

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

JÉSSICA LUIZA SOUZA E SILVA

**MACROECOLOGIA REPRODUTIVA DE PLANTAS NAS DIFERENTES  
FORMAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS DA CAATINGA: EFEITOS DE MUDANÇAS  
CLIMÁTICAS, DÉFICIT HÍDRICO E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS**

Recife

2018

JÉSSICA LUIZA SOUZA E SILVA

**MACROECOLOGIA REPRODUTIVA DE PLANTAS NAS DIFERENTES  
FORMAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS DA CAATINGA: EFEITOS DE MUDANÇAS  
CLIMÁTICAS, DÉFICIT HÍDRICO E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

**Área de Concentração:** Ecologia e Conservação

**Linha de Pesquisa:** Ecologia de Populações e Comunidades

**Orientadora:** Ariadna Valentina Lopes

**Co-orientador:** Oswaldo Cruz Neto

Recife

2018

Catálogo na fonte:  
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Silva, Jéssica Luiza Souza e

Macroecologia reprodutiva de plantas nas diferentes formações fitogeográficas da Caatinga: efeitos de mudanças climáticas, déficit hídrico e perturbações antrópicas crônicas / Jéssica Luiza Souza e Silva - 2019.

137 folhas: il., fig., tab.

Orientadora: Ariadna Valentina Lopes

Coorientador: Oswaldo Cruz Neto

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2019.

Inclui referências e anexos

1. Atributos reprodutivos 2. Diversidade funcional 3. Estratégias reprodutivas  
I. Lopes, Ariadna Valentina (orient.) II. Cruz Neto, Oswaldo (coorient.)  
III. Título

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-023

JÉSSICA LUIZA SOUZA E SILVA

**MACROECOLOGIA REPRODUTIVA DE PLANTAS NAS DIFERENTES  
FORMAÇÕES FITOGEOGRÁFICAS DA CAATINGA: EFEITOS DE MUDANÇAS  
CLIMÁTICAS, DÉFICIT HÍDRICO E PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em  
Biologia Vegetal da Universidade Federal de  
Pernambuco – UFPE como parte dos requisitos à  
obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Aprovada em 21/02/2018

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dra. Ariadna Valentina Lopes - UFPE  
(Orientadora)

---

Dra. Laís Angélica Borges - UFPB  
(Titular externo)

---

Dra. Elâine Maria dos Santos Ribeiro- UPE  
(Titular externo)

---

Dra Inara Roberta Leal - UFPE  
(Titular interno)

---

Dr. Marcelo Tabarelli - UFPE  
(Titular interno)

## AGRADECIMENTOS

A Deus, por iluminar meu caminho, me dar saúde e sabedoria para seguir em frente.

À minha professora e orientadora Ariadna Lopes, pelas aulas desde a graduação que me fizeram amar a Botânica, pela excelente orientação desde então. Pela amizade, carinho, experiências, confiança e principalmente, por nunca ter desistido de mim, sempre acreditando e incentivando o trabalho.

A Oswaldo Neto, meu coorientador desde a iniciação científica, por ter contribuído para o meu desenvolvimento profissional e pessoal, por ter sido sempre prestativo, atencioso e paciente, pela amizade inestimável. Pelas conversas e pitacos intelectuais, momentos descontraídos. Obrigada por tudo!

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE, pelo suporte à minha formação. Especialmente à Inara Leal e Marcelo Tabarelli pelas aulas durante o mestrado, e valiosas críticas e sugestões desde então.

À minha família, por terem me apoiado nas minhas decisões. Aos meus avós, Maria Luiza e Severino Marques, a quem amo muito e devo muito por boa parte da minha criação. Aos meus pais, Sirlene Silva e Manoel Souza, que são essenciais na minha vida e que mesmo com dificuldades sempre me proporcionaram tudo de melhor que podiam, me incentivaram incondicionalmente. Às minhas tias, Albênia Silva, Albaneide Campos e Ane Jackeline, que me influenciaram positivamente no que eu sou hoje. À minha prima Ana Luiza, pela qual tenho carinho imenso. Às minhas irmãs, Juliana Patrícia e Cristiane Silva, ao meu irmão Felipe Everton, e às minhas sobrinhas Yasmim Larissa, Laís Vitória, Nicolly Emanuele, Maria Clara. À Gabriella Souza, por todo carinho e por estar comigo em todos os momentos, principalmente os difíceis, incentivando e não me deixando desistir.

