



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ANDERSON SILVA PINTO

**INFLUÊNCIA DE FATORES EDÁFICOS NA COMPOSIÇÃO E
ESTRUTURA DE UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE
BRASILEIRO**

CAMPINA GRANDE - PB
2018

ANDERSON SILVA PINTO

**INFLUÊNCIA DE FATORES EDÁFICOS NA COMPOSIÇÃO E
ESTRUTURA DE UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE
BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes.

**CAMPINA GRANDE - PB
2018**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

P659i Pinto, Anderson Silva.
Influência de fatores edáficos na composição e estrutura de uma floresta seca no Nordeste Brasileiro [manuscrito] : / Anderson Silva Pinto. - 2018.
41 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2018.

"Orientação : Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, Departamento de Biologia - CCBS."

1. Floresta estacional semidecidual. 2. Fatores edáficos. 3. Estratégias aquisitivas. 4. Estratégias conservativas.

21. ed. CDD 577.3

ANDERSON SILVA PINTO

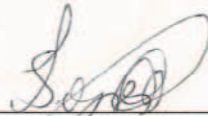
**INFLUÊNCIA DOS FATORES EDÁFICOS NA COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DE
UMA FLORESTA SECA NO NORDESTE BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

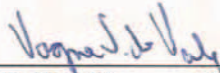
Área de concentração: Biodiversidade.

Aprovada em: 23/10/18.

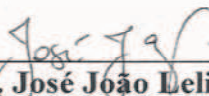
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)
Presidente/Orientador



Prof. Dr. Vagner Santiago do Vale
Universidade Estadual de Goiás (UEG)
Membro Externo



Prof. Dr. José João Lelis Leal de Souza
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)
Membro Interno

A minha família, pela dedicação, companheirismo e amor, DEDICO.

AGRADECIMENTOS

Se você está lendo esta página, significa que não fiquei pelo caminho. Da seleção, passando pela euforia da aprovação até chegar ao momento da defesa final, nada foi fácil. Mas consegui, estou aqui e de nada me arrependo.

No entanto, o mérito de ter conseguido chegar até aqui não é só meu. Muitos compartilharam meus calos, minhas cicatrizes e minhas angústias. Sem a ajuda de verdadeiros companheiros, não teria conseguido transformar tantas dúvidas em um mar de certezas.

Além de um pouco de ecologia, aprendi com esta dissertação que “é tão bonito quando a gente entende; que a gente é tanta gente; onde quer que a gente vá (Gonzaguinha).

Por isso gostaria de agradecer a todos confiaram em mim, quando nem eu mesmo confiei.

À Deus, que me segurou pela mão quando estava caindo. Sem a força que vem do alto não teria caminhando tanto. Nunca estive sozinho, mesmo quando estava.

Aos meus pais, Nina e Amilton, por terem me ensinado valores que nunca serão esquecidos. Obrigado pelo amor incondicional, pelos puxões de orelha e por todo apoio. Vocês abdicaram dos seus sonhos para que os meus pudessem ser realizados, compartilho a alegria desta conquista.

Ao meu irmão Guilherme, por todas as risadas, conselhos, sugestões e boas discussões. Seu apoio, implícito nos seus gestos, me deram força para finalizar.

A todos os meus familiares, cujos os nomes não serão citados para que eu não esqueça de ninguém. Obrigado por toda força, apoio e carinho. Sei que estive ausente em vários momentos importantes da nossa família, mas saibam que o amor que sinto por todos vocês só cresce a cada dia. Também não posso esquecer aqueles que já se foram. Os ensinamentos dos cidadãos do céu para sempre serão guardados. Obrigado por um amor que se estende além da vida física.

Ao Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, que além de ser meu orientador, foi meu amigo, parceiro e pai científico. Sua dedicação, responsabilidade, senso de justiça e coração são fontes de inspiração para mim. Espero que um dia seja a metade do profissional que você é.

Ao Laboratório de Ecologia Vegetal - LEVe, que é quase minha segunda casa. Em especial a todos os LEVeanos, que considero como irmãos. Também não citarei

nomes, pois já são várias gerações de LEVeanos. No entanto, saibam que cada um tem um lugar reservado no meu coração. Sem a ajuda de vocês durante a minha graduação e mestrado, eu não teria conseguindo obter êxito. Vocês são a família que a vida me deu.

À minha turma do mestrado. Lutamos juntos, sofremos juntos, amadurecemos juntos e também vencemos juntos. Obrigado pelas boas discussões teóricas, risadas intermináveis e pelo companheirismo sempre presente. Fico feliz por ter tido a oportunidade de compartilhar dois anos com pessoas tão especiais. Sentirei saudades.

Aos meus amigos que se fizeram mais presentes durante esses dois anos. Obrigado Graci, Valbia, Jéssica, Maiara, Erimágna, Rebeca, Humberto, D'Ávilla, Evyllen, Pablo, Gilbevan, Mona, Camilla, Thaynara, Serginho, Lili e Fernando. Muitas vezes vocês deixaram de pensar em vocês, para se preocupar comigo. Vocês me estenderam a mão inúmeras vezes, e por isso sou grato. Tenham certeza que o carinho que sinto por todos vocês não cabe no peito. Com vocês eu fui, sou e para sempre serei feliz.

À minha noiva Fernanda, minha fiel escudeira. Obrigado por entender minhas ausências, compartilhar meus sorrisos, secar minhas lágrimas, me fazer erguer a cabeça, e o principal, me amar independentemente da situação. Essa vitória não é só minha, essa vitória também é sua. Sem o seu apoio eu não teria chegado até aqui. A academia meu deu muitos presentes, fico feliz que um deles tenha sido o amor da minha vida. Te amo.

Ao Laboratório de Botânica, minha terceira casa. Obrigado a todos os alunos, professores e técnicos que fazem parte dessa família tão especial. Sou muito grato pelo carinho e consideração que vocês sentem por mim. Obrigado pelas boas risadas, ajuda na identificação do material botânico e discussões teóricas enriquecedoras.

Aos professores que me apoiaram muito durante a saga da pós-graduação. Muito obrigado Valberto, André, Iranildo, Joseline, Thelma, Etham, Rômulo, Mourão e Dilma. Vocês são fonte de inspiração para todos os alunos do programa. Obrigado por tratarem a todos com humildade, respeito e carinho. Espero poder retribuir de alguma forma tudo que vocês fizeram por mim.

Aos meus filhos científicos Sabrina, Stefanny, Ana Paula, Leonardo e Amanda. Ajudando vocês eu pude aprender ainda mais. Obrigado pelas gargalhadas e apoio. Também agradeço pelo carinho, afinal de contas não é todo o dia que alguém tem tamanha consideração pelo outro, a ponto de considera-lo como um pai.

Ao Dr. Luiz Magno Almeida pela oportunidade a mim dada. Serei sempre grato, sua colaboração foi de fundamental importância para o meu crescimento pessoal e

profissional. Mais que um colaborador, um cidadão visionário comprometido com avanço da ciência.

À UEPB pela estrutura e compromisso com a educação de qualidade. Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação pela presteza e compromisso com nossa formação profissional. Em especial ao secretário e amigo Júlio, por toda ajuda e conversas divertidas.

Ao Laboratório de Solos (UFPB), por abrir suas portas de forma tão gentil aos alunos da UEPB. Agradeço ao Prof. Adailson, e os técnicos André, Helton e Robeval pela ajuda durante as análises químicas e físicas do solo.

Gostaria de agradecer de forma especial a CAPES, pela bolsa concedida. Foi esse incentivo que possibilitou a minha permanência no mundo acadêmico.

“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito. Não sou o que deveria ser, mas Graças a Deus, não sou o que era antes”. (Marthin Luther King)

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	13
3	INTRODUÇÃO.....	19
4	MATERIAL E MÉTODOS.....	21
4.1	<i>Área de estudo</i>	21
4.2	<i>Desenho amostral e coleta de dados</i>	22
4.2.1	<i>Amostragem da vegetação</i>	22
4.2.2	<i>Coleta e análise do solo</i>	22
4.2.3	<i>Coleta e análise da serapilheira</i>	23
4.2.4	<i>Densidade de madeira</i>	23
4.3	<i>Análise estatística</i>	24
5	RESULTADOS	25
6	DISCUSSÃO.....	29
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35

1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestas estabelecidas em áreas litorâneas no Brasil podem receber mais de 4000 mm/ano de chuva durante o ano, enquanto as florestas interioranas recebem aproximadamente 1000 mm/ano (CÂMARA, 2003). Essa sazonalidade climática contribui para que essas formações florestais possuam menor produção primária líquida, altura dos indivíduos, área basal, riqueza e diversidade quando comparadas com as florestas úmidas (MURPHY; LUGO, 1986).

No nordeste brasileiro, as florestas secas formam uma transição marcante entre a vegetação típica da zona da mata no litoral e da zona do sertão, caracterizada pela caatinga semiárida (RODAL; NASCIMENTO, 2002; IBGE, 2012). Nessa região do Brasil, essas florestas podem ser divididas em dois grupos de acordo com a distância que elas se encontram do litoral. O primeiro grupo está situado em regiões de terra baixa ao longo das planícies costeiras e na encosta leste do Planalto da Borborema, sendo este mais relacionado às florestas úmidas litorâneas e o segundo grupo é encontrado sobre picos elevados na região semiárida ao oeste do Planalto da Borborema, sendo esse grupo mais relacionado à vegetação xerófila (RODAL; BARBOSA; THOMAS, 2008). A partir desse contexto, pode-se afirmar que a distribuição das florestas estacionais nessas localidades reflete um gradiente de umidade, sendo o Planalto da Borborema uma barreira geográfica responsável por separar a vegetação em grupos distintos (RODAL et al., 2005).

