do processo de filtragem em traços relacionados à dispersão e ao estabelecimento, na estruturação das comunidades em sucessão secundária na Caatinga?; e 2) qual a importância relativa da limitação na dispersão, recrutamento/estabelecimento durante esse processo?

Local: Áreas em processo de sucessão secundária em área de Caatinga no estado de Pernambuco, Brasil.

Métodos: Nós criamos quatro conjuntos de espécies (regional, local, propágulos e plântulas) e selecionamos traços funcionais que refletem a capacidade de dispersão e persistência/estabelecimento dessas espécies. Avaliamos como esses atributos são filtrados utilizando o índice de dispersão funcional (FDis) e modelos nulos. Para distinguir a importância da limitação na dispersão e no recrutamento/estabelecimento, avaliamos a variação do valor médio dos atributos funcionais nas comunidades (CWM). Utilizamos um teste de Qui-quadrado para testar diferenças nos valores de FDis para cada atributo e teste de Wilcoxon para acessar a diferença entre os valores de CWM.

Resultados: Nossos resultados demonstram que uma alta proporção de espécies está colonizando e se estabelecendo no conjunto local (ca. 50-70%) e que existe filtragem ambiental em todos estes. Observamos também que entre o conjunto regional-local

houve um acréscimo na capacidade de dispersão das espécies (14% maior). Do mesmo modo que, do conjunto propágulos-plântulas houve um acréscimo na massa da semente (80% maior) e decréscimo na densidade da madeira (9% menor).

Conclusão: As áreas em sucessão secundária na Caatinga são montadas por filtragem ambiental. Além disso, essas áreas são limitadas por dispersão e por recrutamento, mas não há evidências de que são limitadas por estabelecimento. Espécies com baixa capacidade dispersiva estão regionalmente limitadas por dispersão, enquanto espécies com sementes pequenas e com alta densidade da madeira estão localmente limitadas por recrutamento. Estes resultados sugerem que (1) as regras de montagem estão sendo alteradas nessas áreas; ou que (2) a limitação de recrutamento é uma força importante apenas causando um atraso na sucessão, visto que as espécies limitadas por recrutamento irão conseguir se estabelecer, mas em um intervalo de tempo maior do que as demais.

Palavras-chave: Convergência funcional, espaço funcional, estágio ontogenético, filtro ambiental, floresta tropical sazonalmente seca, densidade da madeira, massa da semente, conjunto regional de espécies, regras de montagem, traços funcionais.

Introdução

A montagem de uma comunidade de plantas depende, basicamente, das espécies presentes na região (conjunto regional), as quais superam a limitação na dispersão e colonizam o conjunto local (a partir de sementes), recrutam (sob a forma de plântulas), competem e se estabelecem (indivíduos jovens/adultos) (Weiher & Keddy 1995; Diaz et al. 1998). As evidências indicam que, este processo é baseado em uma série de filtros, abióticos (e.g. filtro ambiental: disponibilidade hídrica, produtividade, tipo de solo, gradientes ambientais, dentre outros) e/ou bióticos (competição, similaridade limitante, herbivoria, patógenos, dentre outros), que selecionam as espécies presentes no conjunto regional capazes de coexistir no conjunto local (Kraft et al. 2015). Caso o filtro abiótico seja a força estruturadora mais importante na comunidade, se espera que as espécies tenham características funcionais mais parecidas (convergência funcional) (Keddy 1992). Por outro lado, caso a competição seja mais importante na montagem,

espera-se que os traços funcionais sejam distintos (divergência funcional) (Grime 2006), devido, sobretudo, ao princípio da similaridade limitante (MacArthur & Levins 1967). No entanto, a competição pode gerar convergência funcional caso as espécies competitivamente dominantes causem a exclusão das demais, menos competitivas (Mayfield & Levine 2010). Finalmente, comunidades podem ser estruturadas de maneira randômica, os traços funcionais seriam irrelevantes nesse processo e as espécies teriam apenas que superar a limitação de dispersão (Hubbell 2001). Apesar da importância do conjunto regional e dos diferentes estágios ontogenéticos das plantas para o entendimento desse processo, poucos trabalhos levam essas duas questões em consideração (Marteinsdóttir & Eriksson 2014; Marteinsdóttir 2014), falhando muitas vezes na detecção dos padrões não randômicos envolvidos na montagem das comunidades (Botta-Dukát & Czúcz 2016).

Teorias importantes, como a teoria neutra (Hubbell 2001), conceito do conjunto de espécies (Zobel 2016) e a teoria de metacomunidades (Leibold et al. 2004), demonstram a relevância das sementes na montagem de comunidades de plantas. Além disso, as etapas pós-dispersivas geram informações relevantes desse processo (Clark et al. 2013). Dos ainda incipientes estudos que incluem o papel das limitações de dispersão, recrutamento e estabelecimento na montagem de comunidades, os resultados ainda são muito divergentes (Marteinsdóttir & Eriksson 2014; Knappová et al. 2016). A limitação na dispersão é tida como determinante na riqueza local e aumento da diversidade funcional (Myers & Harms 2010). No entanto, a limitação no recrutamento e estabelecimento pode ser mais importante do que a limitação na dispersão, quando a maioria das espécies colonizadoras são também boas competidoras (Knappová et al. 2016).

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, como a Caatinga, são locais interessantes para se testar essas questões. Primeiro, porque são florestas que apresentam uma forte sazonalidade, são ambientes muitas vezes super estressantes, do ponto de vista fisiológico para as plantas, e possuem uma frequência de moderada à reduzida de diásporos zoocóricos (Griz & Machado 2001; Pennington et al. 2009). Segundo, porque essas são áreas que possuem um longo e recorrente histórico de

perturbações antrópicas (Leal et al. 2005), o que pode refletir influências passadas e recentes da montagem de comunidades, visto que esse processo é extremamente dependente de fatores históricos (Fukami 2015). Por fim, a Caatinga, é uma floresta seca de extrema relevância social e ecológica (Pennington et al. 2009). Além disso, a eminência dos efeitos das mudanças climáticas, sua grande área territorial, assim como a baixa quantidade de unidades de conservação, fazem desta floresta seca uma das mais ameaçadas do globo (Banda-R et al. 2016).

Sendo assim, nosso objetivo é entender a montagem da comunidade de plantas ao longo da sucessão secundária, por meio dos traços funcionais e da limitação na dispersão e no estabelecimento. Para isso, formulamos as seguintes perguntas: 1) qual a influência do processo de filtragem em traços relacionados à dispersão e ao estabelecimento, na estruturação das comunidades em sucessão secundária na Caatinga, da região para o conjunto local e dentro do conjunto local (adultos-sementes; sementes-plântulas)?; e 2) qual a importância relativa da limitação na dispersão, no recrutamento e no estabelecimento durante esse processo? Com isso, postulamos que (1) a filtragem ambiental será a principal força na estruturação das comunidades em sucessão secundária e que essa filtragem ocorrerá somente da região para a comunidade local causando a convergência nos traços relacionados à dispersão, sem muita influência naqueles relacionados à persistência/estabelecimento. Do mesmo modo, (2) espécies com grandes sementes e baixa capacidade dispersiva serão limitadas por dispersão, enquanto que a limitação no recrutamento/estabelecimento apresentará uma importância relativa menor na montagem da comunidade de plantas na Caatinga.

Material e Métodos

Área de estudo

A Caatinga consiste em um mosaico de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas com vegetação arbustiva e arbórea xerófila (Pennington et al. 2009). A temperatura anual média é de 25°C e a precipitação média anual varia de 240 a 1500 mm, sendo uma importante força na organização das plantas (Sampaio 1995; Chiang & Koutavas 2004). A sazonalidade é muito marcante nesse ecossistema, as chuvas se concentram

em três meses no ano e em alguns anos podem ocorrer secas muito severas (Sampaio 1995).

Este estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA Catimbau) (entre 8°4'00" e 8°36'35" S e entre 37°09'30" e 37°14'40" O). O mesmo foi criado há 14 anos e abrange uma área de 607 Km². Está inserido em três municípios do estado de Pernambuco: Buíque, Tupanatinga e Ibimirim. Apresenta o clima semiárido Bsh como predominante com áreas distintas de clima tropical chuvoso As' segundo a escala de Köppen (Peel et al. 2007). A temperatura oscila entre 21°C e 25°C e o PARNA Catimbau recebe precipitação entre 480 e 1100 mm, com grande irregularidade no regime interanual. A região está inserida na área de drenagem do Rio Moxotó e apresenta diversos tipos de solo: Planossolo, Solo Litólico, Areia Quatzosa, Vertissolo e o Latossolo (Jacomine et al. 1973). Rito et al. (2016) observaram que as famílias Fabaceae, Euphorbiaceae e Myrtaceae são as mais representativas no PARNA Catimbau.

O PARNA Catimbau apresenta um gradiente natural de precipitação, que varia de 500 a 1100 milímetros (mm) e áreas abandonadas após agricultura que variam de 4 a 70 anos. Essa redução de cerca de 50% na precipitação, em uma escala local, assim como a presença de áreas em sucessão secundária, são importantes para estudos que visam entender a organização das comunidades, bem como os possíveis efeitos das mudanças climáticas (Houghton et al., 2001).

Conjuntos de espécies

Conjunto Regional

O conjunto regional de espécies foi construído por meio da base de dados de Rito et al. (2016). Todos os indivíduos de espécies lenhosas de árvores e arbustos com diâmetro na altura do solo (DAS) > 3cm e altura >1 m foram registrados. Essas espécies foram amostradas em 20 parcelas (50x20m), distantes uma das outras em 3km, ao longo de um gradiente de precipitação/perturbação antrópica crônica, no Parque Nacional do Catimbau. Apesar de estarem inseridas ao longo do gradiente de perturbação, essas áreas não possuem histórico de corte raso e queima em sua vegetação (mais detalhes Rito et al. 2016).

Conjunto Local

O conjunto local de espécies foi construído com base nos indivíduos adultos coletados em 15 parcelas (50x20m) em sucessão secundária (com histórico de corte raso e posteriormente abandonadas). A partir de entrevistas realizadas com os proprietários dessas áreas em sucessão, obtivemos informações sobre as idades de abandono dessas áreas, as quais variam de 4 a 70 anos. Assim como no conjunto regional, todos os indivíduos de árvore e arbustos com diâmetro na altura do solo (DAS) > 3cm e altura >1 m foram amostrados. A localização das parcelas que representam o conjunto regional e local está representada na Fig. 1.

Conjunto Local de Propágulos

O conjunto local de espécies sob a forma de propágulos foi construído por meio da base de dados de de Paula (dados não publicados). Esse conjunto é composto por espécies lenhosas presentes no banco e na chuva de sementes das 15 parcelas em sucessão secundária. A chuva e o banco de sementes foram coletados mensalmente durante um período de 14 meses. Para a coleta da chuva de sementes foram dispostas 10 redes de nylon (malha 1 mm) (1x1m²), a 1m do solo e a pelo menos 5m de distância uma da outra. O banco de sementes foi coletado em 10 pontos distribuídos aleatoriamente na parcela. O solo foi coletado com o auxílio de uma estrutura metálica (20x20cm), no qual era pressionada a uma profundidade de 5cm e todo o solo dentro dessa estrutura era colocado em sacos plásticos e as sementes triadas e identificadas em laboratório.