À segunda família, do Muay Thai. Especialmente à Gisele Cordeiro, Rodrigo Soares, José Daniel e o professor Cinho Rodrigues, que me mostraram que os ensinamentos desse esporte são também para a vida, por todos os momentos que passamos juntos. Sawdee kaa!

Aos meus amigos Acácio Reis, Emanuelle Cunha, Daniele Tailane, Giselly Arruda, Wallace Marinho que mesmo distante sempre me apoiaram e incentivaram desde o período escolar.

À Milena Soares, a qual tenho um imenso carinho, pelas conversas que auxiliaram na concepção desse trabalho, pela convivência no Laboratório Polinizar, e auxílio com o banco de dados.

Aos integrantes do Laboratório Polinizar, especialmente à Marcela Tomaz, pela amizade e companhia durante esses anos, pelo apoio técnico com o trabalho, além dos pitacos intelectuais. À Luanda Augusta e Willams Costa, pela amizade e companheirismo.

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo PELD 403770/2012-2 e Edital Universal 470480/2013-0) pelo apoio financeiro, através da bolsa de estudo e do projeto pesquisa para o PARNA Catimbau, respectivamente.

## RESUMO

O objetivo desse trabalho foi entender, em escala regional e local, como mudanças climáticas, déficit hídrico e perturbações antrópicas crônicas alteram a distribuição de atributos reprodutivos, diversidade filogenética e funcional de espécies de plantas da Caatinga. Esta tese está dividida em três capítulos. O Capítulo 1 é o primeiro trabalho que objetiva entender como mudanças nas condições climáticas podem interferir na distribuição de atributos funcionais reprodutivos de espécies de plantas endêmicas no Domínio da Caatinga. Mostramos que espécies endêmicas de plantas da Caatinga terão retração de habitat adequado, com maior intensidade para as espécies endêmicas com atributos reprodutivos especialistas, se concentrando na região nordeste da Caatinga. A maior retração de habitat para as espécies endêmicas especialistas pode ser explicada pelo elevado nível de especificidade de condições e recursos, e vulnerabilidade às mudanças climáticas futuras, indicando fuga da região mais quente e seca da Caatinga em direção ao nordeste. Já no Capítulo 2, objetivamos entender como alterações nos níveis de perturbações antrópicas crônicas e na disponibilidade de água interferem na composição e diversidade de estratégias reprodutivas de espécies de plantas com atributos especializados na Caatinga. Observamos que os atributos especializados e diversidade funcional reprodutiva responderam de forma complexa (positiva, negativa, neutra) às fontes de perturbações antrópicas crônicas (CAD). Além disso, as famílias Leguminosae e Euphorbiaceae não ditam os padrões encontrados para a Caatinga. Os gradientes de disponibilidade de água e CAD em florestas tropicais secas está associada às mudanças na composição e frequências de atributos de história de vida de espécies de plantas. A capacidade fisiológica de cada espécie de se proliferar no gradiente hídrico pode limitar a proliferação de algumas espécies de plantas nesse gradiente. CAD pode resultar em uma série de consequências na estrutura e diversidade de comunidades de plantas: 1) a coleta de recursos, madeireiros ou não-madeireiros, pode levar à morte dos indivíduos mais coletados; 2) a longo prazo, o pastoreio pode elevar o domínio de espécies menos palatáveis e resistentes ao pasto, pode dificultar o estabelecimento de mudas e desenvolvimento de plântulas.

Palavras-chave: Atributos reprodutivos. Diversidade funcional. Estratégias reprodutivas. Florestas tropicais sazonalmente secas.