Porém, é importante destacar que não só fatores ambientais em macro escala determinam a composição e estrutura de diferentes formações florestais, estas também são influenciadas pela variação de fatores ambientais locais (DAUBENMIRE, 1968). Estudos desenvolvidos em florestas tropicais geralmente indicam que a distribuição de espécies de árvores está correlacionada com a variação ambiental ao longo de gradientes topográficos, de umidade, fertilidade e luz (DAVIES et al., 2005; JOHN et al., 2007).

Nesse contexto, a variação da fertilidade do solo é um importante fator limitante da distribuição e estrutura das espécies vegetais, já que uma baixa disponibilidade de nutrientes no substrato pode impedir o desenvolvimento de espécies vegetais não adaptadas (CLARK, 2002). Elevadas concentrações de nutrientes no solo exercem um efeito positivo na produtividade de biomassa, pois as espécies são capazes de crescer rapidamente quando a disponibilidade de recurso não é limitada (PASTOR et al., 1984). Metanálises recentes investigaram os efeitos da fertilização em comunidades naturais, e demonstraram que nutrientes como potássio, fósforo e nitrogênio podem limitar o crescimento das espécies

vegetais (TRIPLER et al., 2006; ELSER et al., 2007). Em elevadas concentrações, esses nutrientes influenciam diretamente a produtividade florestal, aumentando a taxa de recrutamento de indivíduos juvenis e diâmetro de indivíduos adultos (WRIGHT et al., 2011).

Essa relação de crescimento ocorre, pois, a partir dos elementos químicos inorgânicos as plantas são capazes de sintetizar componentes indispensáveis para seu desenvolvimento (MENGEL et al., 2001). Esses nutrientes recebem o nome de essenciais, pois compõem moléculas ou compostos imprescindíveis ao desenvolvimento das espécies (MENGEL et al., 2001).

Com exceção do carbono (C), oxigênio (O₂) e hidrogênio (H), que são obtidos primariamente da água e Dióxido de Carbono (CO₂), as plantas requerem pelo menos 14 elementos essenciais que estão presentes na rocha matriz e tornam-se disponíveis para absorção a partir do processo de intemperismo (MENGEL et al., 2001; WRIGHT et al., 2011). Dentre estes, o fósforo (P), magnésio (Mg), cálcio (Ca), potássio (K) e nitrogênio (N) são requeridos em concentrações relativamente altas, por isso são chamados de macronutrientes. Enquanto que o molibdênio (Mo), níquel (Ni), cobre (Cu), zinco (Zn), manganês (Mn), boro (B), ferro (Fe) e cloro (Cl) são requeridos em concentrações menores, por isso são chamados de micronutrientes (WHITE; BROWN 2010).

Outros fatores também agem em conjunto com a fertilidade do solo influenciando a composição e estrutura das comunidades vegetais. A granulometria do solo, por exemplo, é responsável por exercer um impacto físico sobre as plantas, fornecendo suporte mecânico, limitando o crescimento de raízes e influenciando principalmente a quantidade de água e oxigênio disponíveis no solo (BOUMA; BRYLA, 2000). A disponibilidade de água é considerada como o principal fator ambiental que determina a composição, distribuição e riqueza de espécies vegetais nos trópicos (GENTRY, 1988; BONGERS; POORTER; HAWTHORNE, 2004; HOLMGREN; POORTER, 2007). Em função da disponibilidade de água, as espécies podem se dividir entre diferentes micro-sites mais úmidos e menos úmidos, em escala local.

Com a variação local dos fatores edáficos, as plantas podem apresentar diferentes estratégias ecológicas que possibilitam a sobrevivência das mesmas no ambiente em que estão inseridas (WESTOBY; WRIGHT, 2006). Essas estratégias variam desde simples adaptações fenológicas (BORCHERT, 1994), até complexas adaptações fisiológicas como é o caso das variações na densidade da madeira, área foliar específica e massa da semente (MOLES, 2018).

Por exemplo, para persistir em ambientes de déficit hídrico as plantas podem apresentar elevada densidade da madeira, que é uma característica que confere às espécies desenvolvimento lento, porém maior resistência à seca (KRAFT et al., 2010; HACKE, 2015; KUNSTLER et al., 2016; HIETZ et al., 2017). As espécies que adotam estratégias para persistir em ambientes com baixa disponibilidade de recursos são consideradas conservativas, e são assim caracterizadas por crescerem lentamente e investem os recursos adquiridos em mecanismo de proteção à biomassa (DÍAZ et al., 2016). Por outro lado, ambientes ricos em recursos selecionam espécies aquisitivas, ou seja, capazes de explorar recursos de forma rápida e crescer também rapidamente (DÍAZ et al., 2016).

Espécies conservativas geralmente são competitivamente desfavorecidas em ambientes com alta disponibilidade de recurso, já que as espécies aquisitivas, por apresentarem rápido crescimento, dominam essas localidades (CHAPIN, 1980; GRIME, 2001). Em contrapartida, espécies de rápido crescimento podem ser desfavorecidas quando os recursos do solo são limitados, devido às suas altas demandas por nutrientes e água (GOURLET-FLEURY et al., 2011).

A partir desse contexto, fica evidente que o sucesso ligado ao estabelecimento e desenvolvimento de uma espécie em uma dada localidade, está diretamente relacionado à presença de *trade-offs* (KNEITEL; CHASE, 2004; POORTER; BONGERS; BONGERS, 2006). *Trade-off* pode ser entendido como uma “*via de mão dupla*”, em que as espécies se beneficiam de certa estratégia ecológica em detrimento de outra (KNEITEL; CHASE, 2004). Em um contexto comunitário, o *trade-off* representa a diferenciação de nicho entre as espécies que surgem em função das restrições individuais dentro de um contexto ambiental (CHASE; LEIBOLD, 2003). Desse modo, as diferentes estratégias tendem a interagir entre si, limitando o sucesso reprodutivo das espécies, e definindo sua abundância e distribuição em diferentes ambientes (FINE; MESONES; COLEY, 2004).

Levando em consideração que as espécies apresentam diferentes estratégias adaptativas, a análise da diversidade puramente taxonômica, vem dando espaço a abordagens funcionais (McGILL et al., 2006; MOUCHET et al., 2010; CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHEV, 2011). A abordagem taxonômica assume que as espécies são ecologicamente equivalentes, o que significa que todas têm a mesma importância no que diz respeito à quantidade de informações que carregam (MAGURRAN, 2004). Porém, estudos nessa perspectiva taxonômica, que tentam estabelecer relação entre riqueza de espécies e funcionamento dos ecossistemas, têm gerado resultados não muito claros e por vezes contraditórios (TILMAN et al., 1997;

DUFFY, 2002). Em contrapartida, variações na estrutura de comunidades vegetais em resposta a mudanças ambientais podem ser previstas, a partir da relação entre as estratégias funcionais e a adaptabilidade das espécies em diferentes contextos ecológicos (VILE; SHIPLEY; GARNIER, 2006; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010).

Ainda existem grandes lacunas a respeito do conhecimento sobre a biodiversidade, especialmente sobre os aspectos funcionais das espécies que, muitas vezes, ainda são praticamente inexistentes (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Porém, o crescimento de estudos com abordagem funcional nos últimos anos, pode ajudar a expandir conhecimento existente acerca das relações entre biodiversidade, estrutura de comunidades e funcionamento dos ecossistemas (TILMAN et al., 1997; CHAPIN et al., 2000; NAEEM; WRIGHT, 2003). Além disso, estudos que correlacionam características funcionais e fatores ambientais podem identificar conexões diretas entre funções e a organização comunitária (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; PRADO-JÚNIOR et al., 2016).

Em um contexto regional, a influência de fatores edáficos sobre a estrutura e composição de florestas secas tem sido tema de importantes estudos, principalmente no sudeste brasileiro (BOTREL et al., 2002; CARVALHO et al., 2005; RODRIGUES et al., 2007; MACHADO et al., 2008). Porém, ainda não se sabe se os padrões encontrados nas florestas estacionais do Sudeste também ocorrem para os fragmentos nordestinos, pois em sua maioria, estudos locais buscam apenas descrever a estrutura e composição das espécies (ANDRADE et al., 2006; CUNHA; SILVA JUNIOR; LIMA, 2013; CUNHA; SILVA JUNIOR, 2014).

Desse modo, essa dissertação é composta, além da introdução geral, por um único capítulo, que busca avaliar como as características edáficas podem influenciar na composição e estrutura de um fragmento de floresta seca no nordeste do Brasil.

2 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, L. A. et al. Análise florística e estrutural de matas ciliares ocorrentes em brejos de altitude no município de Areia, Paraíba. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 1, n. único, p. 31-40, 2006.

BONGERS, F. J. J. M.; POORTER, L.; HAWTHORNE, W. D. The forests of Upper Guinea: gradients in large species composition. In: **Biodiversity of West African forests. An ecological atlas of woody plant species**. CABI, 2004. p. 41-52.

BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.

BOTREL, R. T. et al. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 195-213, 2002.

BOUMA, T. J.; BRYLA, D. R. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: interactions with soil moisture contents and soil CO₂ concentrations. **Plant and Soil**, v. 227, n. 1, p. 215-221, 2000.

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

CÂMARA, I G. Brief history of conservation in the Atlantic forest. **Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**, p. 31-42, 2003.

CARVALHO, D. A. et al. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do Rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, n.2, p.329-345, 2005.

CHAPIN III, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 234-242, 2000.

CHAPIN III, F. S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 233-260, 1980.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.

CLARK, D. A. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. **Ecological Applications**, v. 12, n. 1, p. 3-7, 2002.

CUNHA, M. C. L.; SILVA JÚNIOR, M. C. Flora e estrutura de floresta estacional semidecidual montana nos estados da Paraíba e Pernambuco. **Nativa**, v.02, n. 02, p. 95-102, 2014.