Conjunto Local de Plântulas

O conjunto local de espécies de plântulas foi construído com base nas plântulas coletadas nas 15 parcelas em sucessão secundária. A coleta ocorreu de fevereiro a abril (2016), por meio de busca ativa em toda parcela (50x20m), onde no máximo 10 indivíduos por espécies de plântulas lenhosas (< 20 cm) foram coletados e identificados (Teegalapalli et al. 2010). Duas das quinze parcelas foram excluídas das análises pois apresentaram menos de duas espécies no estágio de plântula, impossibilitando o cálculo do índice de diversidade funcional especificado abaixo.

Traços funcionais

Para avaliar como os traços funcionais são afetados pelo processo de filtragem das espécies utilizamos atributos que refletem a capacidade de dispersão e persistência/estabelecimento. Portanto, foram mensurados: massa da semente (MS) ($\log(\text{mg})$), capacidade máxima de dispersão (CMD) ($\log(\text{m})$), área específica foliar (AEF) (g/cm^2), espessura foliar (EF) (mm), conteúdo de massa seca foliar (CMSF) (massa foliar seca / massa foliar túrgida (g/g)) e densidade da madeira (DM) (g/cm^3). Com isso, temos dois traços relacionados à dispersão (MS e MCD), três traços relacionados à persistência (EF, CMSF e DM) e dois relacionados ao estabelecimento (MS e AEF). Sementes de menor massa são geralmente produzidas em maior quantidade do que sementes grandes, mas sementes grandes geralmente possuem mais recursos, facilitando o recrutamento das sementes por terem maior reserva energética (Leishman 2001). Com isso, se espera que sementes pequenas tenham maior sucesso na colonização, contudo espera-se que sementes grandes tenham maior sucesso no estabelecimento (Leishman 2001). Por esse motivo, a massa da semente é atribuída tanto como traço de dispersão quanto de estabelecimento.

A capacidade máxima de dispersão (CMD) foi calculada por meio da função “dispeRsal()” (Tamme et al. 2014). Essa função calcula a CMD por meio do táxon e dos traços funcionais das plantas de fácil mensuração. Neste trabalho utilizamos um modelo simples para calcular a CMD, por meio da: massa da semente ($\log(\text{mg})$), hábito (árvore ou arbusto) e síndrome de dispersão (zoocoria, mirmecocoria, anemocoria e autocoria) (Tamme et al. 2014).

Espécies com alta AEF possuem folhas finas e menos densas, geralmente associadas a altas taxas metabólicas, alta taxa de crescimento relativo e curto tempo de vida da folha (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Enquanto que, baixa AEF indica menores taxas metabólicas por massa e folhas mais densas (Weiher et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Do mesmo modo, espécies perenes em florestas secas e pobres em nutrientes, geralmente, possuem folhas mais espessas, do que aquelas que ocorrem em ambientes mais ricos (Beadle 1966; Fonseca et al. 2000). Folhas com alto CMSF tendem a ser mais duras, e, portanto, possuem maior resistência ao dano físico

(e.g. herbivoria, vento) (Kitajima et al. 2012). Por outro lado, espécies com baixo CMSF, estão comumente associadas a áreas com alta produtividade e muito perturbadas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Portanto, de modo geral, em florestas secas, folhas menores, mais densas e com maior CMSF, estão geralmente associadas à adaptações ao estresse hídrico e proteção contra o dano físico, favorecendo a persistência e estabelecimento das espécies (Lohbeck et al. 2014).

Alta densidade da madeira está associada a vasos de xilema finos e curtos e parede celular espessa, e, portanto, a espécies mais resistentes ao processo de cavitação (Chave et al. 2009), sobretudo em ambientes áridos, onde esse processo é uma importante causa de mortalidade em árvores (Cavender-Bares et al. 2004). A alta densidade da madeira reduz ainda o risco de dano físico contra patógenos e insetos e aumenta a resistência ao stress hídrico (Swenson & Enquist 2007). Por outro lado, baixa densidade da madeira pode ajudar as plantas no estoque de água em períodos de seca (Borchert 1994).

Utilizamos o valor dos atributos foliares e de densidade da madeira presente na base de dados de Sfair (dados não publicados) e Barros (dados não publicados). Esses atributos foram mensurados a partir de protocolos pré-estabelecidos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), utilizando até cinco indivíduos por espécie, dentro de cada parcela. Para este trabalho, utilizamos o valor médio desses atributos. O valor de massa da semente foi obtido a partir da base de dados de Paula (dados não publicados) e, em caso de ausência do valor para a espécie, foi utilizado a média para o valor a nível de gênero, ainda assim, não sendo possível, esses valores foram obtidos por meio de trabalhos já publicados (Souza & Válio 2001; Pringle et al. 2007; Carlo et al. 2013).

Análise de dados

Para avaliar como ocorre o processo de filtragem nas áreas em sucessão secundária, nós utilizamos diferentes conjuntos de espécies (regional-local, local-propágulos, propágulos-plântulas), calculamos a dispersão funcional (FDis), sugerida por Laliberté & Legendre (2010), para cada traço funcional, e fizemos um modelo nulo na passagem de um conjunto para o outro. Para o conjunto local-propágulos, nós

utilizamos apenas traços relacionados à dispersão, visto que entendemos que traços relacionados ao estabelecimento não influenciariam na passagem das espécies entre esses dois conjuntos.

Em um espaço funcional multidimensional, a FDis corresponde à distância média de cada espécie, ponderada pela abundância relativa, para o centróide de todas as espécies na comunidade (Laliberté & Legendre 2010). Apesar de existirem muitas métricas de diversidade funcional disponíveis, nós assumimos que a FDis é a mais apropriada para nosso estudo pois é independente da riqueza das espécies e leva em consideração as abundâncias (Laliberté & Legendre 2010). Calculamos a FDis para cada traço funcional (FDis observado) e um FDis nulo em cada conjunto analisado (regional-local, local-propágulo, propágulo-plântula). Para criar o modelo nulo, randomizamos a matriz de traços funcionais, conservando a riqueza e abundância de cada parcela. Com isso, nossas comunidades nulas incluíam as espécies presentes no conjunto de espécies superior, mas ausentes no inferior (e.g. espécies presentes no conjunto regional mas ausentes localmente). Contudo, para o cálculo do índice e do modelo nulo, excluimos as espécies que, por ventura, estavam no conjunto inferior, mas não estavam no conjunto superior. Posteriormente, calculamos o FDis nulo para cada parcela com um intervalo de confiança de 95%, por meio de 1000 randomizações. Nós calculamos as diferenças entre os valores observados e nulo, por meio do tamanho do efeito padronizado (*standardized effect size* - SESFDis), cuja fórmula: $\text{FDis observado} - \text{média FDis nulo} / \text{desvio padrão FDis nulo}$ (Gotelli & McCabe 2002). Valores negativos e significativos do SESFDis indicam menor dispersão funcional do que esperada ao acaso (convergência funcional), enquanto que valores positivos e significativos indicam maior dispersão funcional do que esperada ao acaso (divergência funcional). Por fim, valores não significativos indicam neutralidade. Testamos a diferença entre a proporção de parcelas com SESFDis significativo por meio de um teste de qui-quadrado. Para avaliar a importância relativa das limitações de dispersão e estabelecimento, nós calculamos o valor médio ponderado do atributo nas comunidades (*community-weighted mean* - CWM). A diferença no valor do CWM de todos os traços funcionais (MS, CMD, EF, CMSF, DM e AEF) foi calculada durante a passagem entre cada

conjunto (regional-local, local-propágulos e propágulos-plântulas), por meio de um teste Wilcoxon. Todas as análises foram feitas no R (v 3.3.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT), utilizando o pacote FD para calcular os índices de diversidade funcional.

Resultados

O conjunto regional de espécies foi composto por 87 espécies e 4615 indivíduos, sendo as espécies mais abundantes: *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R. W. Jobson (Fabaceae) (n=624), *Croton tricolor* Klotzsch ex Baill (Euphorbiaceae) (573), *Poincianella microphylla* (Mart. ex G.Don) L.P. Queiroz (Fabaceae) (441), *Croton nepetifolius* Baill (Euphorbiaceae) (364) e *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill (Euphorbiaceae) (268). O conjunto local foi composto por 64 espécies, das quais 7 espécies não estavam presentes no conjunto regional, e 2992 indivíduos, sendo as espécies mais abundantes: *P. moniliformis* (Fabaceae) (511), *J. mutabilis* (Euphorbiaceae) (404), *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke (Fabaceae) (267), *P. microphylla* (Fabaceae) (261) e *Senegalia bahiensis* (Benth.) Seigler & Ebinger (Fabaceae) (157). O conjunto de propágulos foi composto por 38 espécies e 7659 sementes, sendo as mais abundantes: *Croton heliotropiifolius* Kunth (Euphorbiaceae) (1769), *Waltheria brachypetala* Turcz (Malvaceae) (1648), *Guapira graciliflora* (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell (Nyctaginaceae) (1010), *Gochnatia oligocephala* (Gardner) Cabrera (Compositae) (758), *Medusantha martiusii* (Benth.) Harley & J.F.B. Pastore ex Benth. (Lamiaceae) (388). Por fim, o conjunto de plântulas apresentou 18 espécies e 228 indivíduos, sendo as espécies mais abundantes: *J. mutabilis* (Euphorbiaceae) (59), *P. moniliformis* (Fabaceae) (24), *S. bahiensis* (Fabaceae) (22), *C. nepetifolius* (Euphorbiaceae) (20) e *P. microphylla* (Fabaceae) (20). Com isso, registramos que 66% das espécies no conjunto regional, colonizaram e se estabeleceram no conjunto local; 51,5% dos adultos do conjunto local estão dispersando seus diásporos e 47,3% destes estão recrutando. Apesar da alta proporção de espécies passando de um conjunto para outro, tanto traços funcionais de dispersão, quanto os de estabelecimento, apresentaram convergência funcional (evidência de filtragem ambiental) (Tabela 1). Do conjunto regional para o local, assim como do local para o de propágulos, não houve

diferença estatística na proporção de vezes em que os atributos apresentaram convergência, variando de 0,26 a 0,67, para regional-local e de 0,4 a 0,67 para local-propágulo (Tabela 2A-B). No entanto, do pool de propágulos para o pool de plântulas, a CMD apresentou maior proporção de vezes o padrão de convergência nas parcelas, do que os traços relacionados à persistência (e.g. espessura foliar, conteúdo de massa seca foliar e densidade da madeira) (Tabela 2C).

Quando avaliamos a o valor médio dos traços funcionais, observamos que, somente a CMD, MS e DM apresentaram mudanças em algum momento da passagem entre os conjuntos. A CMD apresentou um aumento no seu valor médio (14% maior), do conjunto regional para o local, e esse valor foi reduzido (17% menor) do conjunto local para o de propágulos (Fig. 2). A MS apresentou redução do conjunto local para o de propágulos (41% menor) e aumento do conjunto de propágulos para o de plântulas (80% maior) (Fig. 3). Enquanto que, a DM apresentou redução apenas do conjunto de propágulos para o de plântulas (9% menor) (Fig. 4). Os demais traços funcionais apresentaram mudanças na sua frequência/abundância sem alteração significativa da média (Fig 5, 6 e 7).

