

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**CARLA DANIELA DE SALES PESSOA**

**MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS SOB A PERSPECTIVA  
DA FILTRAGEM ABIÓTICA**

RECIFE  
Pernambuco – Brasil  
Novembro – 2017

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIA FLORESTAL  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**CARLA DANIELA DE SALES PESSOA**

**MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS SOB A PERSPECTIVA  
DA FILTRAGEM ABIÓTICA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor em Ciências Florestais.  
Área de Concentração: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Florestais

**ORIENTADORA:** Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup>. Maria Jesus Nogueira Rodal  
**CO-ORIENTADORES:** Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá  
Barreto Sampaio  
Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

RECIFE  
Pernambuco – Brasil  
Novembro – 2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE  
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

P475m Pessoa, Carla Daniela de Sales  
Montagem de comunidades vegetais sob a perspectiva da filtragem abiótica / Carla Daniela de Sales Pessoa. – 2017. 85 f. : il.

Orientadora: Maria Jesus Nogueira Rodal.  
Coorientadores: Everardo Valadares de Sá Barreto Sampaio, André Luiz Alves de Lima.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Recife, BR-PE, 2017.  
Inclui referências.

1. Gradiente altitudinal 2. Características funcionais  
3. Diversidade taxonômica 4. Diversidade funcional I. Rodal, Maria Jesus Nogueira, orient. II. Sampaio, Everardo Valadares de Sá Barreto, coorient. III. Lima, André Luiz Alves de, coorient. IV. Título

CDD 634.9

**CARLA DANIELA DE SALES PESSOA**

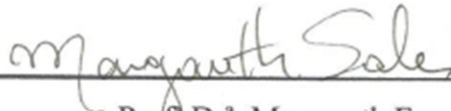
**MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS SOB A PERSPECTIVA DA  
FILTRAGEM ABIÓTICA**

APROVADA em: 24 de novembro de 2017

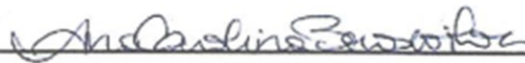
**BANCA EXAMINADORA**



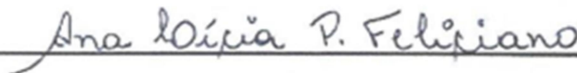
Dr.<sup>a</sup> Ladvânia Medeiros do Nascimento  
Jardim Botânico do Recife - Prefeitura do Recife



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Margareth Ferreira de Sales  
Departamento de Biologia - Universidade Federal Rural de Pernambuco

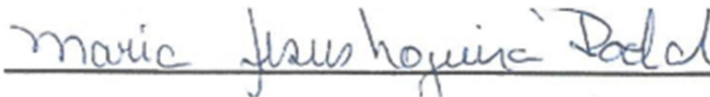


Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ana Carolina Borges Lins e Silva  
Departamento de Biologia - Universidade Federal Rural de Pernambuco



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ana Lícia Patriota Feliciano Marangon  
Departamento de Ciência Florestal - Universidade Federal Rural de Pernambuco

**Orientadora:**



Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Maria Jesus Nogueira Rodal  
Departamento de Biologia - Universidade Federal Rural de Pernambuco

RECIFE  
Pernambuco – Brasil  
Novembro – 2017

**Ao meu companheiro Draulio, meu  
maior exemplo nessa caminhada  
acadêmica.**

**À Meg, meu achado.**

**À minha pequena Marília, que me  
ensinou, em tão pouco tempo, que  
precisamos de muito pouco para  
sermos felizes.**

**À minha mãe, pelas constantes  
pausas que deu em sua vida para  
que eu pudesse chegar aqui.**

**Eles são meus motivos para tentar  
ser uma pessoa melhor**

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

A DEUS, por me manter firme diante de todos os intemperes e nos presentear com o que a vida tem de mais sublime, filhos.

À minha mãe por sempre estar ao meu lado, por me incentivar a continuar estudando mesmo quando o mundo conspirava contra... Enfim pelos inúmeros sacrifícios que ela fez e que permitiram que eu chegasse até aqui. Agradeço à minha irmã por todo carinho dispensado de forma única.

Ao meu companheiro de TODAS as horas, Draulio, por se manter ao meu lado calmo e compreensivo, mesmo quando era impossível. Pesou, mediu, coletou, corrigiu... Enfim, sem sua ajuda não seria possível, sem você eu não faria o que eu faço.

À minha orientadora, amiga, mãe científica, querida e muito mais, Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Jesus Nogueira Rodal, pela confiança, por todas as valiosas contribuições dadas com tanto carinho e cuidado. Sou muito grata por ter convivido com ela durante esse tempo, e espero nunca perder esse vínculo. Admiro e me espelho na profissional que ela é.

Aos colegas do PPGCF/UFRPE, em especial as turmas de 2013.2 e 2015.1, vivenciamos juntos experiências que vão além do aprendizado acadêmico.

Aos meus companheiros do laboratório de Ecologia Funcional de Plantas/UFRPE, que se tornaram grandes amigos e fizeram parte de minha formação e continuarão presentes em minha vida. Aos meus amigos Izabelle, Maria, Lyanne, Serginho, Augusto, Fernanda, Lilian e em especial e com muito carinho ao Valdemir que, além de amigo, me ensinou a fazer todas as análises.

Aos parceiros de campo Richard, Dejonas, Maria Teles e, em especial, à Débora, vocês tornaram os trabalhos mais produtivo e divertido.

Aos coautores, Prof. Dr. Everardo Sampaio, Prof. Dr. André Lima, Prof. Dr. André Laurênio, Prof. Dr. Thieres Silva e Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Amanda Silva, pelo apoio e valiosas contribuições.

Ao CEMAFUNA - Caatinga, da Universidade Federal do Vale do São Francisco, e à EMBRAPA SEMIÁRIDO por cederem suas instalações e oferecerem apoio logístico para a realização das análises necessárias à execução deste trabalho.

À Dona Maria que, gentil e carinhosamente, não só me recebeu durante o levantamento dos dados, mas foi uma companheira e ouvinte, muito obrigada.

À minha amiga Kyria e toda sua família, em especial a Ana, que tão carinhosamente me receberam em Recife e fizeram a saudade de casa se tornar mais amena.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da UFRPE pela estrutura física e de pessoal, professores e funcionários.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudo.

Aos membros da banca examinadora, Dr<sup>a</sup> Ladivânia, Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup>. Margareth, Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup>. Ana Carolina, Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup>. Ana Lícia pelas valiosas contribuições.

A todas as pessoas que direta ou indiretamente me ajudaram, porém, minha memória e o espaço físico desta folha me impedem de citar.

Pessoa, Carla Daniela de Sales. **Montagem funcional de comunidades vegetais sob a perspectiva da filtragem abiótica**. Recife, PE: UFRPE, 2017. Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadores: Prof. Dr Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio e Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

## RESUMO GERAL

A montagem das comunidades é influenciada por processos históricos, bióticos e abióticos que funcionam como filtros que restringem no tempo e no espaço as comunidades locais. Com base nisto, a hipótese deste trabalho foi que a variação na disponibilidade de água ao longo do gradiente altitudinal funciona como um fator estruturador das comunidades vegetais. Deste modo, foram levantadas as seguintes previsões: 1) nas áreas com menor disponibilidade de água as plantas terão folhas com menor área específica, maiores concentrações de nitrogênio e fósforo, madeira mais densa, menor quantidade de água saturada no caule e alturas mais baixas que nas cotas de maior altitude; 2) haverá menor diversidade taxonômica na área com menor disponibilidade de água; o inverso ocorrendo na área com maior disponibilidade; 3.1) haverá maiores riqueza e dispersão funcional conforme aumente a disponibilidade de água e 3.2) haverá convergência funcional nas áreas com menor disponibilidade de água e divergência nas áreas com maior disponibilidade. Para testar estas previsões foram estimadas as variáveis climáticas, determinadas as propriedades químicas e físicas do solo e mensuradas sete características funcionais (foliares, tronco e planta inteira) em todas as espécies que ocorriam em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, localizadas no semiárido, em Pernambuco, Brasil. Foi observado um déficit hídrico médio anual mais elevado na cota inferior (509 m), na maioria dos meses do ano, e nulo ou quase nulo nas duas cotas superiores (888 e 1004 m). As áreas de 1004 m e 632 m exibiram maior disponibilidade de nutrientes no solo. A área foliar específica (AFE), concentração de nitrogênio (CNF) e fósforo (CPF), e a altura máxima (AM) mudaram ao longo do gradiente altitudinal, sendo que os maiores valores de AFE foram encontrados em 888 m, CNF em 509 m, CPF em 632 m, e AM em 1004. As demais características funcionais não mudaram ao longo do gradiente. A maioria das características nas diferentes áreas não mostrou sinal filogenético, indicando que o grau de parentesco não influenciou nos valores das características funcionais. Cobre (Cu), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases da CTC a pH 7,0 (V%) e acidez trocável (H+Al) demonstraram influenciar os valores das características nas diferentes parcelas avaliadas no gradiente. Os resultados demonstram que as características são influenciadas de forma diferenciada pela mudança dos processos na montagem das comunidades. Em relação à diversidades taxonômica observa-se aumento da riqueza, diversidade e equabilidade, seguindo a elevação no gradiente. Já a riqueza funcional, mostrou que a riqueza funcional sofreu modificações ao longo do gradiente, sendo afetada pelas variáveis abióticas, e mostrando correlação com a riqueza taxonômica, o que indica que esse componente funcional foi afetado pela diversidade taxonômica. A dispersão funcional não mudou e nem mostrou relação com as variáveis abióticas, indicando similaridade funcional entre as áreas. Houve convergência das características na área de 632 m, e divergência em 1004 m, indicando que processos abióticos possuem maior importância na montagem de comunidades em áreas com menor disponibilidade hídrica e que processos bióticos passam a ser mais importantes quando os fatores abióticos se tornam menos limitantes. Esses resultados indicam que os processos que atuam promovendo a coexistência das espécies podem não ser os mesmos que causam a diferenciação funcional.

**Palavras chave:** Gradiente altitudinal; Características funcionais; Diversidade taxonômica; Diversidade funcional

Pessoa, Carla Daniela de Sales. **Functional assembly of plant communities from the perspective of abiotic filtration**. Recife, PE: UFRPE, 2017. Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Jesus Nogueira Rodal; Co-orientadores: Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio e Prof. Dr. André Luiz Alves de Lima

## ABSTRACT

The assembly of communities is influenced by historical, biotic and abiotic processes that act as filters that restrict local communities in time and space. Based on this, the hypothesis of this work is that the variation in the water availability along the altitudinal gradient acts as a factor of the plant communities. The following predictions were then made: 1) in the lower altitudes, the plants will display leaves with smaller specific area, higher concentrations of nitrogen and phosphorus, denser wood, lower amount of water saturation of the stem and lower heights than in the higher altitude; 2) there will be fewer taxonomic diversity in the area of lower altitude, the reverse occurring in the area of higher altitude; 3.1) there will be greater richness and functional dispersion in the higher altitude area, the inverse occurring in the lower altitude area and 3.2) there will be functional convergence in the areas of lower altitude and divergence in the higher altitude. In order to test these predictions we estimated climatic variables, determined soil chemical and physical properties and measured seven functional traits (leaf, trunk and whole plant) in all the species that occurred in the four areas, along an altitudinal gradient, in a tropical semiarid, Pernambuco, Brazil. A higher mean annual water deficit was observed at the lower level (509 m), in most of the months of the year, and was null or almost null at the two upper levels (888 and 1004 m). The areas of 1004 m and 632 m showed greater soil nutrient availability. The specific leaf area (SLA), nitrogen concentration (LNC) and phosphorus (LPC), and maximum height (MH) changed along the altitudinal gradient, with the highest SLA values found at 888 m, LNC at 509 m, LPC at 632 m, and MH at 1004, the other functional characteristics did not change along the gradient. Most of the characteristics in the different areas did not show a phylogenetic signal, indicating that the degree of kinship did not influence the values of the functional characteristics. Copper (Cu), total base saturation (V%), cation exchange capacity (CEC) and hydrogen and aluminium (H + Al) showed to influence the values of the characteristics in the different plots evaluated in the gradient. The results demonstrate that the characteristics are influenced in a differentiated way by the change of processes in the assembly of the communities. In relation to the taxonomic diversity it is observed an increase of the richness, diversity and equability, following the elevation in the gradient. Already the functional diversity, showed that the functional richness underwent modifications along the gradient, being affected by the abiotic variables, and showing correlation with the taxonomic richness, indicating that this functional component was affected by the taxonomic diversity. The functional dispersion did not change and did not show any relation with the abiotic variables, indicating functional similarity between the areas. There was a convergence of characteristics in the area of 632 m and divergence in 1004 m, indicating that abiotic processes are more important in the assembly of communities in areas with less water availability and that biotic processes become more important when abiotic factors become less limiting. These results indicate that the processes that act to promote the coexistence of species may not be the same as those that cause functional differentiation.

**Keywords:** Altitudinal gradient; traits; Taxonomic diversity; Functional diversity



## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

| Figura |   | Página |
|--------|---|--------|
| 1      | Balanço hídrico climatológico de Thornthwaite de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil. Os dados de deficiência, retirada, reposição e excedente estão apresentados como médias mensais (jan – dez) em milímetros (mm).....   | 44     |
| 2      | Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil, relacionando as características funcionais das espécies com as variáveis edáficas. Foi utilizado o critério de Akaik nas diferentes cotas altitudinais.....                 | 49     |
| 3      | Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil. Estão relacionadas as características funcionais das espécies com as variáveis edáficas utilizando a análise de regressão “stepwise” nas diferentes cotas altitudinais..... | 49     |

### Capítulo 2

| Figura |   | Página |
|--------|---|--------|
| 1      | Modelo de distribuição de diversidade taxonômica ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....   | 70     |
| 2      | Escalonamento multidimensional não-métrico, mostrando a separação das áreas, com a formação de quatro grupos distintos ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil..... | 71     |
| 3      | Média e intervalo de confiança dos modelos nulos e da riqueza e dispersão funcional de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....                    | 76     |

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

| Tabela |   | Página |
|--------|---|--------|
| 1      | Dados climáticos médios anuais ao longo de um gradiente altitudinal em Serra Talhada, Santa Cruz da Baixa Verde e Triunfo, Pernambuco, Brasil.....  | 43     |
| 2      | Características químicas do solo em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil.....  | 45     |
| 3      | Características físicas do solo em quatro áreas de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil.....  | 45     |
| 4      | Médias das características funcionais da vegetação na comunidade ponderadas pelas abundâncias das populações das espécies (CWM) ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil..... | 47     |
| 5      | Sinal filogenético de cada característica em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....  | 47     |
| 6      | Modelos mistos lineares generalizados (GLMM) das características funcionais em função das variações climáticas em quatro áreas de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil.....           | 48     |

### Capítulo 2

| Tabela |   | Página |
|--------|---|--------|
| 1      | Relação das famílias e espécies lenhosas por área ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....  | 67     |
| 2      | Valores da série de Hill ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....   | 69     |
| 3      | Análise da porcentagem de similaridade (SIMPER) por área ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....   | 72     |
| 4      | Riqueza e dispersão funcional ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....  | 74     |
| 5      | Modelos mistos lineares generalizados (GLMMs) dos índices de riqueza e dispersão funcional em função das variações abióticas em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil..... | 75     |
| 6      | Correlação do coeficiente de Spearman entre os índices de diversidade taxonômica e riqueza (FRic) e dispersão funcional (FDis) ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.....               | 78     |

## LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

|                   | <b>Significado</b>  |
|-------------------|---|
| FTSS              | Floresta tropical sazonalmente seca                               |
| DAP               | Diâmetro do caule no nível do peito                               |
| CWM               | Média ponderada da comunidade                                     |
| HESBRA            | Herbário do Semiárido do Brasil                                   |
| UFRPE             | Universidade Federal Rural de Pernambuco                          |
| HST               | Herbário Sérgio Tavares   |
| AIC               | Critério de Akaike  |
| pH                | Potencial hidrogeniônico  |
| P                 | Fósforo   |
| K                 | Potássio  |
| Na                | Sódio   |
| Ca                | Cálcio  |
| Mg                | Magnésio  |
| Al                | Alumínio  |
| Cu                | Cobre   |
| Fe                | Ferro   |
| Mn                | Manganês  |
| Zn                | Zinco   |
| H+Al              | Ácido trocável  |
| V%                | Saturação por bases da CTC a pH 7,0                               |
| CTC               | Capacidade de troca catiônica                                     |
| C.E               | Condutividade elétrica  |
| SB                | Soma de bases   |
| ETR               | Evapotranspiração real  |
| ETP               | Evapotranspiração potencial                                       |
| AF                | Área foliar   |
| AFE               | Área foliar específica  |
| CNF               | Concentração de nitrogênio foliar                                 |
| CPF               | Concentração de fósforo foliar                                    |
| DM                | Densidade da madeira  |
| QA <sub>sat</sub> | Capacidade de saturação do caule por água                         |
| AM                | Altura máxima   |
| EMBRAPA           | Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária                       |
| nMDS              | Escalonamento multidimensional não-métrico                        |
| ANOVA             | Análise de variância  |
| PERMANOVA         | ANOVA de permutação não paramétrica                               |
| SIMPER            | Análise da porcentagem de similaridade                            |
| CCA               | Análise de correspondência canônica                               |
| GLMMs             | Modelos Lineares Mistos Generalizados                             |
| $\beta_{Jac}$     | Diversidade beta calculada pela composição de espécies            |
| $d_{BC}$          | Diversidade beta calculada pela abundância das espécies           |
| $\beta_{sim}$     | Componente de substituição das espécies calculado pela composição |
| $\beta_{nes}$     | Componente do aninhamento das espécies calculado pela composição  |
| $d_{BC-bal}$      | Componente de substituição das espécies calculado pela abundância |
| $d_{BC-gra}$      | Componente do aninhamento das espécies calculado pela abundância  |
| FRic              | Riqueza funcional   |
| FDis              | Dispersão funcional   |

## SUMÁRIO

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. INTRODUÇÃO GERAL</b> .....  | <b>13</b> |
| <b>2. REVISÃO DA LITERATURA</b> .....   | <b>14</b> |
| 2.1 Montagem de comunidades .....   | 14        |
| 2.2 Filtros abióticos em gradientes altitudinais.....                                       | 15        |
| 2.3 Variação nas características funcionais das plantas em função de variáveis abióticas .. | 17        |
| 2.4 Variação da diversidade taxonômica em função da altitude.....                           | 19        |
| 2.5 Diversidade funcional .....   | 22        |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | <b>25</b> |
| <b>CAPÍTULO 1</b> .....   | <b>35</b> |
| <b>1. INTRODUÇÃO</b> .....  | <b>38</b> |
| <b>2. MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....   | <b>39</b> |
| 2.1 Sítio de estudo.....  | 39        |
| 2.2 Coleta e tratamento dos dados .....   | 40        |
| 2.3 Análise de dados .....  | 41        |
| <b>3. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....  | <b>43</b> |
| 3.1 Características abióticas.....  | 43        |
| 3.2 Características funcionais .....  | 46        |
| 3.3 Influências abióticas x características funcionais .....                                | 47        |
| <b>4. CONCLUSÃO</b> .....   | <b>52</b> |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | <b>52</b> |
| <b>CAPÍTULO 2</b> .....   | <b>57</b> |
| <b>1. INTRODUÇÃO</b> .....  | <b>60</b> |
| <b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....  | <b>62</b> |
| 2.1 Descrição do sítio de pesquisa .....  | 62        |
| 2.2 Coleta e tratamento dos dados .....   | 62        |
| 2.3 Análise de dados .....  | 64        |
| <b>3. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....  | <b>66</b> |
| 3.1 Diversidade taxonômica .....  | 66        |
| 3.2 Diversidade funcional .....   | 73        |
| 3.3 Relação entre diversidade taxonômica e funcional.....                                   | 77        |
| <b>4. CONCLUSÃO</b> .....   | <b>78</b> |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | <b>79</b> |
| <b>3. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....  | <b>85</b> |

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A montagem de comunidades vem ganhando destaque desde que foi publicada (DIAMOND, 1975, KEDDY, 1992a; KRAFT; ACKERLY, 2013; MENEZES et al., 2016). A montagem é influenciada por processos históricos, bióticos e abióticos que funcionam como filtros que restringem no tempo e no espaço as comunidades locais, refletindo os efeitos acumulados desses processos estruturadores (HILLERISLAMBERS et al., 2012).

A hipótese de filtragem abiótica afirma que fatores limitantes abióticos levam à seleção de linhagens específicas e reduzem a diferenciação das características dentro da comunidade, selecionando espécies com tolerâncias ecológicas semelhantes (WEIHER; KEDDY, 1995; DÍAZ et al., 1998; GARNIER et al., 2004). Essa abordagem trata da seleção das características funcionais dos indivíduos em resposta às alterações nas variáveis abióticas (DÍAZ; CABIDO, 2001). Mouchet et al. (2010) apontaram que essa abordagem permite revelar os processos que estruturam as comunidades biológicas.

Entender os padrões de distribuição dos organismos ao longo de gradientes abióticos, sejam eles espaciais ou temporais, tem sido foco de muitos estudos (WHITTAKER, 1965; QIAN et al., 2007; CHU; LEE, 2017). Há mais de dois séculos são reconhecidos dois principais padrões de distribuição: os gradientes latitudinais e altitudinais (LOMOLINO, 2001). Nas décadas de 1960 e 1970 surgiram estudos que buscavam aprofundar o entendimento do padrão altitudinal de distribuição dos organismos (WHITTAKER, 1965; 1967; JANZEN, 1967; TERBORGH, 1971).

Sabe-se que, em geral, riqueza e abundância de espécies vasculares crescem até altitudes intermediárias (1000 a 1500 m), decrescendo daí para cima (DE BELLO et al., 2006; BHATTARAI et al., 2014). Quando se busca relacionar padrões de diversidade taxonômica com funcional percebe-se que duas expectativas são geradas: 1) o aumento na riqueza de espécies levaria ao aumento da diversidade funcional, pois maior número de espécies aumentaria a chance de respostas funcionais diferenciadas frente a modificações nas variáveis abióticas (DÍAZ; CABIDO, 2001). 2) aumento na riqueza de espécies em áreas nas quais os fatores abióticos são limitantes levaria a aumento da similaridade de funções geradas pela convergência funcional, pois haveria exclusão de espécies com características não adaptadas (CORNWELL et al., 2006).

A possibilidade desses dois padrões dicotômicos ocorrerem torna de suma importância a realização de trabalhos que busquem entender a montagem das comunidades, incluindo os principais filtros e o sucesso das espécies/características frente a esses filtros (KEDDY, 1992;

DÍAZ; CABIDO, 2001), principalmente nas regiões tropicais, em decorrência da alta diversidade biológica (PIANKA, 1966). Apesar do efeito que gradientes altitudinais podem exercer sobre as comunidades, poucos estudos exploraram a variação na diversidade biológica e na composição funcional ao longo de gradientes altitudinais (HERNANDEZ-CALDERON et al., 2014).

Assim, este trabalho teve como objetivo investigar a influência do gradiente altitudinal na diversidade taxonômica e funcional de plantas em uma floresta tropical sazonalmente seca. Testaram-se as seguintes hipóteses: 1) os valores das características funcionais mudam em resposta às variações na disponibilidade de água que acompanham a elevação do gradiente altitudinal. Assim, espera-se que nas cotas de menor altitude as plantas apresentem menor área foliar específica, maiores concentrações de nitrogênio e fósforo, madeiras mais densas, menor quantidade de água saturada no caule e alturas mais baixas, com esses valores se invertendo ao longo do gradiente altitudinal (capítulo 1). 2) as diversidades taxonômica e funcional sofrem alteração em resposta às variações na disponibilidade de água que ocorrem ao longo do gradiente altitudinal. Assim, espera-se que a diversidade taxonômica e funcional apresente uma relação positiva com a altitude (capítulo 2).

