

Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**FATORES EDÁFICOS E A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE
PLANTAS LENHOSAS EM UM MOSAICO DE FLORESTA
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL**

RECIFE

2014

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**FATORES EDÁFICOS E A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE
PLANTAS LENHOSAS EM UM MOSAICO DE FLORESTA
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL**

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

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli

RECIFE

2014

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Barros, Maria Fabíola Gomes da Silva de
Fatores edáficos e a estrutura das assembleias de plantas lenhosas em um mosaico de floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. / Recife: O Autor, 2016.

69 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Marcelo Tabarelli

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2016.

Inclui referências e anexos

1. Comunidades vegetais 2. Mata Atlântica 3. Brasil, Nordeste I. Tabarelli, Marcelo (orient.) II. Título

581.782

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017- 472

MARIA FABÍOLA GOMES DA SILVA DE BARROS

**FATORES EDÁFICOS E A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS LENHOSAS
EM UM MOSAICO DE FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL**

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

Aprovada em: 28/02/2014

COMISSÃO EXAMINADORA:

Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador) - UFPE

Dr^a. Laura Carolina Leal de Sousa - UEFS

Dr^a. Nívea Dias dos Santos - UFPE

Dr. André Maurício Melo Santos – UFPE – CAV

Dr. Bráulio Almeida Santos - UFPE

RECIFE

2014

Dedico a Adeilda, Sabrina e Severina.

AGRADECIMENTOS

São tantos ‘Muito Obrigada’ que devo repetir. Foram muitos que me ajudaram e ensinaram quando eu precisei, tanto cientificamente como emocionalmente, próximos fisicamente ou não.

Meus agradecimentos...

A Deus por me guiar e me fazer enxergar sempre o melhor caminho, a melhor opção, com saúde e clareza.

As amigadas sólidas que construí que supriram minha saudade de casa e minha carência sem fim. Amigos que se denominam como ‘Rabeira’ e permanecem unidos sob qualquer situação, principalmente nos momentos de correção coletiva e comemoração (aniversários, defesas, batizados, São João, Natal, comemorar é por nossa conta)... G (Geadelande), Luís, Jim (James), Jojó (Joel), Marcela, Isabelle, Fábio, Carol, Déborah, Lumena e Prei (Wilsinho). Vocês são bons exemplos de dedicação e fonte de inspiração. Com vocês aprendi a ouvir mais, a reconhecer e respeitar as características inatas de cada um, a valorizar o mínimo e reconhecer que no final de tudo o que todo mundo precisa é de atenção e compreensão. Obrigada G, Jim e Jojó pela companhia quando eu queria ir aos sábados ao Laboratório e sempre me ouvir em silêncio quando eu só queria desabafar.

Um muito obrigada especial para minha equipe de campo, Esposito, Tati (Tatiane), Rafa (Rafaela) e Pati (Patrícia) e para o melhor mateiro do mundo, Val (Edvaldo). Vocês me ensinaram e ajudaram demais sob um sol escaldante em campo. Era uma alegria sem fim ouvir as mesmas piadas contadas pelo Val todas as semanas, comer pão doce com queijo para disfarçar a fome em campo e ouvir vocês sorrirem de mim por causa do meu medo de morrer só em segurar o facão.

Aos amigos de Laboratório, em especial Júlia Sfair, Bráulio Santos e Gabriel Mandes por nunca me dizerem um não como resposta mesmo quando estavam super atarefados, me ajudando em correções de projetos, em análises estatísticas e ouvindo meus temores sobre o futuro. Deles sempre ouvi: Calma, no final tudo dará certo!

À minha família, em especial minha mãe, minha fiel companheira. Aquela que sabe (e sempre soube muito bem) ser mãe, pai, amiga, irmã e educadora. Um exemplo a ser seguido sem sombra de dúvidas e para quem desejo retribuir tudo que um dia eu alcançar. Assim como minha Vó que sempre me faz um almoço para me tranquilizar (consolo) ou me

parabenizar por algo. Ambas querem minha felicidade e ascensão acima de tudo, sem nem entender muitas vezes (quase sempre) sobre meus desejos.

Ao meu orientador, Marcelo Tabarelli, por respeitar meu tempo de aprendizagem, pela paciência, pela objetividade e clareza sempre, por me induzir a querer sempre mais, me mostrando bons exemplos a seguir, pela preocupação com minha saúde (Compre um poli vitamínico minha filha!) e pelo conhecimento científico e de vida cedidos.

Aos meus orientadores da graduação, Augusto Santiago e Gilmar Farias e amigos também da graduação, (Pomba (Paloma), Jarci (Jarcilene), Cléo (Cleópatra), Ilka, Rafa (Rafael César e Côrrea) e PP (Pedro)) que nunca me abandonam, por me mostrarem o poder da leitura científica, da reflexão, da crítica, do ouvir, por depositarem em mim confiança e sempre cobrarem um largo sorriso em troca.

Ao EFA (Ecologia da Floresta Amazônica – 2013) e ECCA (Ecologia e Conservação da Caatinga – 2012) pelo salto na vida acadêmica. Foram experiências ímpares com pessoas que queria trazer para morar em Recife comigo (haja carinho e saudade!). Uma vivência que apenas confirmou minha afinidade pela Botânica/Ecologia e pelo mundo acadêmico.

À Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV), a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoas de Nível Superior (CAPES), a Usina Miriri, a Reserva Biológica Guaribas e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) pelo suporte acadêmico, financeiro e logístico para que a pesquisa fluísse.

Canção Mínima

No mistério do sem-fim
equilibra-se um planeta.

E, no planeta, um jardim,
e, no jardim, um canteiro;

no canteiro uma violeta,
e, sobre ela, o dia inteiro,

entre o planeta e o sem-fim,
a asa de uma borboleta.

Cecília Meireles, 1942

RESUMO

O interesse pelas regras de montagem das assembleias vegetais não é recente. São constantes incrementos e reformulações confirmando a instabilidade do conhecimento científico. Há muita informação disponível sobre o domínio floresta Atlântica, mas, lacunas teóricas permanecem em aberto quando se trata de enclaves de fitofisionomias distintas nesse cenário, formando mosaicos. Sabendo que a paisagem de estudo encontra-se sob mesma condição macro climática, é intuitivo formular questionamentos em torno do determinismo edáfico como o fator causal da heterogeneidade na paisagem (Paraíba – Brasil). Inventariando a flora de 12 áreas de floresta e 12 áreas de savana, obtendo 26 variáveis edáficas (matéria orgânica, água, teor de argila e areia, por exemplo), mensurando alguns atributos funcionais (espessura da folha, conteúdo de massa seca, por exemplo) e calculando a convergência dos atributos na assembleia vegetal (TCAP) foi possível perceber que o mosaico na paisagem não é resultado de eventos aleatórios e sim do determinismo edáfico, refletido na distinta assembleia vegetal (riqueza e diversidade taxonômica), nas diferenças entre as variáveis edáficas e na convergência de atributos observada dentre as áreas de floresta e savana. Em síntese, a dissertação tem uma contribuição teórica no contexto das variáveis edáficas condicionando a distribuição espacial das espécies vegetais em uma paisagem sob mesma condição macro climática.

Palavras-chave: Convergência de traços; determinismo edáfico, floresta Atlântica; mosaico natural.

ABSTRACT

The interest in assembly rules for plant assemblies is not recent. Increments and reformulations are constant confirming the instability of scientific knowledge. There is much information available about the Atlantic rainforest domain, but theoretical gaps remain when it comes to enclaves of different phytophysiognomies in this scenario, forming mosaics. Knowing that the landscapes of study are under similar macroclimatic condition, it is intuitive to formulate questions around the edaphic determinism as the causative factor of heterogeneity in the landscape (Paraíba - Brazil). By inventorying the flora of 12 forest areas and 12 areas of savannah, obtaining 26 soil characteristics (organic matter, water, sand and clay content, for example), measuring some functional attributes (leaf thickness, dry matter content, for example) and calculating the convergence of traits in plant assembly (TCAP), we observed that the mosaic on the landscape is not the result of random events but the edaphic determinism reflected in the distinct plant assembly (taxonomic richness and diversity), the differences between the soil variables and in the convergence of traits observed between areas of forest and savannah. In summary, the thesis is a theoretical contribution in the context of soil variables conditioning the spatial distribution of plant species in a landscape under the same macroclimatic condition.

Keywords: Atlantic rainforest; trait convergence; edaphic determinism; natural mosaic.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Área de estudo na região nordeste do Brasil. uma paisagem severamente fragmentada de floresta atlântica, com enclaves de vegetação seca (localmente conhecidas com tabuleiro nordestino/litorâneo ou savana) encontradas no estado da Paraíba. Foram analisadas 24 áreas, 12 áreas de floresta e 12 áreas de savana..... 63
- Figura 2 - Dendrograma da flora lenhosa em duas fitofisionomias, floresta e savana, no estado da Paraíba - Brasil. MTB = floresta de tabuleiro e MFC e ER2 = floresta controle. (UPGMA; Jaccard = 0,75)..... 64
- Figura 3 - Análise de ordenação NMDS da flora lenhosa das 24 áreas inventariadas no estado da Paraíba – Brasil. Na cor cinza são as 12 áreas correspondentes à savana e na cor preto as 12 áreas correspondentes à floresta..... 65
- Figura 4 - Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre as variáveis edáficas e a flora lenhosa das áreas inventariadas em áreas de floresta e savana no estado da Paraíba – Brasil..... 66
- Figura 5 - Padrões de convergência funcional encontrados para as áreas de floresta (a) e para a savana (b) estudadas no estado da Paraíba – Brasil..... 67

LISTA DE TABELA

Tabela 1 -	Espécies lenhosas encontradas em um mosaico natural formado por habitats de floresta e savana, localizado na floresta atlântica nordestina, Paraíba – Brasil. Para cada espécie, segue-se o habitat onde foram encontradas, síndrome de dispersão, tamanho do diásporo e hábito.....	53
Tabela 2 -	Lista das espécies lenhosas indicadoras (ISA) e seus respectivos valores de importância (IV) em fitofisionomias de floresta e savana em um mosaico vegetacional no estado da Paraíba – Brasil.....	59
Tabela 3 -	Testes t das 26 variáveis edáficas, químicas e físicas, entre áreas de floresta e savana no estado da Paraíba – Brasil.....	61
Tabela 4 -	Gradientes ambientais e atributos funcionais selecionados para detectar se há convergência, resultante do determinismo edáfico. TCAP para a floresta (a) e para a savana (b). Dsp = síndrome de dispersão, TSe = tamanho da semente, Hab = hábito, CMS = conteúdo de massa seca e EsF = espessura da folha, Dap = densidade aparente do solo, CapCam = Capacidade de Campo e Murcha = Ponto de murcha permanente.....	62

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	14
2.1 Estruturação de comunidades vegetais.....	14
2.2 Teoria de nicho.....	15
2.3 Solo como componente na montagem da comunidade	16
2.4 Formações de vegetação de tabuleiro na costa nordeste brasileira	17
2.5 Contexto e lacunas sobre a revisão de literatura e estudos em paisagens que apresentam mosaicos vegetacionais naturais.....	20
REFERÊNCIAS	22
ARTIGO.....	28
ANEXO A - NORMAS PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO	69
ANEXO B - IMAGENS DAS FITOFISIONOMIAS ESTUDADAS.....	70
ANEXO C - SIGNIFICADOS DAS CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS UTILIZADAS NESTE TRABALHO	71

1 INTRODUÇÃO

A busca pela compreensão dos fatores que determinam a estruturação das comunidades vegetais e a distribuição espacial dos organismos vem sendo a motivação de muitos pesquisadores ao longo de tempo (BOHLMAN et al., 2008; CLARK et al., 1998, 1999; DUIVENVOORDEN et al., 2002; RICKLEFS; SCHLUTER, 1994; TUOMISTO et al., 1995). Cabe à ecologia de comunidades e a biogeografia ecológica investigar e identificar os processos bióticos e abióticos que norteiam a estrutura das comunidades em diferentes escalas de tempo e espaço (MORRONE; CRISCI, 2005). Detectar se a estrutura das comunidades é o resultado de filtros ambientais, similaridade limitante, diferenciação de nicho, histórico de uso das áreas, frequência e intensidade de distúrbios ou da capacidade intrínseca de ocupação de cada organismo em ocupar uma área, são questões que estão sendo colocadas à prova a todo o momento na ciência (HUBBELL, 2001; PITMAN et al., 1999; TILMAN, 1982). Além disso, com a reorganização dos ecossistemas que se anuncia, somada a intensificação da transformação das paisagens naturais, surgem mais questionamentos sobre qual é o destino das espécies, quais são as características que as espécies que persistem possuem e quantas espécies “podem” ser perdidas sem causar alteração no funcionamento do ecossistema (FLYN, 2009). Ou seja, as perturbações antrópicas, de várias formas, afetam a estrutura das comunidades vegetais, como claramente demonstrado para as florestas tropicais (LAURANCE et al., 2006; TABARELLI et al., 2008).

As espécies encontradas em áreas com diferentes formações e/ou tipos vegetacionais têm diferentes estratégias e locais preferenciais em resposta às características relacionadas ao solo, como sugerido por Higgs et al. (2011) e Tuomisto e Poulsen (1996). As espécies detentoras dessas estratégias (raízes mais profundas e capacidade de estocar água, por exemplo) são fortes competidoras que proliferam frente àquelas espécies que apresentam um conjunto de características não apropriadas ao ambiente e que, conseqüentemente, são excluídas localmente (HACKER; GAINES, 1997). Diante disso, a estruturação da comunidade deste estudo pode ser o resultado de uma filtragem ambiental com base nas características do solo, resultando em um conjunto de espécies selecionadas a partir de características morfológicas, fisiológicas ou genéticas (PLA et al., 2012), tornando as comunidades nas mesmas formações vegetacionais mais similares entre si (KEDDY, 1992), tanto taxonomicamente quanto funcionalmente.

Estudando formações tipicamente florestais e formações mais abertas em uma mesma paisagem fragmentada de floresta Atlântica nordestina, a dissertação busca responder o que norteia a estruturação das assembleias vegetais lenhosas nas duas formações vegetacionais e permite que as duas distintas formações ocupem contíguos na paisagem formando um mosaico natural, floresta – savana. O mosaico natural é encontrado no estado da Paraíba – Brasil, um cenário propício de estudo quando o objetivo principal é conhecer a influência edáfica na estruturação das assembleias vegetais porque as fitofisionomias estão sob as mesmas condições macro climáticas. Este estudo se soma a outros que vem demonstrando como o solo e os fatores climáticos podem influenciar na distribuição e na abundância das espécies vegetais e, assim, nos atributos das comunidades como composição taxonômica, riqueza e diversidade de espécies e composição ecológica/funcional (DVORSKY et al., 2011; LAURANCE et al., 2010). Diante disso, a pesquisa permitiu a ampliação do conhecimento científico sobre a estruturação de assembleias de plantas na escala de paisagem em florestas tropicais, principalmente em paisagens ecotonais. Finalmente, é importante ressaltar que (1) ainda são raros os estudos em ecologia de comunidades na escala de paisagem nas florestas tropicais e (2) que o papel dos solos na estruturação das comunidades vegetais permanece em discussão.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Estruturação de comunidades vegetais

Comunidade corresponde a um conjunto de populações de espécies diferentes que ocorrem juntas no mesmo espaço e ao mesmo tempo (BEGON et al., 2006). Sua composição taxonômica, assim como os demais atributos que influenciam na diversidade de espécies na comunidade, é o resultado de fatores evolutivos/históricos e contemporâneos, agindo em conjunto dependendo da escala espacial e temporal da análise (ver CAVENDER-BARES et al., 2009). Em menores escalas, os processos dependentes da densidade dos indivíduos de cada espécie (competição, herbivoria, mutualismo) são os que agem com maior intensidade na estruturação da comunidade. Aumentando a escala, os filtros ambientais atuam excluindo indivíduos de espécies que não toleram (ecologicamente ou fisiologicamente) as condições do ambiente. As condições ambientais incluem fatores bióticos (ausência de polinizadores, excesso de predadores) e abióticos (pH, temperatura). Por fim, a especiação, extinção e imigração (processos biogeográficos) são os fatores determinantes da composição das comunidades em escalas espaciais e temporais ainda mais amplas (CAVENDER-BARES et al., 2009). Além desses fatores, as perturbações antrópicas podem ser apontadas como componentes determinantes da estrutura das comunidades em diferentes escalas espaciais em todos os ecossistemas. Um exemplo dessa influência pode ser observada na floresta Atlântica nordestina com a homogeneização taxonômica da biota (SANTOS et al., 2008; LÔBO et al., 2011). Sendo assim, a composição e os demais atributos da comunidade só podem ser compreendidos e explicados se for entendida a história do ambiente e das espécies nele encontradas porque as comunidades não são exclusivamente o reflexo da história das espécies e sim da interação entre elas e o ambiente onde estão inseridas (RICKLEFS, 1987, SANTOS et al., 2010). Diante disso, estudar a ecologia das espécies tem um papel chave na compreensão dos processos formadores e mantenedores das comunidades em diferentes escalas espaciais (CHASE, 2003). Por isso, os ecólogos vêm recorrendo cada vez mais a utilização de ferramentas que explicam o papel dos organismos no ecossistema e o impacto decorrente de suas perdas na estrutura (funcional) das comunidades (FLYN et al., 2009).