Discussão

Nossos resultados sugerem que a filtragem ambiental (filtro abiótico) é a força mais importante na montagem da comunidade de plantas em sucessão secundária na Caatinga, independente do conjunto de espécies e do tipo de traço funcional analisado. Esses resultados corroboram parcialmente nossa hipótese inicial, visto que, esperávamos que apenas os traços relacionados à dispersão, na passagem da região para o conjunto local, apresentariam convergência funcional. No entanto, tanto traços relacionados à dispersão quanto aqueles atrelados ao estabelecimento foram filtrados. Além disso, verificamos que espécies com baixa CMD são limitadas por dispersão da região para o conjunto local e espécies com baixa MS e alta DM são limitadas por recrutamento, do conjunto de sementes para o de plântulas. Novamente, esses resultados corroboram parcialmente nossa hipótese, já que não houve evidência da limitação de estabelecimento nos adultos, contudo tanto a limitação de dispersão quanto de recrutamento foram importantes na montagem das comunidades locais. O

fato de ter havido limitação por dispersão e recrutamento, mas não por estabelecimento traz implicações importantes para o entendimento da sucessão secundária na Caatinga. Primeiro porque, essa mudança na limitação entre plântulas e adultos pode indicar que as regras de montagem nessas áreas estão em transição, por conta de perturbações antrópicas ou efeitos recentes da sazonalidade climática. Ou ainda que, a limitação por recrutamento atua retardando a sucessão secundária, tornando-a arrastada, mas futuramente, as espécies hoje limitadas conseguirão se estabelecer.

A ideia de que a filtragem ambiental atua mais fortemente em ambientes estressantes e que as comunidades locais são limitadas por dispersão ou estabelecimento não é nova na literatura (Coyle et al. 2014; Lhotsky et al. 2016). No entanto, nossos resultados demonstram, pela primeira vez, até onde sabemos, a evidência do que chamamos de uma “filtragem ambiental secundária”, no qual cerca de 70% das espécies conseguem se estabelecer no conjunto local de espécies, com pouca variação na média, e ainda assim, há evidências de que este filtro existe. Isso indica que, aparentemente o conjunto regional é produto de uma filtragem ambiental em maior escala (i.e. filtro continental ou biogeográfico) (ver de Bello et al. 2013) e que, portanto, grande parte dos traços já tiveram seu valor médio reduzido durante esse processo. Finalmente, nossos resultados reforçam duas importantes ideias que têm ganhado força nos últimos anos: a importância das espécies presentes na região, mas ausentes no conjunto local (*diversidade* escura; Pärtel et al. 2011), assim como, o uso de diferentes estágios ontogenéticos das plantas para um entendimento mais holístico do processo de montagem das comunidades (de Bello et al. 2012; Yang et al. 2016).

O aumento na capacidade de dispersão das espécies do conjunto regional para o local é um padrão esperado, visto que, as espécies com essas características teriam maiores chances de superar o filtro da dispersão e colonizar as áreas em sucessão secundária (Marteinsdóttir 2014). No entanto, espera-se também que espécies com sementes grandes, que geralmente possuem menor capacidade de dispersão, ou são muito dependentes de animais zoocóricos, estejam limitadas por dispersão (Myers & Harms 2010). Isso não aconteceu da região para o conjunto local, mas ocorreu entre o conjunto local e de propágulos, no qual sementes pequenas dispersaram em maior

quantidade reduzindo drasticamente o CWM da massa das sementes. Este resultado confirma a ideia de que o conjunto de propágulos é muito influenciado pelos adultos presentes no conjunto local e que sementes pequenas são produzidas em maior quantidade (Leishman 2001). Por outro lado, apesar de terem dispersado em maior quantidade, as espécies com maiores sementes tiveram maior sucesso no recrutamento. Novamente confirmando a ideia de que espécies com sementes grandes possuem menor capacidade de dispersão, mas são menos limitadas pelo estabelecimento (Kempel et al. 2013).

Geralmente, nas florestas secas, a competição por luz não é um fator limitante para o crescimento e sobrevivência das plantas, mas sim o suprimento de água (Engelbrecht et al. 2007). Ao contrário dos adultos, que não apresentaram redução ou aumento no valor médio dos atributos relacionados ao estabelecimento, as plântulas apresentaram menor DM. Apesar de maior DM diminuir as chances de cavitação, que é uma importante causa da mortalidade de plantas em florestas secas (Cavender-Bares et al. 2004), menores valores de DM conferem também maior capacidade de estocagem de água (Borchert 1994), o que parece ser uma estratégia importante para o recrutamento das plântulas. Isso reduz a chance de que a convergência funcional nesse traço esteja refletindo o papel da exclusão competitiva das espécies dominantes sobre aquelas menos competidoras (filtro biótico) (Mayfield & Levine 2010), mas sim a existência de um filtro ambiental. Tanto a redução no CWM da DM, quanto o aumento no CWM da MS, ocorreram sobretudo por conta de espécies como *J. mutabilis* e *Trischidium molle* (Benth.) H.E. Ireland, que são espécies abundantes no conjunto de plântulas e possuem baixa densidade da madeira e sementes relativamente grandes.

A ideia de que a limitação na dispersão atua mais fortemente nos adultos (conjunto regional-local) e que a limitação no estabelecimento possui uma importância relativa maior nos estágios ontogenéticos iniciais, contradiz um estudo recente, mas vai de encontro a outro. O primeiro observou que, em uma floresta tropical úmida na China, a limitação de estabelecimento atua mais fortemente nos adultos, enquanto que estágios ontogenéticos iniciais são mais influenciados pela limitação na dispersão Yang et al. (2016). Por outro lado, Knappová et al. 2016 sugerem que a limitação no

recrutamento/estabelecimento pode ser mais importante do que a limitação de dispersão, caso as espécies colonizadoras sejam também boas competidoras ou consigam persistir de maneira mais eficiente no ambiente. Nossos resultados mostram, portanto, que as espécies de Fabaceae e Euphorbiaceae, com sementes grandes e baixa DM, possuem estratégias eficientes para germinação e persistência na comunidade local. No entanto, como o conjunto local é mais antigo do que o de plântulas, os traços funcionais que hoje estão limitados no conjunto de plântulas, possivelmente, tiveram tempo para se estabelecer na comunidade seja por ocuparem um nicho vago (*“winning by forfeit”*, Hurtt & Pacala 1995) ou por facilitação (Bulleri et al. 2016). Talvez por isso a limitação de estabelecimento não seja evidente nos adultos.

Por fim, nossos resultados reforçam a ideia de que a filtragem ambiental é uma força importante na estruturação de comunidades locais, sobretudo em florestas secas, e que este processo pode ocorrer mesmo com uma alta proporção de espécies conseguindo superar este filtro. Além disso, demonstramos que a limitação na dispersão restringe a coexistência de espécies com baixa capacidade de dispersão no conjunto local e que a limitação no recrutamento favorece plântulas com alta MS e baixa DM. Esses resultados trazem implicações importantes para o entendimento da montagem de comunidades em sucessão secundária. Primeiro porque, a alta porcentagem de espécies compartilhadas e a sutil mudança no valor médio dos atributos, sugere que o conjunto regional e local estão submetidos a uma pressão de seleção semelhante há muito tempo. Da mesma forma que a diferença na limitação de dispersão e recrutamento/estabelecimento - o primeiro atuando da região para o conjunto local, e o segundo acontecendo somente para as plântulas e não para os adultos - sugere que, (1) as regras de montagem dessas comunidades estão sendo alteradas, afinal as espécies que se estabeleceram há mais tempo (adultos) não apresentam sinais claros de limitação; ou ainda que (2) a limitação no estabelecimento é importante somente nas fases ontogenéticas iniciais, no entanto com o passar dos anos as espécies que hoje são limitadas conseguem se estabelecer. Caso isso esteja ocorrendo, a sucessão secundária nessas áreas pode ser caracterizada como uma sucessão arrastada, já que as espécies limitadas por recrutamento na fase de plântula

conseguem se tornar indivíduos adultos, no entanto somente após um maior período de tempo.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (PELD processo 403770/2012-2, Universal processo 470480/2013-0) e pela Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) (APQ processo 0738-2.05/12, PRONEX 0138-2.05/14). D.P.F.T agradece ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado.

Referências

- Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K.G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., (...) & Pennington, R.T. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383–1387.
- Beadle, N.C.W. 1966. Soil Phosphate and Its Role in Molding Segments of the Australian Flora and Vegetation, with Special Reference to Xeromorphy and Sclerophylly. *Ecology* 47: 992–1007.
- Borchert, R. 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75: 1437–1449.
- Botta-Dukát, Z., & Czúcz, B. 2016. Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 114–126.
- Boyes, L.J., Gunton, R.M., Griffiths, M.E., Lawes, M.J. 2011. Causes of arrested succession in coastal dune forest. *Plant Ecology* 212: 21–32.
- Bulleri, F., Bruno, J.F., Silliman, B.R., & Stachowicz, J.J. 2016. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology* 30: 70–78.
- Carlo, T. A., Flores-Mangual, M. L., & Caraballo-Ortiz, M. A. 2013. Postdispersal seed predation rates in a Puerto Rican pasture. *Caribbean Journal of Science* 47: 153–158.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., & Bazzaz, F.A. 2004. Multiple Trait Associations in Relation to Habitat Differentiation Among 17 Floridian Oak Species. *Ecological Monographs* 74: 635–662.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chiang, J.C.H., & Koutavas, A. 2004. Climate change: Tropical flip-flop connections. *Nature* 432: 684–685.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., & Levey, D.J. 2013. Roles of Seed and Establishment Limitation in Determining Patterns of Afrotropical Tree Recruitment. *PLoS ONE* 8: e63330.
- Coyle, J.R., Halliday, F.W., Lopez, B.E., Palmquist, K.A., Wilfahrt, P.A., & Hurlbert, A.H. 2014. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography* 37: 814–826.

- de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., (...) & Pärtel, M. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263–2273.
- 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.
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., & Hubbell, S.P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80–82.
- Fonseca, C.R., Overton, J.M., Collins, B., & Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964–977.
- Fukami, T. 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 1–23.
- Gotelli, N.J., & McCabe, D.J. 2002. Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology* 83: 2091–2096.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260.
- Griz, L.M.S., & Machado, I.C.S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303–321.
- Houghton J. T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C.A. 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group 1 to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hurt, G.C., & Pacala, S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1–12.

- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kempel, A., Chrobock, T., Fischer, M., Rohr, R.P., & van Kleunen, M. 2013. Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 12727–12732.
- Kitajima, K., Llorens, A.-M., Stefanescu, C., Timchenko, M.V., Lucas, P.W., & Wright, S.J. 2012. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytologist* 195: 640–652.
- Knappová, J., Hemrová, L., Knapp, M., & Münzbergová, Z. 2016. Establishment limitation may be more important than species dispersal: insights from dry grasslands and old-fields. *Journal of Vegetation Science*. doi: 10.1111/jvs.12462
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Laliberté, E., & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Leal, I.R., Da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., & Lacher, T.E. 2005. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19: 701–706.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., (...) & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Leishman, M.R. 2001. Does the Seed Size/Number Trade-Off Model Determine Plant Community Structure? An Assessment of the Model Mechanisms and Their Generality. *Oikos* 93: 294–302.
- Lhotsky, B., Kovács, B., Ónodi, G., Csecserits, A., Rédei, T., Lengyel, A., Kertész, M., & Botta-Dukát, Z. 2016. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. *Journal of Ecology* 104: 507–517.
- Macarthur, R., & Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Marteinsdóttir, B. 2014. Seed Rain and Seed Bank Reveal that Seed Limitation Strongly Influences Plant Community Assembly in Grasslands. *PLoS ONE* 9: e103352.