## ABSTRACT

The aim of this work is to understand, on a regional and local scale, how climatic changes, water deficit and chronic anthropogenic disturbances affect the distribution of reproductive traits, phylogenetic and functional diversity of plant species in Caatinga Phytogeographical Domain. This thesis is divided into three chapters. In the Chapter 1, we aimed to understand how changes in climatic conditions may interfere in the distribution of reproductive resources of endemic species of plants in the Caatinga. We have shown that the suitable niche of endemic plants of the Caatinga will be retracted, mainly for the species with specialized reproductive strategies. The niche for the majority of the tested reproductive traits will be concentrated in the northeast region of the Caatinga. A greater shrinkage of habitat for endemic species can be explained by the level of specificity of conditions and resources, and vulnerability to future climate changes, indicating that the Caatinga region is drier and drier towards the northeast. In the Chapter 2, we aimed to understand how chronic anthropogenic disturbances and water availability interfere in the composition and diversity of reproductive strategies of plant species with specialized traits in the Caatinga. These specialized traits and reproductive functional diversity exhibited complex responses (positive, negative, neutral) depending on the sources of chronic anthropogenic disturbances (CAD). In addition, the families Leguminosae and Euphorbiaceae do not dictate the patterns found for Caatinga. The water and CAD availability gradients in dry tropical forests are associated with changes in composition and frequency of life history attributes of plant species. The physiological capacity of each species to proliferate in the hydric gradient may limit the proliferation of some plant species in this large area. CAD can result in a number of consequences on the structure and diversity of plant communities: 1) a collection of resources, timber or non-timber, can lead to the death of the most collected users; 2) A term, grazing may increase the dominance of species less palatable and resistant to grazing, may hamper the establishment of seedlings and seedling development.

**Keywords:** Functional diversity. Reproductive traits. Reproductive strategies. Seasonally dry tropical forests.



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>09</b>
<b>2</b>	<b>FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA .....</b>	<b>11</b>
2.1	REGRAS DE MONTAGEM DE COMUNIDADES DE PLANTAS.....	11
2.2	ATRIBUTOS FUNCIONAIS .....	12
2.3	DISTRIBUIÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS .....	14
2.3.1	Mudanças climáticas e distribuição de plantas .....	14
2.3.2	Perturbações antrópicas crônicas .....	15
2.4	ASPECTOS GERAIS DAS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E CAATINGA .....	17
<b>3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>20</b>
3.1	MUDANÇAS CLIMÁTICAS REDUZIRÃO A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES ENDÊMICAS E ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS ESPECIALIZADAS DE PLANTAS DA CAATINGA .....	20
3.2	PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS E DÉFICIT HÍDRICO ALTERAM ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS ESPECIALIZADAS DE PLANTAS NA CAATINGA .....	57
<b>4</b>	<b>CONCLUSÃO .....</b>	<b>124</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>125</b>
	<b>ANEXO A - NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO GLOBAL CHANGE BIOLOGY .....</b>	<b>136</b>
	<b>ANEXO B - NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO JOURNAL OF ECOLOGY .....</b>	<b>137</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A montagem de comunidades vegetais resulta da interação de fatores estocásticos e determinísticos (WEIHER et al., 2011), com as relações filogenéticas entre as espécies das comunidades fazendo parte desse processo (GOTZENBERGER et al., 2012). De acordo com os fatores estocásticos, representados pelos efeitos históricos e neutralidade, as espécies se distribuem ao acaso nas comunidades de plantas (HUBBEL 2001; CHASE 2003; WEIHER et al., 2011). Já de acordo com os fatores determinísticos, as comunidades são estruturadas por dois processos antagônicos, como a diferenciação de nicho (divergência de atributos) e os filtros ambientais (convergência de atributos) (WEIHER & KEDDY 1995; WEIHER & KEDDY 2004).

Mudanças globais no clima vêm alterando a dinâmica nos ecossistemas naturais (e.g. MALHI & WRIGHT 2004; MALHI et al., 2008) e interferindo diretamente na distribuição (e.g. GASTON 1994), persistência e diversidade de espécies (e.g. THOMAS et al., 2004; THUILLER et al., 2008). No caso das interações mutualísticas entre plantas e polinizadores, mudanças climáticas alteram vários atributos reprodutivos (HARRINGTON et al., 1999; PARMESAN et al., 2006; MEMMOTT et al., 2007; HEGLAND et al., 2009), como redução na quantidade e viabilidade de grãos de pólen e óvulos (KAKANI et al., 2005; WARNER & ERWIN 2005), aceleração do amadurecimento do estigma e redução na taxa de crescimento de tubos polínicos (JÓHANNSSON & STEPHENSON 1998; HEDHLY et al., 2003; KAKANI et al., 2005), incluindo a fenologia de floração (FITTER & FITTER 2002; MENZEL et al., 2006; PARMESAN 2006). Portanto, mudanças climáticas podem resultar em uma desagregação nas interações ecológicas (e.g. HARRINGTON ET AL., 1999; CACHO et al., 2013; BROKER 2006; MEMMOT et al., 2007).