## **2. REVISÃO DA LITERATURA**

### **2.1 Montagem de comunidades**

A montagem das comunidades trata da coexistência das espécies que pode ser consequência do acaso, de padrões históricos de especiação e migração, da dispersão, de fatores abióticos, de interações bióticas, e de todas as combinações possíveis entre esses processos (GOTZENBERG et al., 2012). Conhecendo-se todas as espécies que compõem a comunidade, sistematizando informações sobre suas características, sendo elas morfológicas, fisiológicas ou ecológicas, seria possível prever o efeito de diferentes processos ecológicos em sua montagem (KEDDY, 1992a; WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009). HilleRisLambers et al. (2012) afirmaram que a montagem seria a atuação daqueles processos que determinam as espécies do *pool* regional que permanecerão nas comunidades locais. Permanecer significa, segundo Kraft e Ackerly (2013), ser tolerante ao estresse nas fases de germinação, estabelecimento e reprodução, garantindo que a próxima geração estará presente na comunidade.

O termo montagem de comunidades foi citado a primeira vez por Diamond (1975), que o definiu como sendo um conjunto de regras que regiam os padrões de coexistência de aves no arquipélago de Nova Guiné. O arcabouço estava pautado nas restrições bióticas (competição interespecífica), sendo amplamente criticado em razão de não apresentar previsões testáveis (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; NUÑEZ; NUÑEZ, 2005). Keddy (1992a), por sua vez, observou que as regras de montagem não poderiam ser pautadas exclusivamente nas interações bióticas (competição interespecífica), pois os fatores abióticos também exerciam influência sobre o banco regional de espécies, e sobre os padrões observados nas comunidades locais.

Cavender-Bares et al. (2009) incorporaram a estocasticidade no conceito de montagem de comunidades, afirmando que dispersão, extinção e especiação também influenciam os padrões observados em comunidades estabelecidas. Gotzemberg et al. (2012) sintetizaram as idéias e afirmaram que a comunidade seria montada por filtros ligados à dispersão, condições abióticas ou bióticas que seriam fatores responsáveis pela limitação da coexistência das espécies, podendo atuar no tempo e no espaço (GRIME, 1977; WOODWARD; DIAMENT, 1991; KEDDY, 1992a; DÍAZ et al., 1998).

A montagem de comunidades está em evolução e possui grande potencial de explicação dos padrões observados na natureza (MENEZES et al., 2016); seria um análogo à seleção natural, a nível de comunidade, cujo objetivo seria prever que subconjunto de espécie do conjunto total ocorreria em um habitat específico (KEDDY, 1992b; KRAFT; ACKERLY, 2013).

## **2.2 Filtros abióticos em gradientes altitudinais**

Considerando apenas os filtros abióticos, a hipótese de filtragem ambiental prevê que as características das espécies são selecionadas tornando-as adaptadas a sobreviver e crescer em ambientes específicos (WEIHER; KEDDY, 1995; DÍAZ et al., 1999; PAVOINE et al., 2011).

Gradientes, em termos ecológicos, podem ser entendidos como variações no ambiente possíveis de serem mensuradas usando os mesmos métodos e escalas, em todas as comunidades de interesse (WILSON, 1992). Os gradientes abióticos podem limitar a distribuição dos organismos e de suas características, dependendo de sua capacidade de ajuste fisiológico (JANZEN, 1967; NAVAS, 2003). Entender os padrões de distribuição dos

organismos ao longo desses gradientes, sejam espaciais ou temporais, tem sido foco de muitos estudos (WHITTAKER, 1965; JANZEN, 1967; TERBORGH, 1971; QIAN et al., 2007). Dois padrões de distribuição são reconhecidos desde o século XVII: os gradientes latitudinais e os gradientes altitudinais (LOMOLINO, 2001).

Seguindo Körner (2007) há uma confusão na literatura sobre quais seriam as variações nas condições abióticas que acompanhariam os gradientes altitudinais. Ele afirmou que há quatro mudanças atmosféricas diretamente associadas à altitude: a diminuição da pressão atmosférica total e parcial dos gases, o aumento da radiação, e a redução da temperatura atmosférica.

Sabe-se que para cada 1000 m de altitude, a pressão atmosférica diminui 11%, no entanto, reconhece-se que os padrões médios exatos variam de acordo com a temperatura e a umidade (KÖRNER, 2007). Já a temperatura do ar cai 6° C a cada 1000 m de elevação, e essa queda influencia outros fatores de importância considerável para os organismos, como a redução na capacidade do ar em manter a umidade, o que estabelece limites inferiores para o déficit de pressão de vapor, diminuindo assim, a transpiração (SMITH; GELLER, 1979; KÖRNER et al., 1983). Mas esta modificação nas condições atmosféricas depende também de outros fatores, como a radiação solar, a velocidade dos ventos e a capacidade de armazenamento de água do solo (KÖRNER, 2007). A distribuição da precipitação pode também diferir entre regiões geográficas, e os principais fatores que a determinam nas montanhas são a temperatura do ar, a concentração de vapor de água, o déficit de saturação do ar na base da montanha, a taxa de temperatura da encosta e sua posição (barlavento ou sotavento) em relação à direção média dos ventos (BARRY, 2007).

A precipitação também está relacionada com a disponibilidade de nutrientes no solo (AUSTIN; VITOUSEK, 1998; SCHULZE et al. 1991; QUILCHANO, 1993; BENNER et al., 2011), uma vez que, até certo ponto, o aumento na precipitação, gerado pela elevação da altitude (OOMMEN; SHANKER, 2005) pode gerar uma menor disponibilidade de nutrientes no solo, seja por ação direta, como lixiviação e intemperismo, ou indireta como *turnover* e absorção de nutrientes pelas plantas (VINTON; BURKE, 1995; BOCKHEIM et al., 2000; RECH et al., 2001). A baixa disponibilidade de nutrientes no solo ainda pode prejudicar o acesso à água por reduzir a taxa de crescimento de raízes (GIVNISH, 1987), e consequentemente, dificultar a absorção de nutrientes no solo pelas plantas (DUNHAM; NYE 1976; MACKAY; BARBER, 1985a; b; KUCHENBUCH et al., 1986).



Apesar de todas as interações e influências locais, padrões gerais podem ser percebidos. Assim, elevações intermediárias (até cerca de 1000 m) na altitude geram: diminuição na temperatura, mudança no balanço hídrico, mudança na umidade absoluta e na pressão parcial de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub>; incremento na intensidade de radiação ultravioleta, condutância, com níveis mais elevados de luz e diminuição da velocidade dos ventos (KÖRNER et al., 1989; BARRY, 2007; SIQUEIRA; ROCHA, 2013). Vale ressaltar que essas mudanças são graduais e influenciam as respostas biológicas em diferentes escalas espaciais (BARRY, 2007; CORNELL; LAWTON, 1992).

Janzen (1967) afirmou que as modificações nas condições abióticas seriam mais relevantes em regiões tropicais, devido à maior uniformidade de temperatura e, muitas vezes, à precipitação, pois devido a maior estabilidade climática a adaptação à variação nas condições abióticas seria mais difícil nas montanhas tropicais, quando comparadas com as montanhas nas regiões temperadas.

Conclui-se, portanto, que as mudanças na altitude podem ser representadas pelas alterações físicas diretas, advindas da subida em relação ao nível do mar, como pressão atmosférica e temperatura, e as indiretas, como umidade, vento (KÖRNER, 2007) e variação na disponibilidade de nutrientes do solo (OOMMEN; SHANKER, 2005).

No semiárido brasileiro, as maiores altitudes são relativamente baixas, com picos atingindo pouco mais de 1000 m (SAMPAIO, 2010). As temperaturas são elevadas (25 a 30° C), porém mais amenas que as encontradas nas áreas mais baixas, com pouca variação espaço-temporal. As áreas mais altas apresentam maior umidade, balanço hídrico mais favorável, e menores taxas de evapotranspiração que as áreas mais baixas (SAMPAIO, 2010). Assim, parece que as regiões montanhosas no semiárido brasileiro impõem menor estresse fisiológico para as comunidades vegetais (SANDERS et al., 2003). O fator limitante e variável para a montagem das comunidades, nas menores elevações no semiárido brasileiro é a água, que varia muito no tempo e no espaço. Variam não só as chuvas, mas também a sua drenagem, sendo que os solos e a topografia também mudam nas diferentes altitudes e podem alterar a disponibilidade da água (SILVA et al., 2014).

### **2.3 Variação nas características funcionais das plantas em função de variáveis abióticas**

Característica funcional seria “qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável no nível individual, desde o nível da célula até o organismo inteiro,

sem referência ao meio ambiente ou a qualquer outro nível de organização” (VIOLLE et al., 2007). Algumas listas de características e suas respostas a mudanças nos processos abióticos foram publicadas (WEIHER et al., 1999; CORNELISSEN et al., 2003; DÍAZ et al., 2007; LAVOREL et al., 2007; KRAFT et al., 2008).

As características ligadas a folhas seriam fundamentais para captura de luz e armazenamento de nutrientes essenciais ao processo fotossintético (WESTOBY, 1998; POORTER et al., 2008). A precipitação é citada como fator estruturador para área foliar específica, concentrações de nitrogênio e fósforo foliar, sendo esperadas baixas áreas foliares específicas e altas concentrações de N e P em áreas com baixa precipitação (AUSTIN; VITOUSEK, 1998; WRIGHT et al., 2001; COELHO et al., 2017).

De forma geral, são conhecidas duas estratégias de aquisição e uso dos recursos: a conservativa e a aquisitiva (DONAVAN et al., 2011). Essas duas estratégias são extremos de padrões amplamente demonstrados para plantas e constituem o espectro de economia das folhas (WRIGHT et al., 2004). De forma que em locais com baixa disponibilidade de recurso as plantas apresentariam crescimento lento, folhas com baixa concentração de nutrientes, baixa taxa fotossintética, baixa taxa de respiração, características conservativas. Em locais com alta disponibilidade de recursos espera-se, rápido crescimento, alta concentração de nutrientes nas folhas, alta taxa fotossintética, alta taxa respiratória, características aquisitivas (WRIGHT et al., 2004).

Assim, Lohbeck et al. (2013) previu que, em florestas secas, espécies conservativas dominariam no início da sucessão, sendo substituídas por espécies aquisitivas no final da sucessão, favorecendo a utilização dos recursos. Os autores observaram que as diferentes características respondiam de forma diferenciada às modificações abióticas e que em ambientes secos não era possível classificar as espécies como aquisitivas ou conservativas (LOHBECK et al., 2015). Uma das explicações seria a alta plasticidade que a folha possui (VALLADARES et al., 2000), tornando difícil o estabelecimento de padrões gerais.

Chave et al. (2009) afirmaram que as características de madeira são essenciais para o desempenho da planta. A madeira fornece apoio mecânico acima do solo, possibilitando às plantas ter copas maiores e mais altas, logo, maior interceptação da radiação solar (ROWE; SPECK, 2005). Ela armazena e conduz água e nutrientes (SPERRY et al., 2008; KOZLOWSKI, 1992), além de enfrentar demandas conflitantes fisiológicas, estruturais e defensivas. Portanto, as características da madeira refletem importantes papéis funcionais, e, por isso, são consideradas de extrema importância pelos ecólogos (CHAVE et al., 2009).

Slik et al. (2010) demonstraram diminuição da densidade da madeira em função do aumento da precipitação e dos nutrientes no solo em floresta tropical. Entretanto, em ambientes com menor precipitação, a maior densidade da madeira seria importante por diminuir a cavitação, evitando, assim, a embolia (HACKE et al., 2001; MARKESTEIJN; POORTER, 2009). A quantidade de água saturada no caule possui uma relação inversa com a densidade da madeira (LIMA et al., 2012), e por essa razão, espera-se que a quantidade de água saturada no caule seja maior quando houver maior precipitação e mais nutrientes no solo. Esse padrão é importante porque a água armazenada no caule pode ser utilizada para brotamento e floração em períodos de baixa disponibilidade de água (BARBOSA et al., 2003).

A altura máxima, outra característica ligada ao acúmulo de biomassa, fornece um importante dado ecológico, pois informa sobre a capacidade da espécie de acessar a luz (WESTOBY, 1998; POORTER et al., 2005). Sendo a luz um recurso unidirecional e assimétrico, as espécies que conseguem atingir o dossel mais rapidamente terão maior acesso a este recurso, que é fundamental para seu desempenho, e conseguirão crescer mais e ter menores taxas de mortalidade (POORTER et al., 2008).

Alguns estudos já relataram a interação entre as variáveis abióticas e as características funcionais. Cunningham et al. (1999), avaliando como a disponibilidade de nutrientes no solo e de água influenciam as características funcionais, verificaram que em ambientes mais secos os nutrientes exerciam maior efeito sobre as características funcionais do que em ambientes com maior disponibilidade de água. Ordonez et al. (2009), Cunningham et al. (1999) e Coelho et al. (2017) relataram uma relação positiva entre nutrientes no solo, área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliar. Pescador et al. (2015) relataram fracas relações entre a maioria das características funcionais mensuradas e a variação na altitude.

## **2.4 Variação da diversidade taxonômica em função da altitude**

Uma definição conceitual de diversidade de espécies diz que “*diversidade de espécies é a variedade estrutural e funcional das formas de vida em termos genéticos, populacional, de comunidade, e nos diversos níveis do ecossistema*” (WILSON, 1992).

A diversidade observada em uma paisagem pode ser dividida em três componentes, sendo eles: diversidade alfa ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) e gama ( $\gamma$ ) (WHITTAKER, 1960). A diversidade alfa é a diversidade de uma amostra representando uma única comunidade (GUREVITCH et al.,

2009), ou riqueza local de espécies (BEGON et al., 2007), ou ainda, riqueza de espécies da comunidade, ou de um dado estrato, ou de um grupo de organismos em um estrato (WHITTAKER, 1960). A diversidade beta mede as substituições, ou dissimilaridades, de espécies entre as comunidades, ou seja, quanto é adicionado de diversidade de espécies quando se agrupam comunidades diferentes (de BELLO et al., 2009) ou, mede as variações na distribuição ou abundância de espécies entre comunidades ou ao longo de um gradiente ambiental (CIANCIARUSO, 2009). Ou ainda, diversidade beta pode ser entendida como o grau de modificação da composição comunidade, ou sua diferenciação ao longo de um gradiente ambiental (WHITTAKER, 1960). E a diversidade gama é a diversidade de uma paisagem ou de um grupo de amostras que inclui mais de uma comunidade (GUREVITCH et al., 2009) ou riqueza regional de espécies (BEGON et al., 2007). Ou ainda, diversidade gama representa a combinação de um número de amostras da comunidade que sofre a influência de variações ambientais, sendo que esse valor é uma combinação da diversidade alfa e beta (WHITTAKER, 1960).

Os diferentes processos observados nos gradientes altitudinais influenciam a riqueza e estrutura florística e causam modificação na composição taxonômica das espécies vegetais (GASTON, 2000; GRYTNES et al., 2006; GUO et al., 2013; SANCHEZ et al., 2013). Acredita-se que as modificações que ocorrem na vegetação sejam causadas pelas alterações na temperatura, já que menores temperaturas podem levar à diminuição na produtividade primária (RAHBEEK, 1995; WANG et al., 2009), o que altera o metabolismo das plantas e as relações bióticas (WANG et al., 2009). Essa seria a mesma explicação para os padrões de riqueza de espécies observados em gradientes latitudinais (RAHBEEK, 1995).

De modo geral, a riqueza de espécies tende a diminuir com o aumento da altitude em regiões tropicais e temperadas (GRAHAM, 1990; HUNTER; YONZON, 1993; REZENDE et al., 2015), e as altitudes intermediárias (entre 1000 e 1500 m) podem apresentar picos de maior riqueza de espécies (RAHBEEK, 1995; LOMOLINO, 2001; RAHBEEK, 2005; ZHAO et al., 2005; SANCHEZ et al., 2013). Contudo, o aumento da riqueza de espécies em altitudes intermediárias nem sempre é comprovado, pois a maioria dos estudos não analisa a distribuição das espécies ao longo de todo o gradiente altitudinal, provavelmente devido à dificuldade de encontrar habitats naturais em toda a sua extensão (RAHBEEK, 1995) e pela dificuldade de acesso (RAHBEEK, 1995; EISENTOHR et al., 2013), o que pode levar a um equívoco na interpretação dos dados (RAHBEEK, 1995).

Em 50% dos trabalhos revisados por Rahbek (1995), a riqueza de espécies em diferentes grupos taxonômicos apresentava uma tendência unimodal, com aumento em altitudes intermediárias; em 25% apresentava queda com o aumento da altitude; e em 25% era semelhante em altitudes baixas e intermediárias, com decréscimo em altitudes maiores. Estudos avaliando plantas vasculares também mostraram maior riqueza de espécies em altitudes intermediárias (LIEBERMAN et al., 1996; AUSTRHEIN, 2002; EISENTOHR et al., 2013; SANCHEZ et al., 2013; BHATTARAI et al., 2014), ou diminuição de riqueza de espécies com o aumento da elevação (RAHBK, 2005; VÁZQUEZ; GIVNISH, 1998; ROCHA; AMORIM, 2012). Contudo, Bhattarai et al. (2014) chamaram à atenção para os diferentes métodos utilizados para verificar a relação entre altitude e riqueza de espécies e afirmaram que as diferenças de métodos dificultam o entendimento sobre os reais padrões.

Para árvores de florestas tropicais os padrões de composição florística são bem documentados (HEMP, 2006; KESSLER, 2000). Grande parte dos estudos aponta que os fatores relacionados à altitude desempenham um importante papel na montagem das comunidades vegetais, mas que outros fatores, tais como grau de inclinação (VÁZQUEZ; GIVNISH, 1998) e topografia, também influenciam (HOMEIER et al., 2010; EISENTOHR et al., 2013).

Rezende et al. (2015), analisando a Floresta Atlântica ao longo de gradientes altitudinais, observaram alta variação florística ao longo das zonas altitudinais, como também decréscimo da riqueza de espécies em maiores altitudes, seguindo o padrão apontado acima. Os autores afirmaram que o padrão de redução na riqueza de espécies pode estar associado a fatores abióticos ou redução da área, bem como a fatores ligados a esforço de coleta, devido à maior dificuldade no acesso a áreas íngremes.

Ferraz et al. (2003) observaram que o aumento da altitude levou à redução da temperatura e aumento da precipitação, quando comparadas as condições climáticas encontradas nas terras baixas na mesma latitude, fato que causou uma diferenciação florística ao longo de gradientes altitudinais e maior biomassa vegetal, plantas mais altas e com maior diâmetro nas maiores altitudes. Ferraz et al. (1998) constataram maior riqueza de espécies entre 1100 e 900 m de altitude e associaram o fato a temperaturas mais amenas, maiores taxas de precipitação e maior fertilidade dos solos que nas terras mais baixas. Silva et al. (2014) também encontraram aumento da riqueza de espécies com o aumento da altitude, e atribuíram o padrão encontrado a maior perturbação antrópica em altitudes mais baixas.

Contudo, têm-se notado que para uma descrição completa da diversidade e a inferência dos processos estruturadores das comunidades é necessário abordar suas diferentes facetas taxonômica, funcional e filogenética (PAVOINE; BONSAI, 2011; SWENSON, 2013).

## **2.5 Diversidade funcional**

A descrição das comunidades com base exclusivamente na riqueza de espécies não retrata a importância da diversidade de funções que as espécies exercem e não leva em consideração os efeitos que a extinção ou introdução de novas espécies possam causar nos processos e serviços ecossistêmicos (DÍAZ et al., 2007). A diversidade funcional informa sobre a importância das características dos indivíduos para o seu sucesso frente aos fatores limitantes impostos, independente da sua linhagem evolutiva (DÍAZ; CABIDO, 2001). É definida como uma propriedade que expressa o valor, a distribuição e a abundância relativa das características funcionais dos organismos (DÍAZ et al., 2007), é reconhecida como um elemento que afeta o funcionamento dos ecossistemas (DÍAZ; CABIDO, 2001).

Existem duas formas principais para expressar a diversidade funcional em plantas: 1) a descontínua, que trata dos tipos funcionais, e 2) a contínua que quantifica a diversidade funcional a partir de índices (PETCHEY; GASTON, 2006).

Tipos funcionais são formados por organismos que compartilham respostas semelhantes frente aos filtros e efeitos similares sobre o funcionamento dos ecossistemas, expressos na forma de características funcionais com valores similares (LAVOREL et al., 1997). Petchey et al. (2004) afirmaram que a classificação das comunidades através dos tipos funcionais não é satisfatória, pois o significado das diferenças funcionais interespecíficas é arbitrário, já que o pesquisador assume que as espécies de um mesmo grupo funcional são funcionalmente idênticas. Assim, índices de diversidade funcional são uma alternativa à classificação em grupos discretos (PLA et al., 2011). No entanto, é grande o número de formas de se estimar a diversidade funcional e não há consenso entre os autores (PETCHEY et al., 2004). Uma saída é a utilização de combinações de índices (CASANOVES et al., 2011).

Os índices de diversidade funcional visam a demonstrar o quanto as espécies estão dispersas em um espaço de várias dimensões de características funcionais (RICOTTA, 2005; PETCHEY; GASTON, 2006). Petchey e Gaston (2006) afirmaram que uma das dificuldades na aplicação de índices para calcular a diversidade funcional é a definição de quais traços

funcionais respondem à pergunta em questão, sendo esta escolha particularmente importante em regiões de alta diversidade, como em florestas tropicais (DÍAZ et al., 2006a). Outra questão importante é a variedade de índices existentes (CASANOVES et al., 2011; SWENSON et al., 2010), cada um descrevendo diferentes facetas da diversidade funcional (MOUILLOT et al., 2013), fazendo com que a escolha das características a serem mensuradas e dos índices sejam atreladas aos objetivos de cada trabalho.

Como exemplo de alguns índices, a riqueza funcional (FRic) reflete o efeito que mudanças na composição de espécies podem gerar na diversidade funcional, ou seja, a parcela do espaço funcional preenchido pelas espécies (CORNWELL et al., 2006; VILLÉGER et al., 2008). A dispersão funcional (FDis) mostra as mudanças no desvio da abundância ponderada dos valores das características das espécies do centro do espaço funcional preenchido pela comunidade (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010). A uniformidade funcional (FEve) mede o quão regular é a distribuição das abundâncias no espaço funcional (VILLÉGER et al., 2008). A divergência funcional (FDiv) reflete a influência que as espécies com características funcionais mais extremas exercem sobre a proporção da abundância total (VILLÉGER et al., 2008).

A utilização de índices de diversidade funcional permite não apenas a descrição de padrões, mas também fazer inferências sobre a influência relativa de processos estruturadores das comunidades, sendo eles determinísticos, como diferenciação de nicho (MCGILL et al., 2006), e/ou estocásticos, como limitação de dispersão e processos demográficos (MCGILL, 2003) em padrões de coexistência de espécies (KRAFT et al., 2008). Essas inferências são conseguidas a partir da comparação dos índices de diversidade funcional com expectativas nulas, e vêm sendo amplamente utilizadas (MOUCHET et al., 2010; SWENSON et al., 2010; SFAIR et al., 2016).

Vale ressaltar que a importância de processos determinísticos ou estocásticos na estruturação das comunidades depende da escala espaço/temporal e do grupo biológico estudado (WEIHER et al., 2011). Assim, espera-se que a filtragem abiótica, baseada em nicho, seja um fator estruturador em grandes escalas (KRAFT et al., 2008; FRESCHET et al., 2011; DE BELLO et al. 2013a; b; CARBONI et al. 2014) e quando as condições abióticas forem estressantes para o grupo biológico avaliado, gerando convergência funcional (CARBONI et al., 2014; MUDRÁK et al., 2015).

Os processos determinísticos podem influenciar a estruturação das comunidades de diferentes formas (MUDRÁK et al., 2015). Assim, as espécies coexistentes podem ser

funcionalmente diferentes e ocupar diferentes nichos (divergência funcional) ou podem ser semelhantes em termos de função (convergência funcional) e essa semelhança pode ser causada pela exclusão de espécies com características menos adaptadas às condições abióticas e bióticas prevalentes (MUDRÁK et al., 2015), pela menor capacidade competitiva (AARSSSEN, 1983; GRIME, 2006; MAYFIELD; LEVINE, 2010; BERNARD-VERDIER et al., 2012). Este último é especialmente importante em sistemas de alta produtividade e com recursos limitados, nos quais há intensa competição por recursos (CARBONI et al., 2014; MUDRÁK et al., 2015).