- Marteinsdóttir, B., & Eriksson, O. 2014. Trait-based filtering from the regional species pool into local grassland communities. *Journal of Plant Ecology* 7: 347–355.
- Mayfield, M.M., & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- Myers, J.A., & Harms, K.E. 2010. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology* 92: 676–686.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 124–128.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., & McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11: 1633–1644.
- Pennington, R.T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437–457.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., (...) & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Pringle, E.G., Álvarez-Loayza, P., & Terborgh, J. 2007. Seed characteristics and susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the Peruvian Amazon. *Plant Ecology* 193:211-222.
- Rito, K.F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R.T., Leal, I.R., & Tabarelli, M. 2016. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12712
- Sampaio, E. Overview of the Brazilian caatinga. In: S.M. Bullock, H.A. Mooney, E. Medina, Seasonally dry tropical forests. p. 35–63, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- Souza, R.P.S., & Válio, I.F. 2001. Seed Size, Seed Germination, and Seedling Survival of Brazilian Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Biotropica* 33(3): 447–457.
- Swenson, N.G., & Enquist, B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94: 451–459.
- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Kaasik, A., & Pärtel, M. 2014. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology* 95: 505–513.

- Teegalapalli, K., Hiremath, A. J. & Jathanna, D. 2010. Patterns of seed rain and seedling regeneration in abandoned agricultural clearings in a seasonally dry tropical forest in India. *Journal of Tropical Ecology* 26:25-33.
- Weiher, E., & Keddy, P.A. 1995. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* 74: 159–164.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609–620.
- Yang, Q.-S., Shen, G.-C., Liu, H.-M., Wang, Z.-H., Ma, Z.-P., Fang, X.-F., Zhang, J., & Wang, X.-H. 2016. Detangling the Effects of Environmental Filtering and Dispersal Limitation on Aggregated Distributions of Tree and Shrub Species: Life Stage Matters. *PLoS ONE* 11:
- Zobel, M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science* 27: 8–18.

Legenda das tabelas

Tabela 1. Valores de mediana do tamanho do efeito padronizado da dispersão funcional (SES.FDis) e proporção de parcelas em que houve filtragem ambiental (FDis <0.05, n=15 parcelas) na passagem entre os pools, para cada traço funcional. Valores negativos de SES.FDis indicam convergência funcional (evidência de filtragem ambiental). Acrônimos: RL = Regional-Local; LP = Local-Propágulo; PP = Propágulo-Plântula; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar e AEF = área específica foliar.

Tabela 2A. Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p > 0,05$). Acrônimos: RL = Regional-Local; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; AEF = área específica foliar.

Tabela 2B. Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p > 0,05$). Acrônimos: LP = Local-Propágulo; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão.

Tabela 2C. Valores dos testes de qui-quadrado utilizados para verificar diferenças na proporção de traços funcionais filtrados entre os conjuntos de espécies. Números que não estão em negrito representam valores não significativos ($p > 0,05$). Acrônimos: PP = Propágulo-Plântula; MS = massa da semente; CMD = capacidade máxima de dispersão; ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; AEF = área específica foliar.

Legenda das figuras

Fig. 1 Representação do Conjunto regional com 20 parcelas (50x20m) circundando o Conjunto local com 15 parcelas (50x20m).

Fig. 2 Valor médio ponderado (CWM) da capacidade máxima de dispersão (CMD) na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Fig. 3 Valor médio ponderado (CWM) da massa da semente na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Fig. 4 Valor médio ponderado (CWM) da densidade da madeira na passagem entre os conjuntos de espécies. Asteriscos indicam valores significativos ($p < 0,05$). CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Fig. 5 Valor médio ponderado (CWM) da espessura foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Fig. 6 Valor médio ponderado (CWM) do conteúdo de massa seca foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Fig. 7 Valor médio ponderado (CWM) da área específica foliar na passagem entre os conjuntos de espécies. CR = Conjunto Regional; CL = Conjunto Local; CP = Conjunto de Propágulos; CPL = Conjunto de Plântulas.

Tabela 1.

Conjunto de espécies	Traço funcional	SES.FDis	Prop.FDis<0.05
RL	MS	-2,08	0,67
	CMD	-1,17	0,27
	ESP	-1,78	0,6
	DM	-1,24	0,4
	CMSF	-1,37	0,6
	AEF	-0,82	0,67
LP	MS	-1,33	0,4
	CMD	-1,98	0,67
PP	MS	-0,73	0,31
	CMD	-1,57	0,54
	ESP	-0,44	0,15
	DM	1,64	0,15
	CMSF	-0,89	0,15
	AEF	-1,24	0,46

Tabela 2A.

	MS	CMD	ESP	DM	CMSF	AEF
MS	-	3,33	0,14	2,14	0,14	<0,01
CMD		-	2,14	0,14	2,14	3,33
ESP			-	1,2	0	0,14
DM				-	1,2	2,14
CMSF					-	0,19
AEF						-

Tabela 2B.

CMD
MS 2,14

Tabela 2C.

	MS	CMD	ESP	DM	CMSF	AEF
MS	-	1,41	0,86	0,86	0,86	0,65
CMD		-	4,24	4,24	4,24	0,15
ESP			-	0	0	2,89
DM				-	0	2,89
CMSF					-	2,89
AEF						-