Perturbações antrópicas representam a principal causa de perda de biodiversidade em florestas tropicais (SINGH 1998; SALA et al., 2000; DELASSALLA et al., 2004; MARTORELL & PETERS 2005). Perturbações antrópicas crônicas são caracterizadas pela baixa intensidade e alta frequência, ocorrendo em longos períodos de tempo, sendo mais comum em regiões de baixa renda (SINGH 1998). As perturbações antrópicas crônicas podem ser caracterizadas pela extração de madeira, criação de gados e caprinos de forma extensiva, utilização de produtos não-madeireiros para sobrevivência (raízes, sementes, folhas) e caça (e.g. SINGH 1998; MARTORELL & PETERS 2005; SPECHT et al., 2015; ARNAN et al. em revisão).

Mudanças climáticas e perturbações antrópicas podem causar perdas de parceiros nas interações mutualísticas, onde as espécies raras (RAXWORTHY et al., 2008), endêmicas (MALCOLM et al., 2006) e especialistas são as mais vulneráveis à extinção (AIZEN et al., 2016). Ao atuar diretamente na distribuição das espécies de plantas na comunidade, as mudanças climáticas e perturbações antrópicas podem, também, alterar a distribuição de atributos florais e reprodutivos no espaço e no tempo (e.g. MEMMOT et al., 2007), interferindo na manutenção dos serviços ecossistêmicos.

A Caatinga é um tipo de floresta tropical sazonalmente seca, exclusivamente brasileira (MMA 2002), cobrindo 11% do território nacional (VELOSO et al., 2002). A vegetação é constituída, principalmente, por um mosaico de vegetação arbustiva, pastos e sistemas agrícolas (SAMPAIO 1995; RITO et al., 2017), com alto grau de endemismo (LEAL et al., 2005). A Caatinga é caracterizada pelo baixo índice pluviométrico (250-1000 mm, com período de chuva de 3 a 5 meses) e temperaturas entre 23-27° C (SAMPAIO 1995). É uma região bastante populosa (INSA 2012), habitada por pessoas que utilizam intensivamente os recursos florestais para sobrevivência (LEAL et al., 2014; SPECHT et al., 2015; RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2015). Por conta dessas características, a Caatinga pode ser ainda mais ameaçada pelas ações antrópicas e mudanças climáticas. Alguns estudos apontam efeitos deletérios das perturbações antrópicas crônicas e disponibilidade de água sobre as comunidades de plantas na Caatinga (RITO et al., 2016; CÂMARA et al., submetido).

Desta forma, o objetivo desse trabalho foi entender, em escala regional e local, como mudanças climáticas, déficit hídrico e perturbações antrópicas crônicas alteram a distribuição de atributos reprodutivos e as diversidades filogenética e funcional de espécies de plantas da Caatinga. Esta tese está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo trata dos efeitos das mudanças climáticas futuras sobre a distribuição potencial de espécies de plantas endêmicas com atributos reprodutivos especializados na Caatinga. Já o segundo, versa sobre mudanças na frequência de atributos reprodutivos especializados e diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies lenhosas causadas por um gradiente de déficit hídrico e perturbações antrópicas crônicas em uma área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque -PE.