CUNHA, M.; C. L.; SILVA JUNIOR, M. C.; LIMA, R.; B. Fitossociologia do estrato lenhoso de uma floresta estacional semidecidual montana na Paraíba, Brasil. **Cerne**, v. 19, n. 2, p. 271-280, 2013

DAVIES, S. J. et al. Soil-related floristic variation in a hyperdiverse dipterocarp forest. In: **Pollination Ecology and the Rain Forest**. Springer New York, 2005. p. 22-34.

DUFFY, J. Emmett. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. **Oikos**, v. 99, n. 2, p. 201-219, 2002.

DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.

ELSER, J. J. et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. **Ecology letters**, v. 10, n. 12, p. 1135-1142, 2007.

FINE, P. V.; MESONES, I.; COLEY, P. D. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. **Science**, v. 305, n. 5684, p. 663-665, 2004.

GENTRY, A. H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 1-34, 1988.

GOURLET- FLEURY, S. et al. Environmental filtering of dense- wooded species controls above- ground biomass stored in African moist forests. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 4, p. 981-990, 2011.

GRIME, J. P. **Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties**. John Wiley & Sons, 2006.

HACKE, U. (Ed.). **Functional and ecological xylem anatomy**. Springer, 2015.

HIETZ, P. et al. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. **New Phytologist**, v. 213, n. 1, p. 170-180, 2017.

HOLMGREN, M.; POORTER, L. Does a ruderal strategy dominate the endemic flora of the West African forests?. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 6, p. 1100-1111, 2007.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.

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

KNEITEL, J. M.; CHASE, Jonathan M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 69-80, 2004.

KRAFT, N. JB et al. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. **New Phytologist**, v. 188, n. 4, p. 1124-1136, 2010.

KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204, 2016.

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

MACHADO, E. LM et al. Efeitos do substrato, bordas e proximidade espacial na estrutura da comunidade arbórea de um fragmento florestal em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 2, p. 287-302, 2008.

MAGURRAN, A. E. Measuring biological diversity. **Blackwells**. 2004

MALHI, Y. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 65-75, 2012.

McGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MENGEL, K. et al. Potassium. In: **Principles of plant nutrition**. Springer, Dordrecht, 2001. p. 481-511.

MOLES, A. T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 1, p. 1-18, 2018.

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.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual review of ecology and systematics**, v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.

NAEEM, S.; WRIGHT, J. P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. **Ecology letters**, v. 6, n. 6, p. 567-579, 2003.

PASTOR, J. et al. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. **Ecology**, v. 65, n. 1, p. 256-268, 1984.

POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist- forest tree species: traits, trade- offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1289-1301, 2006.

PRADO-JUNIOR, J. A. et al. Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. **Journal of Plant Ecology**, v. 10, n. 6, p. 895-906, 2016.

REICH, P. B. The world- wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

RODAL, M. J. N.; NASCIMENTO, L. M. Levantamento florístico da floresta serrana da reserva biológica de Serra Negra, microrregião de Itaparica, Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, n. 4, p. 481-500, 2002.

RODAL, M. J. M.; BARBOSA, M. R. V.; THOMAS, W. W. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? **Brasilian Journal of Biology**, São Paulo, v. 68, n. 3, p. 467-475, 2008.

RODAL, M. J. N. et al. Mata do Toró: uma floresta estacional semidecidual de terras baixas no nordeste do Brasil. **Hoehnea**, São Paulo, v. 32, n. 2, p. 283-294, 2005.

RODRIGUES, L. A. et al. Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em Luminárias, MG. **Revista Árvore**, v. 31, n. 1, p. 25-35, 2007.

TILMAN, D. et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 1997.

TRIPLER, C. E. et al. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. **Ecology Letters**, v. 9, n. 4, p. 451-466, 2006.

VILE, D.; SHIPLEY, B.; GARNIER, E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old- field succession. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 504-517, 2006.

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

WHITE, P. J.; BROWN, P. H. Plant nutrition for sustainable development and global health. **Annals of botany**, v. 105, n. 7, p. 1073-1080, 2010.

WRIGHT, S. J. et al. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1616-1625, 2011.

SERAPILHEIRA, SOLO E UMIDADE COMO DIRECIONADORES DA VARIAÇÃO NA ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DE UMA FLORESTA SECA NO BRASIL

Anderson Silva Pinto*

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi investigar a influência dos fatores edáficos sobre a estrutura e composição da comunidade arbórea em um fragmento florestal no Nordeste do Brasil. Para isso, foram alocadas 25 parcelas permanentes com dimensões de 20 × 20 m, sendo todos os indivíduos com CAP (circunferência à altura do peito) ≥ 15 cm aferidos. A partir dos dados de campo foram determinados valores de área basal, densidade de indivíduos, densidade de madeira, diâmetro médio e altura média. Para caracterizar as variáveis químicas, físicas e umidade do solo, foram coletadas no interior de cada parcela amostras compostas de solo, como também amostras de serapilheira acumulada. Para analisar os dados coletados foram realizados a análise de componentes principais (PCA) com o intuito de produzir uma ordenação das parcelas a partir das variáveis do solo, a análise de correspondência canônica (CCA) para verificar a relação entre a distribuição de espécies e as variáveis edáficas, além de análises de regressões múltiplas para verificar se existem correlações entre o solo, estrutura e diversidade do fragmento. Os resultados apontam que a estrutura da comunidade foi diretamente afetada pela distribuição heterogênea dos fatores ambientais na área, de modo que solos com baixa retenção de umidade e elevadas concentrações de fósforo condicionam maior diâmetro dos indivíduos, enquanto que a maior densidade de indivíduos é encontrada em solos com maior teor de umidade e maiores quantidades de serapilheira acumulada. A composição de espécies também respondeu à variação das características edáficas analisadas, de modo que dois grupos de espécies podem ser observados na CCA, um relacionado a solos arenosos e outro relacionados a solos com maior quantidade de silte. A partir desse contexto, é possível afirmar que as propriedades físicas e químicas do solo foram caracterizadas como importantes condutores de filtragem, sendo a produtividade e a distribuição das espécies diretamente afetadas pela variação da fertilidade, granulometria e umidade do solo no fragmento estudado. Assim, esse estudo contribui para o avanço da compreensão de como fatores ambientais em escalas locais podem influenciar no estabelecimento e estrutura de espécies vegetais em fragmentos florestais no nordeste brasileiro.

Palavras-chave: Floresta estacional semidecidual; Densidade da madeira; Estratégias aquisitivas; Estratégias conservativas.

* Aluno do Mestrado em Ecologia e Conservação na Universidade Estadual da Paraíba – Campus I.
Email: anderson.slyp@gmail.com

3 INTRODUÇÃO

Entender até que ponto a estrutura e composição das comunidades é direcionada por variações nas condições ambientais é uma questão fundamental na ecologia vegetal (JONES et al., 2016), uma vez que os processos que a influenciam variam entre diferentes áreas, além de estarem distribuídos em diferentes escalas espaciais (CONDIT et al., 2002, WRIGHT, 2002). Fatores ambientais observados em ampla escala podem ser considerados insuficientes para explicar padrões encontrados em escalas locais, sendo a filtragem ambiental, em pequenas escalas, um fator que molda a estrutura e a composição dessas comunidades (BARALOTO; GOLDBERG, 2004; ALLIE et al., 2015; VLEMINCKX et al., 2015).

Associações entre espécies arbóreas e variáveis ambientais como a topografia, umidade, luz e variáveis químicas e físicas do solo são frequentemente descritas como fonte de variação local da estrutura e composição de florestas tropicais (JONES; SZYSKA; KESSLER, 2011; NERI et al., 2016; RODRIGUES et al., 2016). Gradientes edáficos geralmente são apontados como fatores responsáveis por influenciar a produtividade das comunidades, além de separar grupos florísticos nos quais as espécies respondem de forma diferente à distribuição heterogênea desses fatores (ANDERSEN; TURNER; DALLING, 2010; WRIGHT et al., 2011).

As claras afinidades com certas propriedades do solo (BINKLEY; FISHER, 2012), podem indicar que algumas características morfológicas e fisiológicas estão relacionadas a aptidão de uma espécie para se desenvolver em uma determinada condição ambiental (VIOLE et al., 2007). Essas características são chamadas de traços funcionais, e podem ser consideradas como indicadoras de estratégias de aquisição e uso de recurso em plantas (DÍAZ et al., 2016). A partir de suas estratégias ecológicas, as espécies vegetais podem ser classificadas como espécies aquisitivas, capazes de explorar e crescer rapidamente em ambientes ricos em recurso, e espécies tolerantes, que investem em mecanismo de proteção da biomassa adquirida (REICH, 2014; LOHBECK et al., 2015; DÍAZ et al., 2016).

Traços-chave, a exemplo da densidade da madeira, foram considerados como importantes indicadores de estratégias ecológicas em resposta a diferentes condições ambientais (WESTOBY; WRIGHT, 2006; CHAVE et al., 2009). Nesse sentido, solos férteis e com maior disponibilidade de água favorecem espécies com baixa densidade da madeira (CHAVE et al., 2009; REICH, 2014). Espécies com essa estratégia aquisitiva apresentam um rápido crescimento (POORTER et al., 2010), e geralmente dominam as localidades em que os recursos são mais abundantes (CHAPIN, 1980). Quando os recursos são limitados, a exemplo

da água, uma das estratégias adotadas pelas espécies vegetais é alta densidade de madeira (CHAVE et al., 2009; REICH, 2014). Tais espécies apresentam crescimento mais lento e principalmente alta resistência a ambientes que sofrem com déficit hídrico (HACKE et al., 2001). Uma das explicações para o sucesso das espécies com essa estratégia conservativa em ambientes secos, é que a elevada densidade de madeira confere maior resistência a cavitação do xilema, uma das principais causas de morte de árvores inseridas habitats com solos mais secos (HACKE et al., 2001; CAVENDER-BARES; KITAJIMA; BAZZAZ, 2004).