Fig. 1

Área de estudo do PELD Catimbau, Buíque, PE, Brasil

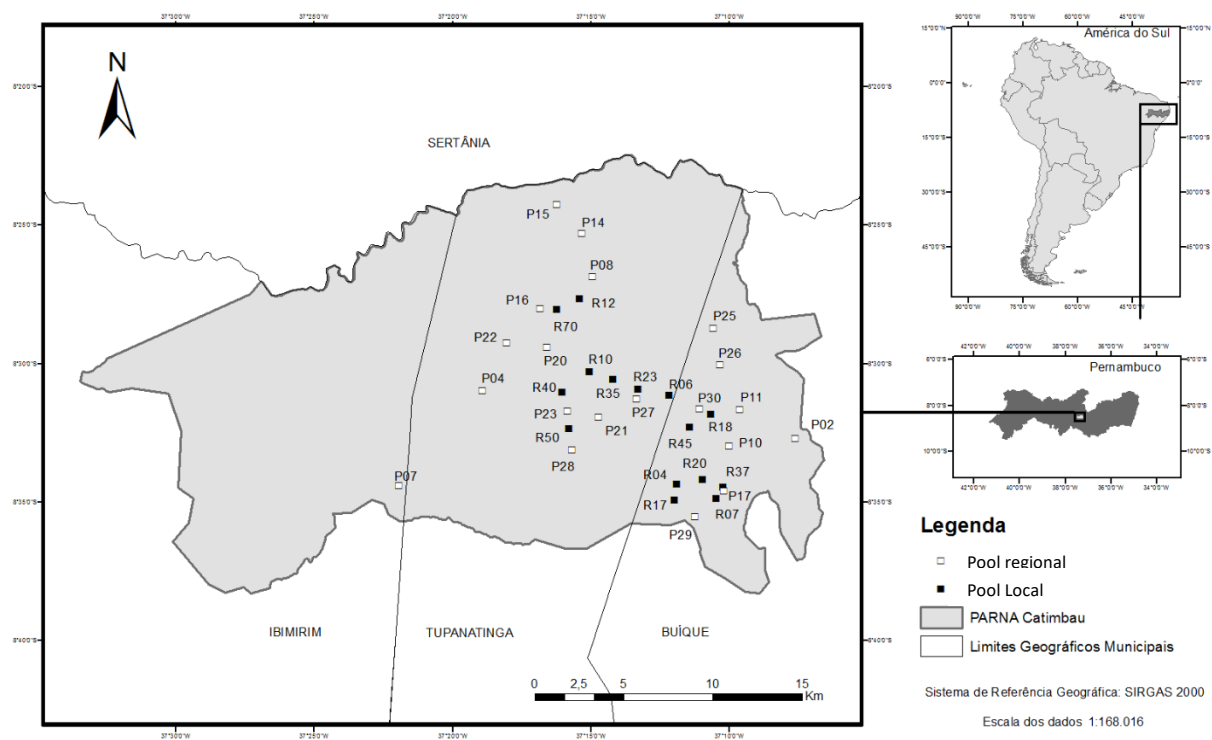


Fig. 2

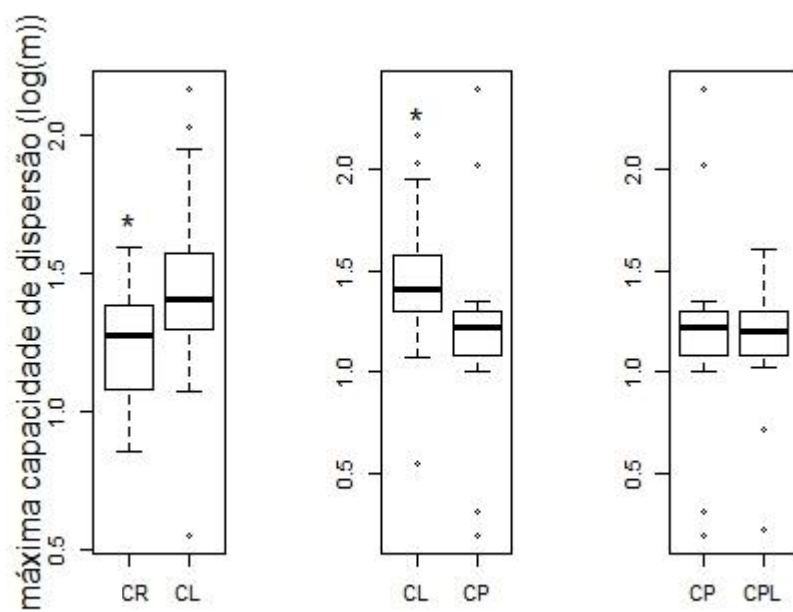


Fig. 3

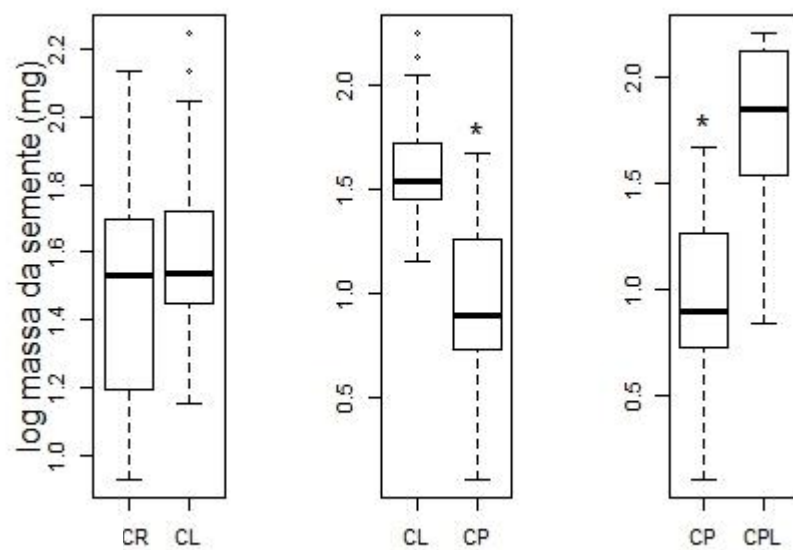


Fig. 4

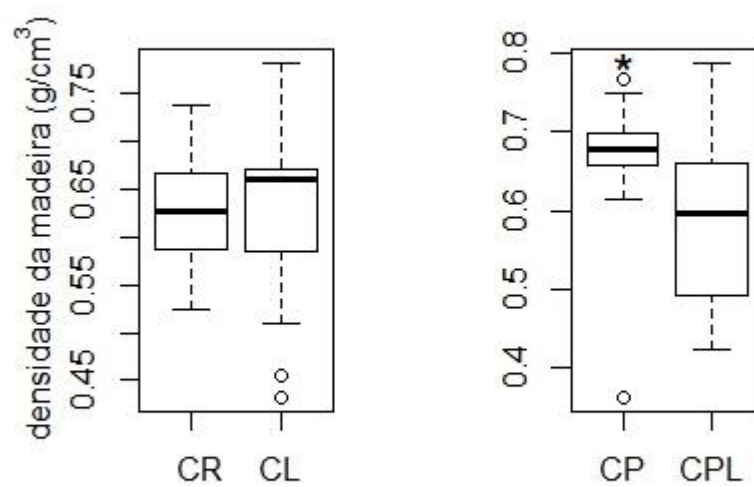


Fig. 5

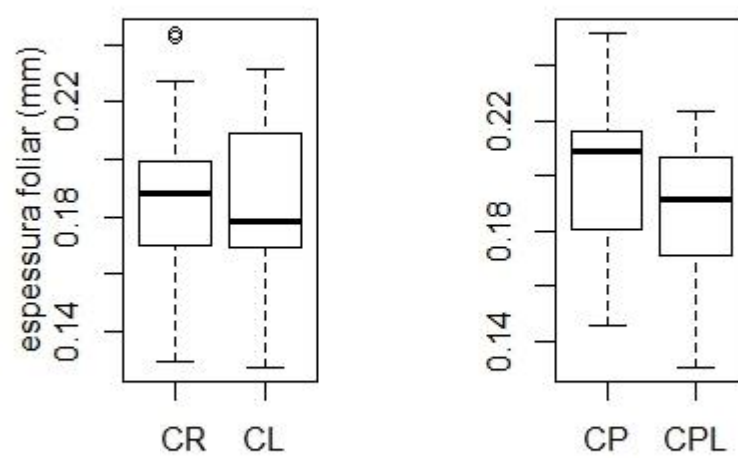


Fig. 6

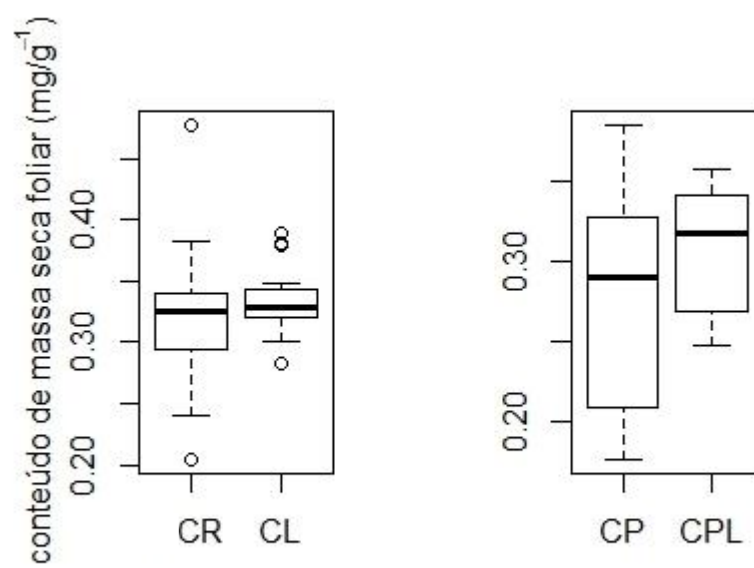
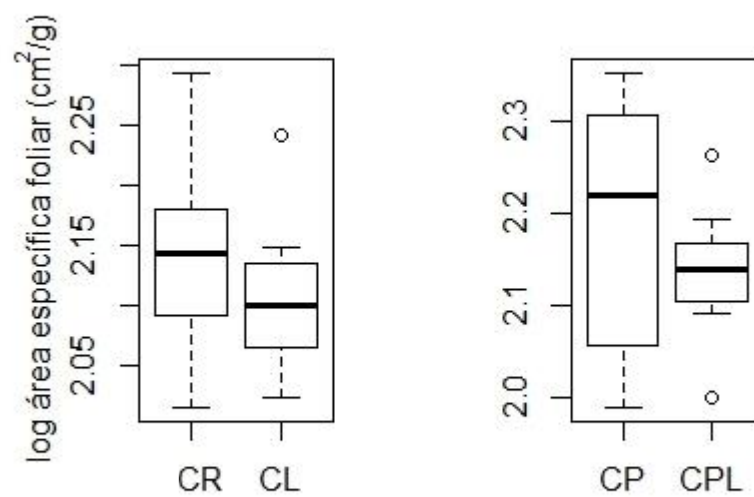


Fig. 7



4 CONCLUSÃO

Como demonstrei nesta dissertação, os estudos de montagem de comunidades têm atraído cada vez mais a atenção dos ecólogos na tentativa de auxiliar no entendimento de como as comunidades ecológicas são estruturadas. Contudo, os resultados apresentados na literatura são ainda muito dispersos, havendo uma predominância de trabalhos que reportam a forte influência da neutralidade nesse processo. Por outro lado, estudos recentes sugerem que esses trabalhos apresentam falhas metodológicas importantes e que por isso, muitas vezes, os padrões determinísticos estão sendo mascarados. Sendo assim, neste trabalho, busquei, por meio da inclusão das espécies presentes no conjunto regional, mas ausentes no local, e das diferentes fases ontogenéticas das plantas, entender como ocorre a montagem da comunidade de plantas em sucessão secundária na Caatinga.

No manuscrito apresentado, demonstrei que a filtragem ambiental é a força mais importante no processo de montagem da comunidade de plantas na Caatinga e que a limitação na dispersão e no estabelecimento atuam neste processo, mas em conjuntos de espécies distintos. Sugiro que o processo de filtragem que está ocorrendo consiste em uma “filtragem ambiental secundária”, visto que uma alta proporção de espécies está colonizando e se estabelecendo no pool local (ca. 70%), com alta convergência e baixa variação na média dos atributos. Com isso, um processo de filtragem anterior (e.g. continental ou biogeográfica) deve ter ocorrido no conjunto regional, restringindo de maneira mais evidente a coexistência entre as espécies e reduzindo a variação no valor médio dos traços funcionais. Além disso, observei que, historicamente, somente traços com maior capacidade de dispersão conseguiram colonizar o conjunto local. Ademais, demonstro o *trade-off* existente entre colonização e estabelecimento com base na massa das sementes. Atualmente, existe uma dominância de espécies com sementes pequenas dispersando no conjunto local. Apesar disso, somente as sementes com maior massa conseguiram recrutar. Essa limitação de estabelecimento atuou também na densidade da madeira, no qual indivíduos com alta densidade da madeira não recrutaram.

Os resultados apresentados no manuscrito demonstram que a filtragem ambiental é a principal força estruturadora da comunidade de plantas na Caatinga e que tanto a limitação na dispersão, quanto de recrutamento são importantes nesse processo, mas sob contextos diferentes. Sendo a limitação na dispersão importante na história da montagem dessas comunidades e a limitação de recrutamento restringindo atualmente a coexistência das espécies. No entanto, essa distinção só foi possível com a inclusão de diferentes fases ontogenéticas e da diversidade escura. Portanto, reforçamos a importância da inclusão desses fatores nos estudos de montagem de comunidades.

REFERÊNCIAS

- BANDA-R, K. et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, v. 353, n. 6306, p. 1383–1387, 23 set. 2016.
- BEADLE, N. C. W. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. **Ecology**, v. 47, n. 6, p. 992–1007, nov. 1966.
- BERNARD-VERDIER, M. et al. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1422–1433, nov. 2012.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of Tropical Dry Forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437–1449, jul. 1994.
- BOTTA-DUKÁT, Z.; CZÚCZ, B. Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 1, p. 114–126, jan. 2016.
- BOYES, L. J. et al. Causes of arrested succession in coastal dune forest. **Plant Ecology**, v. 212, n. 1, p. 21–32, jan. 2011.
- BULLERI, F. et al. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. **Functional Ecology**, v. 30, n. 1, p. 70–78, jan. 2016.
- CARLO, T. A.; FLORES-MANGUAL, M. L.; CARABALLO-ORTIZ, M. A. Post-dispersal seed predation rates in a Puerto Rican pasture. **Caribbean Journal of Science**, v. 47, n. 2–3, p. 153–158, jun. 2013.
- CAVENDER-BARES, J.; KITAJIMA, K.; BAZZAZ, F. A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 4, p. 635–662, nov. 2004.
- CHANG, C.; HILLERISLAMBERS, J. Integrating succession and community assembly perspectives. **F1000Research**, v. 5, p. 2294, 12 set. 2016.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, abr. 2009.
- CHIANG, J. C. H.; KOUTAVAS, A. Tropical flip-flop connections: Climate change. **Nature**, v. 432, n. 7018, p. 684–685, dez. 2004.
- CLARK, C. J.; POULSEN, J. R.; LEVEY, D. J. Roles of seed and establishment limitation in determining patterns of afrotropical tree recruitment. **PLoS ONE**, v. 8, n. 5,

p. e63330, 14 maio 2013.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132, dez. 1979.

COYLE, J. R. et al. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. **Ecography**, v. 37, n. 9, p. 814–826, set. 2014a.

COYLE, J. R. et al. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. **Ecography**, v. 37, n. 9, p. 814–826, set. 2014b.

DE BELLO, F. et al. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. **Ecology**, v. 93, n. 10, p. 2263–2273, out. 2012.

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, mar. 2013.

DE SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Biotropica**, v. 33, n. 3, p. 447, 2001.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press, 1975. p. 342–444.

DIAZ, 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, fev. 1998.

ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80–82, maio 2007.

FONSECA, C. R. et al. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 6, p. 964–977, dez. 2000.

FUKAMI, T. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, n. 1, p. 1–23, 4 dez. 2015.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7, jan. 1926.

GOTELLI, N. J.; MCCABE, D. J. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, v. 83, n. 8, p. 2091, ago. 2002.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v. 87, n. 1, p. 111–127, fev. 2012.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 2, p. 255–260, abr. 2006.

GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 02, p. 303–321, mar. 2001.

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, dez. 2012.

HOUGHTON, J. T.; INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (EDS.). **Climate change 2001: the scientific basis: contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 2001.

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

HURTT, G. C.; PACALA, S. W. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology**, v. 176, n. 1, p. 1–12, set. 1995.

HUTCHINSON, G. E. Population studies: animal ecology and demography. **Cold Spring Harbor Laboratory**, v. 22, p. 415–427, 1957.

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

KEMPEL, A. et al. Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 31, p. 12727–12732, 30 jul. 2013.

KITAJIMA, K. et al. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. **New Phytologist**, v. 195, n. 3, p. 640–652, ago. 2012.