## **2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA**

### **2.1 REGRAS DE ORGANIZAÇÃO DE COMUNIDADES DE PLANTAS**

Um dos desafios da ecologia vegetal é entender os processos responsáveis pela organização das comunidades (composição, abundância e diversidade). O termo “regras de montagem” foi utilizado pela primeira vez por Diamond (1975) para abordar como as diferentes comunidades surgem, a partir de um conjunto de espécies. Estudando uma comunidade de aves, este autor sugere que interações interespecíficas, como a competição, resultam em padrões não-aleatórios de ocorrência de espécies. Connor & Simberloff (1979), por sua vez, sugeriram que alguns padrões de arranjo de comunidades atribuídos à competição poderiam ser explicados por eventos de colonização de uma comunidade. Ampliando o conceito, Gotzenberger et al. (2012) definiram regras de montagem como fatores que permitem a inclusão e coexistência das espécies na comunidade. Desde então, várias teorias têm sido propostas para explicar os processos ligados à organização das comunidades de plantas em ambientes naturais (e.g. WEIHER & KEDDY 1995; CONDIT et al., 2002; KRAFT et al., 2008). Essas teorias podem ser divididas em dois conjuntos: 1) filogeográficas, que incluem os fatores estocásticos; e 2) ecológicas, que incluem fatores determinísticos; com as relações filogenéticas entre as espécies das comunidades influenciando esses dois conjuntos (GOTZENBERGER et al., 2012).

As regras filogeográficas que incluem os fatores estocásticos, como fatores históricos e neutralidade, consideram a ausência de fatores biológicos que estruturam a coocorrência e abundância das espécies de plantas na comunidade (WEIHER et al., 2011). A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia proposta por Hubbell (2001) assume que todos os indivíduos de uma comunidade são ecologicamente equivalentes em respostas às suas restrições. Assim, espécies com atributos de história de vida diferentes possuem a mesma probabilidade de migração/dispersão, especiação ou extinção. De maneira geral, os fatores estocásticos determinam a composição de espécies em escala ampla ou restrita de investigação, evento como deriva ecológica ocorre em escala global, enquanto que a limitação da dispersão ocorre em escala regional (WEIHER & KEDDY 1995; CHASE 2003; GOTZENBERGER et al., 2012).

De acordo com os fatores determinísticos das regras ecológicas de montagem, as comunidades podem ser estruturadas por processos ecológicos opostos, como diferenciação de nicho ou similaridade limitante (MacARTHUR & LEVINS 1967; STUBBS & WILSON 2004), e filtro ambiental (WEIHER & KEDDY 1995; ACKERLY 2003). A hipótese de

diferenciação de nicho propõe que a coexistência das espécies em uma comunidade de plantas é possível devido à diferenciação/compartilhamento no uso dos recursos (MacARTHUR & WILSON 1967; MacARTHUR 1972; CHESSON 2000). Nesse sentido, espera-se que as espécies coocorrentes apresentem atributos de história de vida adaptados e distintos, conferindo sucesso em diferentes condições ambientais (GRIME 2001). Os filtros ambientais baseiam-se na seleção de espécies com atributos que respondem de forma convergente às condições ambientais, ou seja, espera-se que os atributos sejam similares (subdispersão) (WEIHER & KEDDY 1995; KEDDY 1992). Ao contrário dos fatores estocásticos, os fatores determinísticos podem determinar a composição de espécies na comunidade em escala local de paisagem. Quando consideramos que as comunidades são organizadas por diferenciação de nicho, a sobredispersão de atributos é evidenciada em membros da mesma guilda ou espécies do mesmo gênero, já quando consideramos os filtros ambientais, podemos observar subdispersão de atributos em escalas mais fina e restrita (WEIHER & KEDDY 1995, 2004; GOTZENBERGER et al., 2012).

A organização das espécies de plantas numa comunidade é o resultado da interação entre fatores estocásticos e determinísticos (WEIHER et al., 2011), atrelados às suas relações filogenéticas (CAVENDER-BARES et al., 2009). As relações filogenéticas descrevem a estruturação da comunidade (WEBB et al., 2002). Nesse sentido, quatro explicações são possíveis: 1) se os filtros ambientais forem os fatores dominantes haverá maior coocorrência de espécies mais próximas filogeneticamente (WEBB et al., 2002), os atributos de história de vida ou atributos funcionais tenderão a ser mais similares, indicando conservação evolutiva nas linhagens de espécies (WEIHER & KEDDY 1995; ACKERLY 2003); 2) se a diferenciação de nicho for responsável pela organização da comunidade, as espécies tenderão a ser mais distantes filogeneticamente, devido à exclusão competitiva, e os atributos funcionais tenderão a ser mais diferentes (LEIBOLD 1998); 3) se os atributos funcionais são convergentes (similares) e as espécies próximas filogeneticamente são funcionalmente diferentes, filtros ambientais podem favorecer a coocorrência de espécies distantes filogeneticamente; 4) se a diferenciação de nicho é dominante e os atributos funcionais são similares, as espécies da comunidade tenderão a se organizarem ao acaso (WEBB et al., 2002).