Conhecendo os fatores que norteiam a formação, a manutenção e a alteração das comunidades, é razoável pensar que as espécies que constituem as comunidades apresentam características que são respostas às condições e recursos que são impostos/disponibilizados pelo ambiente (BEGON et al., 2006). O impacto decorrente da perda de algumas dessas

espécies para o funcionamento do ecossistema e para a estrutura da comunidade será de acordo com a singularidade ou não da função desempenhada pela espécie. Quando existe alta redundância funcional entre as espécies em um ecossistema, a perda de algumas espécies, juntamente com o seu papel ecológico, não acarretará um prejuízo expressivo para o funcionamento dos processos ecossistêmicos dos quais elas faziam parte, já que outras espécies com funções ecológicas similares podem suprir o seu papel. O pensamento oposto é válido quando espécies únicas funcionalmente são perdidas. O funcionamento do ecossistema é comprometido e a resistência do mesmo acaba sendo afetada negativamente, dando origem a comunidades mais pobres do ponto de vista taxonômico e funcional (CHAPIN III et al., 2002; FLYN et al., 2009; GITAY et al., 1996; GRIME, 1998).

2.2 Teoria de nicho

As Savanas Tropicais e Florestas Tropicais são os dois mais extensos biomas tropicais, mas, pouco é sabido sobre as relações ecológicas existentes entre eles porque ainda não existe um consenso sobre o que verdadeiramente compõe a Savana na América do Sul (COLE, 1986). Supõe-se que seja a disponibilidade de água, características do solo, resistência ao fogo, disponibilidade de nutrientes minerais e orgânicos e a herbivoria (COLE, 1986; FOLEY et al., 1996; SOLBRIG et al., 1992). Todos esses fatores podendo atuar como filtros ambientais, selecionando espécies que suportem as condições impostas pelo ambiente. As espécies que detêm essas características são boas competidoras sobre aquelas espécies que não apresentam as características adequadas ao ambiente e, por isso, tendem a desaparecer, em escalas locais e de paisagem.

Os filtros podem ser enquadrados em três categorias: 1) abiótico - clima (precipitação, temperatura), substrato (disponibilidade de água e nutrientes no solo), estrutura da paisagem (tamanho da área, isolamento); 2) biótico - competição, interações entre os níveis tróficos, viabilidade de propágulos, relações mutualistas e 3) socioeconômicos (mais considerados no contexto da restauração ecológica) - o que a sociedade quer/precisa, o que a comunidade pode oferecer (TEMPERTON et al., 2004). Mudanças no clima, na composição atmosférica, nas formas do uso da terra, distúrbios de regime e trocas bióticas poderão ter efeitos não aleatórios sobre a diversidade funcional das espécies, de forma a selecionar favoravelmente aquelas que carregarem os traços condizentes com o novo ambiente (DÍAZ et al., 2007). Essas variáveis acima citadas são consideradas os maiores filtros ambientais (KEDDY, 1992).

É importante ressaltar que alguns autores reconhecem como “filtro”, apenas as condições físicas impostas pelo ambiente (HARPER, 1977).

Uma alternativa oposta para a organização de comunidades em qualquer escala espacial, que não leva em conta as características de nicho como as acima mencionadas, é a Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia. Esta presume que os indivíduos são igualmente capazes de se estabelecer e colonizar uma determinada área, tendo sua distribuição limitada pelas suas habilidades de dispersão (HUBBELL, 2001). A espécie que ocupa o ambiente é aquela que chega no momento da colonização. Nesta perspectiva, se o ambiente não atua como um filtro seletivo, seria razoável esperar que mesmo comunidades locais organizadas espacialmente na forma de um mosaico, como a paisagem examinada neste estudo, seriam formadas por um conjunto aleatório de espécies que apresentariam atributos similares.

2.3 Solo como componente na montagem da comunidade

O solo é considerado um dos fatores determinantes da distribuição espacial das espécies vegetais (CAJANDER, 1926). É visto como um dos componentes da “trama comunidade” porque exerce influência sobre a vegetação, influência essa que pode ser considerada como uma relação de mútuo benefício (WITKAMP, 1971). A reciprocidade é observada quando o solo oferece umidade, nutrientes, microrganismos simbiotes, oxigênio para as raízes e ancoragem para a vegetação, enquanto as plantas protegem o solo contra a lixiviação de nutrientes, erosão e fornecem matéria orgânica que, uma vez decomposta, repõe os nutrientes do solo (BRANT et al., 2006; WITKAMP, 1971). Consequentemente, a composição de espécies de plantas pode ser usada como um indicador das propriedades do solo, sendo possível prever quais espécies podem ser esperadas em uma determinada área frente às características edáficas (CAJANDER, 1926; TUOMISTO; POULSEN, 1996).

Quando as características edáficas afetam a presença ou a ausência de espécies, pode-se dizer que o solo está atuando como um filtro ambiental. Quando isso ocorre, as espécies vegetais que compõem a comunidade apresentam características similares entre si, morfológicas, fisiológicas ou genéticas, resultando em uma comunidade com elevada convergência funcional (SAMUELS; DRAKE, 1997). Caso o solo não atue como um filtro, podemos esperar uma comunidade divergente funcionalmente. O mesmo resultado seria esperado se a presença de atributos biológicos específicos em indivíduos de espécies que

compõem a comunidade fosse resultado de fatores aleatórios ou estocásticos, como preconizado pela Teoria Neutra.

O solo é um dos principais filtros ambientais existentes para as comunidades vegetais. Diversos estudos confirmam a “atuação” do solo como um fator limitante na distribuição das espécies vegetais (BASNET, 1992; CLARK et al., 1995, 1998, 1999, 2002; JOHNSTON, 1992; OLIVEIRA-FILHO et al., 1994; SWAINE, 1996), com papel essencial na regeneração de florestas tropicais (ENI et al., 2011) e *feedbacks* entre os organismos do solo e as plantas (KEDDY, 1992). Swaine (1996) afirma que há claros padrões de distribuição das espécies vegetais em relação ao gradiente de chuva e ao gradiente de fertilidade do solo no oeste da África, confirmando a ideia da associação entre a ocorrência das espécies e as condições ambientais. Iwara et al., (2011) buscaram identificar propriedades do solo que influenciavam no processo de regeneração em Cross River – Nigéria. Segundo eles, o teor de matéria orgânica presente no solo agia positivamente no tamanho das árvores. Batalha et al., (2011) por exemplo, encontraram que muitas linhagens de espécies de cerrado apresentam uma tendência ao agrupamento funcional, influenciado por solos mais pobres em nutrientes. Eisenlord et al., (2012), informam que a presença de diferentes organismos no solo pode influenciar tanto a biodiversidade do solo quanto das plantas. Todas essas características de solo acima citadas podem atuar em conjunto ou separadamente influenciando no conjunto de espécies que compõem uma comunidade.

Trabalhando na mesma região macro climática, poucos estudos analisaram a relação existente entre a flora e as variáveis edáficas, resumindo quais são as variáveis edáficas norteadoras da organização espacial das espécies vegetais (OLIVEIRA-FILHO et al. 1994 a, b, Bertani *et al.* 2001, Costa & Araújo 2001, Botrel *et al.* 2002, Soares *et al.* 2003). Mesmo assim, tais estudos evidenciam a ocorrência de diferentes espécies vegetais sobre solos com diferentes características, confirmando a ideia das variáveis edáficas como indutoras da composição florística e responsáveis por segregações espaciais (RODRIGUES; GANDOLFI 1996).

2.4 Formações de vegetação de tabuleiro na costa nordeste brasileira

Um país amplo como o Brasil, com vastos gradientes ambientais, abriga diferentes domínios fitogeográficos: floresta Amazônica, floresta Atlântica, Caatinga, Cerrado, Pantanal e Pampas (FORZZA et al., 2010). Logo, não surpreende a existência de diferentes

comunidades vegetais em uma mesma paisagem. Diante dessa diversidade de paisagens, diversas questões permanecem em aberto, como: quais fatores determinam a ocorrência de cada formação/fisionomia? Qual delas avançará sobre as demais em decorrência de mudanças nas condições ambientais? Para responder tais questionamentos é requerido conhecimento sobre os processos ecológicos estruturadores das comunidades em cada uma dessas fisionomias (LEVIN, 1992). Podem aqui ser citados os exemplos de zonas ecotonais entre os ecossistemas ou ainda encaves de certas formações vegetais em outras, como a floresta Atlântica na Caatinga (Brejos de Altitude), Cerrado na floresta Amazônica (Campinaranas), Caatinga no Cerrado (SAMPAIO, 2002) e entre as Matas de Galeria, Semidecídua de Encosta e cerradão no Cerrado (MORENO; SCHIAVINI, 2001). Também, dentro do cerrado do nordeste há encaves de áreas disjuntas de Caatinga e floresta Atlântica (VIEIRA, 2012). Todavia, o entendimento dos processos que levam à formação de padrões como esses permanecem como um tema chave dentro da biogeografia e da ecologia de comunidades.

As hipóteses existentes para a origem das savanas no nordeste do Brasil são as seguintes: a) as florestas atuaram como corredores ecológicos para as espécies de savana atingirem outras regiões; b) dinâmica das paisagens do Brasil Central, essas áreas isoladas de savana são resultado de episódios históricos de retração e expansão do Cerrado no período Quaternário e c) as savanas são provenientes do hemisfério norte. Essa hipótese argumenta a favor da expansão da savana em época anterior ao adensamento da “Hiléia Amazônica”, instalando-se no Brasil Central, mas deixando núcleos isolados no interior do território nordestino (AB’SABER, 1977; BEHLING, 1998).

Estudos de solo, geomorfologia, palinologia e padrões de distribuição atual de espécies de plantas e animais acumulam fortes evidências a favor da expansão das formações abertas, acompanhada da contração das florestas úmidas (AB’SABER, 1979; VIRJI, 1982), sendo essa a explicação mais aceita atualmente (ver PENNINGTON et al., 2009; WERNRCK et al., 2010). Além desses processos históricos, as paisagens podem abrigar mosaicos de manchas de habitat com diferentes condições físicas, e.g. de natureza geológica, geomorfológica e edáfica (COLE, 1992), as quais suportam fitofisionomias distintas, florística e estruturalmente (FURLEY; RATTER, 1988; GUIMARÃES et al., 2001). Um exemplo disso são as manchas de cerrado encontradas na Amazônia, Caatinga e floresta Atlântica, que se formam onde ocorrem manchas de solo arenoso, com rápida drenagem e suportam uma vegetação que difere da vegetação circundante e predominantemente florestal (BARBOSA; THOMAS, 2002).

COLE (1960), revisando estudos realizados entre 1872 e 1956 na vegetação savânica da América Latina, concluiu que a distribuição atual deste tipo de vegetação está intimamente associada à periodicidade das chuvas, deficiência de umidade, intensidade e frequência do fogo, condições e influência do solo ou a junção de todos esses fatores.

Na região nordeste do Brasil são encontradas diferentes fitofisionomias, desde a zona litorânea até o interior do continente, indo da úmida costa leste com as restingas até o sertão semiárido, onde ainda podem ser encontrados os Brejos de Altitude (ANDRADE-LIMA, 1960). Essas diferentes formações são fortemente influenciadas pelo clima (TABARELLI; SANTOS 2004) e pelas variações edáficas (OLIVEIRA-FILHO; CARVALHO 1993). Próximo à zona costeira é encontrado um platô arenoso denominado Formação Geológica Barreiras, datada do período Quaternário, que vai do Rio de Janeiro ao Ceará. A formação geológica é caracterizada por ocupar baixas altitudes, apresentar solo arenoso, baixa fertilidade e altas concentrações de alumínio (CARVALHO, 2011). Em algumas paisagens desta formação ocorrem mosaicos vegetacionais, os quais são compostos por fisionomias tipicamente florestais e outras do tipo savana (OLIVEIRA-FILHO, 1993), referidas como Floresta de Tabuleiro e Savana de Tabuleiro, respectivamente (ANDRADE-LIMA, 2007). Alguns autores chegam a considerar as Savanas de Tabuleiro como remanescentes da vegetação do cerrado central devido à similaridade estrutural entre suas fisionomias (CASTRO, 1994; OLIVEIRA-FILHO, 1993). Entretanto, análises florísticas detectaram uma similaridade muito baixa entre elas (VIEIRA, 2012).

O primeiro autor a fazer referência aos tabuleiros na região nordeste do Brasil foi Vasconcelos-Sobrinho (1949), caracterizando-os como uma vegetação esparsa, de arbustos “engalhados” e baixos, com casca espessa. Andrade-Lima (1960) classificou a vegetação como sendo um tipo de cerrado. Tavares (1964), discutindo o conceito de tabuleiros, disse que, considerando-se apenas o aspecto botânico, podem ser descritos como campos cerrados (lugares planos, ricos em vegetação herbácea e com árvores de troncos e ramos tortuosos, esparsamente distribuídos). Salgado et al. (1981) caracterizou os tabuleiros como sendo compostos por árvores raquíticas, com alturas que raramente ultrapassam 3 m, com distribuição esparsa e um estrato herbáceo descontínuo, em tufos. Mas, é a ausência de algumas famílias como Droseraceae, Lentiburiaceae, Euriocaulaceae, Bromeliaceae e algumas Samambaias e Licófitas que permite que os tabuleiros nordestinos sejam tratados como um “tabuleiro típico”, “único” segundo este autor.

Andrade-Lima (1970) argumentou que a semelhança dessa vegetação com o cerrado central se dá pela presença de algumas espécies que ocorrem em ambos. Contudo, os

tabuleiros nordestinos têm fisionomia própria por apresentar uma flora lenhosa diferente daquela encontrada no cerrado central. Rizzini (1979) sugere que a flora dos tabuleiros é formada por uma mistura de espécies de cerrado e espécies litorâneas, podendo formar um *continuum* vegetacional (ANDRADE-LIMA, 1970; OLIVEIRA-FILHO, 1993). Vale salientar que nos inventários florísticos realizados nas áreas de tabuleiro sempre é percebido o compartilhamento de espécies com outras floras, como a da floresta Amazônica (oeste-nordeste), floresta Atlântica (sudeste), cerrado central (sul-sudoeste) e Caatinga, sugerindo fluxo de espécies entre elas (VIEIRA, 2012).

Os tabuleiros devem ser interpretados como um ecossistema associado à floresta Atlântica, da qual, sofre maior influência florística e biogeográfica (VIEIRA, 2012). Além disso, sua ocorrência limita-se à região nordeste, por isso, deve ser considerado como parte integrante do nordeste brasileiro (FERNANDES, 1998). Além de diferir quanto à flora do cerrado central, o cerrado do nordeste do Brasil é encontrado sob diferentes altitudes, tipos de solo e condições climáticas. Rizzini (1963) declarou que o cerrado central tem elevadas proporções de espécies peculiares, que são exclusivas do cerrado, enquanto as áreas marginais e disjuntas têm alguma proporção de espécies acessórias, que vem de formações vegetais vizinhas. Esse intercâmbio florístico pode ser atribuído a sucessivas expansões e retrações durante alternadas fases climáticas, chuvosas e secas, no Terciário e Quaternário (BEHLING, 1998) que formaram essa vegetação única.

2.5 Contexto e lacunas sobre a revisão de literatura e estudos em paisagens que apresentam mosaicos vegetacionais naturais

Os tópicos que antecedem este último na Fundamentação Teórica apresentam trabalhos que datam entre 1949 e 2013. Em uma escala espacial ampla, eles buscam entender os padrões e os processos que atuam na origem e distribuição dos domínios fitogeográficos e, conseqüentemente, de suas espécies vegetais. Esses estudos buscam esclarecer a relação entre os fatores ambientais, especialmente o solo, e a distribuição dos organismos vegetais, em especial quando o solo atua como um filtro ambiental, selecionando as espécies arbóreas que irão compor a assembleia vegetal em escalas locais ou de paisagem. Mesmo com um número tão expressivo de estudos que confirmam que o interesse pela estruturação das comunidades não é recente, ainda existem várias lacunas teóricas a serem preenchidas. Essas lacunas estão relacionadas principalmente à, (1) inviabilidade de extrapolar resultados de escalas espaciais reduzidas para escalas mais amplas, (2) número reduzido de estudos que adotem métricas

além da riqueza de espécies e (3) escassez de análises considerando elevado número de variáveis explanatórias.

Estudos no domínio floresta Atlântica sempre tiveram muito espaço no cenário científico, em especial aqueles envolvendo as paisagens amplamente modificadas pelo homem e suas consequências (OLIVEIRA et al. 2004, SANTOS et al. 2008, TABARELLI; GASCON 2005). Mas este cenário vai muito além quando passa a serem observadas diferentes formações vegetacionais em uma mesma paisagem da floresta Atlântica, uma nítida interferência de floras vizinhas, mosaicos edáficos, *continuum* vegetacional, ou seja, é um cenário bem mais complexo estruturalmente que traz consigo diferentes processos estruturadores das comunidades vegetais.