Assim, alguns estudos que buscaram descrever padrões, inferir sobre processos e propor novos índices vêm sendo citados (SWENSON et al., 2010; PESCADOR et al., 2015; SFAIR et al., 2016). Zhang et al. (2014), utilizando índices como diversidade funcional de característica (FAD), diversidade funcional de característica modificada (MFAD), divergência funcional (FDiv), dispersão funcional (FDis) e índices baseados em dendrogramas, observaram alta variação da diversidade funcional ao longo de um gradiente altitudinal, com valores máximos dos índices em altitudes intermediárias (aproximadamente 1500 m de altitude). Os autores também afirmaram que precipitação e temperatura agiram como fatores geradores dos padrões observados nas características funcionais ao longo do gradiente. Além disso, todos os índices de diversidade funcional calculados mostraram uma relação positiva com a riqueza de espécies, e negativa com a equabilidade (ZHANG et al., 2014).

Swenson et al. (2010), também estudando gradientes altitudinais em uma mesma montanha, avaliaram a diversidade  $\beta$  funcional através de índices como a dissimilaridade funcional ( $D_{nn}$ ), o índice funcional de Sørensen ( $F_{sor}$ ) e a dissimilaridade par-a-par ( $D_{pw}$ ), e perceberam que a similaridade diminuía ao longo do gradiente e que essa diminuição de similaridade funcional ocorria mais bruscamente do que a substituição de espécies. Eles afirmaram que avaliar as taxas de substituição, pela comparação com modelos nulos, permitiria inferir sobre processos determinísticos ou estocásticos, influenciando na montagem das comunidades.

Hernandez-Calderon et al. (2014), utilizando a média ponderada pela abundância da comunidade (CWM), demonstraram um aumento da diversidade de espécies nas altitudes entre 2200 e 2400 m, que a substituição das espécies era quase completa em cada nível altitudinal em uma mesma montanha, sugerindo que existiam filtros moldando as comunidades, e que, provavelmente, a disponibilidade de água poderia ser o filtro atuante.

De Bello et al. (2006), utilizando o índice de Rao em gradientes climáticos e em áreas



de pastagem, observaram que não houve relação entre a diversidade de espécies e a diversidade funcional. Neste sentido, reconhece-se que o aumento da riqueza de espécies dentro de um *pool* homogêneo de características funcionais pode levar a uma divisão mais fina do nicho disponível entre as espécies semelhantes, em vez de uma maior diversidade funcional (DIAZ; CABIDO, 2001). Assim, o grau de dependência da diversidade funcional em relação à diversidade taxonômica pode estar relacionado principalmente à amplitude do *pool* de características das espécies e sobre como os nichos disponíveis estão divididos entre as espécies no espaço (DE BELLO et al., 2006). Isto pode ser um ponto interessante para estimar o mecanismo que regula o funcionamento da biodiversidade sob diferentes condicionantes abióticas (SCHMID; HECTOR, 2004). A independência demonstrada entre diversidade de espécies e diversidade funcional aponta que os estudos sobre diversidade biológica precisam associar seus diferentes componentes (DE BELLO et al., 2006).

Assim, reconhece-se que os padrões observados para diversidade funcional em gradientes abióticos dependem, em grande parte, dos fatores abióticos e dos padrões de interação entre as espécies (DE BELLO et al., 2009; KLUGE; KESSLER, 2011).

## REFERÊNCIAS

- AARSSSEN, L. W. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. **The American Naturalist**, v.122, n.6, p.707–731, 1983.
- AUSTIN, A. T.; VITOUSEK, P. M. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawaií. **Oecologia**, v.113, p.519–529, 1998.
- AUSTRHEIN, G. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in Southern Norway. **Plant Ecology**, v.161, p.193-205, 2002.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. **Fenologia de espécies lenhosas de Caatinga**. In: I. R. LEAL, M.; TABARELLI, J. M. C.; SILVA (eds.). Ecologia e Conservação da Caatinga. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. cap.4 p.657–694.
- BARRY, R. G. **Mountain weather and climate**. Second edition. Routledge, London, UK. 1992. In: Körner, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v.22, n. 11, p.569–574, 2007.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J. L. **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. 4ª ed., Porto Alegre, Artmed, p.740, 2007.
- BENNER, J.; VITOUSEK, P. M.; OSTERTAG, R. **Nutrient cycling and nutrient limitation in tropical montane cloud forests**. In: BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (eds.) Tropical montane cloud forests: science for conservation and management. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2011. pp.90–100.

- 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, 2012.
- BHATTARAI, P. et al. Vascular plant species richness along elevation gradient of the Karnali River Valley, Nepal Himalaya. **International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences**, v.4, n.3, p.114–126, 2014.
- BOCKHEIM, J. G.; BIRKELAND, P. W.; BLAND, W. L. **Carbon storage and accumulation rates in alpine soils: evidence from Holocene chronosequences**. In: LAL, R.; KJMBLE, J. M.; STEWART, B. A. (eds.), *Global climate change and cold regions ecosystems*. Advances in Soil Science, Lewis Publishers, Boca Raton, 2000. pp.185–196.
- CARBONI, M. et al. Changes in trait divergence and convergence along a productivity gradient in wet meadows. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v.182, n.1, p.96–105, 2014.
- CASANOVA, F.; PLA, L.; Di RIZENZO, J. A. **Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos**. 1. ed. Turrialba, CR: CATIE, 2011. p. 84.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, n.7, p.693–715, 2009.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n.4, p.351–366, 2009.
- CIANCIARUSO, M. V. Diversidade funcional: como incluir a variação intra-específica e o efeito do fogo em comunidade vegetais do cerrado. 2009. 129f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- COELHO, M.S. et al. Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. **Flora**, v. xxx, n. xx, p.: xxx-xxx, 2017 – in press, doi.org/10.1016/j.flora.2017.04.003.
- CORNELISSEN, J.H.C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.51, p.335–380, 2003.
- CHUN, J.; LEE, C. Disentangling the local-scale drivers of taxonomic, phylogenetic and functional diversity in woody plant assemblages along elevational gradients in South Korea. **PLoS ONE**, v.12, n.10, doi.org/10.1371, 2017.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v.60, n.6, p.1132–1140, 1979.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, v.61, n.1, p.1–12, 1992.
- CORNWELL, W. K.; SCHWILK, L. D.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v.87, n.6, p.1465–1471, 2006.
- CUNNINGHAM, S.A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOB, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecology**, v.69, n. 4, p.569–588, 1999.
- DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, v.20, n.3, p.475–486, 2009.

- DE BELLO, F.; LEPS, J.; SEBASTIA, M. T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. **Ecography**, v.29, n.6, p.801–810, 2006.
- DE BELLO, F. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, v.36, n.3, p.393–402, 2013a.
- DE BELLO, F. et al. Evidence for scale- and disturbance- dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. **Journal of Ecology**, v.101, n.5, p.1237–1244, 2013b.
- DIAMOND, J. M. **Assembly of species communities**. In: M. L. Cody; J. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975, pp.342–444.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v.9, n.1, p.113–122, 1998.
- DÍAZ, S. et al. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. **Journal of Vegetation Science**, v.10, n.5, p.651–660, 1999.
- DÍAZ, S. et al. Biodiversity loss threatens human well-being. **PLoS Biology**, v.4, n.8, p.1300–1305, 2006.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.104, n.52, p.20684–20689, 2007.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v.16, n.11, p.646–655, 2001.
- DONOVAN, L.A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, v.26, p.88–95, 2011.
- DUNHAM, R.J.; NYE, P.H. The influence of soil water content on the uptake of ions by roots. III. Phosphate, potassium, calcium and magnesium uptake and concentration gradients in soil. **Journal of Applied Ecology**, v.13, n.3, p.967–984, 1976.
- EISERHARDT, W. L. et al. Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. **Scientific Reports**, v.3, n.1164, 2013.
- FERRAZ, E. M. N., et al. Composição florística em trechos de vegetação de caatinga e brejo de altitude na região do Vale o Pajeú, Pernambuco. **Revista Brasileira de Botânica**, v.21, n.1, p.7–15, 1998.
- FERRAZ, E. M. N.; RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, v.33, n.1, p.71–92, 2003.
- FRESCHET, G. T. et al. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v.20, p.755–765, 2011.
- GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v.85, n.9, p. 2630–2637, 2004.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v.405, p.220–227, 2000.

- GIVNISH, T. J. **On the adaptive significance of leaf form.** In: SOLBRIG, O. T.; JAIN, S.; JOHNSON, G. B.; RAVEN, P. H. *Topics in plant population biology.* Columbia University Press, 1987, pp.375–407.
- GOTZEMBERG, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v.87, n.1, p.111–127, 2012.
- GRAHAM, G.L. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. **Journal of Biogeography**, v.17, n.6, p.657–668, 1990.
- GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v.111, n.982, p.1169–1194, 1977.
- 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, 2006.
- GRYTNES, J. A.; HEEGAARD, E.; IHLEN, P. G. Taxa richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. **Acta Oecology**, v.29, p.241–246, 2006.
- GUO, Q. F. et al. Global variation in elevational diversity patterns. **Scientific Reports**, v.3, n.3007, doi: 10. 1038 / srep03007, 2013.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia vegetal.** 2<sup>a</sup> ed., Porto Alegre, Artmed, p.592, 2009.
- HACKE, U.G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v.126, n.4, p.457–461, 2001.
- HEMP, A. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. **Plant Ecology**, v.184, n.1, p.27–42, 2006.
- HERNANDEZ-CALDERON, E. et al. Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. **Journal of Vegetation Science**, v.25, n.4, p.955–966, 2014.
- HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution and systematics**, v.43, n.1, p.227–248, 2012.
- HOMEIER, J. et al. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. **Biotropica**, v.42, n.2, p.140–148, 2010.
- HUNTER, M. L.; YONZON, P. Altitudinal distribution of birds, mammals, people, forests, and parks in Nepal. **Conservation Biology**, v.7, n.2, p.420–423, 1993.
- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v.101, n.919, p. 233–249, 1967.
- KEDDY, P. A. A pragmatic approach to functional ecology. **Functional Ecology**, v.6, n.6, p.621–626, 1992a.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.3, n.2, p.157–164, 1992b.
- KESSLER, M. Elevation gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. **Plant Ecology**, v.149, n.2, p.181–193, 2000.

- KLUGE, J.; KESSLER, M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. **Journal of Biogeography**, v.38, n.2, p.394–405, 2011.
- KÖRNER, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v.22, n.11, p. 569–574, 2007.
- KÖRNER, C. et al. Functional morphology of mountain plants. **Flora**, v.182, n. 5-6, p. 353–383, 1989.
- KÖRNER, C. ALLISON, A.; HILSCHER, H. Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. **Flora**, v.174, n.1-2, p. 91–135, 1983.
- KOZŁOWSKI, T. T. Carbohydrate sources and sinks in Woody plants. **The Botanical Review**, v.58, n.2, p. 107–122, 1992.
- KRAFT, N. J. B., ACKERLY, D. D. **Assembly of plant communities**. In: Ecology and the environment (Monson, R. K., ed.). New York: Springer, 2013, pp.67–88.
- KRAFT, N. J. B., VALENCIA, R., ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. **Science**, v.322, n. 5901, p.580–582, 2008.
- KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. **The assembly of plant communities. The Plant Sciences: Ecology and the Environment** (ed. R. Monson). Springer-Verlag, Berlin, pp.68–85, 2013.
- KUCHENBUCH, R.; CLAASSEN, N; JUNGK, A. Potassium availability in relation to soil moisture. I. Effect of soil moisture on potassium diffusion, root growth and potassium uptake and onion plants. **Plant and Soil**, v.95, n.2, p.221–231, 1986.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v.91, n.1, p.299–305, 2010.
- LAVOREL, S. et al. Plant functional classification: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology & Evolution**, v.12, n.12, p.474–478, 1997.
- LAVOREL, S., et al. **Plant functional types: Are we getting any closer to the holy grail?** In: CANADELL, J. G., PATAKI, D., PITELKA, L. (eds). Terrestrial ecosystems in a changing world., The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2007. p.149–160.
- LIEBERMAN, D. M.; LIEBERMAN, R. P.; HARTSHORN, G. S. Tropical forest structure and composition on a large – scale altitude gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v.84, n.2, p.137–152, 1996.
- LIMA, A. L. A. et al. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, v.26, n.5, p.1605–1616, 2012.
- LOHBECK, M. et al. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. **PLoS ONE**, v.10, n.4, 2013, e0123741. doi:10.1371/journal.pone.0123741.
- LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PLoS ONE**, v.10, n.4, 2015, doi.org/10.1371/journal.pone.0123741.

- LOMOLINO, M.V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. **Global Ecology Biogeography**, v.10, n.1, p.3–13, 2001.
- MACKAY, A. D.; BARBER, S. A. Soil moisture effects on root hair growth and phosphorus uptake by corn. **Agronomy Journal**, v.77, n.3, p.519–523, 1985a.
- MACKAY, A. D.; BARBER S. A. Soil moisture effects on potassium uptake by corn. **Agronomy Journal**, v.77, n.4, p.524–527, 1985b.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, v.97, n.2, p. 311–325, 2009.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v.13, n.9, p.1085–1093, 2010.
- MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v.21, n.4, p.178–185, 2006.
- MCGILL, B. J. A test of the unified neutral theory of biodiversity. **Nature**, v.422, p.881–885, 2003.
- MENEZES, B. S; MARTINS, R. F.; ARAÚJO, F. S. Montagem de comunidades: conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, v.20, n.1, p.1–17, 2016.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v.24, n.4, p.867–876, 2010.
- MOUILLOT, D. et al. A Functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v.28, n.3, p.167–177, 2013.
- MUDRÁK, O. et al. Fine-scale coexistence patterns along a productivity gradient in wet meadows: shifts from trait convergence to divergence. **Ecography**, v.39, n.3, p.338–348, 2015.
- NAVAS, C. A. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.133, n.3, p.469–485, 2003.
- NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v.80, n.6, p.1908–1926, 1999.
- NUÑEZ, P. G; NUÑEZ, M. A. Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. **Ecologia Austral**, v.15, n.2, p.1–15, 2005.
- OOMMEN, M. A.; SHANKER, K. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. **Ecology**, v.86, n.11, p. 3039–3047, 2005.
- ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v.18, n.2, p. 137–149, 2009.
- PAVOINE, S. et al. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. **Journal of Ecology**, v.99, n.1, p.165–175, 2011.

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

PESCADOR, D. S. et al. Plant Trait Variation along an Altitudinal Gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. **PLoS ONE**, v. 10, n.3, 2015.

PESSOA et al. Functional assembly of plant communities under a perspective of abiotic filtration. **Journal of Vegetation Science**, 2017, submetido.

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

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n.6, p.741–758, 2006.

PIANKA, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. **The American Naturalist**, v.100, n.910, p.33–46. 1966.

PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. A. **Cuantificación de la diversidad funcional**. In: Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación com los servicios ecosistémicos. Editores: CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO. 1. ed. Turrialba, CR: CATIE. p.33–44, 2011.

POORTER, L. et al. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology**, v.93, n.2, p.256–267, 2005

POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, v.89, n.7, p.1908–1920, 2008.

QIAN, H. et al. Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. **Ecography**, v.30, n.4, p.471–482, 2007.

QUILCHANO, C. Contribuição al estudio de algunos parámetros edáficos relacionados con los ciclos biogeoquímicos, en ecosistemas forestales. 1993. Tese, (Doutorado em Ciências Agrônomicas) Universidade de Salamanca, Salamanca, Espanha.

RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v.18, n.2, p.200–205, 1995.

RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. **Ecology Letters**, v .8, n.2, p.224–239, 2005.

RECH, J.R.; REEVES, R.W.; HENDRICKS, D.M. The influence of slope aspect on soil weathering processes in the Springerville volcanic field, Arizona. **Catena**, v.43, n.1, p.49–62, 2001.

REZENDE, V. L. et al. Tree species composition and richness along altitudinal gradients as a tool for conservation decisions: the case of Atlantic semi deciduous forest. **Biodiversity and Conservation**, v.24, v.9 p.2149–2163, 2015.

RICOTTA, C. Through the jungle of biological diversity. **Acta Biotheoretica**, v.53, n.1, p.29–38, 2005.

ROCHA, D. S. B., AMORIM, A. M. A. Heterogeneidade altitudinal na Floresta Atlântica setentrional: um estudo de caso no sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.26, n.2, p.309–327, 2012.

- ROWE, N.; SPECK, T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. **New Phytologist**, v.166, n.1, p.61–72, 2005.
- SAMPAIO, E.V.S.B. **Caracterização do bioma caatinga**. In: GARIGLIO, M.A., et al. (Eds.), *Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga*. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília, p.27–48, 2010.
- SANCHEZ, M. et al. Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. **Flora**, v.208, n.3, p.184–196, 2013.
- SANDERS, N. J.; MOSS, J.; WAGNER, D. Patterns of ants species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. **Global Ecology and Biogeography**, v.12, n.2, p.93–102, 2003.
- SCHMID, B.; HECTOR, A. The value of biodiversity experiments. **Basic Applied Ecology**, v.5, n.6, p.535–542, 2004.
- SCHULZE, E. D. et al. Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient. **Oecologia**, v. 88, n.3, p.451–455, 1991.
- SFAIR, J. C. et al. The effects of environmental constraints on plant community organization depend on which traits are measured. **Journal of Vegetation Science**, v.27, n.6, p.1264–1274, 2016.
- SILVA, F. K. G. et al. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v.110, p.47–52, 2014.
- SIQUEIRA, C. C.; ROCHA, C. F. D. Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. **Oecologia Australis**, v.17, n.2, p.92–112, 2013.
- SLIK, J. W. F.; et al. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, n.1, p.50–60, 2010.
- SMITH, W. K.; GELLER, G. N. Plant transpiration at high elevations: theory, field measurements, and comparisons with desert plants. **Oecologia**, v.41, n.1, p.109–122, 1979.
- SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell and Environment**, v.31, n.5, p.632–645, 2008.
- SUN, S. Q. et al. Bryophyte Species Richness and Composition along na Altitudinal Gradient in Gongga Mountain, China. **PLoS ONE**, v.8, n.3, 2013.
- SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society**, p.1–8, 2010. doi: 10.1098/rspb.2010.1369,
- SWENSON, N. G. The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography**, v.36, n.3, p.264–276, 2013.
- TERBORGH, J. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. **Ecology**, v.52, n.1, p.23–40, 1971.



- VÁZQUEZ, G. J. A.; GIVNISH, T. J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal Ecology**, v.86, n.6, p.999–1020, 1998.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v.89, n.8, p.2290–2301, 2008.
- VINTON, M. A.; BURKE, I. C. Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. **Ecology**, v.76, n.4, p.1116–1133, 1995.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, n.5, p.882–892, 2007.
- WANG, Z. et al. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.106, n.32, p.13388–13392, 2009.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.475–505, 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, 1999.
- WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological sciences**, v.366, n.1576, p.2403–2413, 2011.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. A. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos**, v.73, n.3, p.323–335, 1995.
- WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, v.199, n.2, p.213–227, 1998.
- WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California **Ecological Monographs**, v.30, n.3, p.279–338, 1960.
- WHITTAKER, R.H. Dominance and diversity in land plant communities. **Science**, v.147, n.3655, p.250–260, 1965.
- WHITTAKER, R. H. Gradient analysis of vegetation. **Biological reviews**, v.42, n.2, p.207–264, 1967.
- WILSON, E. O. **Biodiversity: Concept, Measurement, and Challenge**. In: Fred Van Dyke Conservation Biology Foundations, Concepts, Applications. 2<sup>a</sup> ed. Editora - Jo Ebihara, 1992.
- WOODWARD, F. I.; DIAMENT, A. D. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. **Functional Ecology**, v.5, n.2, p.202–212, 1991.
- WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. **Functional Ecology**, v.15, n.4, p.423–434, 2001.
- WRIGHT, I.J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v.428, p.821–827, 2004.
- ZHANG, J.; LI, M.; NIE, E. Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China. **Brazilian Journal of Botany**, v.37, n.1, p.37–45, 2014.

ZHAO, C. M.; CHEN, W. L.; TIAN, Z. Q. Altitudinal pattern of plant species diversity in Shennongjia mountains, Central China. **Journal of Integrative Plant Biology**, v.47, n.12, p.1431–1449, 2005.

## **CAPÍTULO 1**

### **EFEITO DA FILTRAGEM ABIÓTICA SOBRE AS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS**

## RESUMO

Entender os processos estruturadores das comunidades vegetais sob uma perspectiva funcional com foco na filtragem ambiental pode ajudar a esclarecer as respostas das plantas às mudanças nas condições abióticas. Assim, testou-se a hipótese de que os valores das características funcionais mudam em resposta à disponibilidade de água. Com isso, espera-se que nas cotas de menor altitude haverá folhas com menor área específica (AFE), maiores concentrações de nitrogênio (CNF) e fósforo (CPF), madeiras mais densas (DM), menor saturação do caule por água ( $QA_{sat}$ ) e alturas (AM) mais baixas que nas cotas de maior altitude. Esse estudo foi realizado em uma floresta tropical sazonalmente seca, Pernambuco, Brasil. Amostraram-se as plantas lenhosas em quatro cotas altitudinais (509, 632, 888 e 1004 m). Estimou-se as variáveis climáticas, determinou-se as químicas e físicas do solo e as características funcionais mencionadas. Avaliaram-se as diferenças nos valores das características funcionais utilizando testes de médias. Calculou-se o sinal filogenético para verificar se o grau de parentesco influencia os valores das características funcionais. Avaliou-se o efeito das variáveis climáticas sobre as características funcionais através dos Modelos Lineares Mistos Generalizados. Aplicou-se o critério de informação de Akaike e análise de regressão para determinar quais variáveis de solo afetavam as características funcionais. Apenas CNF, DM e CPF demonstraram sinal filogenético. Houve maior déficit hídrico nas cotas mais baixas e maior disponibilidade de nutrientes no solo em 632 e 1004 m. Apenas a AM respondeu seguindo o gradiente altitudinal, com menor valor em 509 e maior em 1004 m. A AFE foi maior em 888 m, CNF maior em 509 m e CNP em 632 m, sem alteração nas demais características. A AFE, CNP e AM foram afetadas pelas condições climáticas. A acidez trocável (H+Al), a soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC) e o cobre (Cu) mostraram influenciar os valores das características funcionais ao longo das cotas altitudinais. Concluímos que a filtragem de habitat modificou os valores das características funcionais, influenciando a montagem da comunidade. Fica clara a importância da água e do solo como filtros limitantes ao sucesso no desenvolvimento, crescimento e estabelecimento, visto que estiveram envolvidos na modificação de características de importância para a fotossíntese e acesso à luz. Enfatizando a importância dos dados climáticos e de solo em estudos ecológicos envolvendo características funcionais.

**Palavras-chave:** montagem de comunidades; gradiente altitudinal; community-weighted mean; características funcionais

## ABSTRACT

Understanding the structuring processes of plant communities under a functional perspective focusing on environmental filtering can help to clarify plant responses to changes in abiotic conditions. Thus, we tested the hypothesis that the values of the functional characteristics change in response to water availability. With this, it is expected that in the lower altitudes there will be leaves with less specific area (SLA) and greater nitrogen (LNC) and phosphorus (LPC) concentrations, wood density (WD) will be higher, and water saturation of the stem ( $QW_{\text{sat}}$ ) and maximum plant height (MPH) will be lower than at the higher altitude levels. This study was performed in a Seasonal dry tropical forest, Pernambuco, Brazil. We sampled woody plants at four altitudinal levels (509, 632, 888 and 1004 m). We estimated climatic variables, determined soil chemical and physical properties and measured the functional traits mentioned. We calculated phylogenetic signals to investigate whether the degree of relatedness influences the values of the functional traits. We evaluated the effect of climatic variables on the functional traits through mixed generalized linear models. We apply the Akaike information criteria and use regression analysis to determine which soil variables affect the functional traits. LNC and WD had significant phylogenetic signals. Water deficit was greater at the lower altitudes and soil nutrient availability greater at 632 and 1004 m. Only MPH responded in accordance with the altitudinal gradient, being lower at 509 and higher at 1004 m. The SLA was greater at 888 m, LNC at 509 m and LPC at 632 m, with no alteration in the other traits. SLA, LNC and MPH were affected by climatic conditions. Soil exchangeable acidity (H+Al), sum of bases (SB), cation exchange capacity (CEC) and copper concentration influenced functional trait values over the altitudinal levels. We conclude that habitat filtering modified the values of the functional characteristics, influencing community assembly. The importance of water and soil as filters limiting success in development, growth and establishment is clear, since they were involved in the modification of traits important for photosynthesis and access to light. These findings emphasize the importance of climatic and soil data in ecological studies involving functional traits.