## 2.2 ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Atributos funcionais vêm sendo reconhecidos por fornecerem informações acerca de mecanismo chave para se compreender a organização de comunidades (MOUCHET et al., 2007), dinâmica de vegetação (SCHOLZE et al., 2006) e o funcionamento dos ecossistemas (DÍAZ & CABIDO 2001; LAVOREL & GARNIER 2002; GARNIER et al., 2004; BELLO et al., 2010). Atributos funcionais podem ser definidos como qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável que afeta indiretamente a aptidão de um indivíduo e resumem as formas que estes indivíduos se beneficiam de um determinado recurso para seu desenvolvimento, variando no espaço e no tempo (VIOLLE et al., 2007); ou seja, determinam a resposta do organismo às pressões ambientais e seus efeitos em processos ecossistêmicos (HARRINGTON et al., 2010).

Os sistemas de polinização são valiosos para a determinação da capacidade de uma espécie de persistir em um local, fornecendo informações sobre o tipo de recurso floral ofertado e visitantes florais, por exemplo (MAYFIELD et al., 2006), que é de fundamental importância para o fluxo de gênico (DIDHAM 1996). Os sistemas sexuais e reprodutivos informam sobre a dinâmica da comunidade (sensu MACHADO et al., 2006). As características de frutos, como tipo, tamanho, peso, indicam o recurso disponível para a fauna (LUNDBERG & MOBERG 2003), a adaptação à dispersão (MABRY et al., 2000) e até mesmo a capacidade de competição para estabelecimento; enquanto, o modo de dispersão é um proxy de habilidade de dispersão, ou seja, a capacidade de uma planta de expandir sua área de ocorrência (MAYFIELD et al., 2013). Embora esses atributos funcionais não permitam ter certeza de que as relações mutualísticas planta-animal existam de fato, elas possibilitam supor que ainda persistam (MAYFIELD et al., 2006).

No Brasil, alguns estudos utilizaram a frequência das estratégias reprodutivas para caracterizar comunidades de florestas tropicais sazonalmente secas, como o Cerrado (e.g. SILBERBAUER-GOTTSBERGER E GOTTSBERGER 1988; SARAIVA et al., 1996; OLIVEIRA & GIBBS 2000; MARTINS & BATALHA 2006; ISHARA et al., 2011) e a Caatinga (GRIZ & MACHADO 2001; MACHADO & LOPES 2004; MACHADO et al., 2006; SOARES et al., 2014), todos realizados em escala local. Para a Caatinga, apenas o estudo de Sobrinho et al. (2016) analisou como essas estratégias estão distribuídas em relação ao uso da terra, e observaram que áreas cultivadas suportam menor número de espécies e indivíduos com atributos reprodutivos especializados quando comparadas às áreas de floresta madura. Logo, faz-se necessário estudos em escala regional, para entender como a

distribuição de atributos funcionais reprodutivos pode influenciar o funcionamento dos ecossistemas.

## 2.3 DISTRIBUIÇÃO DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS

### 2.3.1 Mudanças climáticas e distribuição de plantas

O número de estudos a respeito dos efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade tem aumentado rapidamente, mas ainda é inferior àqueles referentes a outras ameaças, como perda de habitat e fragmentação (e.g. SIQUEIRA et al., 2009). As mudanças climáticas, ciclos de aquecimento e resfriamento, ocorrem naturalmente na história do planeta (MARENGO 2006). Registros fósseis mostram expansões e contrações da vegetação como uma das consequências das mudanças climáticas, onde no período glacial, o clima nas regiões tropicais tornou-se seco e frio, enquanto no período interglacial, o clima característico era seco e úmido, favorecendo a expansão e retração de florestas (PRADO & GIBBS 1993; PENNINGTON et al., 2000; COLINVAUX et al., 2001; DAVIS & SHAW 2001; WALTHER et al., 2002; PRANCE 2006; CARNAVAL & MORITZ 2008).