A partir desse contexto, percebe-se que os traços funcionais, e conseqüentemente as diferentes estratégias adaptativas, são fundamentais no processo de entendimento e previsão dos padrões de distribuição e abundância das espécies em comunidades vegetais (McGILL et al., 2006; MOUCHET et al., 2010; CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011). Além disso, ao se correlacionar essas características funcionais a fatores edáficos, pode-se identificar links diretos entre funções e a organização comunitária (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010), de modo que os fatores abióticos filtram as espécies de acordo com suas estratégias adaptativas (McGILL et al., 2006).

No entanto, muito do que se conhece sobre traços funcionais e estratégias adaptativas provém de estudos desenvolvidos em florestas úmidas, sendo comum a extrapolação dessas informações para florestas tropicais secas (LOHBECK et al., 2015). Porém, os processos e funções que ocorrem em florestas tropicais secas são fortemente influenciados pela sazonalidade climática, o que não ocorre em florestas tropicais úmidas (PENNINGTON; RATTER, 2006). Dentre as florestas tropicais, estima-se que as florestas secas ocupam uma área de 1.048.700 Km² por toda região tropical, com mais da metade dos fragmentos (54,2%) ocorrendo na América do Sul (MILES et al., 2006; PORTILLO-QUINTERO; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010). Mesmo estando entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo, pouca atenção é dada às florestas secas, apesar de sua alta riqueza e endemismo de espécies lenhosas (GILLESPIE, 2005; KIER et al., 2005).

Nesse sentido, considerando a importância do aumento da pesquisa ecológica em florestas tropicais secas, o objetivo do presente trabalho foi investigar a influência dos fatores edáficos sobre variação na estrutura e composição da comunidade arbórea em uma floresta seca no Nordeste do Brasil. Assim, buscou-se responder a seguinte pergunta: Variações na estrutura e composição da comunidade são reflexos de diferentes estratégias ecológicas condicionadas pela distribuição heterogênea de fatores edáficos? Espera-se que a distribuição heterogênea dos fatores edáficos, gere um particionamento espacial de espécies com diferentes estratégias ecológicas, ou seja, solos com maior disponibilidade de água e

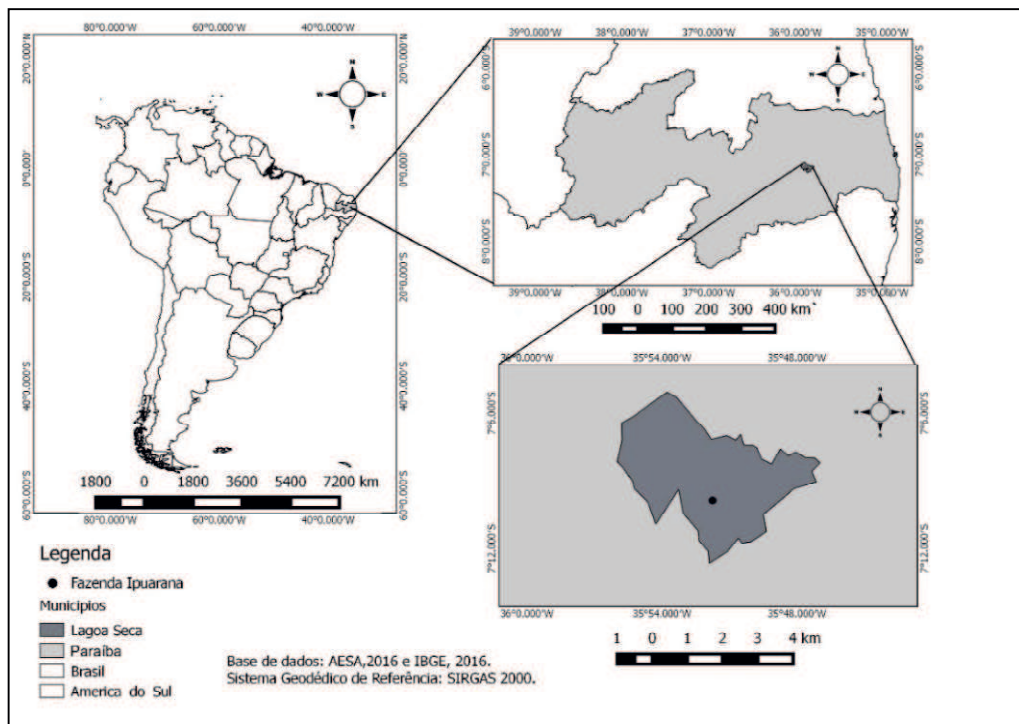
nutrientes favorecerão estratégias aquisitivas, enquanto habitats que apresentam menor disponibilidade dos recursos citados anteriormente, favorecerão espécies com estratégias conservativas.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Área de Estudo

A área de estudo compreende um fragmento de floresta estacional semidecidual submontana (IBGE, 2012), situado em propriedade particular chamada Fazenda Ipuarana, localizada no município de Lagoa Seca, Paraíba, Brasil, as margens da BR-104, entre as coordenadas 7°09'29"S; 35°52'02"W (Figura 1).

Figura 1. Mapa esquemático da localização da área de estudo, município de Lagoa Seca, Paraíba, Brasil (Elaborado por: E.M. Rodrigues)



O fragmento estudado possui área de 36 hectares, apresentando espécies de diferentes tipos de formações vegetais: Caatinga, Florestas úmidas e Florestas secas, caracterizando assim uma vegetação de transição (LOURENÇO; BARBOSA 2003). O fragmento possui uma trilha por quase toda sua extensão, com trechos de aproximadamente quatro metros de largura.

A precipitação média anual da região é 970 mm (AESA, 2017), com a estação seca estendendo-se de quatro a cinco meses com temperatura média anual de 23°C (ANDRADE,

1995), sendo o clima da região classificado como do tipo As, quente e úmido (ALVARES et al., 2013).

4.2 Desenho amostral e coleta de dados

4.2.1 Amostragem da vegetação

Para amostragem da vegetação foi utilizado o método de parcelas permanentes, com todas as árvores incluídas sendo etiquetadas com placas de alumínio em ordem sequencial. Ao total foram alocadas 25 parcelas com dimensões de 20 × 20 m, totalizando uma área amostral de um hectare. As parcelas foram distribuídas em seis transecções, compostas por dois transectos de três parcelas, três transectos de cinco parcelas e um transecto composto por quatro parcelas. Todas as transecções se estenderam das partes mais altas para as mais baixas do fragmento.

Todos os indivíduos arbóreos vivos, com circunferência à altura do peito (CAP) acima de 15 cm estabelecidos no interior das parcelas foram mesurados com fita métrica graduada em centímetros, e suas respectivas alturas estimadas com ajuda de vara graduada de seis metros. Posteriormente, todos os valores de circunferência anotados foram convertidos em diâmetro.

A identificação taxonômica do material botânico coletado foi feita por meio de consultas a especialistas e herbários, como também através da literatura especializada. A classificação das espécies em famílias seguiu o sistema do *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV, 2016).

4.2.2 Coleta e análises do solo

Para caracterização química e textural do substrato foram coletadas no interior de cada parcela três amostras simples do solo superficial (0-20 cm), as quais foram misturadas e homogeneizadas para formar uma amostra composta com cerca de 500 g. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos de 1000 mL e levadas para o Laboratório de Solos da Universidade Federal da Paraíba, Campus II, Areia, onde foram feitas as análises químicas e texturais do solo seguindo o protocolo proposto por Tedesco (1995). Foram obtidas as seguintes variáveis pH, P, K⁺, Na⁺², H⁺ + Al⁺³, Al⁺³, Mg, Al⁺³, Ca⁺², matéria orgânica (MO), saturação de base (V%), soma de bases trocáveis (SB), além de proporções de areia, silte e argila.

Para se determinar a umidade do solo foram coletadas duas amostras compostas de solo no interior das parcelas, uma de 0-20 cm e outra de 20-40 cm de profundidade. Durante a

coleta as amostras foram armazenadas em sacos plásticos e, posteriormente, levadas ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVe), da Universidade Estadual da Paraíba. Para determinar a umidade do solo foi utilizado o protocolo sugerido por Tedesco (1995).

4.2.3 Serapilheira

A coleta da serapilheira foi realizada no fim da estação seca de 2017. Para a coleta da necromassa foi utilizado um quadro vazado feito com canos de PVC com tamanho 1m x 1m (1m²), disposto aleatoriamente sobre o solo de cada parcela. Após a coleta, as amostras foram levadas ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVe) da Universidade Estadual da Paraíba, Campus I, Campina Grande, onde foram separadas nas frações folhas, galhos/cascas e miscelânea (flores, frutos, sementes e restos vegetais não identificáveis). Após a separação, o material foi seco em estufa a 75° C até atingir o peso constante, e pesada em gramas (g) para determinação da massa seca. Para as análises estatísticas foram utilizados os valores de serapilheira total por parcela. O valor da serapilheira total acumulada por parcela foi obtido a partir da soma das frações secas, referente a cada unidade amostral.

4.2.4 Densidade da madeira

Foram selecionadas 27 espécies para análise de densidade de madeira cuja somatória representou cerca de 80% da área basal total da comunidade. Os valores de densidade de madeira por espécie foram consultados a partir do banco de dados disponibilizado por Chave et al., (2006). Nesse material podem ser encontrados os valores de densidade de madeira de 2456 espécies de árvores da América central e do Sul.