- KNAPPOVÁ, J. et al. Establishment limitation may be more important than species dispersal: insights from dry grasslands and old-fields. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 1, p. 34–42, jan. 2017.
- KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592–599, maio 2015.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, jan. 2010.
- LEAL, I. R. et al. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706, jun. 2005.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, fev. 2010.
- LEIBOLD, M. A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 4 jun. 2004.
- LEISHMAN, M. R. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. **Oikos**, v. 93, n. 2, p. 294–302, maio 2001.
- LHOTSKY, B. et al. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 2, p. 507–517, mar. 2016.
- LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211–1216, jun. 2013.
- LOHBECK, M. et al. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. **Functional Ecology**, v. 28, n. 4, p. 1052–1058, ago. 2014.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The American Naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377–385, set. 1967.
- MARTEINSDÓTTIR, B. Seed rain and seed bank reveal that seed limitation strongly influences plant community assembly in grasslands. **PLoS ONE**, v. 9, n. 7, p. e103352, 24 jul. 2014.
- MARTEINSDÓTTIR, B.; ERIKSSON, O. Trait-based filtering from the regional species pool into local grassland communities. **Journal of Plant Ecology**, v. 7, n. 4, p. 347–355, ago. 2014.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities: Phylogeny and coexistence. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, set. 2010.

MOESLUND, J. E. et al. Using dark diversity and plant characteristics to guide conservation and restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 6, p. 1730–1741, dez. 2017.

MYERS, J. A.; HARMS, K. E. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 12, n. 11, p. 1250–1260, nov. 2009.

PÄRTEL, M.; SZAVA-KOVATS, R.; ZOBEL, M. Dark diversity: shedding light on absent species. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 3, p. 124–128, mar. 2011.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, n. 5, p. 1633–1644, 11 out. 2007.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, dez. 2009.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167, 2013.

PRINGLE, E. G.; ÁLVAREZ-LOAYZA, P.; TERBORGH, J. Seed characteristics and susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the Peruvian Amazon. **Plant Ecology**, v. 193, n. 2, p. 211–222, 22 out. 2007.

RIIBAK, K. et al. Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. **Ecography**, v. 38, n. 7, p. 713–721, jul. 2015.

RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, maio 2017.

SAMPAIO, E. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK S. M.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. p. 35–63, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 3, p. 451–459, 1 mar. 2007.

TAMME, R. et al. Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. **Ecology**, v. 95, n. 2, p. 505–513, fev. 2014.

TEEGALAPALLI, K.; HIREMATH, A. J.; JATHANNA, D. Patterns of seed rain and seedling regeneration in abandoned agricultural clearings in a seasonally dry tropical forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 01, p. 25–33, jan. 2010.

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

VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 2, p. 87–93, 1 jun. 2009.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, ago. 2000.

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

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 609–620, out. 1999.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly Rules, null Models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, n. 1, p. 159, out. 1995.

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

YANG, Q.-S. et al. Detangling the effects of environmental filtering and dispersal limitation on aggregated distributions of tree and shrub species: life stage matters. **PLOS ONE**, v. 11, n. 5, p. e0156326, 26 maio 2016.

ZOBEL, M. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 1, p. 8–18, jan. 2016.

ZOBEL, M.; VAN DER MAAREL, E.; DUPRÉ, C. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. **Applied Vegetation Science**, v. 1, n. 1, p. 55–66, maio 1998.

ANEXO A – MATERIAL SUPLEMENTAR

MS 1. Lista das espécies de plantas lenhosas coletadas no conjunto regional (CR), conjunto local (CL), conjunto de propágulos (CP) e conjunto de plântulas (CPL), no Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil.

Família/Espécie	Síndrome de dispersão	Forma de vida	CR	CL	CP	CPL
Anacardiaceae						
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Zoocórica	Árvore	X	X		
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	Anemocórica	Árvore		X	X	
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	Zoocórica	Árvore	X			
Annonaceae						
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.) H.Rainer	Zoocórica	Arbusto	X	X		
<i>Oxandra reticulata</i> Maas	Zoocórica	Árvore	X	X		
Apocynaceae						
<i>Allamanda blanchetii</i> A.DC.	Anemocórica	Arbusto		X		
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	Anemocórica	Árvore	X	X	X	
<i>Aspidosperma</i> sp .	Anemocórica	Árvore	X	X		
Bignoniaceae						
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Anemocórica	Árvore	X	X	X	X
Boraginaceae						
<i>Cordia leucomalloides</i> Taroda	Zoocórica	Arbusto			X	
<i>Cordia rufescens</i> A.DC.	Zoocórica	Arbusto	X			
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Zoocórica	Arbusto	X			
<i>Tournefortia rubriflora</i>	Zoocórica	Arbusto	X	X		
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	Zoocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Varronia leucocephala</i> (Moric.)	Zoocórica	Arbusto	X			

J.S. Mill.

Burseraceae

<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett	Zoocórica	Árvore	X	X	X	
---	-----------	--------	---	---	---	--

Capparaceae

<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	Zoocórica	Árvore	X	X		
<i>Cynophalla hastata</i> (Jacq.) J.Presl	Zoocórica	Árvore	X			
<i>Neocalyptocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Ittis	Zoocórica	Arbusto	X	X	X	X

Celastraceae

<i>Maytenus rigida</i> Mart.	Zoocórica	Árvore	X	X		
------------------------------	-----------	--------	---	---	--	--

Compositae

<i>Gochnatia oligocephala</i> (Gardner) Cabrera	Anemocórica	Arbusto	X	X	X	
--	-------------	---------	---	---	---	--

Erythroxylaceae

<i>Erythroxylum revolutum</i> Mart.	Zoocórica	Arbusto	X	X		X
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	Zoocórica	Árvore	X	X		

Euphobiaceae

<i>Acalypha brasiliensis</i> Müll.Arg.	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Cnidoscolus bahianus</i> (Ule) Pax & K.Hoffm.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Cnidoscolus pubescens</i> Pohl	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	Autocórica	Arbusto	X	X		X
<i>Croton sonderianus</i> Müll.Arg.	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	Autocórica	Arbusto	X		X	X
<i>Croton nepetifolius</i> Baill.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Croton tricolor</i> Klotzsch ex Baill.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Ditaxis desertorum</i> (Müll.Arg.) Pax	Autocórica	Arbusto	X	X		X

& K.Hoffm

<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Jatropha mutabilis</i> (Pohl) Baill.	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Manihot carthaginensis</i> (Jacq.) Müll.Arg.	Autocórica	Árvore		X	X	X
<i>Manihot pseudoglaziovii</i> Pax & K.Hoffm	Autocórica	Árvore	X			
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Autocórica	Árvore	X	X		

Fabaceae

<i>Aeschynomene marginata</i> Benth	Anemocórica	Arbusto	X		X	
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	Autocórica	Árvore		X		
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Anemocórica	Árvore	X	X	X	
<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud	Autocórica	Arbusto			X	
<i>Calliandra aeschynoménoides</i> Benth	Autocórica	Árvore	X	X		
<i>Chamaecrista zygophylloides</i> (Taub.) H.S.Irwin & Barneby	Anemocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P.Lewis	Autocórica	Árvore	X			
<i>Dahlstedtia araripensis</i> (Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	Anemocórica	Árvore	X	X		
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke	Anemocórica	Árvore	X	X		
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	Zoocórica	Arbusto	X	X		
<i>Mimosa lewisii</i> Barneby	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Benth.	Autocórica	Árvore	X	X	X	
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Autocórica	Arbusto	X			

<i>Myroxylon peruiferum</i> (L.f.)	Anemocórica	Árvore	X			
<i>Peltogyne pauciflora</i> Benth.	Zoocórica	Árvore	X	X	X	
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Autocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R. W. Jobson	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Poincianella microphylla</i> (Mart. ex G.Don) L.P.Queiroz	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P.Queiroz	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Senegalia bahiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Autocórica	Árvore	X	X	X	X
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton	Autocórica	Árvore	X			
<i>Senegalia piauiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	Autocórica	Árvore	X	X	X	
<i>Senna rizzinii</i> H.S.Irwin & Barneby	Zoocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Senna splendida</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	Autocórica	Arbusto	X	X		
<i>Senna trachypus</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
<i>Senna velutina</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	Zoocórica	Arbusto	X	X		
<i>Trischidium molle</i> (Benth.) H.E. Ireland	Zoocórica	Arbusto	X	X	X	X
Lamiaceae						
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.	Autocórica	Arbusto	X			
<i>Medusanthia martiusii</i> (Benth.) Harley & J.F.B.Pastore	Autocórica	Arbusto		X	X	
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima gardneriana</i> A.Juss.	Zoocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Ptilochaeta bahiensis</i> Turcz.	-	Árvore		X		

Malvaceae						
<i>Helicteres velutina</i> K.Schum.	Anemocórica	Arbusto	X	X	X	
<i>Melochia tomentosa</i> L.	Anemocórica	Arbusto	X	X		
<i>Waltheria brachypetala</i> Turcz.	Autocórica	Arbusto	X	X	X	X
Myrtaceae						
<i>Campomanesia eugenioides</i> (Cambess.) D.Legrand ex Landrum	Zoocórica	Árvore	X			
<i>Eugenia brejoensis</i> Mazine	Zoocórica	Árvore	X	X		
<i>Eugenia stictopetala</i> DC.	Zoocórica	Árvore	X			
<i>Psidium brownianum</i> Mart. ex DC.	Zoocórica	Árvore	X	X		
<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.	Zoocórica	Árvore	X			
<i>Psidium schenckianum</i> Kiaersk.	Zoocórica	Arbusto	X	X		
Nyctaginaceae						
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	Zoocórica	Árvore	X	X	X	
Passifloraceae						
<i>Turnera cearensis</i> Urb.	Autocórica	Arbusto	X			
Polygonaceae						
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Autocórica	Árvore	X			
Rhamnaecae						
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Zoocórica	Árvore	X			
Rutaceae						
<i>Balfourodendron molle</i> (Miq.) Pirani	Anemocórica	Árvore	X			
<i>Cordia rigida</i> (K.Schum.) Kuntze	Zoocórica	Arbusto	X	X		
<i>Zanthoxylum stelligerum</i> Turcz.	Zoocórica	Arbusto	X	X		

Salicaceae					
<i>Casearia sylvestris</i> Sv.	Zoocórica	Árvore	X	X	
<i>Xylosma ciliatifolia</i> (Clos) Eichler	Zoocórica	Árvore	X	X	
Sapindaceae					
<i>Allophylus quercifolius</i> (Mart.) Radlk.	Zoocórica	Arbusto	X		
Sapotaceae					
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) H.J.Lam	Zoocórica	Árvore	X		X
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D.Penn.	Zoocórica	Árvore	X		
Simaroubaceae					
<i>Simaba ferruginea</i> A. St.-Hil.	Zoocórica	Árvore		X	X
Solanaceae					
<i>Solanum rhytidoandrum</i> Sendtn.	Zoocórica	Arbusto	X	X	X
Verbenaceae					
<i>Lantana camara</i> L.	Zoocórica	Arbusto	X	X	
<i>Lippia grata</i> Schauer	Zoocórica	Arbusto	X	X	X

MS 2. Valor médio dos atributos das espécies presentes no conjunto regional. ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; CMD = capacidade máxima de dispersão; MS = massa da semente; AEF = área específica foliar.