**Keywords:** community assembly; altitudinal gradient; community-weighted mean; traits

## 1. INTRODUÇÃO

Avaliar a montagem das comunidades vegetais sob uma perspectiva funcional com foco na filtragem ambiental pode ajudar a esclarecer as respostas das plantas às mudanças nas condições abióticas (LOHBECK et al., 2015). Os gradientes altitudinais representam uma complexa combinação de filtros, em função de alterações físicas diretas, como na temperatura, e indiretas, como no vento, na umidade (KÖRNER, 2007) e na disponibilidade de água (CORNELL; LAWTON, 1992). Estas alterações possibilitam estabelecer relações entre variáveis abióticas e as distribuições, abundâncias e mudança nos valores das características funcionais das espécies (AUERBACH; SHMIDA, 1993; DÍAZ; CABIDO, 2001).

Conhecendo-se todas as espécies que compõem uma assembléia, sistematizando informações sobre suas características morfológicas, fisiológicas ou ecológicas e especificando o conjunto de condições abióticas, é possível prever que conjunto de características ocorreria nas plantas quando estas fossem submetidas a certas condições ambientais (KEDDY, 1992; PESCADOR et al., 2015).

Abordar as características funcionais dos organismos permite conhecer a diversidade de funções de uma comunidade, considerando as estratégias de uso e conservação de recursos de seus componentes como forma de lidar com os fatores limitantes ao seu crescimento, desenvolvimento e reprodução, ou seja, garantir sucesso frente aos filtros, independentemente da sua linhagem evolutiva (DÍAZ; CABIDO, 2001). Sabe-se que fatores limitantes abióticos remetem à seleção de linhagens específicas e reduzem a diferenciação das características dentro da comunidade, selecionando espécies com tolerâncias ecológicas semelhantes (GARNIER et al., 2004). No entanto, os valores das características também podem estar relacionados à história de vida (ACKERLY et al., 1999), sendo necessário separar essas influências (históricas e abióticas) para se inferir sobre os processos relacionados à montagem das comunidades (CAVENDER-BARES et al., 2009).

Em ambientes com baixa disponibilidade de água, buscando a otimização deste fator limitante para seu estabelecimento, crescimento e desenvolvimento (DÍAZ; CABIDO, 2001), as plantas tendem a ter folhas com baixa área foliar específica (COELHO et al., 2017) e altas concentrações de N e P (CUNNINGHAM et al., 1999; ORDONEZ et al., 2009), alta densidade da madeira, baixo conteúdo de água no caule e alturas baixas (SLIK et al., 2010).

Assumindo que as condições abióticas influenciam a distribuição das plantas lenhosas e a organização das comunidades (DÍAZ et al., 2007) e que as plantas apresentam

características que as permitem ter sucesso frente a determinadas condições climáticas (DÍAZ; CABIDO, 2001), este trabalho teve como objetivo avaliar as respostas das características funcionais frente a modificação na disponibilidade dos recursos ao longo de um gradiente altitudinal. Especificamente, testou-se a hipótese que os valores das características funcionais mudam em resposta as variações na disponibilidade de água. Assim, espera-se nas cotas de menor altitude menor área foliar específica, maiores concentrações de nitrogênio e fósforo, madeiras mais densas, menor quantidade de água saturada no caule e alturas mais baixas, e que esses valores se invertam com o aumento da altitude.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Sítio de estudo

A área de estudo está em um gradiente altitudinal no vale do Pajeú, no domínio das florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), com duas fitofisionomias: a Savana-Estépica, localmente conhecida como caatinga; e a floresta de altitude (IBGE, 2012). A caatinga apresenta uma vegetação predominantemente caducifólia, espinhosa e xerófila enquanto as florestas de altitude, consideradas como áreas de exceção nos topos ou vertentes superiores da serra, têm uma vegetação perenifolia ou subperenifolia (ANDRADE-LIMA, 1960). Apesar de geograficamente próximas, as características climáticas, edáficas e topográficas são bem diferentes e a vegetação apresenta floras e fisionomia distintas (FERRAZ et al., 1998).

Foram delimitados quatro locais sendo dois em cotas mais baixas, 509 e 632 m de altitude (S 07° 53.844' W 038°18.244' e S 07° 56.269' W 038° 18.226', respectivamente), no Parque Estadual Mata da Pimenteira, município de Serra Talhada; em Pernambuco, e os outros dois locais em cotas mais altas, 888 m (S 07° 51.765' W 038° 10.498') e 1004 m (S 07° 51.878' W 038° 07.874') nos municípios de Santa Cruz da Baixa Verde e de Triunfo, respectivamente, também em Pernambuco. Nos dois locais mais baixos os solos são Cambissolos associados com Argissolos vermelho amarelos, Planossolos e Solonetz (SILVA; ALMEIDA, 2013), as temperatura e precipitação médias são 26° C e 600-700 mm, respectivamente, e a vegetação arbustivo-arbórea (FERRAZ et al., 1998). Na cota de 888 m os solos são Neossolos, Cambissolos e Argissolos (SOUZA, 2009), a temperatura e precipitação médias são 21° C e 900 mm e a vegetação florestal, respectivamente (ANDRADE-LIMA, 1966). No local a 1004 m os solos são Argissolos, Neossolos e

Cambissolos (EMBRAPA, 2006), a temperatura média é de 20° C e a média de precipitação é 1200 mm, e a vegetação florestal (ANDRADE-LIMA, 1966).

Os dois locais em Serra Talhada pertencem no Parque Estadual Mata da Pimenteira. Nestas áreas, há cerca de 30 anos, antes de se tornar Parque, houve um plano de manejo, para exploração florestal, no qual faixas de 30 m de vegetação foram removidas, desde então não houve ação antrópica no local. A área em Santa Cruz da Baixa Verde não possui histórico de corte da vegetação, mas há indícios de atividade de pastoreio. Na área em Triunfo os proprietários relatam que nunca houve corte da vegetação e nem utilização para pastoreio.

## 2.2 Coleta e tratamento dos dados

Dados mensais de temperatura mínima e máxima do ar foram estimados para os quatro locais por meio dos dados geográficos e da metodologia proposta por Cavalcanti et al. (2006). A precipitação pluviométrica foi estimada por meio de equações previamente ajustadas da precipitação pluviométrica mensal dos municípios de Petrolândia, Floresta, Serra Talhada e Triunfo em função da altitude destes locais (JARDIM et al., 2014). Com os dados de temperatura máxima e mínima foi estimada a temperatura efetiva do ar (PEREIRA et al., 2002). Os dados da temperatura efetiva e das precipitações pluviométricas mensais foram usados para estimar o balanço hídrico climatológico normal (THORNTHWAITE; MATHER, 1955), com capacidade de armazenamento de água no solo de 100 mm, a partir deste foram estimadas a evapotranspiração potencial (ETP), evapotranspiração real (ETR), a deficiência e o excedente hídrico.

Para analisar o solo foram coletadas cinco amostras compostas da camada superficial (0-20 cm) em cada área. As amostras compostas foram obtidas a partir da mistura de cinco simples. Foram determinados dados físicos (densidade do solo e de suas partículas, porosidade total, areia, silte e argila) e químicos (condutividade elétrica (C.E), pH, fósforo (P), potássio (K), sódio (Na), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), hidrogênio e alumínio (H+Al), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC), percentagem de saturação por bases da CTC (V%), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn) e zinco (Zn)) (EMBRAPA, 1997). As análises foram realizadas no Laboratório de Solo e Tecidos Vegetais da Embrapa Semiárido, em Petrolina, Pernambuco.

Foram montadas cinco parcelas de 20 × 20 m, contíguas no sentido leste-oeste, em cada local. Em cada parcela todos os indivíduos vivos com diâmetro do caule no nível do



peito (DAP a 1,30 m do solo)  $\geq$  a 5 cm foram identificados, marcados e tiveram seus diâmetros e alturas mensurados.

O material botânico testemunho foi herborizado seguindo as técnicas usuais e identificado por comparação com material dos Herbários do Semiárido do Brasil (HESBRA) da Unidade Acadêmica de Serra Talhada da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), e Sérgio Tavares (HST) da sede da UFRPE, e por envio a especialistas, quando necessário.

Em cada área foram determinadas características funcionais, selecionadas com base em suas respostas funcionais, de plantas de todas as espécies. Coletaram-se 10 folhas de, no máximo cinco indivíduos por espécie; quando não havia pelo menos cinco indivíduos por espécie, coletaram-se 10 folhas do número de indivíduos encontrados na área (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Para a mensuração da área foliar (AF) as folhas foram digitalizadas em scanner e suas dimensões determinadas no programa "Image-Tool" (O'NEAL et al., 2002). O cálculo de área foliar específica (AFE) consistiu na razão entre a área foliar e o peso seco.

As concentrações de nitrogênio e fósforo nas folhas foram determinadas após digestão sulfúrica pelo método micro Kjeldahl, em analisador elementar e espectrometria com amarelo de vanadato, respectivamente (EMBRAPA, 1997).

As alturas máximas (AM) das espécies em cada local foram medidas com telêmetro a laser JCS-602 1000. Devido ao baixo número de espécies com abundância acima de 25 indivíduos, foi considerada como altura máxima representativa da espécie a altura do indivíduo mais alto (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013, adaptado).

A densidade da madeira (DM) foi determinada em amostras do tronco coletadas com trado de incremento de Pressler a 1,30 m de altura do solo de, no máximo, três indivíduos de cada espécie ou de todos os indivíduos quando havia menos de três no local (CHAVE, 2005). A densidade foi determinada como a razão entre peso seco e volume saturado (TRUGILHO et al., 1990). Do peso da madeira saturada foi subtraído o peso da madeira seca, obtendo-se a porcentagem da capacidade de saturação do caule por água ( $QA_{sat}$ ).

### 2.3 Análise de dados

A influência da altitude na distribuição e abundância das características funcionais foi calculada pela média ponderada da comunidade (*Community-Weighted Mean*, CWM) (PLA et

al., 2012). Para inferir se houve mudanças na abundância das características ao longo do gradiente altitudinal, e se essa mudança influenciou a estrutura funcional da comunidade (LOHBECK et al., 2013) foram aplicados testes de médias das medidas de CWM. Dados com distribuição normal foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas com Tukey a 5% de probabilidade. Dados sem distribuição normal foram submetidos ao teste de Kruskal-Wallis, determinando-se diferenças pelo teste de Student-Newman-Keuls.

Correlações entre as médias ponderadas da comunidade (CWM), por parcela, e as distâncias entre as cotas altitudinais foram verificadas pelo teste de Mantel (MCCUNE; MEFFORD, 2011) usando o índice de Bray-Curtis. A significância das correlações foi testada por meio de 999 permutações (LEGENDRE; FORTIN, 1989).

O sinal filogenético foi calculado para avaliar se espécies filogeneticamente próximas eram similares em relação às suas características funcionais em cada cota altitudinal. Compuseram-se matrizes com as lista das famílias, gêneros e espécies (The Angiosperm Phylogeny Group, 2003), e com elas construíram-se as árvores filogenéticas para cada cota, usando o programa Phylocom versão 4.0.1 (WEBB et al., 2008). Para cada árvore calcularam-se a distância filogenética entre as espécies de cada cota altitudinal (MPD, *mean pair wise distance*) e a distância entre cada uma das espécies e seus vizinhos mais próximos (MNTD, *mean nearest taxon distance*) (WEBB, 2000). Com as árvores construídas e as distâncias filogenéticas calculadas, aplicou-se a estatística K de Blomberg (BLOMBERG et al., 2003), que analisa o quanto espécies próximas filogeneticamente são similares em relação às suas características funcionais. Calculou-se o sinal filogenético para cada característica em cada uma das cotas altitudinais e para saber se o sinal era maior ou menor que o esperado ao acaso compararam-se os valores de K com modelos nulos obtidos em 999 aleatorizações.

Para analisar o efeito das variáveis climáticas sobre as características funcionais foram construídos Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMMs) para cada uma das sete características funcionais, assumindo erros normalmente distribuídos (CRAWLEY, 2007). As características funcionais das espécies foram utilizadas como variáveis resposta (efeitos aleatórios), e as características climáticas foram utilizadas como variáveis explicativas (efeitos fixos). Considerando que as parcelas de cada cota eram vizinhas, espera-se certo nível de dependência entre todos os indivíduos no local, portanto, utilizaram-se as parcelas como efeito de interceptação. Como resultado dessa análise obteve-se o modelo mínimo explicativo,

retirando as variáveis de efeito fixo uma a uma, seguido de análise de desvio (CRAWLEY, 2007).

O critério de informação de Akaike (AIC) e uma análise de regressão múltipla pelo método “stepwise” foram aplicados para determinar quais variáveis de solo afetavam as características funcionais ao longo do gradiente altitudinal. Para identificar e quantificar a associação entre estas variáveis, separadas pelo critério de AIC e pela análise de regressão, e as características funcionais, realizou-se uma análise de correspondência canônica (CCA) com auxílio do PC-Ord 6.0 (MCCUNE; MEFFORD, 2011) e do software R (v 3.1; R Foundation for Statistical Computing, Vienna). Nas análises de AIC, “Stepwise” e CCA, os dados foram log transformados, deixando todas as médias na mesma escala relativa (GOTELLI; ELLISON, 2004).

Os testes de normalidade e as análises das variâncias foram realizados utilizando o programa SPSS versão 20.0 (IBM Corp. Released, 2011). O teste de Mantel, as análises filogenéticas, os GLMMs e as CCAs foram realizadas com auxílio dos Pacotes nortest, vegan, APE, 'phytools' e lme4 do Ambiente R versão 3.0.2 e versão 3.3.1 (Revell, 2012; R Core Team, 2016).

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

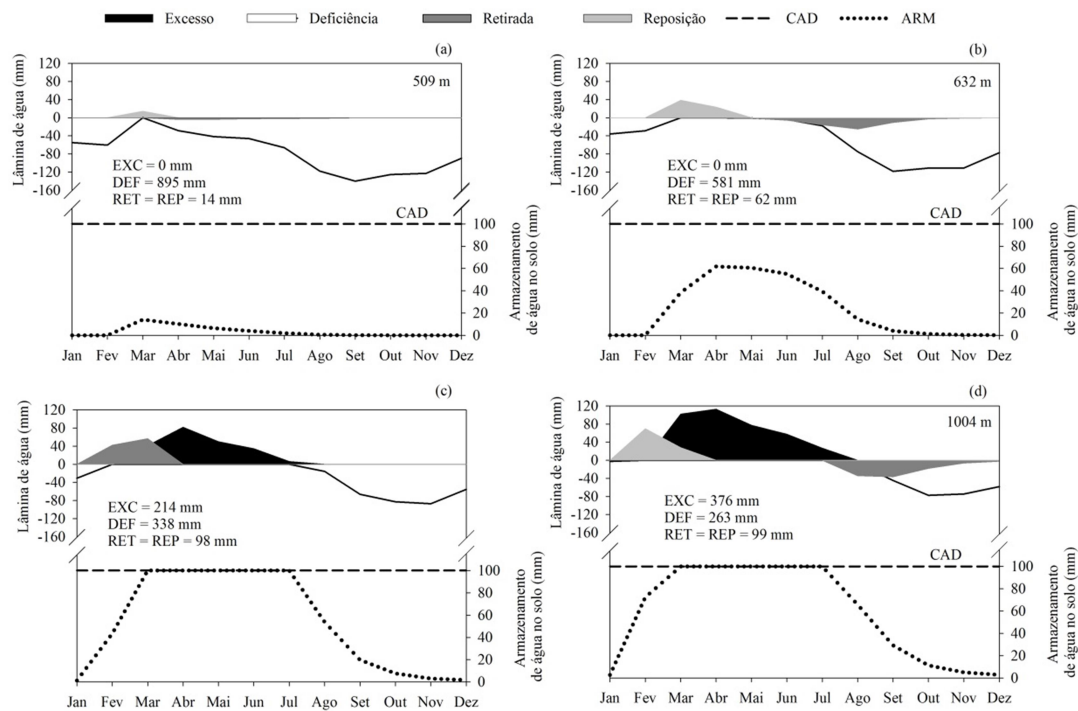
#### 3.1 Características abióticas

A precipitação aumenta, a temperatura e a evapotranspiração potencial diminuem seguindo o gradiente altitudinal (Tabela 1). Conseqüentemente, o déficit hídrico médio anual é mais elevado na cota inferior (509 m) na maioria dos meses do ano, e nulo ou quase nulo nas duas cotas superiores (888 e 1004 m) entre janeiro e julho, quando chega a haver excedente hídrico (Figura 1).

**Tabela 1.** Dados climáticos médios anuais ao longo de um gradiente altitudinal em Serra Talhada, Santa Cruz da Baixa Verde e Triunfo, Pernambuco, Brasil

| Cota (m) | Temperatura real | Chuva         | Evapotranspiração |           |
|----------|------------------|---------------|-------------------|-----------|
|          | média            |               | Potencial (mm)    | Real (mm) |
| 509      | (° C)<br>24,6    | (mm)<br>756,7 | 1651,4            | 756,7     |
| 632      | 23,3             | 954,6         | 1535,5            | 954,6     |
| 888      | 21,6             | 1141,0        | 1265,7            | 927,5     |
| 1004     | 20,5             | 1237,6        | 1127,0            | 861,9     |

**Figura 1.** Balanço hídrico climatológico de Thornthwaite-Mather (1995) de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil. Os dados de deficiência, retirada, reposição e excedente estão apresentados como médias mensais (jan – dez) em milímetros (mm)



Nos solos as concentrações de fósforo, potássio, sódio, cálcio, magnésio e manganês, a acidez trocável (H+Al), a soma de bases (SB) e a capacidade de troca catiônica (CTC), foram semelhantes nas áreas de 509 m e 888 m (Tabela 2). Todas estas variáveis, exceto concentração de fósforo, foram maiores na cota de maior altitude (1004 m) que na cota mais baixa (509 m) e algumas delas também foram maiores que nas cotas intermediárias (Tabela 2). Na cota mais baixa, as concentrações de fósforo e sódio foram inferiores às da cota imediatamente acima (632 m). Portanto, não há um padrão consistente em relação ao gradiente altitudinal.

As densidades do solo e das partículas foram maiores na cota mais baixa que na mais alta e não houve diferenças significativas quanto às proporções das frações granulométricas (Tabela 3).

1 **Tabela 2.** Características químicas do solo em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil

2

| Cota<br>(m) | C.E<br>(mS.cm <sup>-1</sup> ) | pH                | P<br>(mg.dm <sup>-3</sup> ) | K  | Na                 | Ca                 | Mg                 | Al                | H+Al                | SB                 | CTC                 | V<br>(%)            | Cu                              | Fe                 | Mn                  | Zn                |  |
|-------------|-------------------------------|-------------------|-----------------------------|--|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------------------|--------------------|---------------------|-------------------|--|
|             |                               | -                 |                             | -----cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> ----- |                    |                    |                    |                   |                     |                    |                     |                     | ----- mg.dm <sup>-3</sup> ----- |                    |                     |                   |  |
| 509         | 0,21 <sup>A</sup>             | 6,24 <sup>A</sup> | 5,44 <sup>B</sup>           | 0,37 <sup>B</sup>                              | 0,08 <sup>B</sup>  | 3,68 <sup>B</sup>  | 1,40 <sup>B</sup>  | 0,06 <sup>A</sup> | 3,86 <sup>B</sup>   | 5,54 <sup>B</sup>  | 9,38 <sup>B</sup>   | 62,30 <sup>ab</sup> | 0,42 <sup>A</sup>               | 16,68 <sup>a</sup> | 37,98 <sup>B</sup>  | 2,48 <sup>A</sup> |  |
| 632         | 0,24 <sup>A</sup>             | 6,36 <sup>A</sup> | 21,04 <sup>A</sup>          | 0,71 <sup>AB</sup>                             | 0,18 <sup>A</sup>  | 5,54 <sup>AB</sup> | 1,80 <sup>AB</sup> | 0,00 <sup>A</sup> | 4,54 <sup>B</sup>   | 8,22 <sup>AB</sup> | 12,76 <sup>B</sup>  | 64,14 <sup>a</sup>  | 0,92 <sup>A</sup>               | 23,62 <sup>a</sup> | 48,58 <sup>AB</sup> | 2,75 <sup>A</sup> |  |
| 888         | 0,19 <sup>A</sup>             | 5,62 <sup>A</sup> | 6,49 <sup>AB</sup>          | 0,45 <sup>AB</sup>                             | 0,09 <sup>AB</sup> | 3,66 <sup>B</sup>  | 1,58 <sup>B</sup>  | 0,24 <sup>A</sup> | 10,68 <sup>AB</sup> | 5,78 <sup>B</sup>  | 16,46 <sup>AB</sup> | 34,84 <sup>c</sup>  | 0,30 <sup>A</sup>               | 30,56 <sup>a</sup> | 44,32 <sup>AB</sup> | 3,85 <sup>A</sup> |  |
| 1004        | 0,17 <sup>A</sup>             | 5,66 <sup>A</sup> | 19,23 <sup>AB</sup>         | 0,76 <sup>A</sup>                              | 0,17 <sup>AB</sup> | 10,74 <sup>A</sup> | 4,10 <sup>A</sup>  | 0,05 <sup>A</sup> | 21,26 <sup>A</sup>  | 15,78 <sup>A</sup> | 37,04 <sup>A</sup>  | 43,56 <sup>cb</sup> | 0,43 <sup>A</sup>               | 33,50 <sup>a</sup> | 80,84 <sup>A</sup>  | 5,14 <sup>A</sup> |  |

3 Dados apresentados como média. C.E: condutividade elétrica; P: fósforo; K: potássio; Na: sódio; Ca: cálcio; Mg: magnésio; Al: alumínio; H+Al: acidez  
4 trocável; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; V%: saturação por bases da CTC a pH 7,0; Cu: cobre; Fe: ferro; Mn: manganês; Zn:  
5 zinco. Médias (dados com distribuição normal) seguidas por letras minúsculas iguais não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05) e por letras maiúsculas  
6 iguais (distribuição não normal) pelo teste de Kruskal-Wallis.

7

8

9

10 **Tabela 3.** Características físicas do solo em quatro áreas de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil

11

| Cota<br>(m) | Densidade                       |                    | Porosidade<br>Total (%) | Granulometria                  |                  |                 |
|-------------|---------------------------------|--------------------|-------------------------|--------------------------------|------------------|-----------------|
|             | Solo                            | Partículas         |                         | Areia                          | Silte            | Argila          |
|             | ----- Kg.dm <sup>-3</sup> ----- |                    |                         | ----- g.Kg <sup>-1</sup> ----- |                  |                 |
| 509         | 1,33 <sup>a</sup>               | 2,47 <sup>A</sup>  | 45,9 <sup>A</sup>       | 703 <sup>a</sup>               | 234 <sup>a</sup> | 63 <sup>a</sup> |
| 632         | 1,21 <sup>ab</sup>              | 2,42 <sup>AB</sup> | 50,1 <sup>A</sup>       | 570 <sup>a</sup>               | 359 <sup>a</sup> | 71 <sup>a</sup> |
| 888         | 1,19 <sup>ab</sup>              | 2,43 <sup>AB</sup> | 51,1 <sup>A</sup>       | 544 <sup>a</sup>               | 358 <sup>a</sup> | 97 <sup>a</sup> |
| 1004        | 1,12 <sup>b</sup>               | 2,12 <sup>B</sup>  | 46,7 <sup>A</sup>       | 602 <sup>a</sup>               | 356 <sup>a</sup> | 42 <sup>a</sup> |

12 Dados apresentados como média. Médias (dados com distribuição normal) seguidas por letras minúsculas iguais não diferem pelo  
13 teste de Tukey (p<0,05) e por letras maiúsculas iguais (distribuição não normal) pelo teste de Kruskal-Wallis.