Quando o valor de densidade de madeira não foi determinando para alguma espécie, foram feitas expedições a campo para se coletar a madeira dos indivíduos que faltavam. Durante a coleta foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie, dos quais foram extraídos segmentos de 10 cm de seções dos caules (TRUGILHO et al., 1990). No laboratório, as amostras foram reidratadas por cinco dias até a saturação completa (FERREIRA; BARBOSA, 2004). Posteriormente, cada peça foi mantida em descanso por um período de 5-10 minutos para que o excesso de água da saturação pudesse escorrer. O volume das amostras foi medido pelo deslocamento do líquido, sendo cada amostra colocada em um recipiente graduado contendo água a um volume conhecido. A diferença entre volume final e volume inicial indicou o volume da amostra, expresso em cm³. Em seguida, para se obter a massa seca, as amostras foram depositadas em sacos de papel identificados e depositadas em

estufa à 60°C para secagem até peso constante (g), não havendo variação superior a 0,5 g. A DM foi calculada a partir da relação entre massa seca (g) e volume (cm³), expressa em g/cm³.

5.3 Análise estatística

Para compreender a estrutura da comunidade foram calculados por parcela os parâmetros estruturais de área basal, densidade relativa, diâmetro e altura média por espécie através do programa FITOPAC 2.1 (SHEPHERD, 2010).

Para testar a influência das variáveis edáficas sobre a densidade da madeira foi calculada a média ponderada do traço na comunidade (*Community-Weighted Mean*; CWM) por parcela.

Para atender os pressupostos de normalidade e homoscedasticidade os dados foram testados usando o teste de Shapiro-Wilk e, quando necessário, transformados. Dados referentes a variáveis estruturais foram transformados em raiz quadrada, enquanto as variáveis químicas do solo em $\log(x) + 1$ (MELO; HEPP 2008).

Com o intuito de produzir uma ordenação das parcelas a partir das propriedades químicas e físicas do solo, além da serapilheira, efetuamos a análise de componentes principais (PCA), sendo que as variáveis redundantes ou que pouco contribuíram para análise foram eliminadas. Dessa forma, foi criada uma matriz de correlação que consistiu das variáveis areia, magnésio, cálcio, sódio, fósforo, capacidade de troca catiônica (CTC), umidade do solo (40 cm), e serapilheira total acumulada.

A fim de verificar as relações entre a distribuição da densidade de espécies e as variáveis edáficas foi realizada a análise de correspondência canônica (CCA) (TER BRAAK, 1986). Para executar a análise foram organizadas duas matrizes, sendo a matriz principal constituída pela densidade de espécie por parcela, enquanto a matriz secundária incluiu as variáveis edáficas por parcela. Primeiramente a análise foi processada utilizando todas as variáveis ambientais e, posteriormente, as variáveis multicolineares (correlações entre variáveis $\geq 0,7$) foram excluídas (LEGENDRE; LEGENDRE,1998). Desse modo, foram incluídas ao modelo final as variáveis silte, areia, potássio, alumínio, sódio, magnésio, fósforo, cálcio, pH, saturação por base (V%), capacidade de troca catiônica (CTC), umidade do solo (40 cm), e quantidade de serapilheira total por parcela. Tanto a análise de componentes principais (PCA) quanto a análise de correspondência canônica foram executadas através do programa FITOPAC 2.1 (SHEPHERD, 2010).

Para determinar os melhores modelos lineares que representam as correlações entre as variáveis edáficas, parâmetros estruturais e CWM da densidade de madeira, foi utilizado o

critério de informação Akaike (AICc) usando o programa de seleção de modelo SAM (RANGEL et al., 2010). Esse programa de seleção de modelo calcula modelos de regressão múltipla para todas as combinações possíveis de variáveis, sendo que modelos com valores de $\Delta AICc < 2$ considerados explicativos, porém o melhor modelo é geralmente determinado pelo menor valor de AICc. Após a escolha, o melhor modelo foi submetido a uma análise de regressão múltipla no programa PAST (HAMMER et al., 2001) para se avaliar em termos percentuais, o quanto cada variável independente influencia a variabilidade das variáveis dependentes, tomando-se como referência os valores dos coeficientes de determinação múltipla (R^2). A partir dessa análise também foram obtidos os valores p e coeficientes de correlação dos modelos.

5 RESULTADOS

Foram amostrados um total de 1835 indivíduos, distribuídos em 75 espécies e 28 famílias, que totalizaram uma área basal de 23,27 m²/ha.

Tratando-se das características de solo, a saturação por base (V%) indicou que a maioria dos solos amostrados são hiperdistróficos (V% < 35%), sendo apenas uma dentre as 25 unidades amostrais considerada mesodistrófica (35% > V% < 50%). Em relação a granulometria, os solos foram classificados em apenas duas classes texturais: franco arenosa e franco argilo arenosa.

O diagrama de ordenação resultante da PCA resumiu 63,27% da variabilidade total dos dados, com os eixos 1 e 2 explicando 46,79% e 16,48%, respectivamente (Figura 2). As variáveis ambientais que apresentaram os maiores coeficientes de correlação na primeira componente principal foram a umidade do solo (20-40 cm) (0,86), Areia (-0,79), Matéria orgânica (0,82), Sódio (0,82) e CTC (0,71). Já a variável que apresenta o maior coeficiente de correlação na segunda componente principal foi o Cálcio (0,87) (Tabela 1). Deste modo, pode-se identificar ao longo do eixo 1, um gradiente ambiental relacionado, principalmente, a textura do solo e umidade; enquanto que ao longo do eixo do eixo 2, um gradiente edáfico associado principalmente a fertilidade do solo.

Figura 2. Análise dos Componentes Principais (PCA) mostrando a correlação entre as variáveis do solo e serapilheira e sua distribuição nas unidades amostrais. Ca = cálcio; CTC = capacidade de troca catiônica Mg = magnésio; MO = matéria orgânica; Na = sódio; P = fósforo; Umi40 = Umidade do solo (20-40 cm).

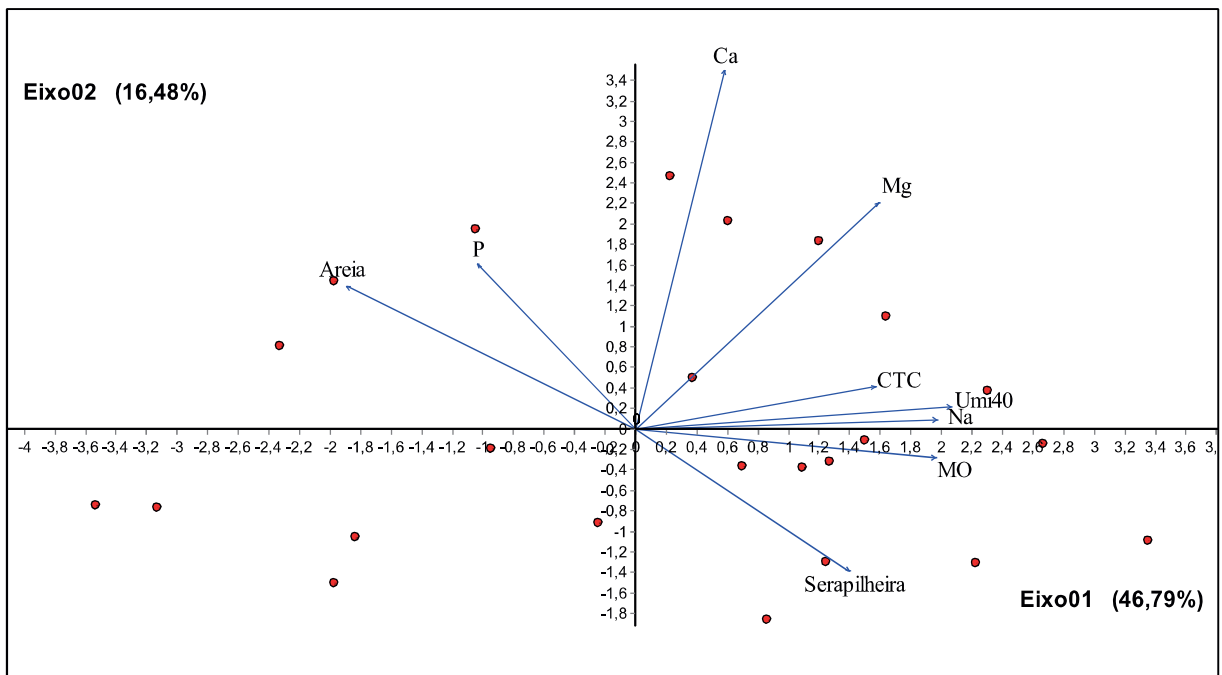


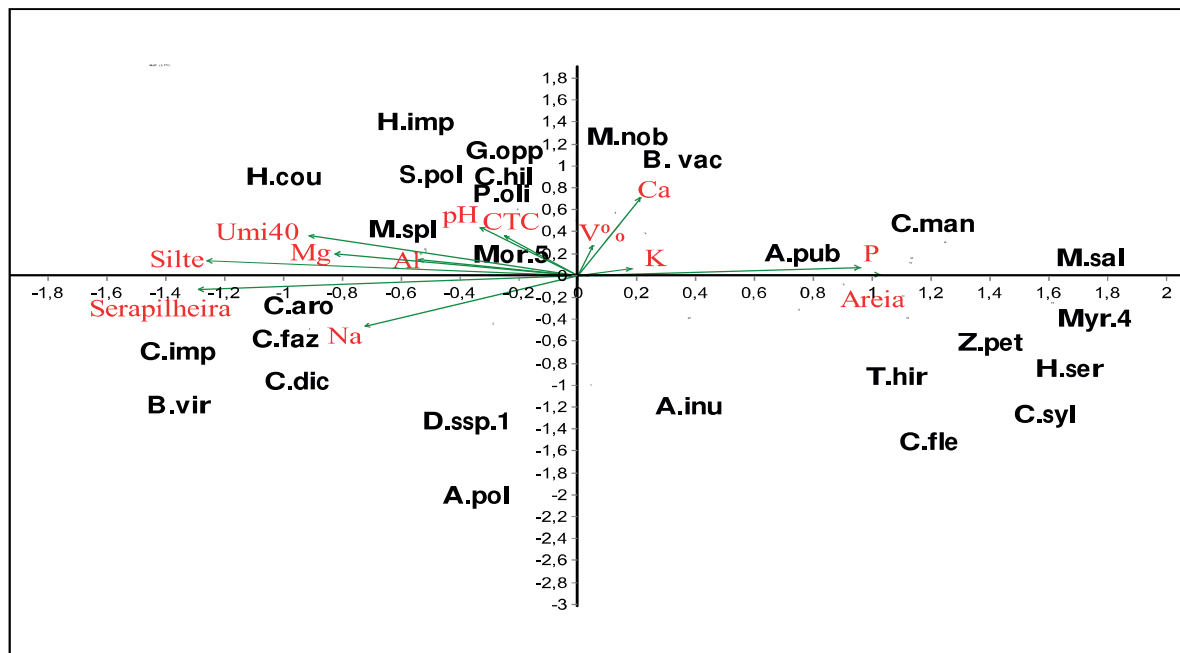
Tabela 1. Variáveis com seus respectivos eixos da análise de componentes principais como preditoras (*) da distribuição da vegetação no fragmento estudado.