Diante disso, tentar preencher mais uma lacuna teórica sobre processos estruturadores das comunidades vegetais no domínio floresta Atlântica passa ser essencial. Neste caso, como podem ser encontradas manchas de vegetação aberta no interior (ou margem) de formações vegetais tipicamente fechadas, como “cerrados nordestinos” (sensu TAVARES 1964, VIEIRA 2012)? Serão eles o resultado da influência edáfica ou das expansões da vegetação seca que ocorreram no passado? Será que a floresta serviu de corredor ecológico ou essas manchas de vegetação aberta vieram do hemisfério norte, quando os continentes ainda eram fundidos? (AB’SABER 1977). Sendo assim, esforços são necessários para que novo conhecimento científico surja, contraste com conhecimentos já estabelecidos e dê espaço para reformulações de teorias pré-estabelecidas. Logo, a iniciativa deste estudo permite que a hipótese do solo atuando como filtro ambiental, que parte do questionamento dois, para o “cerrado nordestino” seja testada ou induza a novos questionamentos.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A. N. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul por ocasião dos períodos glaciais quaternários. **Paleoclimas**, v. 3, p. 1-19, 1977.
- AB'SABER, A. N. Os mecanismos da desintegração das paisagens tropicais no Pleistoceno: Efeitos paleoclimáticos do período Würm-Wisconsin no Brasil. **Revista Interfaces Escritos e Documentos**, v.4, p.1-11, 1979.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivo de Instituto de Pesquisas Agronômicas**, v. 5, p. 305-341, 1960.
- ANDRADE-LIMA, D. Recursos vegetais de Pernambuco. **Cadernos do Conselho de Desenvolvimento de Pernambuco. Série I – Agricultura**, v. 1, p. 43-54, 1970.
- ANDRADE-LIMA, D. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica**, v. 4, p. 243-274, 2007.
- BARBOSA, M. R. V.; THOMAS, W. W. Biodiversidade, conservação e uso sustentável da Mata Atlântica no Nordeste. In: ARAÚJO, E. L. et al. (eds.). **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. Recife: UFRPE, 2002. p. 19-22.
- BASNET K. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (Dacryodes-Excelsa) dominated rain-forest of Puerto-Rico. **Biotropica**, v. 24, p. 31–42, 1992.
- BATALHA, M. A. et al. H. Phylogeny, traits, environment and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). **Flora**, v. 206, p. 949-965, 2011.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. Oxford: Blackwell Publishing. 546 p., 2006.
- BEHLING, H. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 99, p.143-156, 1998.
- BOHLMAN, S. A. et al. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, p. 863-874, 2008.
- BRANT, J. B.; SULZMAN, E. W.; MYROLD, D. D. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 38, p. 2219–2232, 2006.
- CAJANDER, A. K. The theory of forest types. **Acta Forestalia Fennica**, v. 29, p. 1-108, 1926.
- CARVALHO, V. S. Caracterização e classificação de espodossolos nos estados de Pernambuco e Paraíba. Universidade Federal Rural de Pernambuco, **Tese (Doutorado em Ciência do Solo)**, 119p., 2011.
- CASTRO, A. A. J. F. Comparação florístico-geográfica (Brasil) e fitossociológica (PiauÍ-São Paulo) de amostras de cerrado. Campinas: Instituto de Biologia: Universidade Estadual de Campinas, **Tese (Doutorado em Ciências)**, 520p., 1994.

- CAVANDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v.12, p. 693-715, 2009.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A. **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. Springer-Verlag, NY, 398p., 2002.
- CHASE, J. M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, v. 136, p. 489-498, 2003.
- CLARK, D. A. et al. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. **Ecology**, v. 76, p. 2581–2594, 1995.
- CLARK, D. B.; CLARK, D.A.; READ, J. M. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 101-112, 1998.
- CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Assessing the growth of tropical rain forest tree: issues for forest modeling at management. **Ecological Applications**, v. 9, p. 981-997, 1999.
- CLARK, D. B. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. *In*: GUARIGURATA, M. R.; KATTAN, G. H. (eds). **Ecología y Conservación de bosques neotropicales**. Ediciones LUR, Catago, p. 193-221, 2002.
- COLE, M. M. Cerrado, Caatinga and Pantanal: The distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. **The Geographical Journal**, v. 126, p. 168-170, 1960.
- COLE, M. M. **The Savannas**. Biogeography and Geobotany. London: Academic Press, 438p., 1986.
- COLE, M. M. Influence of physical factors on the nature and dynamics of forest-savanna boundaries. *In*: FURLEY, P. A.; PROCTOR, J.; RATTER, J. A. (Eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. Chapman & Hall, London, p.63-75, 1992.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **PNAS**, v. 104, p. 20684-20689, 2007.
- DVORSKÝ, M. et al. Vegetation types of East Ladakh: species and growth form composition along main environmental gradients. **Applied Vegetation Science**, v.14, p. 132-147, 2011.
- DUIVENVOORDEN, J. F.; SVENNING, J. C.; WRIGHT, S. J. Beta Diversity in Tropical Forests. **Science**, v. 295, p. 636-637, 2002.
- EISENLORD, S. D.; ZAK, D. R.; UPCHURCH, R.A. Dispersal limitation and the assembly of soil Actinobacteria communities in a long-term chronosequence. **Ecology and Evolution**, v. 2, p. 538 – 549, 2012.
- FERNANDES, A. **Fitogeografia brasileira**. Fortaleza: Multigraf Editora. 340 p., 1998.
- FLYNN, D. F. B. et al. Loss of functional diversity under land use across multiple taxa. **Ecology Letters**, v. 12, p. 22-33, 2009.

FOLEY, J. A. et al. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance and vegetation dynamics. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 10, p. 603–628, 1996.

FORZZA, R.C *et al.* Introdução. In: **Lista de espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010>. Acesso em: 10 jun. 2013.

FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v. 15, p. 97-108, 1988.

GITAY, H.; WILSON, J. B.; LEE, W. G. Species redundancy: a redundant concept? **Journal of Ecology**, v. 84, p. 121-124, 1996.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 902-910, 1998.

GUIMARÃES, A. J. M.; CORRÊA, G. F.; ARAÚJO, G. M. Características da vegetação e do solo em duas comunidades vegetais contíguas no Triângulo Mineiro. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, v. 7, p. 113-127, 2001.

HACKER, S. D.; GAINES, S. D. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. **Ecology**, v. 78, p. 1999-2003, 1997.

HARPER, J. L. **Population biology of plants**. Academic Press: New York, 892 p., 1977.

HIGGNS, M. A. et al. Geological control of floristic composition in Amazonian forest. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 2136-2149. 2011.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, NJ, Princeton University Press, 448p., 2001.

IWARA, A. I.; OGUNDELE, F. O.; IBOR, U. W. DEEKOR, T. N. Multivariate Analysis of Soil-Vegetation Interrelationships in a South-Southern Secondary Forest of Nigeria. **International Journal of Biology**, v. 3, p. 73-82, 2011.

JOHNSTON, M.H. Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 8, p. 253-263, 1992.

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

LAURANCE, W. F. et al. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional tree. **Ecology**, v. 87, p. 469-482, 2006.

LAURANCE, S. G. W. et al. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, p. 96-106, 2010.

LEVIN, S. A. The Problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, New York, v. 73, p. 1943-1967, 1992.

- LÔBO, A. V. et al. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominant Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1154-1165, 2009.
- MORENO, M. I. C.; SCHIAVANI, I. Relação entre vegetação e solo em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia (MG). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 537-544, 2001.
- MORRONE, J. J.; CRISCI, J. V. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, p. 373-401, 2005.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. Gradient analysis of an area of coastal vegetation in the state of Paraíba, northeastern Brazil. **Edinburg Journal of Botany**, v. 50, p. 217-236, 1993.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CARVALHO, C. Florística e fisionomia da vegetação no extremo norte do litoral da Paraíba. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 16, p. 115-130, 1993.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Comparison of the woody flora and soils of six areas of montane semideciduous forest in southern Minas Gerais, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 51, p.355-389, 1994.
- OLIVEIRA, M. A., GRILO, A. S., TABARELLI, M. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. **Oryx**, v. 38, p. 389-394, 2004.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, N. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Wood plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** v. 40, p. 347-357, 2009.
- PITMAN, N. C. A. et al. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. **Ecology**, 80:2651-2661, 1999.
- PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. **Quantifying Functional Biodiversity**. Springer Dordrecht Heidelberg, London, NY. 98p., 2012.
- RICKLEFS, R. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167-171, 1987.
- RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. University of Chicago Press, 414p., 1994.
- RIZZINI, C. T. A flora do cerrado, análise florística das savanas centrais. In: FERRI, M. G. (Coord.). **Simpósio sobre cerrado**. São Paulo: Edgard Blucher; EDUSP, p.125-178, 1963.
- RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. HUCITEC, v. 1, São Paulo, 747., 1979.
- SALGADO, O. A.; JORDY-FILHO, S.; GONÇALVES, L. M. C. Vegetação. In: **Brasil - Projeto RADAMBRASIL**. Folhas SB. 24/25 Jaguaribe/Natal. Projeto RADAMBRASIL, Rio de Janeiro, 1981.
- SAMUELS, C. L.; DRAKE, J. S. Divergent perspectives on community convergence. **Tree**, v. 12, p. 427-432, 1997.

- SAMPAIO, E. V. S. B. Uso de plantas na Caatinga. *In*: SAMPAIO, E. V. S. B. et al.. **Vegetação & Flora da Caatinga**. Recife, Associação de Plantas do Nordeste-APNE, 2002.
- SANTOS, B. A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, p. 249-260, 2008.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic Forest. **PlosOne**, v. 5, n. 9, e1625, 2010.
- SOLBRIG, O. T. et al. Responses of savanas to stress and disturbance: a research approach. *In*: WALI, M K. (eds) **Environmental Rehabilitation**, v. 2. SPB Academic Publ, The Hague, p. 63-73, 1992.
- SWAINE, M. D. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 419-429, 1996.
- TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. M. Uma breve descrição sobre a história natural dos Brejos Nordestinos, p. 17–24. *In*: PORTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (eds.). **Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 324 p, 2004.
- TABARELLI, M.; GASCON, C. Lessons from fragmentation research: Improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. **Conservation Biology**, v. 19, p. 119-127, 2005.
- TABARELLI, M.; LOPES, A. V.; PERES, C. A. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early- successional system. **Biotropica** 40:657-661, 2008.
- TAVARES, S. Contribuição para o estudo da cobertura vegetal dos tabuleiros do Nordeste. **Boletim dos Recursos Naturais**, v. 2, p. 13-24, 1964.
- TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology: bridging the gap between theory and practice**. Copyright Conventions, Washington 465p., 2004.
- TILMAN, D. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 296p., 1982.
- TUOMISTO, H. et al. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, v. 269, p. 63–66, 1995.
- TUOMISTO, H.; POULSEN, A. D. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. **Journal of Biogeography**, v. 23, p. 283-293, 1996.
- VASCONCELOS-SOBRINHO, J. **As regiões naturais de Pernambuco, o meio e a civilização**. Freitas Bastos, Rio de Janeiro, Brasil, 1949.
- VIEIRA, L. T. Padrões de diversidade da flora lenhosa dos cerrados do nordeste do Brasil. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. **Tese de Doutorado**. 252p., 2012.
- VIRJI, H. An estimate of the summertime tropospheric vorticity budget over South America. **Monthly Weather Review**. v. 110. p. 217-223, 1982.

WERNECK, F. P. et al. Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forests: New insights based on palaeo distribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 272-288, 2011.

WITKAMP M. Soils as components of ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 85-110, 1971.

ARTIGO

**FATORES EDÁFICOS E A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS
LENHOSAS EM UM MOSAICO DE FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO
BRASIL**

Artigo seguindo as normas de submissão do periódico *Journal of Tropical Ecology*

FATORES EDÁFICOS E A ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS DE PLANTAS LENHOSAS EM UM MOSAICO DE FLORESTA ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL

Maria Fabiola Barros^{1,*}, Marcelo Tabarelli¹

¹ Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Laboratório de Ecologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE 50 670-901, Brasil.

*Autor para correspondência. E-mail: fabiolabiologicas@hotmail.com

Palavras-chave: Atributos funcionais; cerrado nordestino; determinismo edáfico; mosaico vegetacional.

RESUMO

Entender o padrão e os processos envolvidos na estruturação das comunidades vegetais é a motivação de muitos estudos desenvolvidos na Ecologia. Aqui nós analisamos como diferentes fatores edáficos podem atuar na estruturação da vegetação em um mosaico natural na floresta Atlântica no nordeste do Brasil. Adotando a hipótese das características edáficas como filtros ambientais para as espécies de plantas em áreas de savana e floresta, selecionamos um gradiente de variação nas condições de 26 características do solo, cinco atributos funcionais (hábito dos indivíduos vegetais, tamanho do diásporo, síndrome de dispersão, espessura da folha e conteúdo de massa seca da folha) e o inventário da flora lenhosa realizado entre duas RPPN's como as matrizes necessárias para a obtenção do TCAP (Trait-Convergence Assembly Pattern), métrica que permite entender se a comunidade vegetal é o resultado de uma filtragem ambiental. As variáveis edáficas que marcaram as áreas de floresta foram matéria orgânica, argila, ponto de murcha permanente e CTC (Capacidade de Troca Catiônica). Áreas de savana foram marcadas pelos altos teores de areia, Dap (Densidade aparente do solo), V (indicador de fertilidade) e pH. Nas áreas de floresta foi observado que o pH, ponto de murcha permanente, capacidade de campo e areia fina influenciaram a espessura das folhas, conteúdo de massa seca das folhas, hábito das espécies vegetais e síndrome de dispersão. Nas áreas de savana foi percebido que a argila natural e pH influenciaram a espessura das folhas e o conteúdo de massa seca das espécies vegetais. O filtro ambiental, proporcionado pelo solo, entre as fitofisionomias também é confirmado pela distinta riqueza e diversidade em espécies vegetais. Esses achados reforçam a importância da influência do solo na organização funcional e taxonômica das assembleias vegetais em áreas de transição fitofisionômica.

Palavras-chave: Atributos funcionais; cerrado nordestino; determinismo edáfico; mosaico vegetacional.

INTRODUÇÃO

Interações negativas entre as espécies, limitação na dispersão de diásporos, fatores históricos, intensidade e frequência de distúrbios, capacidade intrínseca de cada organismo e filtragem ambiental são identificados como os principais fatores atuantes na formação e estruturação das comunidades biológicas (Hubbell 2001, Ricklefs 1987, Ricklefs & Schluter 1994, Temperton *et al.* 2004, Wilson 1999). O resultado de uma filtragem ambiental são espécies com características morfológicas, genéticas ou fisiológicas similares relacionadas ao ambiente que ocupam. Essa similaridade ocorre porque as espécies estavam sob condições ambientais restritivas parecidas, levando assim a uma convergência de características (Cingolani *et al.* 2007). Entretanto, as espécies podem competir por causa dessa similaridade na forma de aquisição ou uso de recursos e, serem conduzidas a uma divergência de características, já que terão que apresentar diferenças para poderem compartilhar o mesmo espaço e utilizar diferentes estratégias de captação e utilização dos recursos (MacArthur & Levins 1967). Os dois fenômenos descritos acima são os processos ecológicos chave para a estruturação das comunidades vegetais, principalmente nas escalas local e de paisagem (Cavender-Bares *et al.* 2009). Conhecendo as características das espécies, como essas características estão distribuídas espacialmente e, como as espécies respondem ao clima, solo, distúrbios e interações bióticas é possível presumir se a comunidade atual é o resultado da filtragem ambiental ou diferenciação de nicho, determinando assim quais espécies constituirão a comunidade local (Keddy 1992, Whittaker 1967).

Dependendo da escala de tempo e espaço utilizados para conhecer o processo por trás do padrão da estrutura das assembleias vegetais, diferentes fatores podem ser sugeridos como atuantes na composição e diversidade das comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2009). É sugerido que, em menores escalas, são os fatores dependentes da densidade de espécies que controlam a composição e diversidade das espécies. Em escalas regionais, são os filtros ambientais (bióticos, abióticos ou socioeconômicos). E, em escala de paisagem, os fatores relacionados aos processos biogeográficos são os sugeridos (Cavender-Braes *et al.* 2009, Temperton *et al.* 2004). Entretanto, para a floresta Atlântica nordestina, as ações humanas são frequentemente apontadas como a causa da extinção das espécies e homogeneização taxonômica e funcional da biota, ou seja, o homem atua influenciando na composição de espécies em diferentes escalas temporais e espaciais (Lopes *et al.* 2009, Tabarelli 2010).

Intimamente associado à floresta Atlântica nordestina estão os tabuleiros arenosos savânicos (Barbosa & Thomas 2002). São formações vegetais distintas da floresta úmida que

aparentemente sofrem influência dos ecossistemas vizinhos (floresta Amazônica, Caatinga e Cerrado Central) (Vieira 2012). Esses tabuleiros arenosos podem ser considerados como ilhas de vegetação aberta, que apresentam baixo contraste com a matriz original de floresta Atlântica (Watson 2002). Atualmente, devido à fragmentação da floresta, essas áreas de tabuleiro raramente se mantêm conectadas com as áreas de floresta (Watson 2002). Diante do que se sabe, é intuitivo pensar que esses tabuleiros são resultado do determinismo edáfico porque a paisagem encontra-se sob mesma condição macro climática. Logo, o solo atuaria como o fator causal neste mosaico vegetacional natural, floresta-savana, encontrado na paisagem de floresta Atlântica no nordeste do Brasil.