14

O aumento da temperatura e a redução nas precipitações ao longo das cotas altitudinais leva a que na menor cota haja maior deficiência hídrica, menor reposição de água e nenhum excedente hídrico. Este gradiente climático condiz com os relatados por Souza et al. (1994) e Ferraz et al. (2003) para gradientes altitudinais na região nordestina brasileira, mas difere dos descritos em outros países em montanhas que alcançam maiores altitudes (PESCADOR et al., 2015). Lauscher (1976) afirmou que existe um padrão geral no qual a precipitação apresentaria um pico em altitudes mais baixas, com máximo entre 1000 e 1500 m em montanhas equatoriais, faixa na qual se enquadra a cota máxima amostrada em Triunfo.

A ausência de um padrão consistente nas mudanças das características do solo ao longo do gradiente altitudinal contraria os relatos de diminuição da fertilidade com o aumento da altitude devido a maior lixiviação em função da maior precipitação (RECH et al., 2001). No entanto, Tanner et al. (1998) afirmaram que essa menor fertilidade só seria observada acima de 1500 m. Esses padrões pressupõem solos de origem semelhante, mas há que considerar a possibilidade de áreas em diferentes altitudes terem distintas rochas mãe e o efeito da retirada de camadas de solo pela erosão que pode se sobrepor ao efeito da lixiviação (KER et al., 2012).

### **3.2 Características funcionais**

Das características funcionais, apenas a altura máxima respondeu ao gradiente altitudinal com menor valor na cota inferior e maior na cota superior (Tabela 4). A área foliar específica foi maior na cota de 888 m, diferindo significativamente da cota mais alta. A concentração de nitrogênio foliar foi maior na cota mais baixa que na mais alta e a concentração de fósforo foliar foi maior na cota 632 m que em todas as demais cotas. As outras três características funcionais (área foliar, densidade da madeira e quantidade de água saturada no caule) não tiveram modificação significativa ao longo do gradiente altitudinal.

As características funcionais ponderadas da comunidade e as distâncias geográficas não mostraram padrões de autocorrelação espacial (teste de Mantel;  $r = R -0,8293$ ;  $p 0,96$ ).

Na cota mais baixa, as concentrações de N foliar e a densidade de madeira tiveram valores de K de Blomberg acima do esperado pelo acaso, indicando a existência de sinal filogenético (Tabela 5). Na cota de 632 m, apenas a concentração de fósforo apresentou sinal filogenético.

**Tabela 4.** Médias das características funcionais da vegetação na comunidade ponderadas pelas abundâncias das populações das espécies (CWM) ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil

| Áreas<br>(m) | AF<br>(cm <sup>2</sup> ) | AFE<br>(cm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> ) | CNF<br>(g.kg <sup>-1</sup> ) | CPF<br>(g.kg <sup>-1</sup> ) | DM<br>(g.cm <sup>-3</sup> ) | QA <sub>sat</sub><br>(%) | AM<br>(m)          |
|--------------|--------------------------|---|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------|
| 509          | 82,0 <sup>A</sup>        | 156,4 <sup>bc</sup>                         | 33,9 <sup>a</sup>            | 1,53 <sup>A</sup>            | 0,56 <sup>a</sup>           | 121,8 <sup>a</sup>       | 5,29 <sup>A</sup>  |
| 632          | 49,7 <sup>A</sup>        | 171,3 <sup>ba</sup>                         | 31,5 <sup>b</sup>            | 2,39 <sup>B</sup>            | 0,51 <sup>a</sup>           | 139,8 <sup>a</sup>       | 5,61 <sup>AB</sup> |
| 888          | 66,2 <sup>A</sup>        | 188,1 <sup>a</sup>                          | 33,4 <sup>ab</sup>           | 1,53 <sup>A</sup>            | 0,56 <sup>a</sup>           | 125,0 <sup>a</sup>       | 8,00 <sup>BC</sup> |
| 1004         | 55,0 <sup>A</sup>        | 143,6 <sup>c</sup>                          | 28,3 <sup>c</sup>            | 1,38 <sup>A</sup>            | 0,54 <sup>a</sup>           | 117,2 <sup>a</sup>       | 8,79 <sup>C</sup>  |

Dados apresentados como média. AF: área foliar; AFE: área foliar específica; CNF: concentração de nitrogênio foliar; CPF: concentração de fósforo foliar; DM: densidade de madeira; QA<sub>sat</sub>: capacidade de saturação do caule por água; AM: altura máxima. Médias (dados com distribuição normal) seguidas por letras minúsculas iguais não diferem pelo teste de Tukey (p<0,05) e por letras maiúsculas iguais (distribuição não normal) pelo teste de Kruskal-Wallis.

**Tabela 5.** Sinal filogenético de cada característica em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

|                   | 509 m       |             | 632 m       |             | 888 m |      | 1004 m |      |
|-------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------|------|--------|------|
|                   | K           | p           | K           | p           | K     | p    | K      | p    |
| AF                | 0,46        | 0,36        | 0,47        | 0,45        | 0,44  | 0,59 | 0,62   | 0,17 |
| AFE               | 0,55        | 0,12        | 0,51        | 0,24        | 0,41  | 0,65 | 0,38   | 0,84 |
| CNF               | <b>0,66</b> | <b>0,01</b> | <b>0,66</b> | <b>0,03</b> | 0,43  | 0,63 | 0,48   | 0,59 |
| CPF               | 0,50        | 0,09        | 0,22        | 1           | 0,42  | 0,57 | 0,42   | 0,72 |
| DM                | <b>0,58</b> | <b>0,04</b> | 0,44        | 0,44        | 0,40  | 0,68 | 0,50   | 0,31 |
| QA <sub>sat</sub> | 0,59        | 0,09        | 0,54        | 0,20        | 0,42  | 0,65 | 0,45   | 0,06 |
| AM                | 0,46        | 0,23        | 0,39        | 0,72        | 0,58  | 0,06 | 0,41   | 0,89 |

K: valor de Bloomberg; p: probabilidade; AF (cm<sup>2</sup>): área foliar; AFE (cm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>): área foliar específica; CNF (%): nitrogênio foliar; CPF (g.kg<sup>-1</sup>): fósforo foliar; DM (mg.mm<sup>-3</sup>): densidade de madeira; QA<sub>sat</sub>: capacidade de saturação do caule por água (%); AM (m): altura máxima. Valores em negrito p < 0,05.

### 3.3 Influências abióticas x características funcionais

Três das sete características funcionais foram afetadas pelas variações no balanço hídrico (Tabela 6): a área foliar específica aumentou com a deficiência hídrica; a concentração de P foliar aumentou com a maior evapotranspiração real (ETR), e diminuiu com o excedente hídrico; e altura máxima também aumentou com o excedente hídrico.

Quatro variáveis do solo explicam a maior parte da variância nas características funcionais ao longo do gradiente altitudinal (Figura 2) pelo critério de Akaike (AIC): acidez trocável (p 0,01), CTC (p 0,02), V% (p 0,02) e Cu (p 0,030). O eixo um (CA1) explica 23% da variação, influenciado pela saturação por bases da CTC a pH 7,0 (V%), enquanto o eixo

dois (CA2) explica 6%. As cotas altitudinais seriam separadas pelos menores valores de H+Al e CTC e maiores valores de V% e Cu nas parcelas das duas cotas de menores altitudes (localizadas do lado esquerdo do gráfico) que nas das cotas maiores. No entanto, apenas acidez trocável ( $p < 0,00$ ) explica as variações nas características funcionais ao longo do gradiente altitudinal pela regressão “stepwise” (Figura 3). O primeiro eixo (CA1) explica 35% e o segundo eixo (CA2) 27%. Novamente, a separação entre as cotas foi relacionada aos maiores valores de acidez trocável (H+Al) nas cotas mais elevadas.

**Tabela 6.** Modelos mistos lineares generalizados (GLMM) das características funcionais em função das variações climáticas em quatro áreas de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil

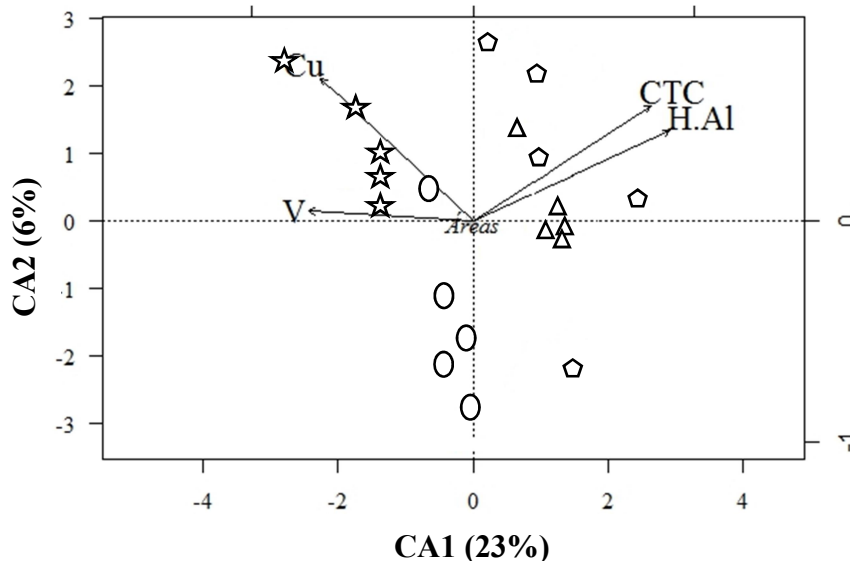
|                   | ETr        |    |              | DEF  |    |              | EXC   |    |               |
|-------------------|------------|----|--------------|------|----|--------------|-------|----|---------------|
|                   | D          | df | P            | D    | df | P            | D     | df | P             |
| AF                | 2,19       | 1  | 0,13         | 0,48 | 1  | 0,48         | 1,30  | 1  | 0,25          |
| AFE               | 2,93       | 1  | 0,08         | 3,93 | 1  | <b>0,04*</b> | 0,25  | 1  | 0,61          |
| CNF               | $3e^{-04}$ | 1  | 0,98         | 0,14 | 1  | 0,70         | 0,04  | 1  | 0,84          |
| CPF               | 3,96       | 1  | <b>0,04*</b> | 1,84 | 1  | 0,17         | 5,04  | 1  | <b>0,02*</b>  |
| DM                | 1,14       | 1  | 0,28         | 0,15 | 1  | 0,69         | 3,03  | 1  | 0,08          |
| QA <sub>Sat</sub> | 0,84       | 1  | 0,35         | 0,43 | 1  | 0,51         | 1,21  | 1  | 0,27          |
| AM                | 0,67       | 1  | 0,41         | 1,85 | 1  | 0,17         | 10,59 | 1  | <b>0,00**</b> |

Etr: evapotranspiração real; DEF: déficit hídrico; EXC: excedente hídrico; D: resíduo de diferença após remoção da variável; P: valor p associado; df: graus de liberdade; AF: área foliar ( $\text{cm}^2$ ); AFE: área foliar específica ( $\text{cm}^2.\text{mg}^{-1}$ ); CNF: nitrogênio foliar (%); CPF: fósforo foliar ( $\text{g}.\text{kg}^{-1}$ ); DM: densidade de madeira ( $\text{mg}.\text{mm}^{-3}$ ); QA<sub>sat</sub>: capacidade de saturação do caule por água (%); AM: altura máxima (m).

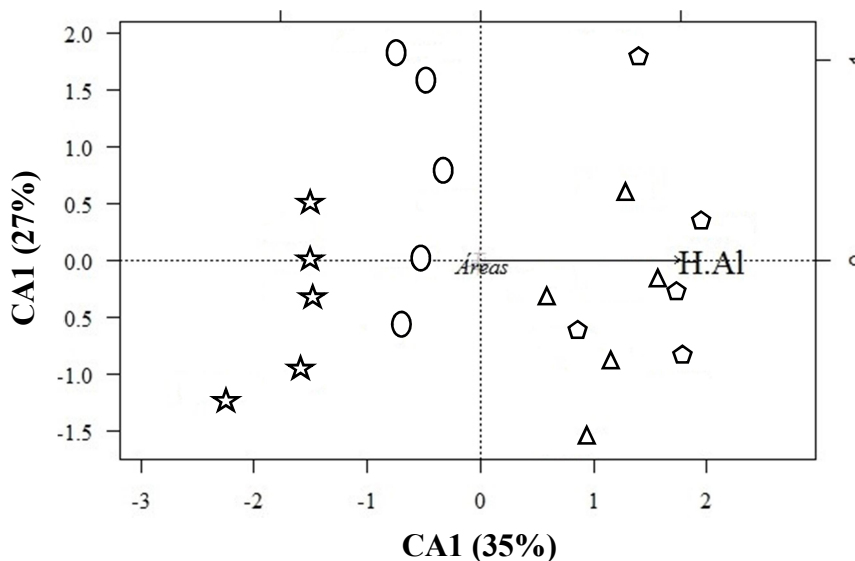
A hipótese estabelecia que as modificações nas condições abióticas gerariam restrições que selecionariam os valores das características funcionais, mas isto foi confirmado apenas para a altura máxima, com relação positiva com a disponibilidade hídrica. Menores alturas são previstas em resposta à limitação de qualquer recurso ou condição que atue como filtro (SPAJOJEVIC; SUDING, 2012) e maiores alturas estão relacionadas a maiores demandas metabólicas e acúmulo de biomassa (OLIVEIRA-FILHO et al., 2001), favorecendo o acesso à luz (KOOYMAN; WESTOBY, 2009).



**Figura 2.** Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil, relacionando as características funcionais das espécies com as variáveis edáficas. Foi utilizado o critério de Akaik nas diferentes cotas altitudinais. As parcelas amostradas estão representadas como círculos: parcelas da área de 509 m, estrelas: parcelas da área de 632 m, triângulos: parcelas da área de 888 m, pentágonos: parcelas da área de 1004 m. Legenda: CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação por bases da CTC a pH 7,0; H+Al: acidez trocável; Cu: cobre



**Figura 3.** Diagrama de ordenação referente à análise de correspondência canônica (CCA) de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal em Pernambuco, Brasil. Estão relacionadas as características funcionais das espécies com as variáveis edáficas utilizando a análise de regressão “stepwise” nas diferentes cotas altitudinais. As parcelas amostradas estão representadas como círculos: parcelas da área de 509 m, estrelas: parcelas da área de 632 m, triângulos: parcelas da área de 888 m, pentágonos: parcelas da área de 1004 m. Legenda: H+Al: acidez trocável



De acordo com o esperado foi encontrada maior biomassa fotossintética por unidade de área, ou seja, menores áreas foliares específicas (AFE) na cota de menor altitude, respondendo às variações climáticas (POORTER et al., 2009; COELHO et al., 2017), e de nutrientes no solo e disponibilidade de água (CUNNINGHAM et al., 1999). Baixa AFE ajuda a evitar a dessecação, mitigando o dano celular (CUNNINGHAM et al., 1999), e aumenta a capacidade fotossintética em alta luminosidade (POORTER et al., 2009), gerando economia de água (LOHBECK et al., 2015), já que menor AFE diminui o custo com transpiração sob alta luminosidade (BRENES-ARGUEDAS et al., 2013). No entanto, nas cotas intermediárias, as AFE foram mais altas que na cota mais elevada, não formando um gradiente compatível com o das altitudes.

Sabe-se que a AFE tem alta plasticidade fenotípica (BARROSO, 2017), podendo refletir diferenças interespecíficas, tanto na eficiência do uso da água quanto na capacidade de competir por nitrogênio (ANGERT et al., 2009), o que torna difícil inferir qual mecanismo estaria atuando para determiná-la (HILLERISLAMBERS et al., 2012), já que as concentrações de N foliar foram maiores na cota mais baixa que na de maior altitude, mas também não formaram um gradiente coerente com as altitudes. AFE e concentrações de N na folha interagem e a disponibilidade de água pode ser um fator estruturador da concentração de N foliar. Altas concentrações de nitrogênio auxiliam na conservação de água em ambientes secos, pois estão associadas a um maior conteúdo de enzimas fotossintéticas, ajudando a manter taxas fotossintéticas comparáveis com espécies de locais com maior disponibilidade de água, devido a concentrações internas reduzidas de CO<sub>2</sub> e, portanto, menor condutância estomática, o que economiza água em uma determinada área foliar e otimiza a fotossíntese em ambientes secos (WRIGHT et al., 2001). Assim, sendo a água menos limitante na cota de maior altitude, justificar-se-iam as menores concentrações de N foliar (NICOTRA et al., 1999).

Ressalta-se que as concentrações de N em folhas e nutrientes nos solos mostraram uma relação distinta do esperado (CUNNINGHAM et al., 1999). Uma explicação para isso seria o fato de que parte do N nas plantas poder ser obtido pela fixação simbiótica do N da atmosfera (WRIGHT et al., 2004), demonstrado por Costa (2017) nas áreas do gradiente avaliado no presente estudo, com menor e maior concentrações de N no solo da cota mais baixa e da cota mais alta, respectivamente.

As concentrações de fósforo foliar foram semelhantes em três das cotas (509, 888 e 1004 m), não seguindo o padrão esperado. Por outro lado, a alta concentração de fósforo na

cota intermediária de 632 m e a baixa concentração na cota de 509 m podem confirmar a maior influência da disponibilidade de fósforo no solo (ORDONEZ et al., 2009) em áreas com baixa disponibilidade de água (CUNNINGHAM et al., 1999). Esse efeito é confirmado pela relação positiva entre a concentração de fósforo nas folhas e a evapotranspiração real, e negativa entre aquela e o excedente hídrico. Independente das relações com altitude, tanto a concentração de N quanto a de P podem ser consideradas altas em relação a outras florestas tropicais (FREITAS et al., 2012), equiparando-se às de vegetações dominadas por Leguminosae/Fabaceae (MOURA et al., 2016), e podem ser uma indicação de terem atingido níveis suficientes para o funcionamento adequado da maquinaria fotossintética.

A ausência de resposta da área foliar, densidade de madeira e proporção de água de saturação no caule às variações abióticas pode ter sido influenciada pela pequena diferença nas altitudes das cotas, a mais alta pouco passando dos 1000 m. Efeitos mais marcantes podem ser encontrados quando as altitudes máximas ultrapassam 1400 m (MALHI et al., 2017), chegando a 3300 m (PESCADOR et al., 2015).

O fato de apenas duas das sete características funcionais (CNF e DM) em duas das áreas (509 e 632 m) responderem ao sinal filogenético indica que as variações nas características funcionais ocorrem mais em função do ambiente e não do grau de parentesco. A convergência das características e a pouca influência da história de vida sugere que as comunidades podem estar sendo montadas por filtragem de habitat, facilitação de polinizadores ou outros fatores (WEIHER et al., 1998). As distâncias existentes entre as áreas de coleta não influenciaram os valores das características funcionais, não tendo havido autocorrelação espacial significativa. Apenas a altura máxima respondeu ao gradiente altitudinal, possivelmente pela variação na disponibilidade de água. As mudanças nos valores da área foliar específica e das concentrações de N e de P também podem estar relacionadas à variação na disponibilidade de água, mas também a outros fatores, como disponibilidade de nutrientes no solo e interações bióticas (CUNNINGHAM et al., 1999; DE BELLO et al., 2013).

Reconhece-se que a questão da disponibilidade de água nas florestas secas precisa ser melhor investigada, havendo uma sugestão de que respostas ecológicas diferentes sejam dadas para diferentes variações abióticas (CASTELLANOS-CASTRO; NEWTON, 2015). A resposta à disponibilidade de água estaria mais relacionada à organização foliar, deciduidade e características de tronco e raiz (POORTER; MARKESTEIJN, 2008). No gradiente estudado, AFE, CNF, CPF e AM demonstraram valores ligados à economia de água, sendo sugestivo de

que estas características funcionais estão envolvidas no processo de montagem da comunidade (SILVA et al., 2017).

#### 4. CONCLUSÃO

Ao examinar os aspectos funcionais da composição da comunidade observou-se que altura, área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliar foram influenciadas pela disponibilidade de água, sendo que os valores de fósforo foliar também foram modificados pelos nutrientes no solo, em locais mais secos. A baixa resposta ao sinal filogenético apoia a perspectiva de que a disponibilidade limitada de recursos levou a uma convergência das características funcionais, que podem ter sido moldadas por fatores abióticos.

Assim, as características funcionais que responderam às variações abióticas deixam clara a importância da água e do solo como filtros limitantes ao sucesso no desenvolvimento, crescimento e estabelecimento, visto que estiveram envolvidos na modificação de características de importância para a fotossíntese e acesso à luz. Isso enfatiza a importância em relatar dados de clima e solo em estudos ecológicos envolvendo características funcionais, bem como análises da estrutura filogenética das comunidades, visto que essas informações podem revelar maior clareza no entendimento das montagens das comunidades. No entanto, o fato de apenas quatro das sete características funcionais sofrerem modificação nos seus valores ao longo do gradiente altitudinal enfatiza a complexidade das interações envolvidas nas respostas das plantas na busca de maior eficiência para seu sucesso frente aos filtros impostos.

#### REFERÊNCIAS

- ACKERLY, R.; ACKERLY, D.; REICH, P. B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 1272–1281, 1999.
- ANGERT, A. L. et al. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States**, v. 106, p. 11641–45, 2009.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco**, v. 5, p. 305–341, 1960.

ANDRADE-LIMA, D. Vegetação. Atlas Nacional do Brasil. (ed.). **Instituto brasileiro de geografia e estatística**, IBGE, Rio de Janeiro, 1966.

AUERBACH, M.; SHMIDA, A. Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel; no evidence for discrete communities. **Journal of Ecology**, v. 81, n. 1, p. 25–33, 1993.

BARROSO, J.G. Estratégias funcionais de plântulas e da regeneração de espécies lenhosas da caatinga do nordeste brasileiro. 2017. 75f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

BLOMBERG, S.P.; GARLAND, T.; IVES, A.R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, p. 717–74, 2003.

BRENES-ARGUEDAS, T.; RODDY, A.B.; KURSAR, A.T. Plant traits in relation to the performance and distribution of woody species in wet and dry tropical forest types in Panama. **Functional Ecology**, v.27, p.392–402, 2013.

CASTELLANOS-CASTRO, C.; NEWTON, A. Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest. **Colombia Forestal**, v.18, n. 1, p. 117–138, 2015.

CAVALCANTI, E.P.; SILVA, V.P.R.; SOUSA, F.A.S. Programa computacional para a estimativa da temperatura do ar para a região Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.10, n.1, p.140–147, 2006.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K.H., FINE, P.V.; KEMBEL S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, p.693–715, 2009.

CHAVE, J. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFS sites, Toulouse, FR, 2005.

COELHO, M.S. et al. Connection between tree functional traits and environmental parameters in an archipelago of montane forests surrounded by rupestrian grasslands. **Flora**, v.xx, p. xx–xx, 2017. doi.org/10.1016/j.flora.2017.04.003.

CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, v. 61, p. 1–12, 1992.

COSTA, T.L. Fixação biológica de nitrogênio em leguminosas arbóreas em diferentes formações vegetais de Pernambuco. 2017. Tese (Doutorado em Botânica), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

CRAWLEY, M.J. *The R Book*. JohnWiley & Sons Ltd, Chichester, England, 2007.

CUNNINGHAM, S. A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOB, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecology**, v.69, n. 4, p. 569–588, 1999.

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, p. 393–402, 2013.

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

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

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2nd edn. Rio de Janeiro, BR, 2006.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA — EMBRAPA. **Manual de métodos de análises de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura e do Abastecimento. 212p, 1997.

FERRAZ, E.M.N.; RODAL, M.J.N.; SAMPAIO, E.V.S.B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, v. 33, n. 1, p. 71–92, 2003.

FERRAZ, E.M.N. et al. Composição florística em trechos de vegetação de caatinga e brejo de altitude na região do Vale o Pajeú, Pernambuco. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 1, p. 7–15, 1998.

FREITAS, J.R.; CIANCIARUSO, M.V.; BATALHA, M.A. Functional diversity, soil features and community functioning: a test in a cerrado site. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n.3, p. 463–470, 2012.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v.85, p. 2630–2637, 2004.

GOTELLI N.J.; ELLISON, A.M. A primer of ecological statistics. Sinauer Associates Inc., Sunderland. UK, 2004

HILLERISLAMBERS et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, p.227–248, 2012.

JARDIM, A.M.R.F. et al. **Análise da precipitação pluviométrica em função da variação hipsométrica no semiárido brasileiro**. In: II Congresso Internacional da Realidade Semiárida e III Simpósio alagoano sobre ecossistemas do Semiárido. Universidade Federal de Alagoas, Delmiro Gouveia, Alagoas, BR, 2014.