Variáveis	PC 1	PC 2
Umidade do solo (40 cm)	0,86*	0,03
Fósforo (P)	-0,43	0,40
Sódio (Na)	0,82*	0,01
Magnésio (Mg)	0,67*	0,55
Cálcio	0,25	0,87*
Matéria orgânica (MO)	0,82*	-0,08
Capacidade de troca catiônica (CTC)	0,71*	-0,13
Areia	-0,79*	0,35
Serapilheira	0,58	-0,34

A CCA realizada com 27 espécies resumiu 31,97% da variabilidade total dos dados nos dois primeiros eixos, indicando uma relação entre a distribuição das espécies e a associação das variáveis ambientais já exibidas anteriormente na PCA (Figura 3). De uma forma geral, o diagrama da CCA distinguiu dois grandes grupos florísticos. O primeiro grupo composto por *Albizia polycephala*, *Bowdichia virgilioides*, *Campomanesia aromatica*, *Campomanesia dichotoma*, *Callisthene fasciculata*, *Clusia hilariana*, *Cupania impressinervia*, *Dahlstetia* ssp. 1, *Guapira opposita*, *Handroanthus impetiginosus*, *Hymenaea*

courbaril, *Margaritaria nobilis*, Morfo espécie 5, *Myrcia splendens*, *Psidium oligospermum* e *Senegalia polyphylla* está associado principalmente a solos argilosos, com maior teor de umidade, elevadas concentrações de cálcio e magnésio, elevados valores de CTC e maior quantidade de serapilheira.

Figura 3. Diagrama de ordenação de espécies produzida pela análise de correspondência canônica (CCA), baseada na distribuição da abundância de espécies arbóreas na área de estudo. A.pol = *Albizia polycephala*; A.inu = *Albizia inundata*; A.pub = *Allophylus puberulus*; B.vir = *Bowdichia virgilioides*; B.vac = *Byrsonima vacciniifolia*; C.syl = *Casearia sylvestris*; C.aro = *Campomanesia aromática*; C.dic = *Campomanesia dichotoma*; C.fas = *Callisthene fasciculata*; C.man = *Chloroleucon mangense*; C.hil = *Clusia hilariana*; C.imp = *Cupania impressinervia*; C.fle = *Cynophalla flexuosa*; D.ssp.1 = *Dahlstetia* ssp. 1; G.opp = *Guapira opposita*; H.imp = *Handroanthus impetiginosus*; H.ser = *Handroanthus serratifolius*; H.cou = *Hymenaea courbaril*; M.nob = *Margaritaria nobilis*; M.sal = *Manilkara salzmannii*; Mor.5 = Morfo espécie 5; M.spl = *Myrcia splendens*; P.oli = *Psidium oligospermum*; Myr.4 = *Myrtaceae* sp.4; S.pol = *Senegalia polyphylla*; T.hir = *Trichilia hirta* e Z.pet = *Zanthoxylum petiolare*.



O segundo grupo composto por *Albizia inundata*, *Allophylus puberulus*, *Byrsonima vacciniifolia*, *Casearia sylvestris*, *Chloroleucon mangense*, *Cynophalla flexuosa*, *Handroanthus serratifolius*, *Myrtaceae* sp. 4, *Manilkara salzmannii*, *Trichilia hirta* e *Zanthoxylum petiolare*, encontra-se estabelecido em localidades que possuem solos arenosos com elevadas concentrações de fósforo.

Além de influenciar a distribuição das espécies, as análises de regressão múltipla indicaram que a distribuição heterogênea dos fatores edáficos é responsável por influenciar parâmetros estruturais da comunidade, como é o caso da densidade de indivíduos e o diâmetro médio das árvores. O modelo que inclui os efeitos das variáveis serapilheira ($R^2 = 0,56$),

fósforo ($R^2 = -0,39$) e umidade ($R^2 = 0,30$) foi considerado o mais adequado ($\Delta AICc = 0$; $AICc = 145,05$; $R^2 = 0,71$) para explicar o aumento da densidade de indivíduos na área de estudo. Enquanto que o melhor modelo que descreve o aumento no diâmetro dos indivíduos ($\Delta AICc = 0$; $AICc = -14,04$; $R^2 = 0,38$) inclui o efeito das variáveis silte ($R^2 = 0,27$) e umidade ($R^2 = 0,26$). Também foi verificada a influência do gradiente edáfico sobre o atributo funcional, densidade da madeira, a partir dos modelos de regressões múltiplas ($\Delta AICc = 0$; $AICc = -81,10$; $R^2 = 0,49$). O modelo que inclui as variáveis silte ($R^2 = -0,42$) e serapilheira ($R^2 = -0,39$), indica que a densidade da madeira é inversamente proporcional a esses dois fatores (Tabela 2).

Tabela 1. Modelos mais significativos selecionados pelo critério de menor valor de AICc. Valor – p = níveis de significância; R^2 = Coeficiente de determinação; AICc = Critério de informação Akaike; $\Delta AICc$ = Critério de informação Delta Akaike.

Variáveis	Valor - p	R^2	AICc	$\Delta AICc$
Densidade de indivíduos				
Interseção	<0,01	0,71	145,05	0
Umidade	0,2	0,30		
Fósforo (P)	0,01	-0,39		
Serapilheira	<0,01	0,56		
Diâmetro médio				
Interseção	<0,01	-0,38	-14,02	0
Silte	0,05	0,27		
Umidade	0,05	0,26		
Densidade da madeira				
Interseção	<0,01	-0,49	-81,1	0
Serapilheira	0,05	-0,39		
Silte	0,05	-0,42		

Além disso, é importante destacar que algumas características estruturais variam entre as espécies presentes nos diferentes ambientes. Ambientes arenosos abrigam espécies com elevadas alturas e diâmetros, como é o caso de *Handroanthus serratifolius*, *Casearia sylvestris* e *Chloroleucon mangense*. Já ambientes mais úmidos abrigam espécies com alta densidade relativa, porém com diâmetro médio reduzido com é caso de *Cupania impressinervea*, *Guapira opposita* e *Psidium oligospermum* (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros estruturais das 27 espécies de maior área basal amostradas na área de estudo. DM = Densidade da madeira; ABT = Área basal total; DR = Densidade relativa; DAPM = Diâmetro médio; AM = Altura média.

Espécies	DM	ABT	DR	DAPM	AM
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	0,83	2,49	8,17	12,79	9,47
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl)	0,93	2,47	1,08	32,68	14,60
<i>Cupania impressinervia</i> Acev.-Rodr.	0,66	1,08	11,11	7,75	6,45
<i>Psidium oligospermum</i> Mart. ex DC.	0,74	0,88	4,90	9,99	7,96
<i>Campomanesia dichotoma</i> (O. Berg) Mattos	0,84	0,81	2,07	14,63	9,03
<i>Margaritaria nobilis</i> L. f.	0,62	0,81	3,21	12,05	8,80
<i>Allophylus puberulus</i> (Cambess.) Radlk.	0,71	0,80	6,70	8,54	7,74
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,71	0,75	0,81	23,00	12,77
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul	0,90	0,74	1,90	14,57	10,51
<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	0,84	0,71	3,65	10,48	7,22
<i>Clusia hilariana</i> Schlttdl.	0,56	0,67	1,79	14,63	9,77
<i>Byrsonima cf. vacciniifolia</i> A.Juss.	0,60	0,61	2,17	11,40	8,29
<i>Trichilia hirta</i> L.	0,55	0,56	2,50	11,05	9,89
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	0,56	0,52	1,41	14,48	11,27
<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W.Grimes	0,56	0,49	1,03	17,13	10,34
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0,91	0,49	3,10	10,11	8,68
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	0,99	0,49	0,43	23,10	11,38
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.)	0,93	0,40	1,08	13,22	8,53
<i>Dahlstedtia</i> ssp. 1	0,85	0,40	0,92	17,66	11,38
<i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H. J. Lam	1,03	0,39	1,41	12,27	10,63
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0,80	0,38	2,67	9,11	7,10
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0,77	0,36	2,17	10,05	7,20
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	0,84	0,33	1,25	12,88	8,50
<i>Callisthene fasciculata</i> Mart.	0,71	0,32	0,92	14,46	9,09
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	0,70	0,31	1,08	12,84	7,10
Myrtaceae sp. 4	0,85	0,37	2,09	9,00	6,70
Morfo espécie 5	0,43	0,52	1,25	9,50	12,90

6 DISCUSSÃO

As variáveis granulométricas, químicas e serapilheira influenciaram positivamente o padrão local de distribuição de riqueza de espécies, bem como explicam a variação da abundância de parte das espécies na área de estudo, além de também explicar estratégias relacionadas a aquisição de recurso. A distribuição heterogênea das variáveis granulométricas pode ser um dos principais fatores relacionados a essas variações na estrutura, composição e estratégias das espécies arbóreas de florestas estacionalmente secas. Solos com maiores teores de argila possuem alta capacidade de retenção de água, ao contrário de solos arenosos (PAIVA et al., 2000) e pode estar contribuindo para a criação de micro-habitats heterogêneos,

que atuam como filtros abióticos impondo restrições ao desenvolvimento das espécies (LALIBERTÉ et al., 2014).