Muitas explicações surgem para a ocorrência de áreas de savana no Brasil. Alguns fatores são apontados como condicionantes da sua ocorrência: fogo (Delitti *et al.* 2001, Durigan *et al.* 1987, Ferracini *et al.* 1983, Hoffman, 1999), água (Rawitscher 1948, 1950, 1951), estação seca bem definida (IBGE, 1992), ações antrópicas (Durigan *et al.* 1987, Kink & Machado 2005), flutuações climáticas do Quaternário (Behling 1998, Ledru *et al.* 1998, Salgado Laboriau 1997, Ledru, 2002) e solo (Goodland 1979, Medeiros 2004, Moreno *et al.* 2008, Oliveira Filho & Ratter, 1995, Ruggiero *et al.* 2002). Dentre esses fatores, as variações edáficas são frequentemente apontadas como as responsáveis pela ocorrência das vegetações abertas (Borgonovi & Chiarini 1965, Ratter *et al.* 1978, Oliveira Filho & Ratter 1995). Muitos estudos tem focado na relação existente entre a distribuição das espécies vegetais e as variáveis edáficas tanto em paisagens homogêneas quanto heterogêneas. Nesses estudos, a distribuição das espécies responde ao gradiente de pH (Ejrnæs 2000), ao teor de fósforo no solo (Condit *et al.* 2013), às variáveis químicas, textura e matéria orgânica (Witkamp 1971), ao gradiente de fertilidade do solo (Duque 2004, Holmgren & Poorter 2007), à drenagem de água do solo (Pélissier *et al.* 2002), à disponibilidade de nutrientes (Potts *et al.* 2002, John *et al.* 2007) e fertilidade do solo (Duivenvoorden 1995, Tuomisto *et al.* 1995, Duque *et al.* 2002, Ruokolainen *et al.* 2007, Higgins *et al.* 2011).

Diante do exposto, o objetivo deste estudo é entender qual o papel das características edáficas na formação dos enclaves de vegetação savânica em áreas de floresta Atlântica no nordeste do Brasil. Nossa hipótese é que as características edáficas atuam como um filtro ambiental selecionando espécies com atributos funcionais convergentes em cada uma das áreas. A ausência de correlação entre o solo e a flora enfraqueceria nossa hipótese e reforçaria a hipótese de que os enclaves de vegetação aberta podem ser resultantes das expansões ocorridas no passado, sob um clima mais seco.

MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, onde estão situadas as RPPN's Pacatuba e Gargaú. O corredor cobre uma área em torno de 12.000 ha e está localizado no estado da Paraíba, nordeste do Brasil, entre as cidades de Sapé, Mamanguape, Capim, Rio Tinto, Cruz do Espírito Santo e Santa Rita (Fig. 1). Esta paisagem integra o Corredor de Biodiversidade do Nordeste (CBN), ligando os estados entre Alagoas e Rio Grande do Norte (Santos *et al.* 2007). A área de estudo apresenta fitofisionomias de Área de Tensão Ecológica (Cerrado/Savana; IBGE 2008), conhecidas localmente como Tabuleiro Nordestino/Costeiro, Savana e Floresta Estacional Semidecidual (floresta Atlântica). As mesmas estão imersas em uma matriz de cana-de-açúcar. Sendo assim, há um mosaico vegetacional composto por fisionomias arbórea, arbustiva e herbácea sob a mesma condição climática. A região apresenta clima quente e úmido, com média de temperatura de 25°C e média de precipitação anual de 1.300 mm/ano, sendo os meses mais secos entre Outubro e Dezembro.

A paisagem de estudo fornece uma boa condição de área física para o tema proposto, pois apresenta um conjunto de fragmentos florestais nunca utilizados pelo homem. Além de conter enclaves de vegetações adjacentes, constituindo as transições florísticas. Os enclaves ficam situados no interior ou na margem dos fragmentos florestais (Tavares 1964).

Caracterização das assembleias de plantas lenhosas

Entre setembro de 2012 e março de 2013, foram amostradas as espécies lenhosas que apresentavam diâmetro à altura do peito (DAP) maior que 3,5 cm em duas fitofisionomias: Floresta Estacional Semidecidual e Savana Arbórea (Área de Tensão Ecológica). Adicionalmente, foi medida a altura dos indivíduos que apresentavam DAP > 7,5 cm. Para tal, foi estabelecida em cada área uma parcela de 300 m², dividida em três transectos paralelos de 50 x 2 m, distando 10 m entre si (Letcher & Chazdon 2009). Os critérios para a seleção das áreas foram: sem atividades de incêndio (naturais ou induzidos pelo homem), corte de madeira ou uso como pastagem, distante de moradias e distarem entre si, no mínimo, 1 km. No total, foram amostradas 24 áreas, 12 em cada fisionomia, sendo 36 transectos em cada uma delas, totalizando 3600 m² amostrados em cada fisionomia. Em cada área inventariada, era obtida a cobertura por gramíneas. A mesma era estimada visualmente.

Posteriormente, os indivíduos coletados foram processados através de técnicas usuais de herborização (Mori *et al.* 1989) e identificados até o menor nível taxonômico possível a partir da comparação com o acervo do herbário Geraldo Mariz (UFP), acervo pessoal do Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada da UFPE e descrição de espécies na literatura, seguindo o APG III (2009). Os exemplares coletados estão sob a responsabilidade do Laboratório de Ecologia Vegetal Aplicada da UFPE.

Atributos funcionais das espécies lenhosas

Para examinar alguns atributos funcionais das espécies ocorrentes em cada fitofisionomia foi coletada uma folha de três indivíduos das espécies mais abundantes em cada fitofisionomia. Foram retiradas apenas aquelas folhas que estavam totalmente expandidas e pertenciam aos ramos mais expostos ao sol, sem sinais visíveis de ataque por herbívoros. As folhas foram submersas em água por 24h e pesadas em balança analítica com precisão de 0,01 g e capacidade de 0,001 g, para se obter a massa saturada. Além disso, foi mensurada a espessura de cada folha com o auxílio de um paquímetro digital, sempre evitando a zona da nervura central e, quando presentes, nervuras espessas além da central, para não superestimar a espessura da folha. Em seguida, as folhas foram secas em estufa a 70°C por 48 h e pesadas novamente, para a obtenção da massa seca. A partir disso, foi obtido o conteúdo de massa seca da folha (razão entre a massa seca e a massa fresca). Conteúdo de massa seca da folha e espessura da folha estão entre os principais indicadores de crescimento e eficiência na captação e uso de nutrientes pelas plantas (Cornelissen *et al.* 2003).

Outros atributos das espécies selecionadas também foram considerados, como: tamanho do diásporo (<15 mm = pequeno e >15 mm = grande), síndrome de dispersão (zoocórica e não-zoocórica) e hábito (árvore ou arbusto). Todos esses dados foram obtidos na literatura.

Solo (gradiente ambiental)

Em cada uma das áreas selecionadas para a amostragem biológica, uma amostra composta de solo foi obtida, totalizando 108 amostras por fitofisionomia. Para tal procedimento, foram coletadas nove amostras de solo a uma profundidade situada entre 0-20 cm, nos pontos 0 m, 25 m e 50 m, ao longo de três transectos de 50 m, distantes 10 m entre si. O material coletado em cada parcela foi misturado e cada amostra composta de solo foi encaminhada aos laboratórios de análises de solos AGROLAB (Análises Ambientais Ltda.) para análise de matéria orgânica presente no solo e IPA (Empresa Pernambucana de Pesquisa

Agropecuária) para análises físicas (densidade, composição granulométrica e umidade) e químicas do solo (P, pH, Ca, Mg, Na, K, Al, H, S, CTC, V e m) (Anexo III). Ambos os laboratórios, seguindo a metodologia proposta pela EMBRAPA (1997).

As variáveis que não apresentaram diferença entre as fitofisionomias estudadas (densidade real, areia grossa, silte, argila natural, grau de flocculação, umidade residual, P, Ca, Mg, Na, K, Al, S e m) foram excluídas das análises posteriores. Dessa forma, das variáveis edáficas obtidas, foram utilizadas apenas matéria orgânica, densidade aparente, areia fina, argila, capacidade de campo, ponto de murcha permanente, água disponível (%), água disponível (mm/cm), pH, H, CTC e V.

Análise dos dados

Diferenças físicas e químicas do solo nas duas fitofisionomias foram analisadas com o uso do teste t, realizado no programa JMP versão 8.0.2. As médias das variáveis edáficas foram comparadas à média do DAP de cada área inventariada por meio de uma ANOVA. O teste t também foi utilizado para comparar a altura, o DAP das espécies vegetais encontradas nas duas áreas de estudo, cobertura por gramíneas, número de indivíduos vegetais, conteúdo de massa seca das folhas e espessura das folhas.

Relacionou-se a composição de espécies de plantas de cada habitat com as variáveis ambientais físicas e químicas do solo (matéria orgânica, densidade aparente, areia fina, argila, capacidade de campo, ponto de murcha permanente, água disponível (%), água disponível (mm/cm), pH, H, CTC e V) por meio de uma ordenação gerada pela análise de correspondência canônica (CCA), utilizando o programa Fitopac 2.1.2 (Shepherd 2011) (as variáveis ambientais foram estandardizadas (*ranging*)). As variáveis ambientais correlacionadas foram excluídas da CCA (ponto de murcha permanente, água disponível (%), água disponível (mm/cm) e H) seguindo como critério de exclusão de variáveis índices de correlação acima de 0,9 entre elas (ver Digby & Kempton 1996).

Para reconhecer padrões de convergência funcional nos atributos funcionais mensurados nas espécies em cada fisionomia, foi utilizada a metodologia proposta por Pillar *et al.* (2009) usando o software SYNCA (Pillar & Orlóci 1993), para buscar relações entre a composição funcional das comunidade e os gradientes de solo. Para tanto, foi utilizada a análise Trait-Convergence Assembly Pattern (TCAP), que representa o grau de congruência entre a composição funcional da comunidade e os gradientes ambientais. Para esta análise utilizamos três matrizes: 1) uma matriz **W**, de abundância das espécies por parcelas inventariadas; 2) uma matriz **B**, de espécies por atributos funcionais e 3) uma matriz **E** de

atributos funcionais por parcelas. Após ser gerada a matriz produto $T=BW$, com abundância de atributos por parcelas inventariadas, foi realizada uma correlação parcial de mantel entre a matriz de similaridade funcional entre comunidades (similaridade de Gower) e similaridade ecológica entre as comunidades (gradientes de solo). TCAP ocorre quando a convergência de atributos na comunidade está relacionada a variações no gradiente ambiental. Posteriormente, para melhor interpretação dos resultados, foram geradas correlações simples individuais entre a média ponderada dos atributos (CWM) que maximizam a percepção de convergência funcional na comunidade relacionada ao gradiente de solo proposto.

A similaridade florística entre as áreas de floresta e savana foi verificada através de uma análise de agrupamento, utilizando a técnica de ligação de média do grupo UPGMA. As demais técnicas também foram aplicadas, mas foi escolhida a UPGMA porque apresentou o maior valor de ligação cofenética. Foi utilizado o índice de similaridade de Jaccard, que dá peso igual para todas as espécies, reduzindo vieses relacionados com variação no esforço de amostragem (Valentin 2000). Para verificar a consistência dos grupos formados pela UPGMA foi realizado um MRPP (Multi Response Permutation Procedure), que apresenta valores de A e T. A estatística T descreve a consistência ou nitidez da classificação, sendo mais negativo quanto mais compactos forem os grupos. O índice A varia entre 0 e 1. A é igual a zero quando a heterogeneidade entre e dentro os grupos são iguais e A é igual a um quando não há heterogeneidade dentro do grupo e sim entre os grupos (McCune & Grace 2002).

As espécies indicadoras (ISA) para as duas fitofisionomias foram identificadas utilizando o programa PC-ORD 4.0 System (McCune & Mefford 1999) considerando o nível de significância das espécies de 0,05. Para complementar os resultados obtidos na análise de agrupamento e verificar a ocorrência de possíveis gradientes, aplicou-se o método de ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), a partir da mesma matriz de distância utilizada nas análises de agrupamento (McCune & Grace 2002).

A correlação entre a similaridade de espécies e a distância linear entre as parcelas foi obtida pelo teste de Mantel, usando o índice de correlação de Pearson ao nível de significância de 0,05, através do programa PC-ORD 4.0 (Manly 1986, Zar 2010). O método de Monte Carlo, com 999 permutações aleatórias, foi aplicado para avaliar a significância do teste de Mantel (Zar 2010). Para verificar se a similaridade florística entre as áreas de estudo está relacionada à distância geográfica assim como as características edáficas, foi realizado um Mantel Parcial, onde foi adicionando uma terceira matriz, matriz ambiental (Legendre & Fortin, 1989). As matrizes secundárias, vegetação e ambiental, foram correlacionadas, mantendo-se constante a matriz espaço. A distância utilizada para as três matrizes foi à

distância euclidiana simples. A significância da correlação foi testada por meio de permutação (Legendre & Fortin 1989, Dale *et al.* 2002). Para tal, foi utilizado o Programa PASSaGE (Rosenberg 2001).

RESULTADOS

Foram amostradas 2701 plantas lenhosas nas 24 áreas analisadas, 1714 indivíduos nas áreas de floresta e 987 indivíduos nas áreas de savana. Na savana foram encontradas 58 espécies e, na floresta, 130 espécies. Destas, 29 espécies são comuns às duas áreas (Tab. 1). Para a floresta, nenhuma das espécies foi encontrada em todas as áreas inventariadas, diferente das espécies *Hancornia speciosa* Gomes (Apocynaceae) e *Ouratea hexasperma* (A.St.-Hil.) Baill. (Ochnaceae), que foram encontradas em todas as áreas de savana estudadas. A família mais representativa nas áreas de floresta foi Burseraceae (245 indivíduos) e nas áreas de savana foi Ochnaceae (241 indivíduos).

As duas áreas de estudo foram semelhantes quanto à síndrome de dispersão predominante ser a zoocórica (88,29%), diásporos pequenos para a dispersão (52,12%), hábito arbóreo como dominante na paisagem (95,21%) (Tab. 1) e conteúdo de massa seca das folhas ($t = 0,48$; g.l. = 119; $p = 0,31$). Entretanto, foram diferentes quanto à porcentagem de gramíneas nas áreas, sendo as áreas de savana detentoras da maior porcentagem de gramíneas ($t = -5,49$; g.l. = 22; $p = <0,01$), menor número de indivíduos por área ($t = 3,78$; g.l. = 22; $p = <0,01$) e folhas mais espessas ($t = -2,41$; g.l. = 119; $p = <0,01$). O nível de significância adotado foi $\alpha = 0,05$.

As árvores mais altas foram encontradas na floresta ($t = -11,56$; g.l. = 22; $p = <0,01$) e as com maior DAP na savana ($t = 3,38$; g.l. = 22; $p = <0,01$). Dentre as médias das variáveis edáficas comparadas a média do DAP, apenas a água disponível no solo e densidade aparente do solo apresentaram relação com o DAP ($F = 66,79$; g.l. = 11; $p = <0,01$).

Das 26 variáveis de solo examinadas apenas 12 foram diferentes entre as duas fitofisionomias de interesse ($p < 0,05$; Tab. 3). Essas 12 variáveis foram utilizadas na Análise de Correspondência Canônica (CCA). O resultado da CCA (matriz de presença/ausência de espécies x matriz das propriedades físicas e químicas do solo) demonstrou que as variáveis ambientais estão relacionadas com os dados florísticos (Fig. 5). O primeiro eixo relacionou-se com a matéria orgânica (-0,71), areia (0,37), CTC (-0,67), densidade aparente do solo (0,46) e pH (0,17). O segundo eixo relacionou-se com a argila (0,47), capacidade de campo (0,52) e V (-0,42). Os autovalores para os três primeiros eixos da ordenação foram 0,08, 0,02 e 0,01. O

teste de Monte Carlo foi significativo apenas para um dos três primeiros eixos da ordenação (AV1 $p = 0,04$; AV2 $p = 0,58$ e AV3 $p = 0,30$). Todas as áreas inventariadas apresentam solo distrófico.

As características do solo com maior efeito na TCAP para as áreas de floresta foram a areia fina, capacidade de campo, ponto de murcha permanente e pH. O subgrupo de atributos que revelaram a convergência funcional relacionada ao gradiente de percentual de areia fina foi à espessura da folha e a síndrome de dispersão [r (TE) = 0,23, $p = 0,02$]. Para os gradientes de pH, ponto de murcha e capacidade de campo, os atributos que maximizam a percepção do padrão convergente foram o conteúdo de massa seca e o hábito [r (TE) = 0,36, $p = 0,01$], [r (TE) = 0,71, $p = 0,02$], [r (TE) = 0,67, $p = 0,04$]. Individualmente, o pH e o CWM do hábito das espécies apresentam correlação significativa entre si ($r^2 = -0,62$, $p = 0,02$), assim como o ponto de murcha permanente e o CWM do conteúdo de massa seca da folha ($r^2 = -0,61$, $p = 0,03$) e a capacidade de campo e o CWM do conteúdo de massa seca da folha ($r^2 = -0,62$, $p = 0,03$). Os demais traços não apresentaram correlação (Tab. 4a, Fig. 6a). Já para as áreas de savana, os gradientes ambientais com maior efeito no TCAP foram argila e pH. O atributo funcional que maximizou a percepção do TCAP relacionado ao percentual de argila foi a espessura da folha [r (TE) = 0,70, $p = 0,01$] e, em relação ao gradiente de pH, o atributo que maximizou a percepção do TCAP foi o conteúdo de massa seca [r (TE) = 0,33, $p = 0,01$]. Individualmente, a argila apresentou correlação significativa com a espessura da folha ($r^2 = 0,82$, $p = 0,01$) e o pH com o conteúdo de massa seca da folha ($r^2 = -0,68$, $p = 0,01$) (Tab. 4b, Fig. 6b).