KEDDY, P. A. A pragmatic approach to functional ecology. **Functional Ecology**, v.6, p.621–626, 1992.

KER, J.C. et al. **Pedologia: fundamentos**. ed. SBCS, Viçosa, Minas Gerais, p.343, 2012.

KOOYMAN, R.M; WESTOBY, M. Costs of height gain in rainforest saplings: main stem scaling, functional traits and strategy variation across 75 species. **Annals of Botany**, v. 104, p. 987–993, 2009.

KÖRNER, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 569–574, 2007.

LAUSCHER, F. Weltweite typen der höhenabhängigkeit des niederschlags. **Wetter Leben**, v. 28, p. 80–90, 1976.

LEGENDRE, P.; FORTIN, M.J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetation**, v. 80, p.107–138, 1989.

LOHBECK, M. et al. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, 2015, doi.org/10.1371/journal.pone.0123741.

MALHI, Y. et al. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. **New Phytologist**, p. 1–14, 2017.

- MCCUNE, B.; MEFFORD, M.J. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, 2011.
- MOURA, P.M. et al. Carbon and nutrient fluxes through litterfall at four succession stages of Caatinga dry forest in Northeastern Brazil. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 105, p.25–38, 2016.
- NICOTRA, A.B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, p. 1908–1926, 1999.
- O'NEAL, M.E.; LANDIS, D.A.; ISAACS, R. An inexpensive, accurate method for measuring leaf area and defoliation through digital image analysis. **Jornal of Economic Entomology**, v. 95, p.1190–1194, 2002.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. et al. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in South-eastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 58, p. 39–158, 2001.
- ORDOÑEZ, J.C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v.18, p. 137–149, 2009.
- PEREIRA, A.R.; ANGELOCCI, L.R.; SENTELHAS, P.C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. Porto Alegre: Guaíba Agropecuária, 2002.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167–234, 2013.
- PESCADOR, D.S. et al. Plant trait variation along an altitudinal gradient in mediterranean high mountain grasslands: Controlling the species turnover effect. **PLoS ONE**, v. 10, n.3, 2015, doi.org/10.1371/journal.pone.0118876.
- PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. A. Cuantificación de la diversidad funcional. In: CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO (Eds.) Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. 1. ed. Turrialba, CR: CATIE. 2011, p. 33–44.
- POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, v. 89, p. 1908–1920, 2008.
- POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytology**, v. 182, p. 565–588, 2009.
- RECH, J.R.; REEVES, R.W.; HENDRICKS, D.M. The influence of slope aspect on soil weathering processes in the Springerville volcanic field, Arizona. **Catena**, v. 43, p. 49–62, 2001.
- REICH, P.; OLEKSYN, J. B. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 30, p. 11001–11006, 2004.
- SILVA, M.A.M. et al. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Revista Brasileira de Botânica**, v.5, p.1–10, 2017.
- SLIK, J.W.F. et al. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests, **Global Ecology and Biogeography**, v.19, p. 50–60, 2010.

SOUZA, M.J.N. et al. Redimensionamento da região semiárida do Nordeste do Brasil. In: Conferência Nacional e Seminário Latino-Americano da Desertificação. Fundação Esquel do Brasil, Fortaleza, p. 1–25, 1994.

SOUZA, R.V.C.C. Caracterização de solos em uma topoclimosequência no maciço de Triunfo - Sertão de Pernambuco, 2009. 79f. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) - Universidade Federal Rural de Pernambuco.

SPASOJEVIC, M. J.; SUDING, K. N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 652–661, 2012.

TANNER, E.V.J.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. **Ecology**, v.79, n.1, p. 10–22, 1998.

THORNTHWAITE, C.W.; MATHER, J.R. The water balance. Centerton, NJ: Drexel Institute of Technology - **Laboratory of Climatology, Publications in Climatology**, v. 8, n. 1, 1955, 104p.

TRUGILHO, P.F. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v. 20, p. 307–319, 1990.

WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; KEMBEL, S.W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, p. 2098–2100, 2008.

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

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M. Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats. **Functional Ecology**, v. 15, p. 423–434, 2001.

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



## **CAPÍTULO 2**

### **DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FUNCIONAL AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NO SEMIÁRIDO TROPICAL**

## RESUMO

Qualificar os fatores e inferir sobre os processos que moldam a distribuição espacial e a composição das comunidades permanece um desafio para ecólogos de comunidade. Com isso testou-se as hipóteses: 1) A diversidade taxonômica aumenta em resposta às variações na disponibilidade de água que ocorre ao longo do gradiente altitudinal. 2) A diversidade funcional aumenta em resposta às variações na disponibilidade de água que ocorrem ao longo do gradiente altitudinal. Esse estudo foi realizado em uma floresta tropical sazonalmente seca, Pernambuco, Brasil. Amostrou-se as plantas lenhosas em quatro cotas altitudinais (509, 632, 888 e 1004 m). Estimou-se as características funcionais área foliar, área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliar, densidade da madeira, quantidade de água saturada do caule e altura máxima. Para verificar se houve mudança na diversidade taxonômica ao longo do gradiente altitudinal analisou-se a diversidade alfa, através da série de Hill, a similaridade entre as áreas foi analisada por meio de um escalonamento multidimensional não-métrico, seguida de uma ANOVA de permutação não paramétrica. Foi realizada uma análise das médias de similaridade para determinar a diferença entre todos os pares de áreas e a contribuição isolada de cada espécie para a dissimilaridade média entre as áreas. A diversidade beta taxonômica foi avaliada utilizando o índice de dissimilaridade de Jaccard (presença/ausência) e Bray Curtis (abundância), e essa diversidade beta foi particionada nos seus componentes de substituição de espécies e aninhamento. A diversidade funcional foi avaliada com base nos índices de riqueza e dispersão funcional. Avaliou-se o efeito das variáveis abióticas sobre diversidade funcional através dos Modelos Lineares Mistos Generalizados. Testou-se as diferenças nos índices funcionais utilizando testes de médias. Aplicou-se modelos nulos para testar a filtragem de habitat em cada área. Para verificar a correlação entre a diversidade taxonômica e funcional aplicou-se a correlação de *Sperman*. A área de 1004 m se individualiza das demais pela maior diversidade e equabilidade, havendo formação de quatro grupos vegetacionais distintos, a composição e a abundância de espécies influenciaram a diversidade beta taxonômica, sendo o componente de substituição mais representativo que o aninhamento. A riqueza funcional foi maior na área de 1004 m, sendo alterada pelos fatores abióticos, e mostrando correlação com a riqueza taxonômica, o que indica que esse componente funcional foi afetado pela diversidade taxonômica. A dispersão funcional não mudou e não mostrou relação com as variáveis abióticas, indicando similaridade funcional entre as áreas. Houve convergência das características na área de 632 m e divergência em 1004 m, indicando que processos abióticos possuem maior importância na montagem de comunidades em áreas com menor disponibilidade hídrica, e que processos bióticos passam a ser mais importantes quando os fatores abióticos se tornam menos limitantes. Esses resultados indicam que os processos que atuam promovendo a coexistência das espécies podem não ser os mesmos que causam a diferenciação funcional.

**Palavras-chave:** montagem de comunidades; filtragem de hábitat; diversidade taxonômica; diversidade funcional

## ABSTRACT

Qualifying factors and inferring about the processes that shape the spatial distribution and composition of communities remains a challenge for community ecologists. Thus we tested the hypotheses: 1) Taxonomic diversity increases in response to variations in water availability along the altitudinal gradient. 2) Functional diversity increases in response to variations in water availability along the altitudinal gradient. This study was carried out in a seasonally dry tropical forest, Pernambuco, Brazil. We sampled the woody plants in four altitudinal heights (509, 632, 888 and 1004 m). We estimated the functional characteristics of leaf area, specific leaf area, leaf concentration nitrogen and phosphorus, wood density, amount of saturated stem water and maximum height. To verify if there was a change in the taxonomic diversity along the altitudinal gradient we analyzed the alpha diversity through the Hill series, the similarity between the areas was analyzed through a non-metric multidimensional scaling, followed by a non-parametric permutation ANOVA. An analysis of similarity averages was performed to determine the difference between all pairs of areas and the isolated contribution of each species to the mean dissimilarity between the areas. The taxonomic beta diversity was evaluated using the Jaccard dissimilarity index (presence / absence) and Bray Curtis (abundance), and this beta diversity was partitioned into its species substitution and nesting components. Functional diversity was assessed on the basis of wealth index and functional dispersion. We evaluated the effect of abiotic variables on functional diversity through Generalized Mixed Linear Models. We evaluated differences in functional indexes using means tests. We used null models to test the habitat filtering in each area. We applied a Spearman correlation to verify the correlation between taxonomic and functional diversity. The area of 1004 is individualized from the others by greater diversity and equability, with formation of four distinct vegetation groups, the composition and the abundance of species influenced the beta taxonomic diversity, being the substitution component more representative than the nesting. The functional richness was greater in the area of 1004 m, being altered by the abiotic factors, and showing correlation with the taxonomic richness, which indicates that this functional component was affected by the taxonomic diversity. The functional dispersion did not change and showed no relation with the abiotic variables, indicating functional similarity between the areas. There was a convergence of characteristics in the area of 632 m and divergence in 1004 m, indicating that abiotic processes are more important in the assembly of communities in areas with less water availability and that biotic processes become more important when abiotic factors become less limiting. These results indicate that the processes that act to promote the coexistence of species may not be the same as those that cause functional differentiation.

**Keywords:** community assembly; habitat filtering; taxonomic diversity; functional diversity

## 1. INTRODUÇÃO

Qualificar os fatores condicionantes e inferir sobre os processos que moldam a distribuição espacial e a composição das comunidades permanece um desafio para ecólogos de comunidade (MUDRÁK et al., 2015; CHU; LEE, 2017). Florestas tropicais possuem alta diversidade dentro das comunidades (diversidade alfa), bem como uma elevada modificação de espécies entre as comunidades (diversidade beta), quando comparadas com florestas temperadas (GENTRY, 1988; CONDIT et al., 2002). Muitos estudos foram realizados para entender os padrões e processos que geram a diversidade observada, mas, a maioria se concentrou na diversidade taxonômica, principalmente na riqueza das espécies, tratando as espécies como evolutivamente independentes e ecologicamente equivalentes e, portanto, obscurecendo as informações relativas às histórias evolutivas ou as características funcionais (SWENSON et al., 2012; SWENSON, 2011).

A diversidade funcional retrata a importância da diversidade de funções que as espécies exercem, levando também em consideração os efeitos que a extinção ou introdução de novas espécies possam causar nos processos e serviços ecossistêmicos (DÍAZ et al., 2007). Assim, diferentes autores têm observado que analisar os diversos componentes da diversidade (taxonômico, funcional e filogenético) é mais eficiente do que a substituição de uma medida por outra (CHAVE et al., 2007; LOSOS, 2008) ajudando a esclarecer os processos que podem afetar a montagem das comunidades (PAVOINE; BONSAI, 2011).

Dois teorias propõem explicações para entender os padrões de distribuição e composição das espécies: a neutra, com os processos estocásticos e a teoria de nicho, com os processos determinísticos (HUBBELL, 2001; WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009; MAYFIELD; LEVINE, 2010). A teoria neutra afirma que processos estocásticos, como limitação de dispersão e extinção local são os principais responsáveis pela estruturação das comunidades (MAYFIELD; LEVINE, 2010; EISERHARDT et al., 2013). Já a hipótese determinística prevê que, em escalas locais, filtros abióticos e bióticos são fundamentais para a montagem das comunidades (MAYFIELD; LEVINE, 2010) e exercem forte influência em ambientes com condições abióticas severas (CHASE; MYERS, 2011).

A hipótese determinística afirma que filtros históricos, bióticos e abióticos podem limitar a coexistência das espécies (GOTZEMBERG et al., 2012). A hipótese de filtragem abiótica supõe que a distribuição dos organismos é limitada por suas capacidades de ajustes fisiológicos (JANZEN, 1967; NAVAS, 2003). Percebe-se que os gradientes altitudinais podem ser usados como modelos para estudo de filtragem abiótica, pois representam uma complexa

combinação de fatores abióticos, em função de alterações físicas diretas, como na temperatura, e indiretas, como no vento, na umidade (RAHBK, 1995; KÖRNER, 2007) e na disponibilidade de água (CORNELL; LAWTON, 1992). Estas alterações possibilitam estabelecer relações entre variáveis abióticas e as distribuições de abundância das espécies (AUERBACH; SHMIDA, 1993), tornando-as apropriadas para testar processos que atuam na montagem das comunidades.

É esperado que filtros abióticos também limitem a composição das espécies a uma dada gama de características funcionais, o pool de características (DÍAZ; CABIDO, 2001), podendo alterar a diversidade funcional em relação à diversidade de espécies (GRIME, 2001; HOOPER et al., 2005). Swenson et al. (2010) afirmaram que ao comparar as comunidades ao longo de gradientes abióticos, seria esperado que houvesse uma relação positiva entre a diversidade taxonômica e a funcional. No entanto, essa expectativa permanece contraditória e tem sido foco de muitas investigações (DE BELLO et al., 2006; HERNANDEZ-CALDERON et al., 2014; ZHANG et al., 2014; PESCADOR et al., 2015).

Sabe-se que a diversidade taxonômica tende a apresentar um padrão unimodal de distribuição, com picos de diversidade no meio dos gradientes altitudinais (AUSTRHEIM 2002; SWENSON et al., 2010). Acredita-se que esse padrão seja uma resposta a maior disponibilidade de água em altitudes intermediárias (1000 a 1500 m) (LAUSCHER, 1976) e temperaturas mais baixas (KÖRNER, 2007). Os autores relatam que a diversidade funcional tende a diminuir em situações nas quais a filtragem abiótica é um processo importante na montagem das comunidades, levando a uma convergência de características, pois haveria a seleção de espécies com tolerâncias ecológicas similares (WEIHER; KEDDY, 1995, VILLÉGER et al., 2013). Neste sentido, uma abordagem de modelo nulo ajuda a inferir quais processos atuam na montagem das comunidades (VILLÉGER et al., 2013), uma vez que, se os valores obtidos pelas métricas de diversidade funcional tendem a ser distribuídos de acordo com os modelos nulos, revelaria a atuação de processos estocásticos e, se a distribuição das características seguir um padrão não aleatório, acredita-se que a estruturação está ocorrendo por processos determinísticos (MASON et al., 2007; PETCHY et al., 2007).

No semiárido brasileiro as montanhas possuem picos com alturas medianas, que pouco ultrapassam 1000 m, nas quais a aridez, encontrada nas regiões mais baixas, é menos acentuada, e os fatores abióticos são caracterizados por um aumento na precipitação e diminuição da temperatura (SOUZA et al., 1994; PESSOA et al., 2017, submetido). Com isso, admite-se que ao longo de gradientes altitudinais os fatores abióticos mudam (CORNELL;

LAWTON, 1992; KÖRNER, 2007; PESSOA et al., 2017, submetido), com maior disponibilidade de água nas maiores altitudes (PESSOA et al., 2017, submetido), essa modificação influencia a distribuição das plantas lenhosas e a diversidade funcional das comunidades (SWENSON et al., 2010; VILLÉGER et al., 2013). Assim, este trabalho teve como objetivo avaliar a diversidade taxonômica e funcional frente a modificação nos fatores abióticos ao longo de um gradiente de disponibilidade hídrica. Especificamente testaram-se as seguintes hipóteses: 1) As diversidades taxonômica e funcional aumentam em resposta às variações na disponibilidade de água que ocorre ao longo do gradiente altitudinal. Assim, haverá menor diversidade taxonômica e funcional na área de menor altitude, e esse valor aumentará progressivamente seguindo a elevação da altitude. 2) Haverá diminuição da convergência e aumento da divergência ao longo do gradiente altitudinal.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Descrição do sítio de pesquisa**

O estudo foi realizado ao longo de um gradiente altitudinal que variou de 509 a 1004 m de altitude, no vale do Pajeú, em Pernambuco, Brasil, no domínio das florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS). Na área de 509 m (S 07° 53.844' W 038°18.244') as temperatura e precipitação médias são de 24,5 °C e 756,7 mm, em 632 m (S 07° 56.269' W 038° 18.226') 23,3 °C e 954 mm, em 888 m (S 07° 51.765' W 038° 10.498') 21,6 °C e 1141 mm e em 1004 m (S 07° 51.878' W 038° 07.874') 20,5 °C e 1237,6 mm (PESSOA et al., 2017, submetido, Tabela 1). Com uma vegetação caducifólia, espinhosa e xerófila, nas duas áreas de menor altitude e as florestas de altitude, com uma vegetação perenifólia ou subperenifólia nas duas áreas mais altas (ANDRADE-LIMA, 1960).

Em relação ao solo as áreas de 632 m e 1004 m apresentam maior quantidade de nutrientes que as outras duas, com densidades do solo e de suas partículas maiores na área mais baixa que na mais alta, não houve diferenças significativas quanto às proporções das frações granulométricas (PESSOA et al., 2017, submetido, Tabela 2 e 3).

### **2.2 Coleta e tratamento dos dados**

Foram montadas cinco parcelas de 20 × 20 m, contíguas no sentido leste-oeste, em cada local. Em cada parcela, todos os indivíduos vivos com diâmetro do caule no nível do

peito (DAP, 1,30 m do solo)  $\geq$  a 5 cm foram identificados, marcados e tiveram seus diâmetros e alturas mensuradas.

O material botânico testemunho foi herborizado seguindo as técnicas usuais e identificado por comparação com material dos Herbários do Semiárido do Brasil (HESBRA) da Unidade Acadêmica de Serra Talhada da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), e Sérgio Tavares (HST) da sede da UFRPE, e por envio a especialistas, quando necessário. Utilizou-se o sistema de classificação APG III.

Em cada área foram determinadas características funcionais de plantas de todas as espécies. Para análise de área foliar específica (AFE), coletaram-se folhas de, no máximo, cinco indivíduos por espécie, e dez folhas por indivíduo; quando não havia pelo menos cinco indivíduos por espécie, coletaram-se 10 folhas do número de indivíduos encontrados na cota. As coletas seguiram a recomendação de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para a mensuração da área foliar (AF), as folhas foram digitalizadas com um scanner de mesa e suas dimensões determinadas pelo programa de computador "Image-Tool" (O'NEAL et al., 2002). Depois de secas, as folhas foram pesadas e trituradas. A AFE foi calculada dividindo-se a área da folha pelo peso seco.

A coleta do material para análise do conteúdo de nitrogênio e fósforo foliar foi realizada seguindo o mesmo protocolo da coleta de folhas para determinação de área foliar e área foliar específica conforme orientações já descritas acima (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Depois de secas, as folhas foram trituradas até obter um pó fino. Em seguida, a determinação da concentração de nitrogênio foi realizada através da solubilização sulfúrica seguida do método micro Kjeldahl no analisador elementar. Os valores de fósforo foram obtidos por espectrometria com amarelo de vanadato (EMBRAPA, 1997). As análises foram realizadas no Laboratório de Solo e Tecidos Vegetais da Embrapa Semiárido.

As alturas máximas (AM) das espécies em cada local foram medidas com telêmetro a laser JCS-602 1000. Devido ao baixo número de espécies com abundância acima de 25 indivíduos, foi considerada como altura máxima representativa da espécie a altura do indivíduo mais alto (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013, adaptado).

Para obtenção da densidade da madeira (razão entre peso seco de uma secção do caule pelo seu volume ainda fresco) foi coletada uma amostra do tronco de três indivíduos de cada espécie, no máximo, ou de todos os indivíduos quando havia menos de três na área, com auxílio de um trado de incremento de Pressler. A seleção das espécies seguiu o mesmo critério das características foliares e a amostra foi coletada a 1,30 m de altura. As amostras

foram levadas ao laboratório, onde foram imersas em recipiente com água por cinco dias, para reidratar e atingir o ponto de saturação necessário à medição (CHAVE, 2005). Posteriormente, cada peça foi retirada do recipiente e posta para escorrer o excesso de água por 5-10 minutos, em seguida foi pesada para obtenção do peso úmido, e depois foi mergulhada em outro recipiente com água para determinação do volume, baseado no deslocamento do líquido provocado pela imersão da peça. Após esta fase, cada amostra foi seca em estufa à 103 °C até atingir peso constante (TRUGILHO et al., 1990). Obtendo-se o peso seco, subtraiu-se o peso da madeira encharcada pelo peso da madeira seca e obteve-se a capacidade de saturação por água, e a densidade de madeira foi obtida dividindo-se o peso seco pelo volume de água (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

### **2.3 Análise de dados**

A diversidade alfa taxonômica, através da série de Hill, foi analisada para verificar se houve mudança desse componente da diversidade ao longo do gradiente altitudinal. Esta métrica inclui as três principais medidas de diversidade taxonômica: riqueza, diversidade (Shannon corrigido) e dominância (Simpson) (CHAO et al., 2014). Na qual existe um contínuo de possíveis medidas de diversidade que diferem apenas em sua sensibilidade à presença de espécies raras como uma função do parâmetro  $q$ . De forma que aumentando  $q$ , a função de Hill torna-se menos sensível às espécies mais raras (RICOTTA; AVENA, 2003).

A similaridade entre as áreas foi analisada por meio de um escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS), utilizando uma matriz de abundância (Bray-Curtis) com 999 permutações. Em seguida foi realizada uma ANOVA de permutação não paramétrica (PERMANOVA), que informa a porcentagem de similaridade e se as dispersões diferem entre as áreas. Foi ainda realizada uma análise das médias de similaridade (SIMPER), análise de carácter exploratório que determina a diferença entre todos os pares de áreas e a contribuição isolada de cada espécie para a dissimilaridade média entre as áreas (XIONG et al., 2016).

A diversidade beta taxonômica foi avaliada com base na composição e abundância de espécies, utilizando o índice de dissimilaridade de Jaccard (presença/ausência) e Bray Curtis (abundância), conforme indicado por Baselga (2012). Para analisar a partição aditiva da diversidade beta, que mostra os padrões de incremento ou deleção da riqueza de espécies ao longo dos gradientes avaliados, o índice de diversidade beta foi particionado nos componentes de substituição de espécies, que representa a mudança na composição de espécies, e



aninhamento, que trata da dissimilaridade formada a partir da perda e/ou ganho de espécies (BASELGA, 2010).

A diversidade funcional foi avaliada com base no cálculo de índices que buscam sintetizar em um valor a informação da variação funcional presente na comunidade (VILLÉGER et al., 2008). Assim, calcularam-se os índices riqueza e dispersão funcional. A riqueza funcional informa sobre o volume de espaço preenchido pelas espécies na comunidade, sendo influenciado pela riqueza de espécies sem considerar a abundância (VILLÉGER et al., 2008). Já a dispersão considera a abundância, quantificando a distância média das espécies para o centróide em um espaço multidimensional, com valores próximos de zero indicando baixa diversidade funcional não existindo limite superior (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010; PLA et al., 2012), e fornece informações sobre a importância das interações bióticas para a estruturação das comunidades (VIOLLE et al., 2014). Portanto, riqueza e dispersão funcional são índices complementares que avaliam diferentes facetas da diversidade funcional, uma vez que riqueza considera o espaço funcional preenchido pelas espécies e a dispersão avalia a distribuição dos valores das características de todas as espécies ponderadas pelas abundâncias (MASON et al., 2013).

Para inferir se houve mudanças na riqueza e dispersão funcional ao longo do gradiente altitudinal, foram aplicados testes de médias. A normalidade dos dados foi testada pelo teste Shapiro-Wilk. Dados com distribuição normal foram submetidos à análise de variância (ANOVA) de um critério e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Dados sem distribuição normal foram submetidos ao teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, determinando-se diferenças pelo teste de Student-Newman-Keuls.

Para analisar o efeito das variáveis abióticas sobre os índices de riqueza e dispersão funcional foram construídos Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMMs), assumindo erros normalmente distribuídos (CRAWLEY, 2007). Riqueza e dispersão funcional foram utilizadas como variáveis resposta (efeitos aleatórios), e as características climáticas e de solo foram utilizadas como variáveis explicativas (efeitos fixos). Considerando que as parcelas de cada área eram vizinhas, espera-se certo nível de dependência entre todos os indivíduos no local, portanto, utilizaram-se as parcelas como efeito de intercepção. Como resultado dessa análise obteve-se o modelo mínimo explicativo, retirando as variáveis de efeito fixo uma a uma, seguido de análise de desvio (CRAWLEY, 2007). Também foi aplicado um modelo nulo com 1000 randomizações para verificar se o modelo mínimo explicativo para cada índice era mais significativo que um modelo aleatório, que não considera as variáveis explicativas.