A associação entre granulometria e umidade foi um dos principais fatores que influenciaram a densidade de indivíduos, e diâmetro médio na área de estudo. Em habitats de maior umidade, ocorreu um maior adensamento de indivíduos, enquanto em habitats de solos arenosos ocorrem indivíduos de maior diâmetro. Esse aumento na densidade de indivíduos em solos mais úmidos pode ser explicado, pois em comunidades naturais, as espécies de plantas geralmente são limitadas pela disponibilidade de recursos, e pela capacidade de absorção dos mesmos (HILLERISLAMBERS et al., 2012). O aumento ao acesso à água, leva ao acréscimo da abundância das espécies que seriam limitadas, caso a água estivesse em escassez (WEDIN; TILMAN, 1993).

Além da maior disponibilidade de recurso, as espécies arbóreas apresentam afinidades claras com as propriedades do solo (BINKLEY; FISHER, 2012). A presença de traços funcionais que se relacionam com a absorção e uso da água ou nutrientes pode ser um dos motivos que aumentam as chances de as plantas ocuparem localidades mais ricas (JAGER et al., 2015). Na área de estudo, solos com maior capacidade de retenção de água também abrigam indivíduos com menores valores de densidade da madeira. Isso pode representar uma estratégia aquisitiva, já que uma baixa densidade de madeira favorece a obtenção de recursos e o rápido crescimento das plantas (READ et al., 2014). Uma baixa densidade de madeira associada a ambientes com uma grande densidade de indivíduos, pode indicar que a disponibilidade de recurso aliada à espécies fisiologicamente adaptadas a essa condição, faz com que elas cresçam mais rápido e dominem as localidades em que estão inseridas (DÍAZ et al., 2016; ZHANG et al., 2017).

Outra variável associada a maior densidade de indivíduos é a serapilheira acumulada, que é base para o desenvolvimento da cadeia decompositora e reservatório de nutrientes no solo (Citação). No contexto do presente estudo, essa variável torna-se ainda mais importante, já que em ecossistemas com limitações hídricas a serapilheira atua na conservação da umidade do solo (PUGNAIRE; HAASE, 1996). A umidade assume um papel importante no contexto desse trabalho, pois diferente das florestas úmidas, onde as adaptações a gradientes luminosos conduzem a montagem da comunidade (POORTER; BONGERS; BONGERS, 2006), a água é o recurso chave que determina a estrutura e composição nas florestas tropicais secas (POORTER; MARKESTEIJN, 2008). Em função da seca sazonal, adaptações a forte incidência luminosa e alta taxas evapotranspiratórias determinam grande parte da ecologia das espécies nesses ambientes (POORTER; MARKESTEIJN, 2008, WOLFE; KURSAR, 2015),

sendo as estratégias para resistir à seca fundamentais no processo de diferenciação de nicho e coexistência (MARKESTEIJN; POOTER, 2009).

Nossos dados corroboram a afirmação anterior, pois a medida que os solos se tornaram mais arenosos, ocorreram menores quantidades de serapilheira e o aumento dos valores do CWM referente a densidade da madeira. Com baixa umidade no solo, uma elevada densidade da madeira pode ser representada como uma estratégia conservativa, que confere maior resistência a ambientes com menos água no solo (CHAVE et al., 2009; REICH, 2014). Além disso, nas parcelas em que os solos possuem maior quantidade de areia, o diâmetro dos indivíduos é maior, e a densidade da madeira desses indivíduos também é maior quando comparados a outros inseridos em localidades mais úmidas. Isso pode indicar que os indivíduos de grande porte, utilizam dessa estratégia conservativa para persistirem sob condições estressantes.

Cenários em que espécies de grande porte ocupam ambientes teoricamente limitados em recursos são frequentemente relatados na literatura. Em estudo desenvolvido em floresta semidecidual na Bolívia, Sande et al., (2017) demonstraram que grandes árvores foram encontradas em solos arenosos. Por terem suas copas expostas a maior incidência luminosa, árvores grandes sofrem maior pressão evaporativa (POORTER et al., 2010) e para compensar a maior demanda por água, as espécies inseridas em solos arenosos podem investir em um sistema radicular desenvolvido (GOURLET-FLEURY et al., 2011). Possivelmente, solos arenosos facilitam o crescimento de raízes a camadas mais profundas, permitindo acesso a águas subterrâneas (SANDE et al., 2017).

Para que a água captada no solo alcance as partes mais altas da copa, a densidade da madeira pode exercer papel fundamental na segurança do transporte de substâncias ao longo da planta (CHAVE et al., 2009). Geralmente, quanto mais elevada a densidade de madeira, menor é o diâmetro de vasos condutores presentes nas espécies vegetais (PRESTON et al., 2006). Sob condições estressantes, vasos condutores de maior diâmetro representam uma estratégia desfavorável, já que podem induzir a cavitação no xilema (HACKE et al., 2006). No caso dos solos arenosos, para garantir que a água chegue a copa, as espécies podem investir em vasos condutores de menor diâmetro, imersos em tecido denso, garantindo maior segurança hidráulica devido ao menor risco de implosão vascular e cavitação (HACKE et al., 2001, 2006).

Os elevados diâmetros também podem estar relacionados a maior disponibilidade de fósforo em solos arenosos. Esse nutriente é considerado como importante fator limitante do crescimento de árvores em florestas tropicais, sendo sua maior disponibilidade associada ao

aumento de biomassa acima do solo (VITOUSEK et al., 2010; SANTIAGO et al., 2012). A deficiência ligada a esse nutriente geralmente está atrelada a diminuição da capacidade fotossintética das espécies vegetais, conseqüentemente reduzindo a produção primária a nível comunitário (DOMINGUES et al., 2010; BLOOMFIELD; FARQUHAR; LLOYD, 2014; DOMINGUES et al., 2015). Resultados semelhantes foram encontrados por Quesada et al. (2012) e Ledo et al. (2016), em que os autores destacaram elevadas concentrações de fósforo como um dos principais fatores responsáveis pelo aumento da produtividade em florestas tropicais.

O particionamento de habitats em função das variações do solo, também influenciou a distribuição das espécies na área de estudo. Destacamos a presença de *G. opposita*, uma das espécies que apresentou maior área basal e número de indivíduos no fragmento estudado, restrita a localidades que possuem maior umidade do solo, e maior concentração de nutrientes essenciais. Segundo Camara et al., (2018), essa espécie também teve preferência por localidades mais úmidas e férteis, em um fragmento de floresta semidecidual secundária no sudeste do Brasil. *G. opposita*, e também *C. impressinervia* (maior densidade relativa na área de estudo e distribuição intrinsecamente ligada a localidades com solos mais úmidos), são frequentemente citadas em estudos desenvolvidos em fragmentos florestais no nordeste do Brasil (ANDRADE et al., 2006; OLIVEIRA; ANDRADE; FELIX, 2006; COSTA JÚNIOR et al., 2007; NASCIMENTO; RODAL, 2008; LOPES; FERRAZ; ARAÚJO, 2008; CUNHA; SILVA JÚNIOR; LIMA, 2013), porém suas preferências ecológicas são pouco discutidas nesses trabalhos.

Já *H. serratifolius*, *C. sylvestris* e *C. mangense* são espécies que estão fortemente associadas a solos arenosos e maiores concentrações de fósforo neste estudo. Estas espécies recebem destaque por apresentam os maiores diâmetros da comunidade, além de elevados valores de área basal. Em estudo desenvolvido em um fragmento de floresta seca no estado de Pernambuco, *H. serratifolius* também se destacou por sua elevada área basal como ocorreu no presente estudo (ANDRADE; RODAL, 2004). Além de possuírem uma elevada área basal, essas espécies possuem alta densidade de madeira. Desse modo, a relação entre densidade da madeira e solos menos úmidos, pode ter sido diretamente influenciada pela distribuição dessas espécies.

A partir desse contexto, fica claro que mudanças nas variáveis edáficas também levam a mudanças nas estratégias adaptativas das plantas, que por sua vez moldam a comunidade vegetal com base em traços funcionais. Nessa perspectiva, a interação entre atributos funcionais e variáveis ambientais específicas, pode ser caracterizada como um importante

preditor do padrão de distribuição e abundância das espécies (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010).

A partir dessa abordagem pode-se assumir que nem todas as espécies são ecologicamente equivalentes (MAGURRAN, 2004), de modo que se uma espécie de árvore é fisiologicamente melhor adaptada a determinadas características edáficas, ela terá maiores chances de dominar o sistema local (ZHANG et al., 2017).