A formação de conjuntos semelhantes de comunidades vegetais com os diferentes métodos de ligação foi considerada como um indicativo da consistência dos grupos formados para a paisagem de estudo. Foi possível distinguir dois grupos bem definidos na análise de agrupamento das comunidades vegetais (ligação cofenética = 0,90), um correspondendo à floresta e outro correspondendo à savana (Fig. 3). O maior valor de ligação cofenética indica menor distorção na construção do dendrograma. Os braços mais próximos no dendrograma são aqueles com maior similaridade florística. Foram encontradas 23 espécies como espécies indicadoras (ISA) para as formações vegetais analisadas, oito espécies para a savana e 15 espécies para a floresta (Tab. 2). As espécies nas áreas de savana com maior IV (Valor de Importância) foram: *Ouratea hexasperma* (100%) e *Hancornia speciosa* (91,7%). *Thyrsodium spreceanum* (83,3%) e *Protium heptaphyllum* (77,6%) foram às espécies com maior IV nas áreas de floresta. A análise de ordenação MRPP confirmou a separação em dois grupos relevada pela análise de agrupamento UPGMA ($p = <0,01$; $A = 0,42$; $T = -13,27$), ou seja, a

heterogeneidade é maior entre os grupos do que dentro deles. A análise de ordenação NMDS confirmou visualmente a separação taxonômica existente a savana e a floresta (Fig. 4).

Houve uma correlação positiva significativa entre a similaridade de espécies vegetais e a distância geográfica entre as parcelas ($r = 0,35$; $t = 0,50$; $p = <0,01$). Para verificar se a similaridade florística era explicada por algum fator além da distância geográfica, o teste Mantel Parcial ponderou a distância geográfica quando foram inseridos os dados das variáveis ambientais, indicando que a similaridade florística é resultado também da similaridade edáfica entre as áreas estudadas ($p = <0,01$; 999 permutações).

DISCUSSÃO

Os nossos resultados indicam que a estrutura das comunidades (i.e. riqueza, composição taxonômica e funcional) e a organização espacial do mosaico natural (para as áreas analisadas) na paisagem da Paraíba - Brasil são afetadas pelas características do solo, principalmente textura do solo (areia e argila), água disponível e matéria orgânica, as quais parecem estar impondo filtros ambientais para a flora lenhosa. A presença dos filtros ambientais agindo nas fitofisionomias é confirmada pelas correlações observadas entre as características físicas e químicas do solo e o agrupamento funcional das espécies nas áreas de floresta e savana, além das diferenças em termos de riqueza e diversidade de espécies vegetais. As áreas de floresta foram caracterizadas pelos altos teores de matéria orgânica, CTC, argila e o ponto de murcha permanente, enquanto as áreas de savana foram caracterizadas pelos altos teores de areia, pH, V e Dap. Portanto, os fatores edáficos contribuem de fato com a distribuição espacial das espécies vegetais deste inventário, norteando a presença de algumas espécies na comunidade e excluindo outras, indo de encontro com outros estudos que confirmam que as condições edáficas controlam a distribuição de espécies vegetais (Newbery & Proctor 1984; Clark *et al.* 1998; Clark *et al.* 1999; Tuomisto *et al.* 2003).

Assim como era esperado, as árvores mais altas foram encontradas na floresta. Isso porque o sucesso no crescimento é o reflexo direto das propriedades físicas, químicas e biológicas do solo, como por exemplo, penetrabilidade do solo, teor de água disponível, teor de matéria orgânica e CTC, todos eles mais elevados nas áreas de floresta e influenciando positivamente no crescimento dos indivíduos vegetais. Diferente dos menores valores observados para as áreas de savana que refletiram na menor altura dos indivíduos lá encontrados. A menor altura dos indivíduos em áreas de savana também pode ser explicada

pela maior densidade aparente do solo (maior nas áreas de savana), o que representa uma menor habilidade dos indivíduos em explorar o solo (menor absorção de volumes de água e nutrientes e maior impedimento mecânico) (Baver & Gardner 1972, Kemper *et al.* 1971).

Como hipotetizado inicialmente, houve diferença entre a espessura das folhas das espécies encontradas nas duas áreas de estudo. Tendo as folhas mais espessas aqueles indivíduos encontrados nas áreas de savana. As folhas mais espessas são esperadas onde há maior incidência luminosa (Vendramini *et al.* 2002). Nas áreas de savana não são encontrados estratos na vegetação, os indivíduos são baixos quando comparados aos encontrados nas áreas de floresta e isso permite que as folhas recebam similar incidência de luz. Assim como relacionada à luz, a espessura também tem relação com a estocagem de água pela folha (suculência). Logo, nas áreas de savana, com solo marcado pelo elevado teor de areia e consequente menor capacidade de retenção de água, é correto pensar no estoque de água como uma alternativa para a baixa capacidade de campo e ponto de murcha permanente também observado nos solos das áreas de savana. Também foi percebido visualmente que nas áreas de savana havia menos serapilheira quando comparada às áreas de floresta, fato que pode estar relacionado à espessura da folha porque quanto mais espessas mais longevas são (Cornelissen *et al.* 2003). Resultado similar foi observado por Vendramini *et al.* (2002) onde sugerem que essa durabilidade da folha é o reflexo de uma ambiente com menor disponibilidade de recursos, como nutrientes e água.

Não houve diferença entre o conteúdo de massa seca das folhas das espécies encontradas nas duas áreas de estudo. O conteúdo de massa seca da folha é um preditor de sua resistência mecânica (herbívoros, vento, granizo), inflamabilidade e fertilidade do solo (Rayser & Notz 1996, Westoby & Wright 2006, Wilson *et al.* 1999). Era esperado que fosse maior nas espécies encontradas nas áreas de floresta porque são áreas com maior disponibilidade de nutrientes. Mas, pode não ter havido diferença porque outras variáveis edáficas também não apresentaram diferença entre as áreas de estudo, como por exemplo, P (fósforo) e K (potássio) que também são preditores de fertilidade na relação NPK do solo. Separadamente, foi observado que a CTC foi maior nas áreas de floresta e V foi maior nas áreas de savana. Quando a CTC é alta e o V é baixo, a fertilidade do solo é tida como baixa. Logo, a similaridade na fertilidade do solo entre a floresta e a savana pode ser a causa da similaridade no conteúdo de massa seca das folhas mensuradas nos dois habitats.

Houve uma diferença de 987 indivíduos e 72 espécies entre as áreas de floresta e savana estudadas, tendo mais indivíduos e espécies as áreas de floresta. Mas, é bem aceito e não atípico este número discrepante porque as áreas de savana são denominadas na literatura

como ambientes extremos para muitas espécies, ou seja, é um espaço onde um grupo limitado de espécies consegue se estabelecer, permanecer e dominar. Por conta disso, são observadas algumas oligarquias nas áreas de savana, onde o funcionamento da comunidade parece depender desse grupo de espécies dominantes (Cirne *et al.* 2003, Dias *et al.* 2005, Scarano 2002). Foi observado nas áreas de savana que algumas espécies ocorreram em todas as áreas inventariadas (*Hancornia speciosa* Gomes e *Ouratea hexasperma* (A.St.-Hil) Baill) e algumas não em todas, mas, na maior parte delas. Diferente das espécies de floresta, onde nenhuma delas foi encontrada em todas as áreas de estudo. Vários estudos realizados em tabuleiros arenosos e restingas do nordeste do Brasil demonstram que poucas espécies (entre quatro e cinco) representam mais que 50% da dominância relativa total (Cestaro & Soares 2004, Almeida Jr. 2003, Vicente *et al.* 2003, Cantarelli 2003). Os dados desse estudo concordam com esse fato, apresentando entre uma a quatro espécies com maior dominância.

Foi possível perceber que a flora das áreas de savana é similar às vegetações que formam a Restinga e a Caatinga e não a floresta Atlântica que é onde está inserida ou margeando. Mas, dados disponibilizados pelo IBGE (1985) informam que as áreas de savana mais situadas ao sul do estado da Paraíba - Brasil tem flora que corresponde à floresta Atlântica (tanto taxonomicamente quanto em riqueza, densidade total, altura média, diâmetro médio e área basal total). Sendo assim, as espécies que ocorrem nas áreas de João Pessoa, Conde e Pedras de Fogo são comuns para as florestas ombrófilas costeiras (*Coccoloba latifolia*, *Himatanthus phagedaenicus*, *Protium heptaphyllum*, *Eschweilera ovata*, *Tapirira guianensis*, *Byrsonima sericea*, *Lecythis pisonis* e *Chamaecrista bahiae* (Barbosa 1996, Guedes 1998, Lins & Silva 1996, Siqueira 1997). Porém, as áreas de estudo deste trabalho estão situadas mais ao norte do estado da Paraíba e, as cidades mais ao norte como Mamanguape, Nísia Floresta e Parnamirim, apresentam espécies que são mais abundantes na Restinga (*Anacardium occidentale*, *Byrsonima verbascifolia*, *Chamaecrista ensiformis*, *Hancornia speciosa* e *Ouratea cuspidata* (Almeida Jr. 2006, Cantarelli 2003, Vicente *et al.* 2003) e Caatinga (*Byrsonima gardneriana*, *Eugenia puniceifolia*, *Hymenaea courbaril*, *Piptadenia moniliformis* e *Ximenia americana*) (Cestaro & Soares 2004, Salgado *et al.* 1981).

Conhecer as espécies indicadoras de uma paisagem pode indicar suas preferências de nicho ambiental, embasar argumentos a favor da conservação destas espécies e induzir ações de manejo porque elas podem indicar uma alta fidelidade à paisagem, oferecendo assim subsídios para a tomada de decisões políticas quanto à escolha de áreas a serem protegidas sob as diversas categorias das Unidades de Conservação (Faith & Walker 1996, Ferrier 2002). Apenas nas áreas de savana, encontramos espécie com valor de importância (IV) de 100%, ou

seja, a espécie *Ouratea hexasperma* apresenta uma alta fidelidade para a paisagem da savana. A mesma é reconhecida como uma das 100 espécies mais comuns da flora do Cerrado. A segunda espécie com maior IV, *Hancornia speciosa*, é característica de áreas de tabuleiro e baixadas litorâneas, áreas marcadas pelo solo arenoso. As espécies com maior IV nas áreas de floresta também são encontradas nas áreas de floresta Atlântica, Amazônica e Cerrado. Esses achados reforçam a ideia das espécies acessórias compondo a paisagem de mosaico e da constante troca de propágulos entre os biomas vizinhos. Além desses achados, reforçamos a importância de estudos em áreas de ecótono porque eles guardam suas próprias características ecológicas, o que faz com que as mesmas apresentem elevada diversidade biológica e taxonômica (IBGE, 1992).

Nossos achados reforçam a atenção que deve ser destinada a um segundo fator, além da escala geográfica, que também pode estar atuando na similaridade florística (Pansonato 2012, Potts *et al.* 2002). Neste caso, foram as variáveis ambientais (edáficas) que tiveram tanta importância quanto à distância geográfica na similaridade dentro a flora das áreas de savana e floresta, sendo ambas boas explicações para a diversidade beta na paisagem de estudo (Duque *et al.* 2002, Vormisto *et al.* 2004). Pansonato (2012) viu que são as variações entre os preditores ambientais, em especial o gradiente de textura do solo, os responsáveis pela similaridade florística entre as samambaias e as leguminosas na Reserva Ducke, Amazonas-Brasil, e não apenas a escala geográfica. Resultado comparável a outros estudos que analisaram ervas (Zuquim *et al.* 2009), palmeiras (Costa *et al.* 2009) e vegetação lenhosa (Castilho *et al.* 2006), onde foi a textura do solo o fator que melhor explicou os padrões da comunidade vegetal. Também no estado do Amazonas, na Reserva Biológica do Uatumã, as samambaias e as leguminosas responderam mais expressivamente ao gradiente de fertilidade do solo (Tuomisto *et al.* 1995). Mesmo assim, Vormisto *et al.* (2004) afirma que a distância geográfica é o fator mais influente na similaridade florística, mas, reconhece que talvez tenha chegado a tal conclusão porque não mediu todas as variáveis do solo que já são apontadas em outros estudos como relevantes na estruturação da comunidade. De acordo com Siqueira & Durigan (2007), as relações de similaridade se estabelecem, em primeiro lugar, em função do clima e, em segundo lugar, em função das características do solo. Logo, foi correto pensar no solo como determinante na distribuição espacial das espécies no mosaico natural para o estado da Paraíba – Brasil porque a paisagem é encontrada sob semelhante condição macro climática.

Para a região de estudo pode ser concluído que os fatores edáficos foram preponderantes na separação taxonômica e funcional entre as áreas de floresta e savana,

confirmando assim a hipótese do determinismo edáfico proposta inicialmente. Sobretudo, outros fatores devem ser lembrados como potenciais agentes causais da atual estruturação fitofisionômica apresentada pela Paraíba – Brasil, como: influência da flora que circunda a paisagem, alterações climáticas do passado, ação antrópica e atividades na matriz onde os fragmentos se inserem. O campo de investigações sobre a relação existente entre a distribuição das espécies e características edáficas, em formações vegetais fechadas e abertas, permanece aberto para futuras investigações. Principalmente quando estas áreas forem parte integrante do domínio floresta Atlântica, ou seja, merecerem atenções políticas similares (iniciativas conservacionistas e restauração ecológica). Investigações futuras podem transitar entre as questões funcionais e filogenéticas para o mosaico natural no estado da Paraíba, buscando elucidar o grau de parentesco entre as espécies encontradas nas distintas fitofisionomias, se o solo sempre atuou como um filtro ambiental ou se as características apresentadas pelas espécies são inatas e conservadas entre as espécies de forma paralela, sem relação entre elas.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos ao pesquisador Tarciso Leão pela iniciativa em campo e pelo banco de dados disponibilizado. À Usina Miriri, ReBio Guaribas, Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN), Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoas de Nível Superior (CAPES).

5. Conclusões

Este estudo traz novas abordagens sobre a estruturação de comunidades vegetais. Principalmente porque arrisca compreender o processo que está por trás do padrão de mosaico natural encontrado em uma paisagem fragmentada de floresta Atlântica nordestina, que se encontra sob mesma condição macro climática (temperatura, precipitação e altitude), com enclaves de vegetação aberta em seu interior ou margem. Além, de transitar entre inventário florístico, análise química e física de solo e métricas multivariadas. Neste sentido, pode ser destacado que a distribuição das espécies vegetais nas áreas estudadas na paisagem segue as condições edáficas impostas e, isso é refletido na distinta flora entre as fitofisionomias de floresta e savana, distintas variáveis químicas e físicas do solo e convergência de alguns tributos funcionais de espécies vegetais que ocorrem nesses habitats. Com esses resultados pode ser afirmado que as comunidades vegetais estudadas são o resultado de uma filtragem ambiental, neste caso imposta pelo solo, e não são resultantes de eventos aleatórios. Em síntese, conhecer permite que reformulações teóricas sejam feitas, que estratégias políticas sejam tomadas (ações conservacionistas e restauração ecológica, por exemplo) e que estímulos sejam causados para que novos questionamentos teóricos surjam em uma paisagem tão desgastada pelo uso intenso do homem ao longo do tempo. Investigações futuras poderiam transitar entre as questões funcionais e filogenéticas para o mosaico natural no estado da Paraíba – Brasil, buscando elucidar o grau de parentesco entre as espécies encontradas nas distintas fitofisionomias e conhecer se o solo sempre atuou como um filtro ambiental ou se as características encontradas entre as espécies são conservadas de forma paralela, sem relação entre si. Tais pesquisas enriqueceriam ainda mais o conhecimento teórico sobre a floresta Atlântica e alertariam sobre questões políticas serem direcionadas para as áreas de vegetação aberta assim como são para as áreas típicas de floresta densa em paisagens com contíguos vegetacionais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angiosperm Phylogeny Group (APG III). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.

ALMEIDA JR., E. B. 2003. Caracterização florística da restinga do Santuário Ecológico de Pipa, Tibau do Sul, RN. *Monografia*. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

ALMEIDA JR, E. B. 2006. Fisionomia e estrutura da restinga da RPPN Nossa Senhora do Outeiro de Maracápe, Ipojuca, Pernambuco. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

BARBOSA, M. R. V. 1996. Estudo florístico e fitossociológico da Mata do Buraquinho, remanescente de Mata Atlântica em João Pessoa-PB. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Campinas. Campinas, Brasil.

BARBOSA, M. R. V., THOMAS, W. W. 2002. Biodiversidade, conservação e uso sustentável da Mata Atlântica no Nordeste. *In*: ARAÚJO, E. L., MOURA, A. N., SAMPAIO, E. V. S. B., GESTINARI, L. M. S., CARNEIRO, J. M. T. (eds.). *Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil*. UFRPE, Recife, Pp. 19-22.

BAVER, L. D., GARDNER, W. H., GARDNER, W. R. 1972. *Soil Physics*. 4.ed. New York: Wiley, J., p.178-223.