Utilizaram-se a riqueza e a dispersão funcional para verificar a ocorrência de convergência e divergência funcional (SFAIR et al., 2016) conduzida pelas alterações abióticas que ocorrem ao longo do gradiente altitudinal (PESSOA et al., 2017, submetido). Esses índices foram comparados com modelos nulos em que uma matriz comunitária de cada área (espécies em colunas e áreas em linhas) foi randomizada 1000 vezes. Os valores encontrados para os índices da comunidade real foram comparados às matrizes aleatórias (SPASOJEVIC; SUDING, 2012). Valores calculados das comunidades reais que caíam dentro do intervalo de confiança dos modelos nulos foram considerados equivalentes ao modelo nulo, valores acima foram considerados como indicativos de divergência funcional, enquanto abaixo, convergência (VILLÉGER et al., 2013). Os totais marginais eram sempre os mesmos que os da matriz original para evitar ausência de qualquer espécie na comunidade, padrão adotado para todos os índices (SFAIR et al., 2016).

Para verificar se existia correlação entre os índices taxonômicos e funcionais foi aplicada uma correlação de *Sperman* (ZHANG et al., 2014).

Os testes de normalidade e as análises das variâncias foram realizados utilizando o programa SPSS (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.). As demais foram realizadas com auxílio dos Pacotes *nortest*, *vegan*, *fóssil*, *vegetarian*, *ggplot2*, *reshape*, *BiodiversityR*, *FD* e *lme4* do Ambiente R versão 3.3.1 (Revell 2012; R Development Core Team 2013, R Core Team, 2016).

### **3. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

#### **3.1 Diversidade taxonômica**

Na área de 509 m ocorreram 163 indivíduos distribuídos em 26 espécies; na de 632 m 252 indivíduos em 25 espécies; na de 888 m 259 indivíduos em 34 espécies; e em 1004 m 170 indivíduos em 34 espécies (Tabela 1). As três espécies mais abundantes na área de 509 m representaram aproximadamente 52% dos indivíduos, 58% em 632 m, 42% em 888 m e 27% em 1004 m (Tabela 1). A maior equabilidade ocorreu em 1004 m, onde a espécie mais abundante (*Ruprechtia laxiflora*) teve 16 indivíduos, e muitas espécies com apenas um indivíduo. Nas demais áreas foi possível notar uma maior dominância de poucas espécies, sendo que na área de 888 m a espécie mais abundante representou sozinha mais de 28%.

**Tabela 1.** Relação das famílias e espécies lenhosas por área ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

| Famílias/Espécies   | Área (m)               |     |     |      |
|---|------------------------|-----|-----|------|
|   | 509                    | 632 | 888 | 1004 |
| ANACARDIACEAE (34)  | Abundância por espécie |     |     |      |
| <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão                       | 4                      | 22  | 3   | 0    |
| <i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.                        | 2                      | 2   | 0   | 0    |
| <i>Spondias tuberosa</i> Arruda                             | 0                      | 1   | 0   | 0    |
| ANNONACEAE (13)   |                        |     |     |      |
| <i>Annona leptopetala</i> (R.E. Fr.) H. Rainer              | 3                      | 0   | 10  | 0    |
| APOCYNACEAE (19)  |                        |     |     |      |
| <i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F. Blake ex Pittier     | 1                      | 0   | 0   | 0    |
| <i>Aspidosperma parvifolium</i> A. DC.                      | 0                      | 0   | 1   | 12   |
| <i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.                        | 4                      | 0   | 1   | 0    |
| ARALIACEAE (1)  |                        |     |     |      |
| <i>Aralia warmingiana</i> (Marchal) J. Wen                  | 0                      | 0   | 0   | 1    |
| BIGNONIACEAE (7)  |                        |     |     |      |
| <i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos     | 0                      | 5   | 2   | 0    |
| BORAGINACEAE (5)  |                        |     |     |      |
| <i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.           | 0                      | 4   | 1   | 0    |
| BURSERACEAE (6)   |                        |     |     |      |
| <i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J. B. Gillett        | 4                      | 2   | 0   | 0    |
| CAPPARACEAE (31)  |                        |     |     |      |
| <i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J. Presl                    | 2                      | 12  | 9   | 5    |
| <i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis | 0                      | 3   | 0   | 0    |
| CELASTRACEAE (6)  |                        |     |     |      |
| <i>Maytenus distichophylla</i> Mart. ex Reissek             | 0                      | 0   | 0   | 1    |
| <i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.                           | 0                      | 0   | 0   | 5    |
| COMBRETACEAE (7)  |                        |     |     |      |
| <i>Combretum pisonioides</i> Taub.                          | 7                      | 0   | 0   | 0    |
| CLUSIACEAE (1)  |                        |     |     |      |
| <i>Rheedia</i> sp.  | 0                      | 0   | 0   | 1    |
| ERYTHROXYLACEAE (17)  |                        |     |     |      |
| <i>Erythroxylum caatingae</i> Plowman                       | 0                      | 2   | 0   | 0    |
| <i>Erythroxylum citrifolium</i> A. St.-Hil.                 | 0                      | 0   | 1   | 0    |
| <i>Erythroxylum subrotundum</i> A. St.-Hil.                 | 0                      | 0   | 12  | 2    |
| EUPHORBIACEAE (213)   |                        |     |     |      |
| <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                          | 41                     | 35  | 14  | 0    |
| <i>Croton rhamnifolioides</i> Pax & K.Hoffm.                | 5                      | 3   | 1   | 0    |
| <i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.                    | 4                      | 9   | 0   | 0    |
| <i>Manihot dichotoma</i> Ule                                | 25                     | 0   | 0   | 0    |
| <i>Manihot epruinosa</i> Pax & K. Hoffm.                    | 0                      | 9   | 0   | 0    |
| <i>Sapium argutum</i> (Müll. Arg.) Huber                    | 0                      | 0   | 16  | 0    |
| <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong                       | 3                      | 44  | 0   | 0    |
| <i>Sebastiania macrocarpa</i> Mull. Arg.                    | 4                      | 0   | 0   | 0    |
| FABACEAE (230)  |                        |     |     |      |
| <i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm.                | 1                      | 0   | 0   | 0    |
| <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan               | 9                      | 0   | 9   | 0    |

|  |    |    |    |    |
|--|----|----|----|----|
| <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.                                | 10 | 67 | 74 | 0  |
| <i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose                      | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Dahlstedtia araripensis</i> (Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo      | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Hymenaea courbaril</i> L.   | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Luetzelburgia auriculata</i> (Allemão) Ducke                          | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Machaerium</i> sp.  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.                                     | 0  | 4  | 0  | 0  |
| <i>Mimosa tenuiflora</i> Benth.  | 3  | 0  | 0  | 0  |
| <i>Myrocarpus fastigiatus</i> Allemão                                    | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Parapiptadenia zehntneri</i> (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima            | 1  | 3  | 5  | 2  |
| <i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke                              | 1  | 2  | 0  | 0  |
| <i>Platymiscium floribundum</i> Vogel                                    | 0  | 0  | 0  | 4  |
| <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz                      | 19 | 0  | 0  | 0  |
| <i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton                                | 0  | 0  | 8  | 0  |
| <i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby           | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <b>LAURACEAE (4)</b>   |    |    |    |    |
| <i>Ocotea duckei</i> Vattimo-Gil   | 0  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Ocotea</i> sp.  | 0  | 0  | 0  | 2  |
| <b>LAMIACEAE (1)</b>   |    |    |    |    |
| <i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke                             | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <b>MALPIGHIACEAE (5)</b>   |    |    |    |    |
| <i>Ptilochaeta bahiensis</i> Turcz.                                      | 0  | 3  | 2  | 0  |
| <b>MALVACEAE (38)</b>  |    |    |    |    |
| <i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.                                | 0  | 0  | 20 | 4  |
| <i>Helicteres baruensis</i> Jacq.  | 0  | 0  | 1  | 0  |
| <i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns | 5  | 0  | 8  | 0  |
| <b>MELIACEAE (9)</b>   |    |    |    |    |
| <i>Cedrela odorata</i> L.  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C. DC.                              | 0  | 0  | 2  | 6  |
| <b>MYRTACEAE (61)</b>  |    |    |    |    |
| <i>Eugenia punicifolia</i> (Kunth) DC.                                   | 0  | 7  | 0  | 0  |
| <i>Eugenia stictopetala</i> DC.  | 0  | 0  | 7  | 10 |
| <i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.                                      | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.  | 0  | 0  | 0  | 6  |
| <i>Myrciaria cauliflora</i> (Mart.) O. Berg                              | 0  | 0  | 0  | 4  |
| <i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman                                | 0  | 0  | 0  | 2  |
| <i>Campomanesia</i> sp.  | 0  | 0  | 0  | 4  |
| Myrtaceae sp. 1  | 0  | 0  | 5  | 0  |
| Myrtaceae sp. 2  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| Myrtaceae sp. 3  | 0  | 0  | 0  | 15 |
| <b>NYCTAGINACEAE (8)</b>   |    |    |    |    |
| <i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell                                     | 0  | 4  | 0  | 0  |
| <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz                                    | 0  | 0  | 0  | 4  |
| <b>OPILIACEAE (3)</b>  |    |    |    |    |
| <i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook. f.                 | 0  | 0  | 0  | 3  |

|   |     |     |     |     |
|---|-----|-----|-----|-----|
| <b>POLYGONACEAE (19)</b>  |     |     |     |     |
| <i>Coccoloba mollis</i> Casar.  | 0   | 0   | 0   | 2   |
| <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.  | 0   | 0   | 1   | 16  |
| <b>RHAMNACEAE (5)</b>   |     |     |     |     |
| <i>Rhamnidium molle</i> Reissek   | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.  | 2   | 1   | 1   | 0   |
| <b>RUBIACEAE (22)</b>   |     |     |     |     |
| <i>Guettarda angelica</i> Mart. ex Müll. Arg.                                   | 0   | 1   | 0   | 0   |
| <i>Guettarda sericea</i> Müll. Arg.   | 0   | 0   | 1   | 0   |
| <i>Randia armata</i> (Sw.) DC.  | 0   | 0   | 7   | 13  |
| <b>RUTACEAE (14)</b>  |     |     |     |     |
| <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.  | 0   | 0   | 14  | 0   |
| <b>SCHOEPFIACEAE (8)</b>  |     |     |     |     |
| <i>Schoepfia brasiliensis</i> A. DC.  | 0   | 0   | 0   | 8   |
| <b>SALICACEAE (13)</b>  |     |     |     |     |
| <i>Casearia luetzelbergii</i> Sleumer   | 0   | 0   | 7   | 0   |
| <i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L.   | 0   | 6   | 0   | 0   |
| <b>SAPINDACEAE (42)</b>   |     |     |     |     |
| <i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl. | 0   | 0   | 0   | 15  |
| <i>Allophylus quercifolius</i> Radlk.   | 0   | 1   | 12  | 0   |
| <i>Cupania revoluta</i> Radlk.  | 0   | 0   | 0   | 1   |
| <i>Talisia esculenta</i> (A. St.-Hil.) Radlk                                    | 0   | 0   | 0   | 13  |
| <b>SIMAROUBACEAE (2)</b>  |     |     |     |     |
| <i>Picrasma crenata</i> Engl.   | 0   | 0   | 0   | 2   |
| Total de indivíduos   | 163 | 252 | 259 | 170 |
| Total de espécies   | 26  | 25  | 34  | 34  |

Os valores da série de Hill para as quatro áreas indicam que na maior altitude houve maior índice de diversidade de Shannon corrigido ( $q=1$ ) e dominância de Simpson ( $q=2$ ), mesmo apresentando a mesma riqueza da área de 888 m (Tabela 2 e Figura 1).

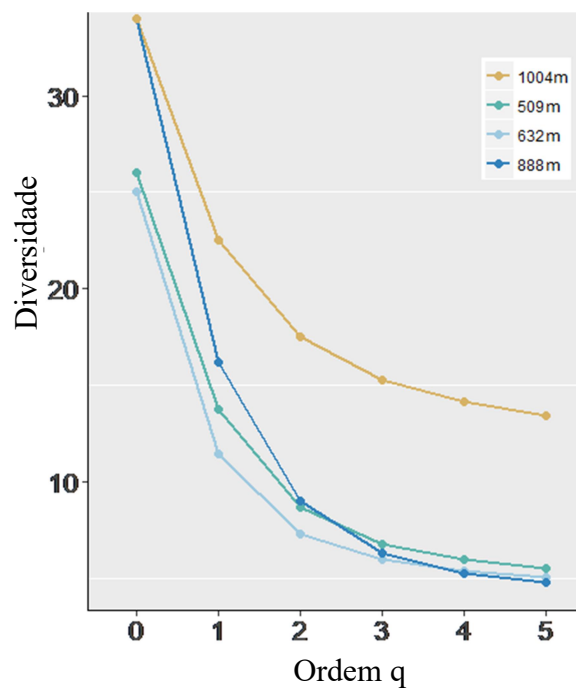
A análise de nMDS sugeriu a formação de quatro grupos distintos (Figura 2). O valor de stress de 0,09 aponta que a ordenação é adequada para interpretação dos dados. A análise de PERMANOVA ( $R^2 = 0,61$ ,  $F = 8,2$ ,  $p < 0,001$ ) revelou que existe diferença significativa entre os grupos quanto à distância com relação ao centroide, ou seja, 61% da distância encontrada entre as áreas devem-se às diferenças na abundância e composição de espécies.

**Tabela 2.** Valores da série de Hill ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

| <b>Métrica</b>           | <b>509 m</b> | <b>632 m</b> | <b>888 m</b> | <b>1004 m</b> |
|--------------------------|--------------|--------------|--------------|---------------|
| Número de Hill ( $q=0$ ) | 26           | 25           | 34           | 34            |
| Número de Hill ( $q=1$ ) | 13.76        | 11.41        | 16.20        | 23.54         |
| Número de Hill ( $q=2$ ) | 8.64         | 7.28         | 8.97         | 18.26         |

A análise de SIMPER confirmou que a diferença entre as áreas deve-se a abundância (Tabela 3). Observa-se que *Bauhinia cheilantha*, por exemplo, foi a espécie que mais promoveu diferenciação entre as áreas (509 x 632 m, 509 x 888 m, 632 x 1004 m e 888 x 1004 m), não ocorrendo em 1004 m, tendo alta abundância em 888 (74 indivíduos) e 632 m, e baixa (67 indivíduos) em 509 m. *Croton blanchetianus* foi a segunda espécie que mais aumentou a distância entre as áreas, respondendo por 12,21% da diferença entre as áreas 509 e 1004 m, sendo ausente em 1004 m. *Sapium glandulosum* é a terceira espécie mais representativa, gerando 12,84% de distância entre 632 m e 888 m, estando ausente em 888 m.

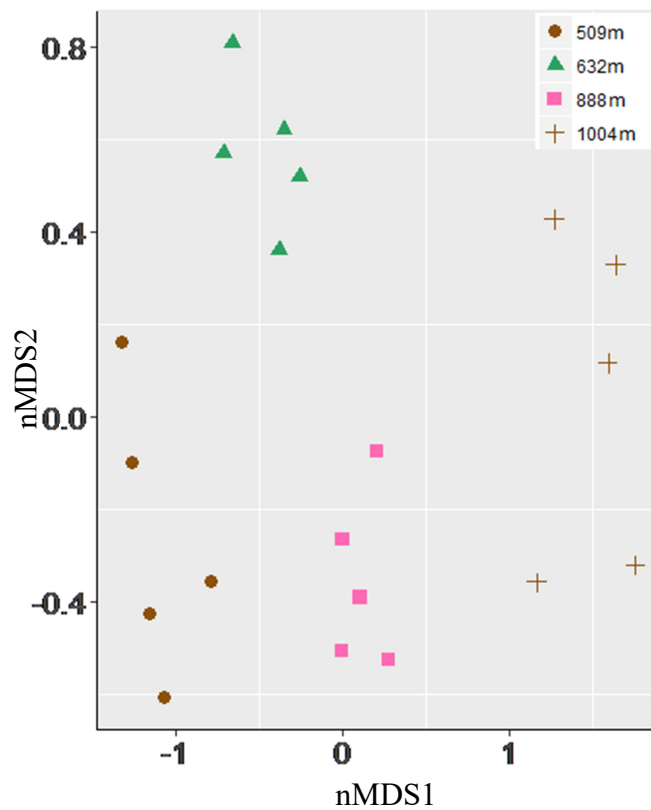
**Figura 1.** Modelo de distribuição de diversidade taxonômica de Hill ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil. No eixo x têm-se as séries de Hill, no qual 0=riqueza, 1=diversidade corrigida de Shannon e 2=dominância de Simpson, e no eixo y a riqueza de espécies



A composição das espécies parece ter mais influência na diversidade beta no gradiente de disponibilidade hídrica, uma vez que apresentou maiores valores quando calculada pela composição de espécies ( $\beta_{Jac}=0,95$ ) do que pela abundância ( $d_{BC}=0,91$ ). A análise da partição da diversidade beta mostra que o componente de substituição foi maior tanto quando analisado pela composição ( $\beta_{sim}=0,94$  versus  $\beta_{nes}=0,01$ ) como pela abundância ( $d_{BC-bal}=0,89$  versus  $d_{BC-gra}=0,02$ ).

Nas áreas de menor altitude predominam espécies típicas da floresta seca caducifolia espinhosa do Nordeste como *Croton blanchetianus*, *Manihot dichotoma* e *Myracrodruon urundeuva*, entre outras (MORO et al., 2014a). Enquanto na altitude de 888 m há sobreposição de espécies daquelas florestas secas (*Aspidosperma pyriforme* e *Anadenanthera colubrina*) com as da úmida (*Aspidosperma parvifolium* e *Trichilia emarginata*) (FERRAZ et al., 2003). Já na altitude de 1004 m há ocorrência de diversas espécies (*Schoepfia brasiliensis*, *Talisia esculenta* e *Myrcia splendens*) não registradas nas menores altitudes e a dominância de famílias representativas de matas úmidas, conforme já relatado na literatura (SALES et al. 1998). Apenas *Cynophalla flexuosa* e *Parapiptadenia zehntneri* ocorreram em todas as áreas.

**Figura 2.** Escalonamento multidimensional não-métrico mostrando a separação das áreas, com a formação de quatro grupos distintos ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil.



Os resultados da diversidade alfa taxonômica mostram que a área de 1004 m se individualiza das demais pela maior riqueza e maior equabilidade na distribuição da abundância, e que 61% da diferença existente entre as áreas se devem à riqueza e abundância. Quando se analisa a diversidade beta taxonômica verifica-se que composição foi o aspecto responsável pelo maior incremento da diversidade entre as áreas.

**Tabela 3.** Análise da porcentagem de similaridade (SIMPER) por área ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

|              | Espécie  | Contribuição<br>% |
|--------------|--|-------------------|
| 509 x 632 m  | <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.            | 17,88             |
|              | <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong                | 13,02             |
|              | <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                   | 8,83              |
|              | <i>Manihot dichotoma</i> Ule                         | 7,92              |
|              | <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz | 6,24              |
| 509 x 888 m  | <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.            | 18,37             |
|              | <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                   | 8,81              |
|              | <i>Manihot dichotoma</i> Ule                         | 7,08              |
|              | <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz | 5,57              |
|              | <i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.            | 5,59              |
| 509 x 1004 m | <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                   | 12,21             |
|              | <i>Manihot dichotoma</i> Ule                         | 7,54              |
|              | <i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L. P. Queiroz | 5,98              |
|              | Myrtaceae sp. 2                                      | 5,14              |
|              | <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.                   | 4,87              |
| 632 x 888 m  | <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong                | 12,84             |
|              | <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.            | 7,56              |
|              | <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                   | 7,72              |
|              | <i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.            | 5,76              |
|              | <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão                | 5,44              |
| 632 x 1004 m | <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.            | 15,82             |
|              | <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong                | 10,57             |
|              | <i>Croton blanchetianus</i> Baill.                   | 7,95              |
|              | <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão                | 5,12              |
|              | Myrtaceae sp2  | 4,08              |
| 888 x 1004 m | <i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.            | 18,88             |
|              | Myrtaceae sp2  | 4,32              |
|              | <i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.            | 4,18              |
|              | <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.                   | 4,09              |
|              | <i>Sapium argutum</i> (Müll. Arg.) Huber             | 2,98              |

Além disso, o incremento da diversidade alfa taxonômica, seguindo o gradiente altitudinal, também confirmam os dados relatados na literatura, que encontraram picos de maior riqueza de espécies em altitudes intermediárias (ZHAO et al., 2005; SANCHEZ et al., 2013; HERNANDEZ-CALDERON et al., 2014) as quais variam de 1000 a 1500 m (RAHBK, 1995), sendo a maior disponibilidade hídrica um dos fatores apontados como responsáveis por essa modificação (HERNANDEZ-CALDERON et al., 2014). O aumento do valor de  $q=2$ , da série de Hill, mostra que as espécies mais abundantes estão mais



igualmente distribuídas, visto seu menor peso para as espécies raras, quando comparado com  $q=1$ . Esse dado revela uma relação positiva entre a riqueza, diversidade de Shannon corrigida e Simpson com o aumento da disponibilidade hídrica que ocorre ao longo do gradiente altitudinal (PESSOA et al., 2017, submetido), confirmando que as diferenças nos fatores abióticos também influenciam a riqueza, composição e abundância florística (GASTON, 2000; EISENTOHR et al., 2013; GUO et al., 2013; SANCHEZ et al., 2013).

A dissimilaridade entre as áreas com a formação de quatro grupos distintos revela que a mudança dos fatores abióticos observados ao longo do gradiente (PESSOA et al., 2017, submetido) pode ter influenciado a riqueza e estrutura florística, gerando modificação na composição taxonômica das espécies vegetais (GASTON, 2000; GUO et al., 2013; SANCHEZ et al., 2013). Esse achado reforça os relatos na literatura de mudança na composição das espécies ao longo dos gradientes abióticos (DE BELLO et al., 2006; SWENSON et al., 2010; SFAIR et al., 2016). E quando isso ocorre, as modificações na vegetação estão provavelmente sob a influência da heterogeneidade ambiental e/ou limitação de dispersão (CABRAL et al., 2015).

A partição da diversidade beta confirma a importância da composição, uma vez que o componente de substituição foi maior que o aninhamento das espécies (BASELGA, 2010).

A análise do gradiente altitudinal mostrou que as áreas diferem em suas condições abióticas (PESSOA et al., 2017, submetido), e essa constatação, juntamente com as observações obtidas através da diversidade alfa e beta taxonômica, ajuda a inferir sobre os processos que estão moldando as comunidades, já que a substituição de espécies, entre as áreas, indica atuação de processos determinísticos, como diferenciação de nicho e/ou dispersão (GASTON et al., 2007). E o aninhamento, dentro de cada área, apesar de também apontar para processos determinísticos, possui natureza distinta, pois sugere tolerância a fatores abióticos restritivos, entre outros (QUIAN et al., 2005).

### **3.2 Diversidade funcional**

O componente de riqueza funcional mostrou que a área de 1004 m tem menor riqueza e que as demais áreas não diferem entre si (Tabela 4). A riqueza mostrou relação negativa com evapotranspiração real (ETr), com a saturação por bases da CTC a pH 7,0 (V%) e com a acidez trocável (H+Al), e positiva com o excedente hídrico e com a capacidade de troca catiônica (CTC) (Tabela 5). O modelo que melhor explicou a variação dos dados em relação à

riqueza foi o que considerou as variáveis abióticas citadas acima (AICc=98,6), explicando 53% da variação, sendo maior que a explicação do modelo nulo, que foi de 45% (AICc=98,9). A dispersão funcional não sofreu modificação ao longo do gradiente e nem mostrou ser influenciada pelas variáveis abióticas (Tabelas 4 e 5).