Espécie	ESP (mm)	DM (g/cm³)	CMSF (g)	CMD (log(m))	MS (log(mg))	AEF (log(cm²/g))
<i>Acalypha brasiliensis</i>	0,138	0,261	0,816	0,229	-0,222	2,332
<i>Aeschynomene marginata</i>	0,255	0,258	0,648	1,948	0,301	2,390
<i>Allophylus quercifolius</i>	0,226	0,356	0,697	2,852	1,568	1,979
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,066	0,732	0,475	1,059	1,875	NA
<i>Anacardium occidentale</i>	0,210	0,382	0,459	2,641	3,913	1,962
<i>Annona leptopetala</i>	0,169	0,328	0,585	2,834	1,769	2,207
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	0,315	0,604	0,334	2,385	2,060	1,977
<i>Aspidosperma sp</i>	0,125	0,758	0,382	2,385	2,060	2,142
<i>Balfourodendron molle</i>	0,173	0,631	0,276	2,418	1,698	2,140
<i>Bauhinia acuruana</i>	0,271	0,688	0,308	0,029	2,001	2,292
<i>Byrsonima gardneriana</i>	0,258	0,613	0,387	1,798	1,960	2,145
<i>Calliandra aeschynomoides</i>	0,128	0,829	0,301	1,102	1,398	2,255
<i>Campomanesia eugenioides</i>	0,145	0,594	0,156	2,869	1,387	2,564
<i>Casearia sylvestris</i>	0,105	0,499	0,270	2,939	0,602	2,302
<i>Chamaecrista zygophylloides</i>	0,193	0,636	0,190	1,439	1,255	2,229
<i>Chloroleucon foliolosum</i>	0,089	0,723	0,340	2,132	1,799	2,266
<i>Cnidoscolus bahianus</i>	0,163	0,282	0,139	1,158	1,301	2,295
<i>Cnidoscolus pubescens</i>	0,232	0,342	0,190	1,158	1,301	2,234

<i>Commiphora leptophloeos</i>	0,193	0,402	0,253	2,823	1,893	2,237
<i>Cordia rufescens</i>	0,320	0,535	0,352	1,941	0,380	2,010
<i>Cordia trichotoma</i>	0,309	0,524	0,260	1,941	0,380	2,077
<i>Cordia rigida</i>	0,183	0,733	0,304	1,941	0,380	2,081
<i>Croton blanchetianus</i>	0,201	0,761	0,333	1,227	0,663	2,268
<i>Croton sonderianus</i>	0,218	0,625	0,352	1,213	0,663	2,071
<i>Croton heliotropiifolius</i>	0,242	0,701	0,148	1,213	0,708	2,418
<i>Croton nepetifolius</i>	0,160	0,838	0,276	1,221	0,708	2,177
<i>Croton tricolor</i>	0,142	0,587	0,247	1,233	0,477	2,237
<i>Cynophalla flexuosa</i>	0,436	0,618	0,470	2,827	1,849	1,680
<i>Cynophalla hastata</i>	0,480	0,611	0,496	2,827	1,849	1,580
<i>Dahlstedtia araripensis</i>	0,169	0,629	0,394	NA	1,839	2,054
<i>Dalbergia cearensis</i>	0,178	0,629	0,305	2,411	1,775	2,131
<i>Ditaxis desertorum</i>	0,209	0,697	0,290	0,209	0,000	2,286
<i>Erythroxylum revolutum</i>	0,237	0,643	0,461	1,812	1,805	2,079
<i>Erythroxylum suberosum</i>	0,235	0,725	0,318	2,831	1,805	2,183
<i>Eugenia brejoensis</i>	0,293	0,606	0,422	2,812	2,015	1,840
<i>Eugenia stictopetala</i>	0,410	0,673	0,456	2,812	2,015	1,695
<i>Gochnatia oligocephala</i>	0,232	0,812	0,425	1,642	-1,000	1,869
<i>Guapira graciliflora</i>	0,275	0,621	0,256	2,862	1,468	2,042
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,165	0,616	0,335	2,900	1,061	2,028
<i>Helicteres velutina</i>	0,102	0,793	0,615	NA	0,431	2,271
<i>Hyptis suaveolens</i>	0,160	0,514	0,215	1,238	0,415	2,924
<i>Jatropha mollissima</i>	0,260	0,283	0,187	1,039	2,632	2,169
<i>Jatropha mutabilis</i>	0,267	0,258	0,190	1,039	2,632	2,198

<i>Lantana camara</i>	0,158	0,572	0,119	1,888	0,964	2,564
<i>Libidibia ferrea</i>	0,094	0,663	0,444	NA	2,041	2,027
<i>Lippia grata</i>	0,158	0,705	0,220	1,932	0,477	2,275
<i>Manihot pseudoglaziovii</i>	0,172	0,311	0,232	2,076	2,421	2,210
<i>Manilkara salzmannii</i>	0,380	0,582	0,480	2,740	2,820	1,676
<i>Maytenus rigida</i>	0,343	0,722	0,508	2,829	1,830	1,709
<i>Melochia tomentosa</i>	0,185	0,666	0,236	1,572	-0,222	2,261
<i>Mimosa lewisii</i>	0,087	0,638	0,301	1,157	1,322	2,374
<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	0,150	0,617	0,312	2,175	1,322	2,004
<i>Mimosa tenuiflora</i>	0,042	0,595	0,397	2,192	1,508	1,754
<i>Myroxylon peruiferum</i>	0,143	0,652	0,397	2,350	2,453	2,053
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	0,343	0,649	0,422	1,743	2,573	1,642
<i>Oxandra reticulata</i>	0,105	0,690	0,410	2,761	2,580	2,129
<i>Peltogyne pauciflora</i>	0,201	0,682	0,440	2,806	2,086	2,047
<i>Piptadenia stipulacea</i>	0,103	0,691	0,315	1,135	1,559	2,212
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	0,173	0,612	0,358	1,138	1,534	1,999
<i>Poincianella microphylla</i>	0,168	0,705	0,424	0,008	2,244	2,031
<i>Poincianella pyramidalis</i>	0,191	0,683	0,339	0,008	2,244	2,026
<i>Psidium brownianum</i>	0,234	0,714	0,449	2,901	1,025	1,850
<i>Psidium oligospermum</i>	0,228	0,649	0,448	2,874	1,330	1,915
<i>Psidium schenckianum</i>	0,255	0,623	0,211	1,810	1,836	2,396
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	0,198	0,682	0,343	2,485	0,954	2,191
<i>Sapium glandulosum</i>	0,305	0,399	0,186	2,125	1,881	2,147

<i>Senegalia bahiensis</i>	0,127	0,834	0,410	1,074	1,715	2,218
<i>Senegalia polyphylla</i>	0,126	0,746	0,350	1,077	1,679	2,208
<i>Senegalia piauiensis</i>	0,115	0,785	0,358	1,060	1,864	2,117
<i>Senna rizzinii</i>	0,185	0,711	0,319	1,837	1,534	2,165
<i>Senna splendida</i>	0,115	0,765	0,281	0,085	1,386	2,241
<i>Senna trachypus</i>	0,104	0,777	0,321	0,035	1,386	2,263
<i>Senna velutina</i>	0,270	0,755	0,392	1,872	1,158	1,702
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0,120	0,730	0,038	2,798	2,176	3,054
<i>Solanum rhytidoandrum</i>	0,278	0,771	0,250	1,944	0,342	2,065
<i>Spondias tuberosa</i>	0,235	0,486	0,161	2,668	3,618	2,272
<i>Tournefortia rubriflora</i>	0,150	0,719	0,235	1,885	1,000	2,122
<i>Trischidium molle</i>	0,169	0,544	0,351	1,782	2,146	2,068
<i>Turnera cearensis</i>	0,120	0,690	0,276	0,218	-0,097	2,112
<i>Varronia globosa</i>	0,135	0,735	0,276	1,900	0,833	2,071
<i>Varronia leucocephala</i>	0,272	0,676	0,170	1,900	0,833	2,047
<i>Waltheria brachypetala</i>	0,234	0,671	0,348	0,155	0,602	2,028
<i>Xylosma ciliatifolia</i>	0,057	0,636	0,338	2,834	1,771	2,380
<i>Zanthoxylum stelligerum</i>	0,223	0,695	0,314	1,766	2,324	1,961
<i>Ziziphus joazeiro</i>	0,147	0,713	0,318	2,784	2,324	2,341

MS 3. Valor médio dos atributos das espécies presentes no conjunto local. ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; CMD = capacidade máxima de dispersão; MS = massa da semente; AEF = área específica foliar.

Espécie	ESP (mm)	DM (g/cm³)	CMSF (g)	CMD (log(m))	MS (log(mg))	AEF (log(cm²/g))
<i>Allamanda blanchetii</i>	0,187	0,601	0,281	0,387	NA	1,900
<i>Anacardium occidentale</i>	0,210	0,382	0,459	2,641	3,913	1,962
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,066	0,732	0,475	1,059	1,875	0,000
<i>Annona leptopetala</i>	0,169	0,328	0,585	2,834	1,769	2,207
<i>Apuleia leiocarpa</i>	0,122	0,680	0,401	NA	2,559	2,315
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	0,315	0,604	0,334	2,385	2,060	1,977
<i>Aspidosperma sp</i>	0,125	0,758	0,382	2,385	2,060	2,142
<i>Bauhinia acuruana</i>	0,271	0,688	0,308	0,029	2,001	2,292
<i>Byrsonima gardneriana</i>	0,258	0,613	0,387	1,798	1,960	2,145
<i>Calliandra aeschynomoides</i>	0,128	0,829	0,301	1,102	1,398	2,255
<i>Campomanesia eugenioides</i>	0,145	0,594	0,156	2,869	1,387	2,564
<i>Casearia sylvestris</i>	0,105	0,499	0,270	2,939	0,602	2,302
<i>Chamaecrista zygophylloides</i>	0,193	0,636	0,190	1,439	1,255	2,229
<i>Cnidoscolus bahianus</i>	0,163	0,282	0,139	1,158	1,301	2,295
<i>Commiphora leptophloeos</i>	0,193	0,402	0,253	2,823	1,893	2,237
<i>Cordia rigida</i>	0,183	0,733	0,304	1,941	0,380	2,081
<i>Croton blanchetianus</i>	0,201	0,761	0,333	1,227	0,663	2,268
<i>Croton nepetifolius</i>	0,160	0,838	0,276	1,221	0,708	2,177
<i>Croton tricolor</i>	0,142	0,587	0,247	1,233	0,477	2,237

<i>Cynophalla flexuosa</i>	0,436	0,618	0,470	2,827	1,849	1,680
<i>Dahlstedtia araripensis</i>	0,169	0,629	0,394	NA	1,839	2,054
<i>Dalbergia cearensis</i>	0,178	0,629	0,305	2,411	1,775	2,131
<i>Ditaxis desertorum</i>	0,209	0,697	0,290	0,209	NA	2,286
<i>Erythroxylum revolutum</i>	0,237	0,643	0,461	1,812	1,805	2,079
<i>Erythroxylum suberosum</i>	0,235	0,725	0,318	2,831	1,805	2,183
<i>Eugenia brejoensis</i>	0,293	0,606	0,422	2,812	2,015	1,840
<i>Gochnatia oligocephala</i>	0,232	0,812	0,425	1,642	-1,000	1,869
<i>Guapira graciliflora</i>	0,275	0,621	0,256	2,862	1,468	2,042
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,165	0,616	0,335	2,900	1,061	2,028
<i>Helicteres velutina</i>	0,102	0,793	0,615	NA	0,431	2,271
<i>Jatropha mutabilis</i>	0,267	0,258	0,190	1,039	2,632	2,198
<i>Lantana camara</i>	0,158	0,572	0,119	1,888	0,964	2,564
<i>Libidibia ferrea</i>	0,094	0,663	0,444	0,000	2,041	2,027
<i>Lippia grata</i>	0,158	0,705	0,220	1,932	0,477	2,275
<i>Manihot carthaginensis</i>	0,156	0,368	0,255	2,076	2,421	2,514
<i>Maytenus rigida</i>	0,343	0,722	0,508	2,829	1,830	1,709
<i>Medusantha martiusii</i>	0,199	0,529	0,439	0,000	0,000	2,098
<i>Melochia tomentosa</i>	0,185	0,666	0,236	1,572	-0,222	2,261
<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	0,150	0,617	0,312	2,175	1,322	2,004
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	0,343	0,649	0,422	1,743	2,573	1,642
<i>Oxandra reticulata</i>	0,105	0,690	0,410	2,761	2,580	2,129
<i>Peltogyne pauciflora</i>	0,201	0,682	0,440	2,806	2,086	2,047