BEHLING, H. 1998. Late quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Paleobotany and Palinology* 99:143-156.

BORGONOV, M., CHIARINI, J. V. 1965. Cobertura vegetal do Estado de São Paulo: levantamento por fotointerpretação das áreas cobertas com cerrado, cerradão e campo em 1962. *Bragantia* 24:159-172.

CANTARELLI, J. R. R. 2003. Florística e estrutura de uma restinga da Área de Proteção Ambiental (APA) de Guadalupe - litoral sul de Pernambuco. *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

CASTILHO, C. V., W. E. MAGNUSSON, R. N. O. ARAÚJO, R. C. C. LUIZÃO, F. J. LUIZÃO, A. P. LIMA, AND N. HIGUCHI. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234: 85–96.

CAVENDER-BARES, J.; KEEN, A.; MILES, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, v.87, p. 109-122, 2006.

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

CESTARO, L. A. & Soares, J. J. 2004. Variações florística e estrutural e relações fitogeográficas de um fragmento de floresta decídua no Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18:203-218.

CINGOLANI, A. N., CABIDO, M., GURVICH, D. E., RENISON, D., DÍAZ, S. 2007. Filtering process in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* v. 18, p. 911-920.

CLARK, D. B., CLARK, D.A., READ, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101-112.

CLARK, D. B., PALMER, M. W. & CLARK, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.

COLEY, P. D, BRYANT, J. P., CHAPIN III, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-99

CONDIT, R., ENGELBRECHT, B. M. J., PINO, D., PÉREZ, R., TURNER, B. L. 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *PNAS*, 1-5.

COSTA, F. R. C., GUILLAUMET, J. L. LIMA, A. P. & PEREIRA, O. S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 20:69-78.

CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D. E., REICH, P. B., ter STEEGE, H., MORGAN, H. D., van der HEIJDEN, M. G. A., PAUSAS, G. H., POOTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.

DALE, M. R., DIXON P., FORTIN M., LEGENDRE, P., MYERS, D. E., ROSENBERG, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25:558-577.

DELITTI, W. B. C., PAUSAS, J. G., MOREIRABURGER, D. M. 2001. Belowground biomass seasonal variation in two Neotropical savannahs (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Annals of Forest Science* 58:713-721.

DIAS, A. T. C., ZALUAR, H. T, GANADE, G. & SCARANO F. R. 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in Brazilian sandy coastal plain. *Journal Tropical Ecology* 21:343-347.

DUIVENVOORDEN, J. F. 1995. Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica* 28:142-158.

DUNPHY, B. K., MURPHY, P.G. & LUGO, A. E. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41:161-167.

- DUQUE, A., SANCHEZ, M., CAVELIER, J. & DUIVENVOORDEN, J. F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18:499–525.
- DUQUE, G. *O Nordeste e as lavouras xerófilas*. 4ª Ed. Fortaleza: Banco do Nordeste do Brasil, 330p., 2004.
- DYGBY, P. G. N., KEMPTON, R. A. 1996. Multivariate analysis of ecology communities. London: Chapman & Hall, Pp. 206 (*Population in Community Biology Series*).
- EJRNÆS, R. 2000. Can we trust gradients extracted by Detrended Correspondence Analysis? *Journal of Vegetation Science* 11:565-572.
- EMBRAPA. 1997. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). *Manual de métodos de análise de solo*. Rio de Janeiro, Pp. 212.
- FAITH, D. P. & WALKER, P. A. 1996. Environmental diversity: on the best-possible use of surrogate data for assessing the relative biodiversity of sets of areas. *Biodiversity and Conservation* 5:399-415.
- FERRACINI, M. C., FERLINI, R. F., CAVASSAN, O. 1983. Composição florística de uma área de cerrado no município de Bauru-SP. *Revista Salusvita* 1:1-9.
- FERRIER, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? *Systematic Biology* 51: 331-363.
- GOODLAND, R. 1979. Análise ecológica da vegetação do cerrado. In: FERRI, M. G., GOODLAND, R. (Eds.). *Ecologia do cerrado*. Belo Horizonte: EDUSP, Pp. 61-193.
- GUEDES, M. L. 1998. A vegetação fanerogâmica da Reserva Ecológica de Dois Irmãos In: Machado, I. C., LOPEZ, A. V., & PORTO, K. C. (Coords.) *Reserva Ecológica de Dois Irmãos – estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife-Pernambuco-Brasil)*, Pp. 157-172. Editora Universitária. Recife. Brasil.
- HIGGNS, M. A., RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H., LLERENA, N., CÁRDENAS, G.; PHILLIPS, O. L.; VÁSQUEZ, R., RÄSÄNEN, M. 2011. Geological control of floristic composition in Amazonian forest. *Journal of Biogeography* 38:2136-2149.
- HOFFMANN, W. A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80:1354-1369.
- HOLMGREN, M., & POORTER, L. 2007. Does a ruderal strategy dominate the endemic flora of the West African forests? *Journal of Biogeography* 34:1100–1111.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. 1985. *Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. 1992. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. 2008. *Mapa da área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.

JOHN, R., DALLING, J., HARMS, K., YAVITT, J., STALLARD, R., MIRABELLO, M., HUBBELL, S., VALENCIA, R., NAVARRETE, H., VALLEJO, M., FOSTER, R. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, Washington 104:864–869.

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

KEMPER, W.D., STEWART, B.A., PORTER, L.K. 1971. Effects of compaction on soil nutrient status. In: BARNES, K. K., org. *Compaction of agricultural soils*. St. Joseph, ASAE, p.178-189.

KLINK, C. A., MACHADO, R. B. A. 2005. Conservação do cerrado brasileiro. Megadiversidade, v. 1, n. 1. Disponível em: <http://www.conservation.org.br/publicacoes/files/20_Klink_Machado.pdf>. Acesso em: 15 set. 2013.

LEDRU, M. P., SALGADO LABORIAU, M. L., LORSCHREITER, M. L. 1998. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10.000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:131-142.

LEGENDRE, P., FORTIN, M.-J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation* 80:107–138.

LETCHER, S. G. & CHAZDON, R. L. 2009. Lianas and self-supporting plants during forest succession. *Forest Ecology and Management* 257:2150-2156.

LETCHER, S. G. & CHAZDON, R. L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41:608-617.

LINS E SILVA, A. C. B. 1996. Florística e fitossociologia do componente arbóreo em um fragmento de Mata Atlântica na região metropolitana do Recife/PE. *Monografia*. Universidade Federal de Pernambuco. Recife, Brasil.

LOPES, A. V.; GIRÃO, L. C.; SANTOS, B. A.; PERES, C. A.; TABARELLI, M. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1154-1165, 2009.

MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, v. 101, p. 377-385.

- MANLY, B. F. J. 1986. Randomization and regression methods for testing for association with geographical, environmental and biological distances between populations. *Researches on Population Ecology* 28:201-18.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. PC-ORD CD Version 4.27. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA
- MCCUNE, B. & GRACE, J. B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA
- MEDEIROS, D. A. 2004. Métodos de amostragem no levantamento da diversidade arbórea do cerrado da Estação Ecológica de Assis. *Dissertação de Mestrado – Escola Superior Luiz de Queiroz, ESALQ, Piracicaba*.
- MORENO, M. I. C., SCHIAVANI, I. 2001. Relação entre vegetação e solo em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia (MG). *Revista Brasileira de Botânica* 4:537-544.
- MORI, S. A., SILVA, L. A. M., LISBOA, G. & CORADIN, L. 1989. *Manual de Manejo de Herbário Fanerogâmico*. 2ª ed. Ilhéus, Centro de Pesquisas do Cacau.
- NEWBERY, D.M. & PROCTOR, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests ind Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* 72:475-493.
- OLIVEIRA FILHO, A. T., RATTER, J. A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburg Journal of Botany* 52:141-194.
- OLIVEIRA, R. R. 2002. Ação antrópica e resultantes sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. *Rodriguésia* 53:33-58.
- PANSONATO, M. P., COSTA, F. R. C., CASTILHO, C. V., CARVALHO, F. A., ZUQUIM, G. 2013. Spatial scale or amplitude of predictors as determinants of the relative importance of environmental factors to plant community structure. *Biotropica* 45:299-307.
- PÉLISSIER, R., COUTERON, P.; DRAY, S., SABATIER, D. 2003. Consistence between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84:242-251.
- PILLAR, V. D. & ORLÓCI, L. 1993. *Character-based community analysis: the theory and application program*. Eletronic edition. Available at <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/ecoqua/software.html>.
- PILLAR, V. D., DUARTE, L. S., SOSINSKI, E. E. & JONER, F. 2009. Discriminating trait-convergence and divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20:334-348.
- POTTS, M. D., ASHTON, P. S., KAUFMAN, L. S. & PLOTKIN, J. B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83:2782–2797.

RAYSER, P. & NOTZ, R. 1996. Competitive ability of tree ecologically contrasting grass species at low nutrient supply in relation to their maximal relative growth rate and tissue density. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETZ Zurich* 62: 3-16.

RAWITSCHER, F. 1949. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *Journal of Ecology* 36:16-32.

RAWITSCHER, F. 1950. O problema das savanas brasileiras e das savanas em geral. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal* 3:32-38.

RAWITSCHER, F. 1951. Novos ensinamentos da ecologia tropical. *Ciência e Cultura*. 3:232-242.

RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.

ROSENBERG, M. S. 2001. *PASSAGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis*. Arizona State University, Tempe, AZ.

RUGGIERO, P. G. C., BATALHA, M. A., PIVELLO, V. R., MEIRELLES, S. T. 2002. Soil vegetation relationships in cerrado (Brazilian Savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 160:1-16.

RUOKOLAINEN, K., TUOMISTO, H., MACIA, M., HIGGINS, M., & YLI- HALLA, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology* 23:13–25.

SALGADO LABORIAU, M. L. 1997. Late Quaternary paleoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science* 12:371-379.

SALGADO, O. A., JORDY FILHO, S. & GONÇALVES, L. M. C. 1981. Vegetação In: *Brasil - Projeto RADAMBRASIL*. Folhas SB. 24/25 Jaguaribe/Natal. Projeto RADAMBRASIL, Rio de Janeiro, Pp: 485-535.

SANTOS, A. M. M., CAVALCANTI, D. R., SILVA, J. M. C., TABARELLI, M. 2007. Biogeographical relationship among tropical forests in northeastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34:437-446.

SCARANO, F. R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.

SHEPHERD, G. J. 2011. *Fitopac 2.1.2. Manual do usuário*. Campinas, UNICAMP.

SIQUEIRA, D. R. 1997. Estudo florístico e fitossociológico de um trecho da Mata do Zumbi, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, Brasil.

SIQUEIRA, M. F., DURIGAN, G. 2007. Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 2:233-243.

TABARELLI, M. Tropical biodiversity in human-modified landscapes: what is our trump card? *Biotropica*, v. 42, p. 553-554, 2010.

TAVARES, S. 1964. Contribuição para o estudo dos tabuleiros do Nordeste. **Bol. Rec. Nat.**, Recife, 2:13-25.

TEMPERTON, V. M., HOBBS, R. J.; NUTTLE, T.; HALLE, S. *Assembly Rules and Restoration Ecology: bridging the gap between theory and practice*. Copyright Conventions, Washington 465p., 2004.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., KALLIOLA, R., LINNA, A., DANJOY, W., RODRIGUEZ, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269:63–66.

TUOMISTO, H., Ruololainen, K.; Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.

VENDRAMINI, F., DÍAZ, S., GURVICH, D. E., WILSON, P. J. THOMPSON, K., HODGAN, J. G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in flora with succulent species. *New Phytologist* 154:147-157.

VICENTE, A., SANTOS, A. M. M. & TABARELLI, M. 2003. Variações no modo de dispersão de espécies em um gradiente de precipitação entre floresta seca e úmida do nordeste do Brasil. Pp. 565-592 In: LEAL, I. R., TABARELLI, M. & SILVA, J. M. C. (Eds). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Ed. Universitária da UFPE, Recife.

VIEIRA, L. T. 2012. Padrões de diversidade da flora lenhosa dos cerrados do nordeste do Brasil. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. *Tese de Doutorado*. 252p., 2012.

VORMISTO, J., SVENNING, J. C., HALL, P. & BALSLEV, H. 2004. Diversity and dominance in 10 palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92:577-588.

ZAR, J. H. 2010. *Bioestatistical Analysis*. 5th Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. Pp. 944.

ZUQUIM, G., COSTA, F. R. C., PRADO, J. & BRAGA-NETO, R. 2009. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in Central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18:151–166.

WATSON, D. M. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography* 29:823-834.

WEAVER, P. L. & CHINEA, J. D. 2003. Secondary subtropical dry Forest at the La Tinaja Tract of the Cartagena Lagoon National Wildlife Refuge, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 39:273-285.

WESTOBY, M., Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:261-268.

WHITTAKER, R. H. 1967. *Gradient analysis of vegetation*. – *Biological Reviews*. 42: 207–264.

WILSON, J. B. 1999. Assembly rules in plant communities. PP. 130-164 In: WEIHER, E. & Keddy, P. (Eds). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.

WILSON, P. J., THOMPSON, K., HODGSON, J. G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162.

WITKAMP, P. 1971. Soils as components of ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:85-110.

Tabela 1. Espécies lenhosas encontradas em um mosaico natural formado por habitats de floresta e savana, localizado na floresta Atlântica nordestina, Paraíba – Brasil. Para cada espécie, segue-se o habitat onde foram encontradas, síndrome de dispersão, tamanho do diásporo e hábito.

Família	Espécie	Habitat	Síndrome de Dispersão	Tamanho do Diásporo	Hábito
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Anacardiaceae	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Annonaceae	<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague & Sandwith	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Annonaceae	<i>Annona salzmannii</i> A.DC.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Annonaceae	<i>Duguetia gardneriana</i> Mart.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Annonaceae	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Annonaceae	<i>Xylopia laevigata</i> (Mart.) R.E.Fr.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Annonaceae	<i>Gutteria schomburgkiana</i> Mart.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Apocynaceae	<i>Aspidosperma discolor</i> A.DC.	Floresta	Abiótico	Grande	Árvore
Apocynaceae	<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	Savana	Zoocórico	Pequeno	Árvore
Apocynaceae	<i>Himatanthus bracteatus</i> (A.DC.) Woodson	Floresta/Savana	Abiótico	Grande	Árvore
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana flavicans</i> Willd. ex Roem. & Schult.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Apocynaceae	<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	Floresta	Abiótico	Grande	Árvore
Aquifoliaceae	<i>Ilex sapotifolia</i> Reissek	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	Floresta	Zoocórica	Grande	Arbusto
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Floresta/Savana	Abiótico	Grande	Árvore
Bignoniaceae	<i>Jacaranda duckei</i> Vattimo	Floresta	Abiótico	Grande	Árvore
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosealba</i> (Ridl.) Sandwith	Floresta	Abiótica	Grande	Árvore
Bixaceae	<i>Cochlospermum regium</i> (Mart. Ex Schrank) Pilg.	Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Boraginaceae	<i>Cordia toqueve</i> Aubl.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i> Cham.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore

Burseraceae	<i>Protium neglectum</i> Swart	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Celastraceae	<i>Maytenus distichophylla</i> Mart. ex Reissek	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Celastraceae	<i>Maytenus erytroxyla</i> Reissek	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Chrysobalanaceae	Chrysobalanaceae sp.	Floresta			
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Chrysobalanaceae	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Clusiaceae	<i>Caraipa densifolia</i> Mart.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Clusiaceae	<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Clusiaceae	<i>Tovomita fructipendula</i> (Ruiz & Pav.) Cambess.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Clusiaceae	<i>Tovomita mangle</i> G.Mariz	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Combretaceae	<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aubl.) R.A.Howard	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i> L.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum mucronatum</i> Benth.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum squamatum</i> Sw.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum subrotundum</i> A.St.-Hil.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Abarema cochliacarpus</i> (Gomes) Barneby & J.W.Grimes	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Abarema filamentosa</i> (Benth.) Pittier	Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L.Rico	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	<i>Andira legalis</i> (Vell.) Toledo	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	Floresta/Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Caesalpinia echinata</i> Lam.	Floresta	Abiótico	Grande	Árvore

Fabaceae	<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S. Irwin & Barneby	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Copaifera duckei</i> Dwyer	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	Fabaceae sp.	Floresta			
Fabaceae	<i>Hymenaea rubriflora</i> Ducke	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	<i>Inga capitata</i> Desv.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth. ex Walp.	Floresta	Autocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Pityrocarpa moniliformes</i> (Benth.) Luckow & R. W. Jobson	Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Tachigali densiflora</i> (Benth.) L.G. Silva & H.C. Lima	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Fabaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Floresta/Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Humiriaceae	<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Hypericaceae	<i>Vismia guianensis</i> Aubl.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lamiaceae	<i>Hyptis fruticosa</i> Salzm. Ex Benth	Savana	Abiótico	Pequeno	Arbusto
Lauraceae	<i>Endlicheria</i> sp.	Floresta			
Lauraceae	Lauraceae sp.	Floresta			
Lauraceae	<i>Ocotea canaliculata</i> (Rich.) Mez	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lauraceae	<i>Ocotea fasciculata</i> (Nees) Mez	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lauraceae	<i>Ocotea notata</i> (Nees & Mart.) Mez	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Lecythidaceae	<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Lecythidaceae	<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Malpighiaceae	<i>Byrsonia verbascifolia</i> (L.) DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore

Malvaceae	<i>Eriotheca macrophylla</i> (K.Schum.) A.Robyns	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Malvaceae	<i>Luehea ochrophylla</i> Mart.	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Malvaceae	<i>Leuhea paniculata</i> Mart. & Zucc.	Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Melastomataceae	<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Savana	Zoocórica	Pequeno	Arbusto
Melastomataceae	<i>Miconia amacurensis</i> Wurdack	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Melastomataceae	<i>Miconia amoena</i> Triana	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Melastomataceae	<i>Miconia cuspidata</i> Naudin	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Moraceae	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Moraceae	<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Campomanesia dichotoma</i> (O.Berg) Mattos	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Eugenia candolleana</i> DC.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Myrtaceae	<i>Eugenia astringens</i> Cambess.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia bergiana</i> O.Berg	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia rotundifolia</i> (O.Berg) Kiaersk.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) DC.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Myrciaria</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	Myrtaceae sp.1	Floresta			
Myrtaceae	Myrtaceae sp.2	Floresta			
Myrtaceae	<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.1	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.2	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore

Myrtaceae	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Arbusto
Myrtaceae	<i>Psidium guianense</i> Sw.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Nyctaginaceae	<i>Guapira laxa</i> (Netto) Furlan	Floresta	Autocórica	Pequeno	Arbusto/Árvore
Nyctaginaceae	<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Ochnaceae	<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.-Hil.) Bail.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Olacaceae	<i>Ximения americana</i> L.	Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Peraceae	<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Peraceae	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Polygonaceae	<i>Coccoloba alnifolia</i> Casar.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Polygonaceae	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	Floresta	Abiótico	Pequeno	Árvore
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Floresta/Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Rubiaceae	<i>Cordia myrciifolia</i> (Spruce ex K. Schum) C.H. Press. & Delprete	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Rubiaceae	<i>Alseis pickelii</i> Pilg. & Schemale	Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	Floresta/Savana	Abiótico	Pequeno	Árvore
Rubiaceae	<i>Guettarda platypoda</i> DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Arbusto
Rubiaceae	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Rubiaceae	<i>Salzmannia nitida</i> DC.	Savana	Zoocórica	Grande	Arbusto
Rubiaceae	Rubiaceae sp.1	Floresta			
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	Floresta	Abiótico	Pequeno	Arbusto
Rutaceae	<i>Hortia brasiliana</i> Vand. ex DC.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Sapindaceae	<i>Allophylus laevigatus</i> (Turcz.) Radlk.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Sapindaceae	<i>Cupania impressinervia</i> Acev.-Rodr.	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore

Sapindaceae	<i>Matayba</i> sp.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Sapindaceae	<i>Talisia retusa</i> R.S. Cowan.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Sapotaceae	<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) H.J.Lam	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Sapotaceae	<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T.D.Penn.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Sapotaceae	<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Sapotaceae	<i>Pouteria grandiflora</i> (A.DC.) Baehni	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Sapotaceae	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Baehni	Floresta/Savana	Zoocórica	Grande	Árvore
Schoepfiaceae	<i>Schoepfia brasiliensis</i> A.DC.	Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Simaroubaceae	<i>Simaba ferruginea</i> A.St.-Hil.	Floresta	Zoocórica	Grande	Árvore
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Floresta	Zoocórica	Pequeno	Árvore
Solanaceae	<i>Solanum paludosum</i> Moric.	Savana	Zoocórica	Grande	Arbusto
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Floresta/Savana	Zoocórica	Pequeno	Árvore
	Indet.1	Floresta			Árvore
	Indet.2	Floresta			Árvore
	Indet.3	Floresta			Árvore
	Indet.4	Floresta			Árvore
	Indet.5	Floresta			Árvore
	Indet.6	Floresta			Árvore

Tabela 2. Lista das espécies lenhosas indicadoras (ISA) e seus respectivos valores de importância (IV) em fitofisionomias de floresta e savana em um mosaico vegetacional no estado da Paraíba – Brasil.

Espécie	Habitat	p	IV
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Savana	0.0080	58,3
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Savana	0.0060	58,3
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	Floresta/Savana	0.0170	50
<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.	Floresta	0.0350	41,7
<i>Endlicheria</i>	Floresta	0.0480	41,7
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. Ex Miers	Floresta	0.0070	61,4
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Floresta/Savana	0.0450	53,3
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	Floresta	0.0460	41,7
<i>Guettarda platypoda</i> DC.	Savana	0.0140	50
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	Savana	0.0010	91,7
<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	Savana	0.0010	83,3
<i>Maytenus erythroxyla</i> Reissek	Savana	0.0080	58,3
<i>Ocotea canaliculata</i> (Rich.) Mez	Floresta	0.0020	66,7
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	Floresta	0.0420	41,7
<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.- Hil.) Baill.	Savana	0.0010	100
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. Ex Baill.	Floresta/Savana	0.0270	51
<i>Pogonophora</i> <i>schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Floresta	0.0020	75
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Floresta/Savana	0.0010	77,6
<i>Protium neglectum</i> Swart	Floresta	0.0100	58,3
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	Floresta	0.0480	41,7

<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Floresta/Savana	0.0110	59,3
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Floresta	0.0010	83,3
<i>Xilopia leavigata</i> (Mart.) R.E.Fr.	Floresta	0.0080	58,3

Tabela 3. Testes t das 26 variáveis edáficas, químicas e físicas, entre áreas de floresta e savana no estado da Paraíba – Brasil.

Variáveis do Solo	t	g.l.	P	Média ± DP
Matéria Orgânica	-3,16	22	0,0078*	30,20 ± 20,22
Densidade Aparente	2,80	20	0,01*	1,56 ± 0,04
Densidade Real	1,69	20	0,11	2,57 ± 0
Areia Grossa	-0,63	20	0,53	68,91 ± 12,14
Areia Fina	3,01	20	0,0075*	24,16 ± 6,30
Silte	-1,46	20	0,16	5,75 ± 6,45
Argila	-2,20	20	0,03*	7,41 ± 2,06
Argila Natural	-1,35	20	0,19	1,58 ± 2,67
Grau de Floculação	1,42	20	0,17	97,41 ± 8,99
Umidade Residual	-1,56	20	0,14	2,75 ± 3,07
Capacidade de Campo	-2,25	20	0,04*	1,23 ± 1,76
Ponto de Murcha	-2,16	20	0,05*	6,62 ± 5,70
Água Disponível %	-2,30	20	0,04*	4,06 ± 1,07
Água Disponível mm/cm	-2,54	20	0,02*	1,03 ± 0,54
P	-1,53	20	0,15	1,91 ± 0,28
pH	2,62	20	0,01*	4,67 ± 0,53
Ca	-1,06	20	0,30	0,57 ± 0,32
Mg	-1,40	20	0,17	0,81 ± 0,35
Na	-1,29	20	0,22	0,03 ± 0
K	-0,89	20	0,38	0,06 ± 0,04
Al	-1,52	20	0,15	0,27 ± 0,21
H	-3,88	20	0,0012*	6,41 ± 2,88
S	-1,40	20	0,17	51,26 ± 0,57
CTC	-3,72	20	0,0016*	8,9 ± 3,5
V	2,79	20	0,01*	28,41 ± 8,09
M	-1,90	20	0,07	31,16 ± 17,01

Tabela 4. Gradientes ambientais e atributos funcionais selecionados para detectar se há convergência, resultante do determinismo edáfico. TCAP para a floresta (a) e para a savana (b). Dsp = Síndrome de dispersão, TSe = Tamanho da semente, Hab = Hábito, CMS = Conteúdo de massa seca e EsF = Espessura da folha, Dap = Densidade aparente do solo, CapCam = Capacidade de campo e Murcha = Ponto de murcha permanente.

d) FLORESTA

	Maximal TDAP			Maximal TCAP		
	Optimal trait subset	r (X.E.T)	p	Optimal trait subset	r (TE)	p
Areia fina	<i>Dsp, TSe, Hab</i>	0,2511	0,0420	<i>Dsp, EsF</i>	0,2346	0,0280
Argila	<i>CMS, EsF</i>	0,1737	0,0721	<i>Tse</i>	0,0585	0,1842
Dap	<i>TSe, CMS</i>	0,7289	0,0180	<i>Hab, CMS, EsF</i>	0,5078	0,0830
pH	<i>TSe, CMS</i>	0,3635	0,0110	<i>Hab, CMS</i>	0,3678	0,0160
Murcha	<i>TSe, CMS, EsF</i>	0,7531	0,0170	<i>Hab, CMS</i>	0,7105	0,0270
MO	<i>Dsp, CMS, EsF</i>	0,2783	0,0250	<i>CMS</i>	0,0967	0,1021
CapCam	<i>TSe, CMS, EsF</i>	0,7139	0,0250	<i>Hab, CMS</i>	0,6734	0,0440

e) SAVANA

	Maximal TDAP			Maximal TCAP		
	Optimal trait subset	r (X.E.T)	P	Optimal trait subset	r (TE)	p
Areia fina	<i>Hab, CMS</i>	0,1680	0,0561	<i>CMS</i>	0,0160	0,2262
Argila	<i>Tse, EsF</i>	0,3902	0,0831	<i>EsF</i>	0,7084	0,0040
Dap	<i>Dsp, Hab, CMS</i>	0,2792	0,0400	<i>Dsp</i>	0,0239	0,2553
pH	<i>CMS, EsF</i>	0,3655	0,0010	<i>CMS</i>	0,3343	0,0120
Murcha	<i>Hab, CMS, EsF</i>	0,1902	0,0541	<i>TSe, CMS</i>	0,0934	0,1411
MO	<i>Hab, CMS, EsF</i>	0,2992	0,0130	<i>CMS</i>	-0,0257	0,3804
CapCam	<i>CMS, EsF</i>	0,1170	0,1151	<i>Dsp, TSe, CMS</i>	0,1077	0,1562

Figura 1. Área de estudo na região nordeste do Brasil. Uma paisagem severamente fragmentada de floresta Atlântica, com enclaves de vegetação seca (localmente conhecidas com Tabuleiro Nordestino/Litorâneo ou Savana) encontradas no estado da Paraíba. Foram analisadas 24 áreas, 12 áreas de floresta e 12 áreas de savana.

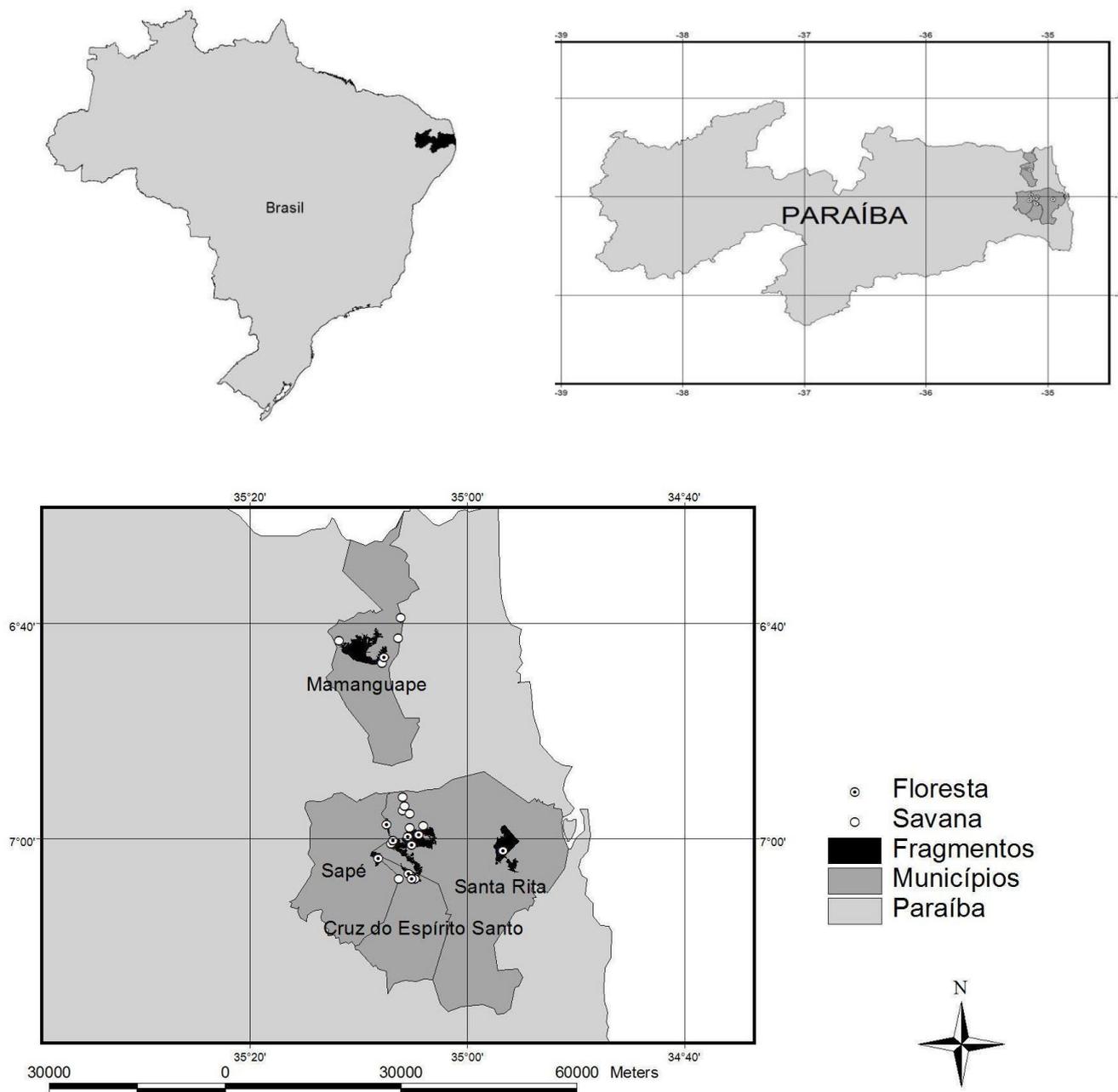


Figura 2. Dendrograma da flora lenhosa em duas fitofisionomias, floresta e savana, no estado da Paraíba - Brasil. MTB = floresta de Tabuleiro e MFC e ER2 = floresta Controle. (UPGMA; Jaccard = 0,75).

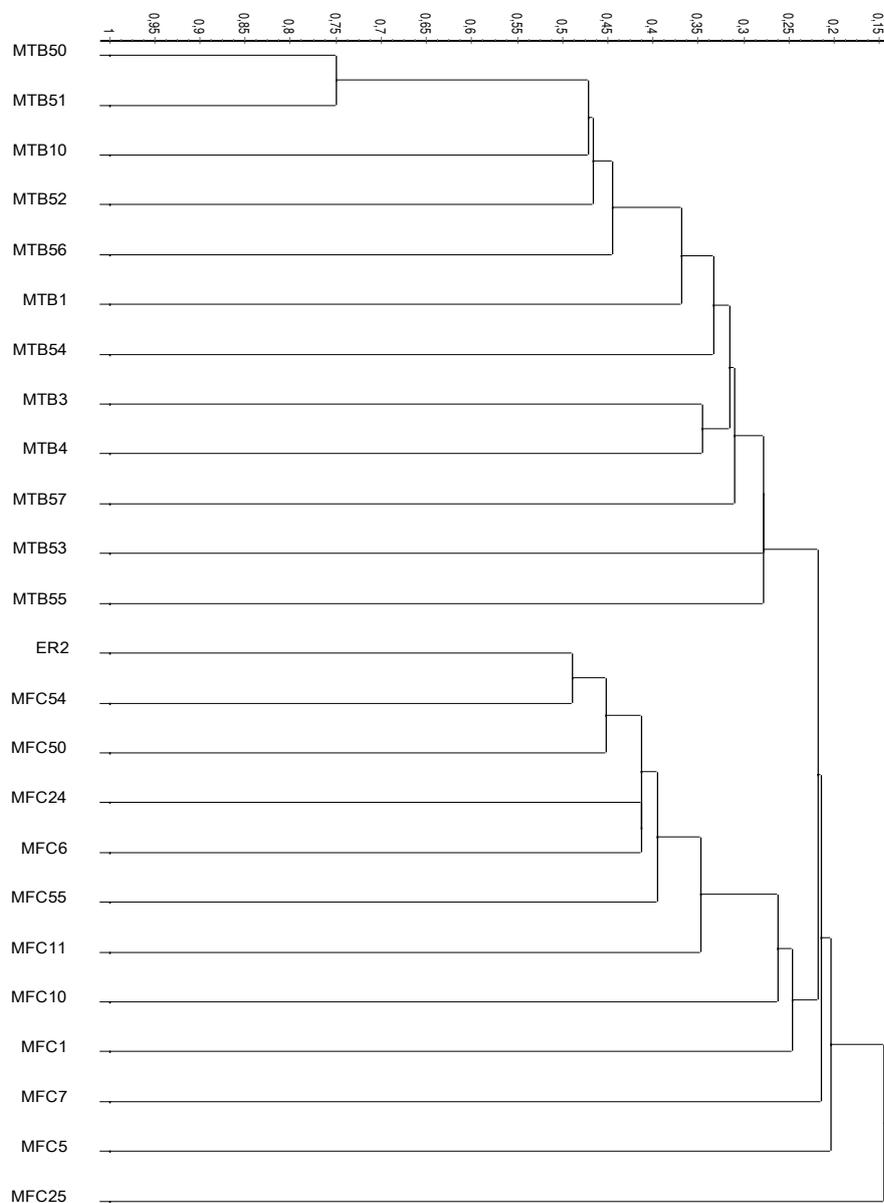


Figura 3. Análise de ordenação NMDS da flora lenhosa das 24 áreas inventariadas no estado da Paraíba – Brasil. Na cor cinza são as 12 áreas correspondentes à savana e na cor preto as 12 áreas correspondentes à floresta.