**Tabela 4.** Riqueza e dispersão funcional ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

| Área (m) | FRic              | FDis              |
|----------|-------------------|-------------------|
| 509      | 5,28 <sup>A</sup> | 1,92 <sup>a</sup> |
| 632      | 0,20 <sup>A</sup> | 2,14 <sup>a</sup> |
| 888      | 1,41 <sup>A</sup> | 2,08 <sup>a</sup> |
| 1004     | 0,06 <sup>B</sup> | 1,80 <sup>a</sup> |

Legenda: FRic: riqueza funcional e FDis: dispersão funcional. Valores (dados com distribuição normal) seguidas por letras minúsculas iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p < 0,05$ ) e por letras maiúsculas iguais (distribuição não normal) pelo teste de Kruskal-Wallis.

A riqueza funcional individualizou a área de 1004 m e a dispersão não mudou ao longo do gradiente. A diversidade funcional, no seu componente de riqueza, mostrou uma relação negativa com a disponibilidade hídrica. Esse achado contraria a literatura que mostra aumento da diversidade funcional seguindo o aumento na disponibilidade de água (AUSTRHEIM, 2002; DE BELLO et al., 2006; SWENSON et al., 2010; ZHANG et al., 2014). Sabe-se, também, que a maior disponibilidade de nutrientes no solo influencia positivamente a diversidade funcional (ANDERSEN et al., 2012; BERNARD-VERDIER et al., 2012; MAIRE et al., 2012). Sendo a riqueza funcional relacionada com a riqueza de espécies, esse índice tende a não ser um bom indicador da diversidade funcional e precisa ser analisado em conjunto com outros índices (CASANOVES et al., 2011). Além disso, a riqueza funcional pode apontar diferentes estratégias das espécies para lidar com a reduzida disponibilidade de água e de nutrientes (PESSOA et al., 2016, submetido), e essas diferentes estratégias podem ter gerado um aumento na riqueza funcional nas áreas com escassez de recursos limitantes.

Mouchet et al. (2010) afirmaram que a riqueza funcional teria um grande poder para detectar filtragem de habitat, assim como demonstrado em nosso estudo. Esses resultados suportam a hipótese de que processos determinísticos baseados em nicho são importantes para a montagem da comunidade no estudo aqui apresentado, reforçando o papel da filtragem de habitat, conforme já documentado em outros estudos (LIU et al., 2014; ORDONEZ; SVENNING, 2016; CHUN; LEE, 2017).

A dispersão funcional é um dos índices que menos exige esforço amostral, sendo a riqueza um dos mais exigentes (PLAS et al., 2017). Essas observações mostram que a não resposta da dispersão, possivelmente não está relacionada ao esforço de amostragem, e que talvez seja um reflexo da menor sensibilidade desse índice às variações abióticas, ou que ele responde de forma estocástica aos filtros limitantes. Deve-se ressaltar que a modificação nos padrões da diversidade funcional não se deve apenas a fatores abióticos (DE BELLO et al., 2009; KLUGE; KESSLER, 2011) e isso também pode ter influenciado na não resposta da dispersão funcional.

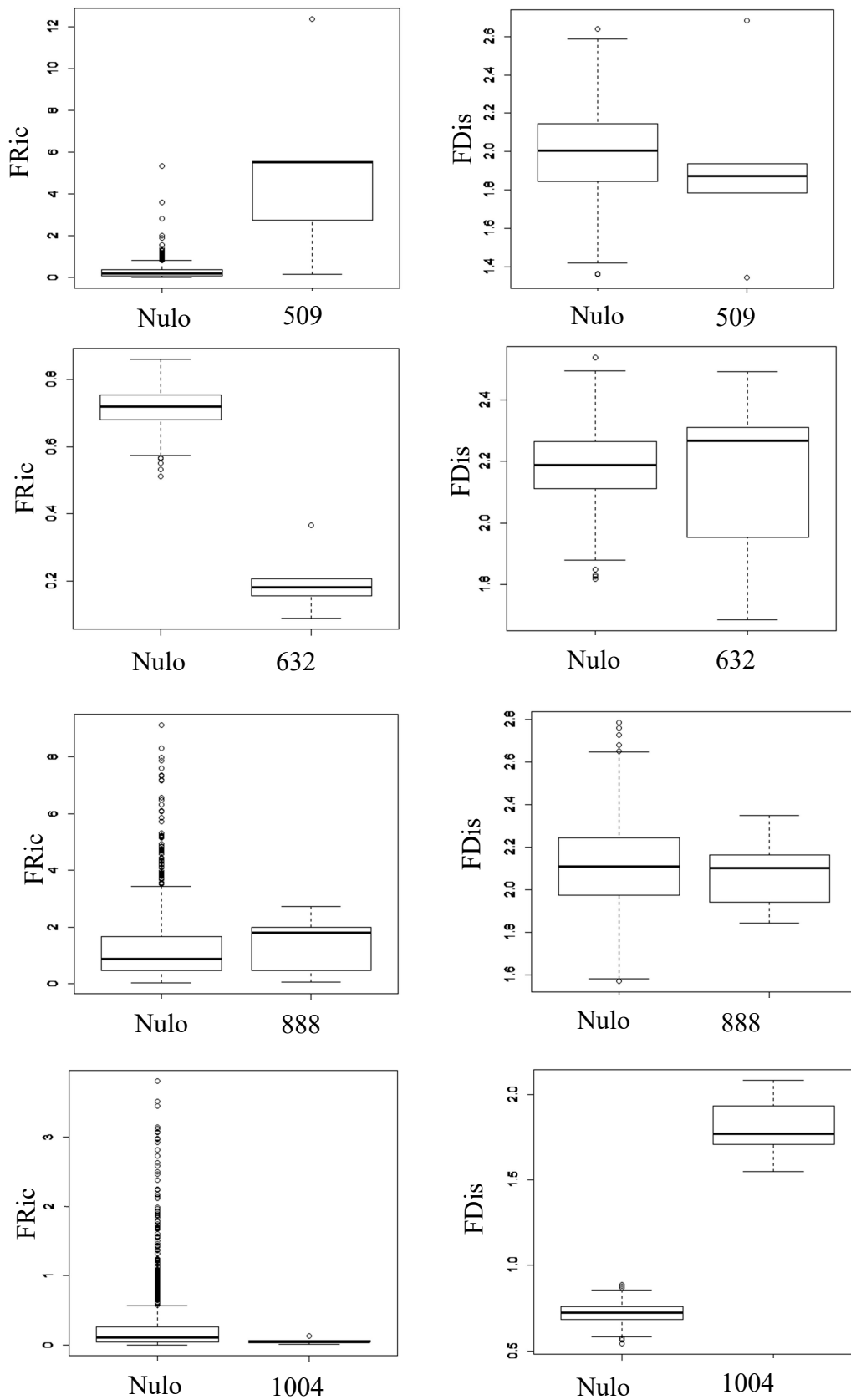
**Tabela 5.** Modelos mistos lineares generalizados (GLMMs) dos índices de riqueza e dispersão funcional em função das variações abióticas em quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

|         | FRic         |          |             | FDis |    |      |
|---------|--------------|----------|-------------|------|----|------|
|         | D            | Df       | P           | D    | df | P    |
| ETr     | <b>10,51</b> | <b>1</b> | <b>0,00</b> | 0,59 | 1  | 0,44 |
| EXC     | <b>4,11</b>  | <b>1</b> | <b>0,04</b> | 0,00 | 1  | 0,96 |
| DEF     | 0,12         | 1        | 0,72        | 0,07 | 1  | 0,78 |
| A.total | 0,05         | 1        | 3,75        | 0,03 | 1  | 0,84 |
| V%      | <b>6,28</b>  | <b>1</b> | <b>0,01</b> | 0,74 | 1  | 0,38 |
| CE      | 0,01         | 1        | 0,90        | 0,02 | 1  | 0,87 |
| CTC     | <b>3,85</b>  | <b>1</b> | <b>0,04</b> | 0,93 | 1  | 0,33 |
| H+Al    | <b>7,40</b>  | <b>1</b> | <b>0,01</b> | 0,07 | 1  | 0,77 |
| Cu      | 0,27         | 1        | 0,60        | 0,84 | 1  | 0,35 |

Legenda: FRic: riqueza funcional e FDis: dispersão funcional; ETr, evapotranspiração real; DEF, déficit hídrico; EXC, excedente hídrico; D, resíduo de diferença após remoção da variável; df, graus de liberdade, P = valor p associado. Valores em negrito  $p < 0,05$ .

Confirmando parcialmente a expectativa de convergência nas áreas de menor disponibilidade hídrica e divergência com o aumento desta disponibilidade, a área de 632 m possui valores mais abaixo do esperado ao acaso, indicando convergência das características funcionais, enquanto na área de 1004 a dispersão foi maior que a expectativa nula, indicando divergência (Figura 3). Nas áreas de 509 e 888 m não houve diferença entre a expectativa nula e os valores demonstrados nas comunidades reais.

**Figura 3.** Média e intervalo de confiança dos modelos nulos e da riqueza e dispersão funcional de quatro áreas ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil. Legenda: FRic: riqueza funcional e FDis: divergência funcional



A baixa riqueza funcional encontrada na área de 632 m, quando comparada com modelos nulos, indica convergência funcional (VILLÉGER et al., 2013), sendo a filtragem de habitat um importante processo na montagem da comunidade (MOUCHET et al., 2010). Estudos que avaliaram a resposta funcional em ambientes com menor disponibilidade de recursos limitantes mostram que a convergência guiada por filtragem abiótica teria importância fundamental na montagem das comunidades (DE BELLO et al., 2006; SFAIR et al. 2016). No entanto, não é possível descartar a convergência como efeito da eliminação dos concorrentes mais fracos (MAYFIELD; LEVINE, 2010; BERNARD-VERDIER et al., 2012), ou outras interações.

A alta dispersão funcional encontrada na área de 1004 m, quando comparada com modelos nulos, demonstra divergência funcional (VILLÉGER et al., 2013) e enfatiza a importância das interações bióticas na estruturação da comunidade (VIOLLE et al., 2014) com a similaridade limitante sendo um importante processo estruturador (MOUCHET et al., 2010).

Assim, percebe-se que processos determinísticos estão moldando as áreas de 632 e 1004 m, confirmando o esperado. Já nas áreas de 509 e 888 m, como os valores encontrados para a riqueza e dispersão funcional foram equivalentes aos modelos nulos, a estocasticidade seria o processo modificador dessas duas comunidades (VILLÉGER et al., 2013). Efeitos estocásticos destacam a chance aleatória de geração de padrões (CHASE; MYERS, 2011), fato que contraria o esperado já que em ambientes submetidos a estresse abiótico é esperado que a filtragem de habitat atue na montagem das comunidades (MOUCHET et al., 2010), promovendo a convergência das características funcionais (VILLÉGER ET AL., 2008; LAURETO; CIANCIARUSO, 2015).

### **3.3 Relação entre diversidade taxonômica e funcional**

A riqueza taxonômica foi positivamente correlacionada à riqueza funcional (Tabela 6), não havendo correlação entre os demais índices de diversidade taxonômica e a riqueza e dispersão funcional.

A correlação não significativa entre a riqueza taxonômica e funcional contraria o esperado, e mostra que mudanças na composição de espécies pouco influenciaram a diversidade funcional das comunidades, no componente de riqueza funcional (VILLÉGER et al., 2008; MOUILLOT et al., 2013). Ressaltando que a diversidade taxonômica e funcional respondem de forma diferenciada quando impostas aos mesmos filtros restritivos e que suas

relações dependem das características funcionais coletadas e das particularidades de cada comunidade (DE BELLO et al., 2006).

**Tabela 6.** Correlação do coeficiente de *Spearman* entre os índices de diversidade taxonômica e riqueza (FRic) e dispersão funcional (FDis) ao longo de um gradiente altitudinal, em Pernambuco, Brasil

|                   | FRic  | FDis |
|-------------------|-------|------|
| Riqueza           | -0,07 | 0,06 |
| Shannon corrigido | -0,14 | 0,08 |
| Simpson           | -0,19 | 0,08 |

A baixa correlação entre a dispersão funcional e os índices de diversidade taxonômica confirma que os processos que atuam promovendo a coexistência das espécies podem não ser os mesmos que causam a diferenciação funcional, fato também relatado por Fukami et al. (2005). De Bello et al. (2006) afirmaram que a relação entre diversidade taxonômica e funcional pode estar relacionada à forma como as características das espécies estão agrupadas e à divisão do nicho entre elas.

A dispersão funcional não mudou ao longo do gradiente altitudinal, isso mostra que há similaridade de funções, e que o aumento da diversidade taxonômica não alterou a diversidade funcional, sendo sugestivo de que os processos que atuam promovendo a coexistência das espécies podem não ser os mesmos que causam a diferenciação funcional (FUKAMI et al., 2005). Além disso, reforça a investigação das diversas facetas da diversidade para o completo entendimento dos processos de montagem das comunidades (MASON et al., 2005, DE BELLO et al., 2006).

#### 4. CONCLUSÃO

A diversidade taxonômica respondeu ao gradiente altitudinal. A modificação na riqueza funcional enfatiza a maior sensibilidade desse componente da diversidade funcional à modificação dos fatores abióticos. Sendo o contrário observado quando a dispersão funcional é avaliada, pois mesmo havendo alterações nos fatores abióticos, esse componente da diversidade funcional não foi alterado, mostrando que há similaridade de funções ao longo do gradiente de disponibilidade hídrica.

A convergência das características funcionais na área de 632 m enfatiza a importância dos fatores abióticos na estruturação da comunidade em áreas submetidas à deficiência hídrica, e a divergência em 1004 m destaca as interações bióticas quando os fatores abióticos se tornam menos limitantes, mostrando uma mudança na importância nos processos estruturadores.

Conclui-se que é necessária a incorporação dos diferentes componentes da diversidade para um melhor entendimento dos processos estruturadores, uma vez que a montagem das comunidades pelo componente taxonômica e funcional, provavelmente é diferente.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSEN, K. M., ENDARA, M. J., TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, v.168, n.2, p.519–531, 2012.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco**, v.5, p. 305–341, 1960.
- AUERBACH, M.; SHMIDA, A. Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel; no evidence for discrete communities. **Journal of Ecology**, v.81, n.1, p.25–33, 1993.
- AUSTRHEIN, G. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in Southern Norway. **Plant Ecology**, v.161, p.193–205, 2002.
- BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v.21, n.12, p.1223–1232, 2012.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: partitioning beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, n.1, p.134–143, 2010.
- 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, 2012.
- CABRAL, J. S. et al. Biogeographic, climatic and spatial drivers differentially affect  $\alpha$  –  $\beta$ , and  $\gamma$  – diversities on oceanic archipelagos. **Proceedings of the Royal Society**, v.281, n.1784, p. 1–9, 2014.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, n.7, p.693–715, 2009.
- CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v.84, n.1, p.45–67, 2014.

- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences**, v.366, p.2351–2363, 2011.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n.4, p.351–366, 2009.
- CHAVE, J.; CHUST, G.; THÉBAUD, C. **The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies**. In: STORCH, D.; P. L. MARQUET.; BROWN, J. H. (eds.) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 2007. pp. 150–167.
- CHUN, J.; LEE, C. Disentangling the local-scale drivers of taxonomic, phylogenetic and functional diversity in woody plant assemblages along elevational gradients in South Korea. **PLoS ONE**, v.12, n.10, doi.org/10.1371, 2017.
- CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, v.295, p.666–669. 2002.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, v.61, n.1, p.1–12, 1992.
- CRAWLEY, M. J. **The R Book**. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK., 2007.
- DE BELLO, F.; LEPS, J.; SEBASTIA, M. T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. **Ecography**, v.29, n.6, p.801–810, 2006.
- DE BELLO, F. et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, v.20, n.3, p.475–486, 2009.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **PNAS**, v.104, n. 52, p. 20684–20689, 2007.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v.16, n.11, p.646–655, 2001.
- EISENTOHR, P. V. et al. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. **Biodiversity and Conservation**, v.22, n.12, p.2767–2783, 2013.
- EISERHARDT, W. L. et al. Dispersal and niche evolution jointly shape the geographic turnover of phylogenetic clades across continents. **Scientific Reports**, v.3, n.1164, doi:10.1038/srep01164, 2013.
- EMBRAPA – CNPS. **Manual de métodos de análise de solo**. 2nd edn. Rio de Janeiro, 1997.
- FERRAZ, E.M.N.; RODAL, M.J.N.; SAMPAIO, E.V.S.B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, v. 33, n. 1, p. 71–92, 2003.
- FUKAMI, T. et al. Integrating internal and external dispersal in metacommunity assembly: preliminary theoretical analyses. **Ecology Research**, v.20, n.6, p.623–31, 2005.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v.405, p.220–227, 2000.
- GASTON, K. J., EVANS, K. L.; LENNON, J. J. **The scaling of spatial turnover: pruning the thicket**. In: STORCH, D.; MARQUET, P. M.; BROWN, J. H. (eds). *Scaling biodiversity* Cambridge, UK., Cambridge University Press. pp: 181–222. 2007
- GENTRY, A. H. Changes in community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v.75, n.1, p.1–34, 1988.



- GOTZEMBERG, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, v.87, n.1, p.111–127, 2012.
- GRIME, J. P. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 2001.
- GUO, Q. F. et al. Global variation in elevational diversity patterns. **Scientific Reports**, v.3, n.3007, DOI: 10. 1038 / srep03007, 2013.
- HERNANDEZ-CALDERON, E. et al. Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. **Journal of Vegetation Science**, v.25, n.4, p.955–966, 2014.
- HOOPER, D.U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v.75, n.1, p. 3–35, 2005.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, 396p.
- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v.101, n.919, p. 233–249, 1967.
- KLUGE, J.; KESSLER, M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. **Journal of Biogeography**, v.38, n.2, p.394–405, 2011.
- KÖRNER, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v.22, n.11, p. 569–574, 2007.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v.91, n.1, p.299–305, 2010.
- LAUSCHER, F. Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. **Wetter Leben**, v.28, p.80–90, 1976.
- LAURETO, L. M. O.; CIANCIARUSO, M. V.; SAMIA, D. S. M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza & Conservação**, v.1, n.3, p.112–116, 2015.
- LIU, J; YUNHONG, T.; SLIK, J. W. F. Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v.330, p.75–81, 2014.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v.11, n.10, p. 995–1007, 2008.
- MAIRE, V. et al. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. **New Phytologist**, v.196, n.2, p.497–509, 2012.
- MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v.111, n.1, p.112–118, 2005.
- MASON, N. W. H. et al. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. **Oecologia**, v.153, n.2, p.441–452, 2007.

- MASON, N.W.H. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v.24, n.5, p.794–806, 2013.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v.13, n.9, p.1085–1093, 2010.
- MORO, M. F. et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v.160, n.1, p.1–118, 2014a.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v.24, n.4, p.867–876, 2010.
- MOUILLOT, D. et al. A Functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v.28, n.3, p.167–177, 2013.
- NAVAS, C. A. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.133, n.3, p.469–485, 2003.
- O'NEAL, M. E. et al. An inexpensive, accurate method for measuring leaf area and defoliation through digital image analysis. **Journal of Economic Entomology**, v.95, n.6, p.1190–1194, 2002.
- ORDONEZ, A.; SVENNING, J. Strong paleoclimatic legacies in current plant functional diversity patterns across Europe. **Ecology and Evolution**, v.6, n.10, p.3405–3416, 2016.
- PAVOINE, S.; BONSAI. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v.86, n.4, p.792–812, 2011.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.61, p.167–234, 2013.
- PESCADOR, D. S. et al. Plant Trait Variation along an Altitudinal Gradient in Mediterranean High Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. **PLoS ONE**, v. 10, n.3, 2015.
- PETCHEY, O. L. et al. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v.76, n.5, p.977–985, 2007.
- PLAS, F. V. D. et al. Sensitivity of functional diversity metrics to sampling intensity. **Methods in Ecology and Evolution**, v.8, n.9, p.1072–1080, 2017.
- QUIAN, H. et al. The role of exotic species in homogenizing the North American flora. **Ecology Letters**, v.9, n.12, p.1293–1298, 2006.
- RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v.18, n.2, p.200–205, 1995.
- RICOTTA, C.; AVENA, G. C. An information-theoretical measure of taxonomic diversity. **Acta Biotheoretica**, v.51, n.1, p.35–41, 2003.
- SALES, M. F. et al. **Florestas serranas de Pernambuco: um checklist da flora ameaçada dos Brejos de Altitude**. Recife, Imprensa Universitária da Universidade Federal Rural de Pernambuco. 1998

- SANCHEZ, M. et al. Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. **Flora**, v.208, n.3, p. 184–196, 2013.
- SFAIR, J. C. et al. The effects of environmental constraints on plant community organization depend on which traits are measured. **Journal of Vegetation Science**, v.27, n.6, p.1264–1274, 2016.
- SOUZA, M. J. N. et al. **Redimensionamento da Região Semi-Árida do Nordeste do Brasil**. In Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos–Funceme. Conferência Nacional e Seminário Latino-Americano de Desertificação. Fortaleza, BR. 1994.
- SPASOJEVIC, M. J.; SUDING, K. N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. **Journal of Ecology**, v.100, n.3, p.652–661, 2012.
- SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society**, p.1–8, doi: 10.1098/rspb.2010.1369, 2010.
- SWENSON, N. G. et al. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. **Ecology**, v.93, n.3, p.490–499, 2012.
- SWENSON, N. G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. **PLoS One**, v.6, n.6, p.1–9, 2011.
- TRUGILHO, P. F. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazonica**, v.20, p.307–319, 1990.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v.89, n.8, p.2290–2301, 2008.
- VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v.22, n.6, p.671–681, 2013.
- VIOLLE, C. et al. The emergence and promise of functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.111, n.38, p.13690–13696, 2014.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.475–505, 2002.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. A. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos**, v.73, n.3, p.323–335, 1995.
- XIONG, W. et al. Determinants of community structure of zooplankton in heavily polluted river ecosystems. **Nature**, v.6, p.1–11, 2016.
- XU, Y; ZHANG, J. Quantitative analysis of endangered *Acanthopanax senticosus* communities in Dongling Mountain of Beijing. **Frontiers in Biology China**, v.3, n.4, p.507–511, 2008.
- ZHANG, J.; LI, M.; NIE, E. Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China. **Brazilian Journal of Botany**, v.37, n.1, p.37–45, 2014.

ZHAO, C. M.; CHEN, W. L.; TIAN, Z. Q. Altitudinal pattern of plant species diversity in Shennongjia mountains, Central China. **Journal of Integrative Plant Biology**, v.47, n. 12, p.1431–1449, 2005.

### 3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A variação na disponibilidade de água influenciou as seguintes características funcionais: área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliar, sendo que o fósforo foliar, em locais mais secos, também foi modificado pelos nutrientes no solo. Essa resposta funcional é independente do parentesco, e reforça a ideia de que processos determinísticos estão estruturando as comunidades estudadas.

A alteração nos fatores abióticos também modificou a composição e a abundância das espécies ao longo do gradiente de disponibilidade hídrica, essa mudança influenciou a diversidade funcional no seu componente de riqueza, mostrando a maior sensibilidade desse componente às mudanças abióticas, no entanto, a dispersão funcional não sofreu modificação ao longo do gradiente, não sendo influenciada por fatores abióticos. Isso reforça o papel das interações bióticas sobre a dispersão funcional e mostra que a funcionalidade das comunidades não mudou ao longo do gradiente de disponibilidade hídrica.

A convergência funcional na área de 632 m mostra que os fatores abióticos estão atuando na estruturação dessa comunidade, enquanto a divergência em 1004 m mostra a importância das interações bióticas na estruturação. Vale ressaltar que os processos abióticos e bióticos atuam simultaneamente, o que muda é a representatividade desses processos estruturadores.

No presente estudo pode-se perceber que as diversidades taxonômica e funcional responderam de formas diferentes à disponibilidade hídrica. Isso reforça a ideia que de estudos que foquem nas diferentes facetas da diversidade (taxonômica, funcional e filogenética) são necessários para um melhor entendimento dos padrões e processos envolvidos na montagem das comunidades. Assim, considerando um ambiente em mudança e sob forte pressão antrópica, como é o caso das florestas tropicais sazonalmente secas, fazem-se necessários estudos sobre a diversidade e influência de fatores bióticos e abióticos, a fim de aprimorar as previsões sobre os processos de montagem das comunidades.