LITTER, SOIL AND MOISTURE AS DRIVERS OF THE VARIATION IN THE STRUCTURE AND COMPOSITION OF A DRY FOREST IN BRAZIL

ABSTRACT

The objective of this work was to investigate an influence of edaphic factors on a structure and composition of the tree community in a forest fragment in Brazilian Northeast. For this, 25 permanent plots with dimensions of 20×20 m were allocated, all the individual with CAP (circumference of chest height) > 15 cm being measured. From the field data, basal area, individual density, wood density, mean diameter and mean height. To characterize as chemical, physical and soil moisture variables, soil samples were collected inside each plot as well as accumulated litter samples. (PCA) in order to produce a plot order from the soil variables, a canonical correspondence analysis (CCA) to verify the relationship between a species distribution and as soil variables, as well as regression analysis to verify if there are correlations between the soil, structure and diversity of the fragment. The results indicate that the community structure is directly affected by the heterogeneous distribution of the environmental factors in the area, so that soils with low retention of one unit and high concentrations of phosphorus condition larger diameter of the individuals, while the highest density of use is found in soils with higher moisture content and higher volumes of accumulated litter. The species composition also responded to the variation of the edaphic characteristics analyzed, so that two groups of species can be observed in the CCA, one related to sandy soil and another related to clayey soils. From this context, it is possible to see both physical and chemical properties of the soil as characteristics as important representatives of filtration, being a productivity and a distribution of the species affected by the variation of the characteristics edited without fragment studied. Thus, this study contributes to the advancement of the understanding of how environmental factors at local scales can influence any establishment and structure of plant species in forest fragments in the Brazilian northeast.

Keywords: Semidecidual seasonal forest; Wood density; Acquisitive strategies; Conservative strategies.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AESA. **Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba**. Disponível em: <http://www.aesa.pb.gov.br/>, acesso: 11/07/2017.

ALLIE, E. et al. Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community. **PloS one**, v. 10, n. 11, p. e0141488, 2015.

ALVARES, C. A. et al. G. Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728. 2013.

ANDERSEN, K. M.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 2, p. 278-292, 2010.

ANDRADE, K. V. S. A.; RODAL, M. J. N. Fisionomia e estrutura de um remanescente de floresta estacional semidecidual de terras baixas no nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 463-474, 2004.

ANDRADE, L. A. et al. Análise florística e estrutural de matas ciliares ocorrentes em brejo de altitude no município de Areia, Paraíba. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 1, n. 1, p. 31-40, 2006.

ANDRADE, L. A. **Classificação ecológica do Estado da Paraíba**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, 1995.

BARALOTO, C.; GOLDBERG, D. E. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. **Oecologia**, v. 141, n. 4, p. 701-712, 2004.

BINKLEY, D.; FISHER, Richard. **Ecology and management of forest soils**. John Wiley & Sons, 2012.

BLOOMFIELD, K. J.; FARQUHAR, G. D.; LLOYD, J. Photosynthesis–nitrogen relationships in tropical forest tree species as affected by soil phosphorus availability: a controlled environment study. **Functional plant biology**, v. 41, n. 8, p. 820-832, 2014.

BYNG, J. W. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical journal of the linnean society**, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.

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

CAVENDER-BARES, J.; KITAJIMA, K.; BAZZAZ, F. A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 4, p. 635-662, 2004.

CHAPIN III, F. S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 11, n. 1, p. 233-260, 1980.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, 2003.

CHAVE, J. et al. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. **Ecological applications**, v. 16, n. 6, p. 2356-2367, 2006.

CHAVE, J. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p. 666-669, 2002.

COSTA JÚNIOR, R. F. et al. Florística arbórea de um fragmento de Floresta Atlântica em Catende, Pernambuco-Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 2, n. 4, 2007.

CUNHA, M.; C. L.; SILVA JUNIOR, M. C.; LIMA, R.; B. Fitossociologia do estrato lenhoso de uma floresta estacional semidecidual montana na Paraíba, Brasil. **Cerne**, v. 19, n. 2, p. 271-280, 2013.

DAUBENMIRE, Rexford et al. Plant communities: a textbook of plant synecology. **Plant communities: a textbook of plant synecology.**, 1968.

DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.

NASCIMENTO, L. M.; RODAL, M. J. N. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional montana do maciço da Borborema, Pernambuco–Brasil1. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 1, p. 27-39, 2008.

DOMINGUES, T. F. et al. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. **Plant, Cell & Environment**, v. 33, n. 6, p. 959-980, 2010.

DOMINGUES, T. F. et al. Biome-specific effects of nitrogen and phosphorus on the photosynthetic characteristics of trees at a forest-savanna boundary in Cameroon. **Oecologia**, v. 178, n. 3, p. 659-672, 2015.

FERREIRA, C. A. C.; BARBOSA, R. I. Densidade básica da madeira de um ecossistema de “campina” em Roraima, **Amazônia Brasileira**. 2004.

GILLESPIE, T. W. Predicting woody-plant species richness in tropical dry forests: a case study from South Florida, USA. **Ecological Applications**, v. 15, n. 1, p. 27-37, 2005.

GOURLET- FLEURY, S. et al. Environmental filtering of dense- wooded species controls above- ground biomass stored in African moist forests. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 4, p. 981-990, 2011.

HACKE, U. G. et al. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree physiology**, v. 26, n. 6, p. 689-701, 2006.

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.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. Paleontological statistics software: Package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, n. 4, 2001.

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

JAGER, M. M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374-385, 2015.

- JONES, M. M. et al. Differences in topographic and soil habitat specialization between trees and two understorey plant groups in a Costa Rican lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 32, n. 6, p. 482-497, 2016.
- JONES, M. M.; SZYSKA, B.; KESSLER, M. Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 4, p. 558-569, 2011.
- KIER, G. et al. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 7, p. 1107-1116, 2005.
- KOTOWSKA, M. M. et al. Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. **Frontiers in plant science**, v. 6, 2015.
- LALIBERTÉ, E.; ZEMUNIK, G.; TURNER, B. L. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. **Science**, v. 345, n. 6204, p. 1602-1605, 2014.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species- rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386-398, 2010.
- LEDO, A. et al. Lianas and soil nutrients predict fine-scale distribution of above-ground biomass in a tropical moist forest. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 6, p. 1819-1828, 2016.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Numerical ecology: second English edition. **Developments in environmental modelling**, v. 20, 1998.
- 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, p. e0123741, 2015.
- LOPES, C. G. R.; FERRAZ, E. M. N.; LIMA ARAÚJO, E. Physiognomic-structural characterization of dry-and humid-forest fragments (Atlantic Coastal Forest) in Pernambuco State, NE Brazil. **Plant ecology**, v. 198, n. 1, p. 1-18, 2008.
- LOURENÇO, C. E. L.; BARBOSA, M. R. V. Flora da fazenda Ipuarana, Lagoa Seca, Paraíba (guia de campo). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 17, p. 23-58, 2003.
- MAGURRAN, A. E. Measuring biological diversity. **Blackwells**. 2004

- 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.
- McGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.
- MELO, A. S.; HEPP, L. U.. Statistical tools to analyze data from biomonitoring studies. 2009.
- MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.
- NERI, A. V. et al. Soil and altitude drives diversity and functioning of Brazilian Páramos (Campo de Altitude). **Journal of Plant Ecology**, 2016.
- OLIVEIRA, F. X.; ANDRADE, L.A.; FÉLIX, L. P. Comparações florísticas e estruturais entre comunidades de Floresta Ombrófila Aberta com diferentes idades, no Município de Areia, PB, Brasil. **Acta botânica brasílica**, v. 20, n. 4, p. 861-873, 2006.
- PAIVA, A. Q. et al. Propriedades físico-hídricas de solos de uma toposseqüência de tabuleiro do estado da Bahia. **Pesquisa Agropec. Bras**, v. 35, n. 11, p. 2295-2302, 2000.
- PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A. (Ed.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. CRC Press, 2006.
- POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist- forest tree species: traits, trade- offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1289-1301, 2006.
- POORTER, L. et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1314-1328, 2015.
- POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2010.

POORTER, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 321-331, 2008.

PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological Conservation**, v. 143, n. 1, p. 144-155, 2010.

PRESTON, K. A.; CORNWELL, W. K.; DENOYER, J. L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 807-818, 2006.

PUGNAIRE, F. I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1420-1426, 1996.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, 2012.

RANGEL, T. F.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. **Ecography**, v. 33, n. 1, p. 46-50, 2010.

READ, Q. D. et al. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. **Functional ecology**, v. 28, n. 1, p. 37-45, 2014.

REICH, P. B. The world- wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

RODRIGUES, P. M. S. et al. The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. **Journal of Plant Ecology**, p. rtw135, 2016.

RUSSO, S. E. et al. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. **Functional Ecology**, v. 24, n. 2, p. 253-262, 2010.

SANDE, M. T. et al. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. **Journal of Ecology**, 2017.

SANDEL, B.; CORBIN, J. D.; KRUPA, M. Using plant functional traits to guide restoration: a case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, v. 2, n. 2, p. 1-16, 2011.

SANTIAGO, L. S. et al. Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 2, p. 309-316, 2012.

SHEPHERD, G. J. **FITOPAC 2.1. Manual do usuário**. Universidade de Campinas, Departamento de Botânica, 2010.

TEDESCO, M. J. et al. **Análises de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre: Ufrgs, 1995.

TER BRAAK, C. J. F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1167-1179, 1986.

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

PUTTEN, W. H. et al. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 265-276, 2013.

VITOUSEK, P. M. et al. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Ecological applications**, v. 20, n. 1, p. 5-15, 2010.

VLEMINCKX, J. et al. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. **Journal of vegetation science**, v. 26, n. 1, p. 134-144, 2015.

WEDIN, D.; TILMAN, D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. **Ecological Monographs**, v. 63, n. 2, p. 199-229, 1993.

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

WOLFE, B. T.; KURSAR, T. A. Diverse patterns of stored water use among saplings in seasonally dry tropical forests. **Oecologia**, v. 179, n. 4, p. 925-936, 2015.

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

ZHANG, B. et al. Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest. **Ecology and Evolution**, 2017.