<i>Piptadenia stipulacea</i>	0,103	0,691	0,315	1,135	1,559	2,212
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	0,173	0,612	0,358	1,138	1,534	1,999
<i>Poincianella microphylla</i>	0,168	0,705	0,424	0,008	2,244	2,031
<i>Psidium brownianum</i>	0,234	0,714	0,449	0,008	1,025	1,850
<i>Psidium schenckianum</i>	0,255	0,623	0,211	2,901	1,836	2,396
<i>Ptilochaeta bahiensis</i>	0,056	0,649	0,380	NA	NA	2,124
<i>Sapium glandulosum</i>	0,305	0,399	0,186	2,125	1,881	2,147
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	0,063	0,730	0,476	NA	2,172	2,120
<i>Senegalia bahiensis</i>	0,127	0,834	0,410	1,074	1,715	2,218
<i>Senna rizzinii</i>	0,185	0,711	0,319	1,837	1,534	2,165
<i>Senna splendida</i>	0,115	0,765	0,281	0,085	1,386	2,241
<i>Senna trachypus</i>	0,104	0,777	0,321	0,035	1,386	2,263
<i>Senna velutina</i>	0,270	0,755	0,392	1,872	1,158	1,702
<i>Simaba ferruginea</i>	0,254	0,676	0,607	2,032	2,679	1,933
<i>Solanum rhytidoandrum</i>	0,183	0,730	0,294	1,944	0,342	2,347
<i>Tournefortia rubriflora</i>	0,150	0,719	0,235	1,885	NA	2,122
<i>Trischidium molle</i>	0,169	0,544	0,351	1,782	2,146	2,068
<i>Turnera cearensis</i>	0,120	0,690	0,276	0,218	-0,097	2,112
<i>Varronia globosa</i>	0,135	0,735	0,276	1,900	0,833	2,071
<i>Waltheria brachypetala</i>	0,234	0,671	0,348	0,155	0,602	2,028
<i>Xylosma ciliatifolia</i>	0,057	0,636	0,338	2,834	1,771	2,380
<i>Zanthoxylum stelligerum</i>	0,223	0,695	0,314	1,766	2,324	1,961

MS 4. Valor médio dos atributos das espécies presentes no conjunto de propágulos. ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; CMD = capacidade máxima de dispersão; MS = massa da semente; AEF = área específica foliar.

Espécie	ESP (mm)	DM (g/cm ³)	CMSF (g)	CMD (log(m))	MS (log(mg))	AEF (log(cm ² /g))
<i>Aeschynomene marginata</i>	0,255	0,258	0,648	1,948	NA	2,390
<i>Anadenanthera colubrina</i>	0,066	0,732	0,475	1,059	1,875	NA
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	0,139	0,664	0,383	2,385	2,060	2,137
<i>Bauhinia acuruana</i>	0,271	0,688	0,308	0,029	2,001	2,292
<i>Bauhinia cheilantha</i>	0,271	0,688	0,308	0,029	2,001	2,292
<i>Byrsonima gardneriana</i>	0,258	0,613	0,387	1,798	1,960	2,145
<i>Chamaecrista zygophylloides</i>	0,193	0,636	0,190	1,439	1,255	2,229
<i>Cnidoscolus bahianus</i>	0,163	0,282	0,139	1,158	1,301	2,295
<i>Commiphora leptophloeos</i>	0,193	0,402	0,253	2,823	1,893	2,237
<i>Cordia leucomalloides</i>	0,272	0,676	0,170	1,900	0,833	2,047
<i>Croton heliotropiifolius</i>	0,242	0,701	0,148	1,213	0,663	2,418
<i>Croton nepetifolius</i>	0,160	0,838	0,276	1,221	0,708	2,177
<i>Croton tricolor</i>	0,142	0,587	0,247	1,233	0,477	2,237
<i>Gochnatia oligocephala</i>	0,232	0,812	0,425	1,642	-1,000	1,869
<i>Guapira graciliflora</i>	0,275	0,621	0,256	2,862	1,468	2,042
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,165	0,616	0,335	2,900	1,061	2,028
<i>Helicteres velutina</i>	0,102	0,793	0,615	1,199	0,431	2,271
<i>Jatropha mutabilis</i>	0,267	0,258	0,190	1,039	2,632	2,198
<i>Lippia grata</i>	0,158	0,705	0,220	1,932	0,477	2,275

<i>Manihot carthaginensis</i>	0,172	0,311	0,232	2,076	2,421	2,210
<i>Manilkara salzmannii</i>	0,380	0,582	0,480	2,740	2,820	1,676
<i>Medusanthia martiusii</i>	0,199	0,529	0,439	0,000	0,000	2,098
<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	0,150	0,617	0,312	2,175	1,322	2,004
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	0,311	0,656	0,485	1,743	2,573	1,762
<i>Peltogyne pauciflora</i>	0,201	0,682	0,440	2,806	2,086	2,047
<i>Piptadenia stipulacea</i>	0,103	0,691	0,315	1,135	1,559	2,212
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	0,173	0,612	0,358	1,138	1,534	1,999
<i>Poincianella microphylla</i>	0,168	0,705	0,424	0,008	2,244	2,031
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	0,063	0,730	0,476	2,460	2,172	2,120
<i>Senegalia bahiensis</i>	0,127	0,834	0,410	1,074	1,715	2,218
<i>Senegalia piahuensis</i>	0,126	0,746	0,350	1,060	1,679	2,208
<i>Senna rizzini</i>	0,185	0,711	0,319	1,837	1,534	2,165
<i>Senna trachypus</i>	0,104	0,777	0,321	0,035	1,386	2,263
<i>Simaba ferruginea</i>	0,254	0,676	0,607	2,030	2,679	1,933
<i>Solanum rhytidoandrum</i>	0,183	0,730	0,294	1,944	0,342	2,347
<i>Trischidium molle</i>	0,169	0,544	0,351	1,782	2,146	2,068
<i>Varronia globosa</i>	0,135	0,735	0,276	1,900	0,833	2,071
<i>Waltheria brachypetala</i>	0,234	0,671	0,348	0,155	0,602	2,028

MS 5. Valor médio dos atributos das espécies presentes no conjunto de plântulas. ESP = espessura foliar; DM = densidade da madeira; CMSF = conteúdo de massa seca foliar; CMD = capacidade máxima de dispersão; MS = massa da semente; AEF = área específica foliar.

Espécie	ESP (mm)	DM (g/cm³)	CMSF (g)	CMD (log(m))	MS (log(mg))	AEF (log(cm²/g))
<i>Bauhinia acuruana</i>	0,271	0,688	0,308	0,029	2,001	2,292
<i>Croton tricolor</i>	0,142	0,587	0,247	1,233	0,477	2,237
<i>Croton blanchetianus</i>	0,201	0,761	0,333	1,015	0,686	2,268
<i>Croton nepetifolius</i>	0,160	0,838	0,276	1,221	0,708	2,177
<i>Croton heliotropiifolius</i>	0,242	0,701	0,148	1,213	0,663	2,418
<i>Erythroxylum revolutum</i>	0,108	0,671	0,397	1,812	1,805	2,025
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0,165	0,616	0,335	2,900	1,061	2,028
<i>Jatropha mutabilis</i>	0,267	0,258	0,190	1,039	2,632	2,198
<i>Manihot carthaginensis</i>	0,172	0,311	0,232	2,076	2,421	2,210
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	0,343	0,649	0,422	1,743	2,573	1,642
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	0,173	0,612	0,358	1,138	1,534	1,999
<i>Poincianella microphylla</i>	0,168	0,705	0,424	0,008	2,244	2,031
<i>Senegalia bahiensis</i>	0,127	0,834	0,410	1,074	1,715	2,218
<i>Senna trachypus</i>	0,104	0,777	0,321	0,035	1,386	2,263
<i>Senna rizzini</i>	0,185	0,711	0,319	1,837	1,534	2,165
<i>Solanum rhytidoandrum</i>	0,278	0,771	0,250	1,944	0,342	2,065
<i>Trischidium molle</i>	0,169	0,544	0,351	1,782	2,146	2,068
<i>Waltheria brachypetala</i>	0,234	0,671	0,348	0,155	0,602	2,028

ANEXO B – NORMAS PARA A SUBMISSÃO

Journal of Vegetation Science

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1654-1103/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1654-1103/homepage/ForAuthors.html)

Home > Ecology > Ecology & Organismal Biology > Journal of Vegetation Science

JOURNAL TOOLS

-  Get New Content Alerts
-  Get RSS feed
-  Save to My Profile
-  Get Sample Copy
-  Recommend to Your Librarian

JOURNAL MENU

[Journal Home](#)

FIND ISSUES

[Current Issue](#)
[All Issues](#)
[Virtual Issues](#)

FIND ARTICLES

[Early View](#)
[Accepted Articles](#)
[Most Accessed](#)
[Most Cited](#)

GET ACCESS

[Subscribe / Renew](#)

FOR CONTRIBUTORS

[For Referees](#)
[Open Access](#)
[Author Guidelines](#)
[Submit an Article](#)

ABOUT THIS JOURNAL

[Society Information](#)
[News](#)
[Overview](#)
[Editorial Board](#)
[Permissions](#)
[Advertise](#)
[Contact](#)

Journal of Vegetation Science

Advances in plant community ecology



Journal of Vegetation Science

© International Association for Vegetation Science



Chief Editors: Alessandro Chiarucci, Valerio Pillar, with Milan Chytrý, Meelis Pärtel (Chair of the Editors)

Impact Factor: 3.151

ISI Journal Citation Reports © Ranking: 2015: 3/66 (Forestry); 34/209 (Plant Sciences); 39/150 (Ecology)

Online ISSN: 1654-1103

Associated Title(s): [Applied Vegetation Science](#)

SEARCH


[Advanced >](#) [Saved Searches >](#)



Author Guidelines

Journal of Vegetation Science Author Guidelines

Scope

The *Journal of Vegetation Science* publishes papers on all aspects of plant community ecology, with particular emphasis on papers that develop new concepts or methods, test theory, identify general patterns, or that are otherwise likely to interest a broad international readership. Papers may focus on any aspect of vegetation science, e.g. community structure (including community assembly and plant functional types), biodiversity (including species richness and composition), spatial patterns (including plant geography and landscape ecology), temporal changes (including demography, community dynamics and palaeoecology) and processes (including ecophysiology), provided the focus is on increasing our understanding of plant communities. The Journal publishes papers on the ecology of a single species only if it plays a key role in structuring plant communities. Papers that apply ecological concepts, theories and methods to the vegetation management, conservation and restoration, and papers on vegetation survey should be directed to our associate journal, *Applied Vegetation Science*.

Acceptance criteria