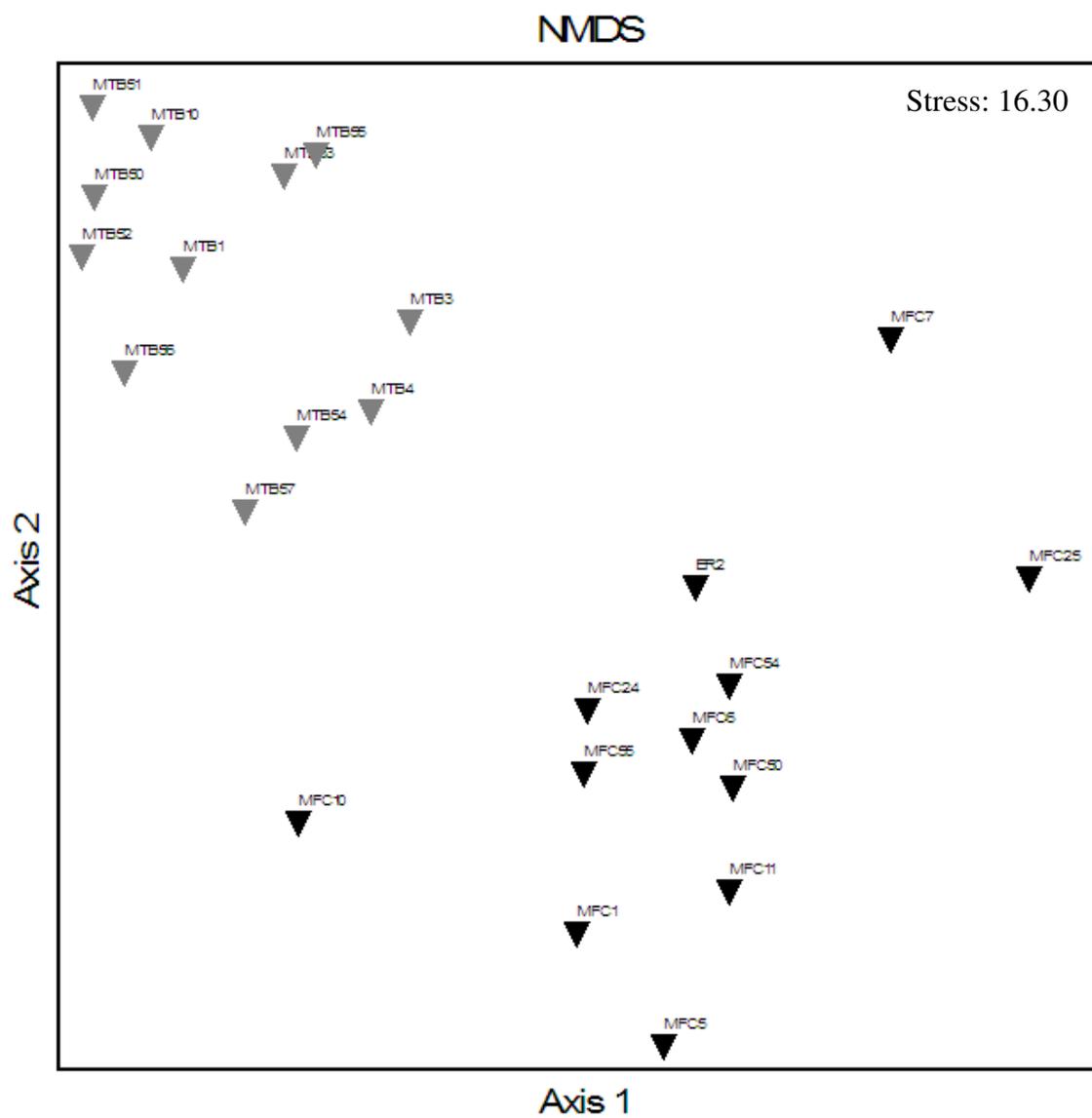


Figura 4. Análise de Correspondência Canônica (CCA) entre as variáveis edáficas e a flora lenhosa das áreas inventariadas em áreas de floresta e savana no estado da Paraíba - Brasil.

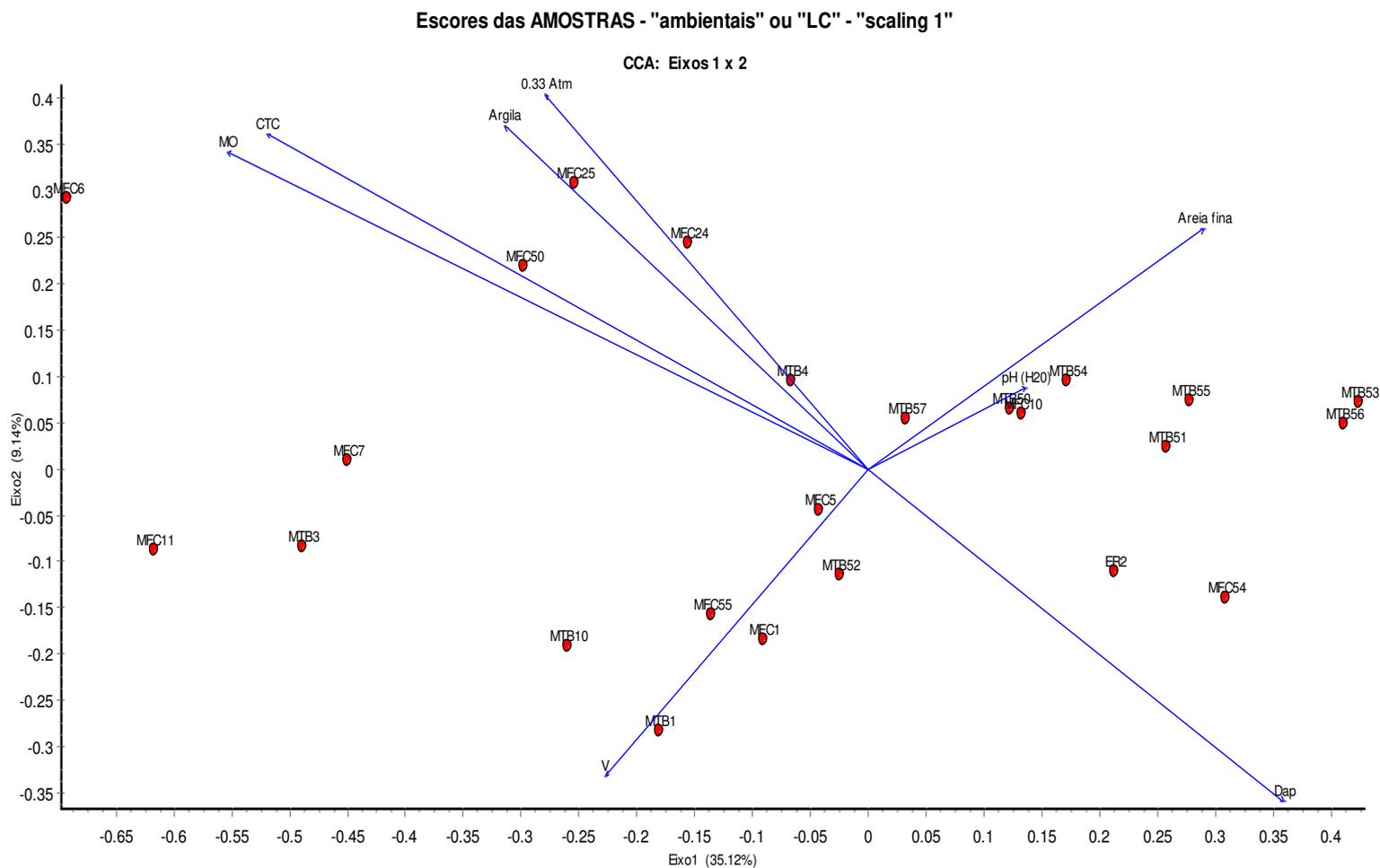
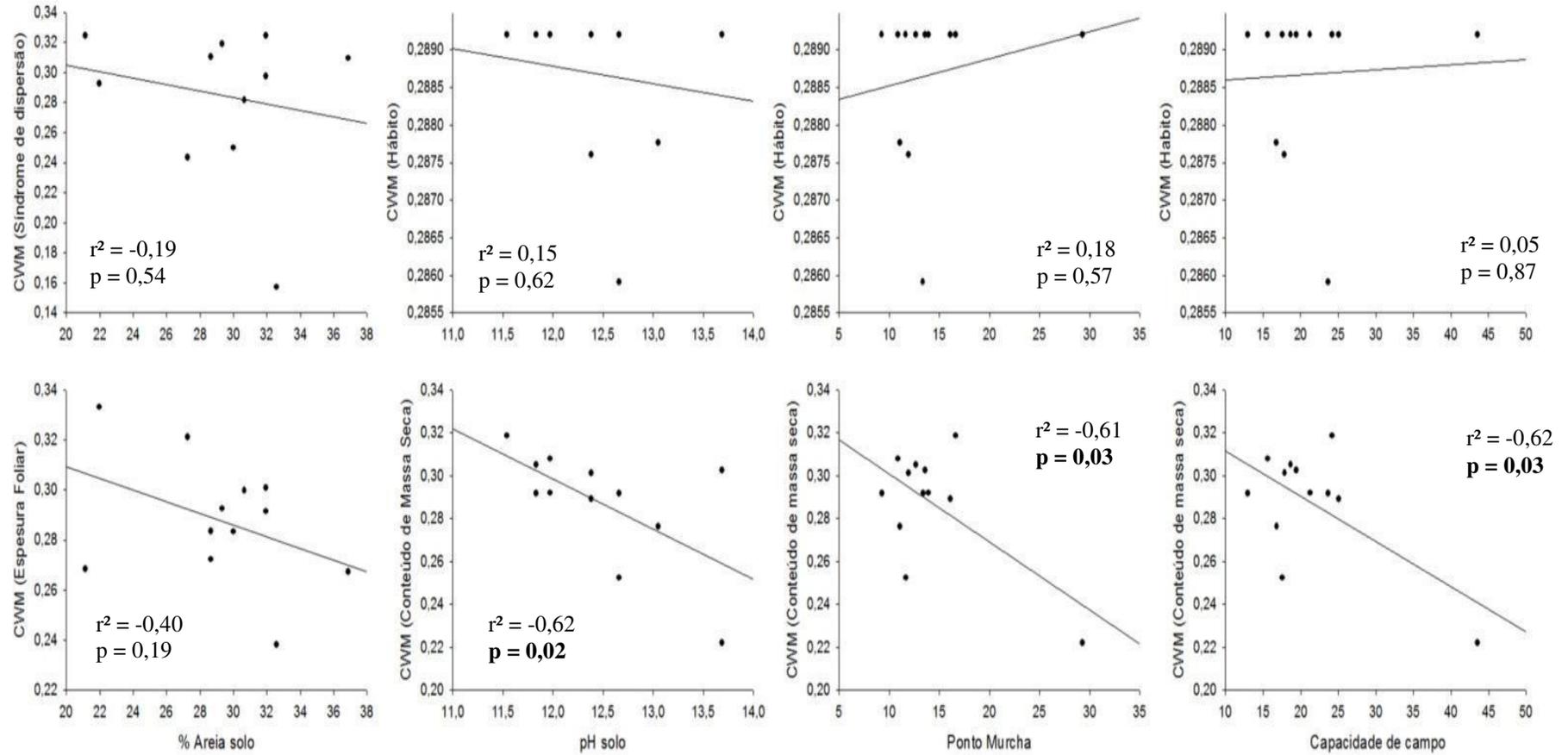
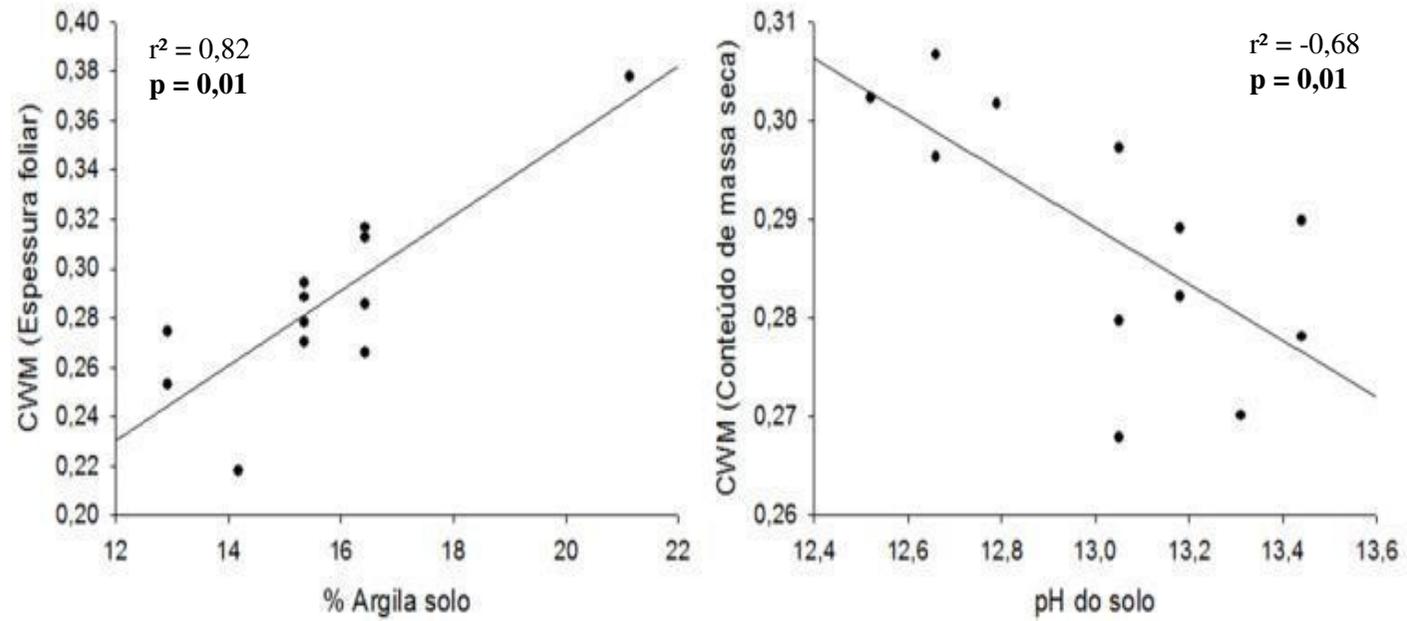


Figura 5. Padrões de convergência funcional encontrados para as áreas de floresta (a) e para a savana (b) estudadas no estado da Paraíba - Brasil.

a) Floresta



b) Savana



ANEXO A - NORMAS PARA SUBMISSÃO AO PERIÓDICO

Normas do periódico Journal Of Tropical Ecology:

<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology>

ANEXO B - IMAGENS DAS FITOFISIONOMIAS ESTUDADAS

Fitofisionomias estudadas entre as RPPN's Pacatuba e Gargaú no estado da Paraíba – Brasil. Uma paisagem severamente fragmentada de floresta Atlântica nordestina. A = paisagem de estudo, B e C = floresta e D e E = savana.



ANEXO C - SIGNIFICADOS DAS CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS UTILIZADAS NESTE TRABALHO

MO = Matéria orgânica.

Densidade (g/cm³): Dap e Dr = Densidade aparente e real respectivamente. A aparente difere da real porque é obtida após secagem por 48h a 105 °C. Quanto maior a densidade menor a porosidade do solo e maior o impedimento mecânico para o crescimento das raízes.

Composição granulométrica (para determinar a textura do solo): **Areia grossa, areia fina, silte, argila e argila natural.**

Grau de flocculação = indica a proporção da fração argila que se encontra flocculada, indicando o grau de estabilidade dos agregados.

Umidade: residual (quantidade de água que permanece na amostra de solo seca ao ar ou a 40 °C), **0.33 Atm** (capacidade de campo = quantidade de água que o solo consegue reter), **15 Atm** (ponto de murcha permanente = quantidade de água não disponível).

Água disponível (%) e Água disponível (mm/cm) = quantidade de água entre a capacidade de campo (0.33 Atm) e o ponto de murcha permanente (15 Atm).

P = fósforo.

pH = potencial hidrogeniônico.

Ca = Cálcio.

Mg = Magnésio.

Na = Sódio.

K = Potássio.

Al = Alumínio.

H = Hidrogênio (componente da acidez do solo).

S = soma das bases Ca + P + Mg (implicam no poder tampão do solo).

CTC (capacidade de troca catiônica) = se S for baixa, significa que o que o solo troca H e/ou Al:

V = indica quanto da CTC é saturada por bases: um solo pode ter CTC alta, mas se V for baixa, sua fertilidade é pequena, pois significa que o que o solo troca não é nutriente, mas apenas H ou Al.

m = saturação por Al