Mudanças climáticas, como o aumento da temperatura e diminuição da precipitação, estão alterando a dinâmica de ecossistemas (e.g. HOUGHTON et al., 2001; MALHI & WRIGHT 2004; MALHI et al., 2008). Os efeitos dessas mudanças têm sido amplamente relatados nas comunidades plantas (e.g. PIMM et al., 1995; PRADO 2000; PEARMAN et al., 2008), principalmente aqueles relacionados à distribuição (e.g. PETERSON et al., 2002; BOTKIN et al., 2007; LOARIE et al., 2008), persistência e diversidade de espécies (e.g. THOMAS et al., 2004; THUILLER et al., 2008). Dentre os principais efeitos das alterações climáticas sobre a biodiversidade, o principal é a perda de habitat e, consequentemente, diminuição na riqueza e diversidade de espécies, até mesmo extinção de espécies, por não conseguirem se adaptar às mudanças (ROMME 1991; PIMM et al., 1995), como proposto por Malcom & Markham (2000) para o hemisfério Norte.

Gaston (1994, 2003) observou que a perda de habitat devido à mudança no clima resultou em variações no padrão de distribuição das espécies de plantas, o que pode ameaçar a sua persistência, por reduzir seus tamanhos populacionais. Os *hotspots*, regiões com alto grau de endemismo (*sensu* MYERS 1988, 2003), são considerados os mais vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas (Myers et al., 2000; THOMAS et al., 2004; MALCOLM et al., 2006; RAXWORTHY et al., 2008). Portanto, reduções no tamanho do habitat atuam diretamente e de maneira prejudicial às espécies endêmicas (MANNE & PIMM 2001) e raras, uma vez que

ocupam habitat restrito e podem ser menos susceptíveis a se refugiar (DYNESIUS & JANSSON 2000; OHLEMÜLLER et al., 2008).

Mudanças na temperatura podem levar ao aumento da invasão de espécies de plantas, e consequentemente, redução na zona de distribuição de espécies nativas (DUKES & MOONEY 1999; RICHARDSON & WILGEN 2004). Espécies invasoras adaptam-se melhor a novos ambientes, e tornam-se mais bem-sucedidas em habitats que proporcionam uma maior disponibilidade de recursos (DAVIS et al., 2000). Apesar disso, tem-se demonstrado que mudanças climáticas podem também inibir invasões por espécies de plantas (BRADLEY 2009; MIKA et al., 2008; BRADLEY et al., 2010), em decorrência da diminuição e até mesmo incapacidade do poder competitivo (BRADLEY et al., 2009).

Gilman et al. (2011), através de modelagem, observaram que as mudanças climáticas ao reduzir a densidade de indivíduos de planta na população, tornando essa espécie rara, também diminui a população de polinizadores dependentes da mesma. Com isso, a polinização entre os polinizadores mais específicos e as plantas pode ser quebrada e até mesmo extinta localmente (MEMMOT et al., 2007), embora possa, evolutivamente, dar oportunidade ao surgimento de novas interações planta-polinizador com as espécies de polinizadores generalistas (PETANIDOU et al., 2008). Polinizadores desempenham um papel importante na maioria dos ecossistemas terrestres (ASHMAN et al., 2004; AGUILAR et al., 2006) e evidências apontam para perda de polinizadores, abundância e diversidade de espécies, em diversas partes do globo (ELZINGA 2007; GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; POTTS et al., 2010). Portanto, mudanças no clima são capazes de alterar a distribuição de atributos funcionais, como os atributos florais por exemplo, entre os indivíduos de uma comunidade de plantas, refletindo na manutenção e funcionamento do ecossistema.

### **2.3.2 Perturbações antrópicas crônicas**

Perturbações podem ser definidas por um conjunto de eventos capaz de alterar qualquer nível ecológico, condições ambientais e status de organização de um ciclo biológico de organismos, possuem importância fundamental na organização e nos processos evolutivos das comunidades (PICKET et al., 1989). Quanto à causa, as perturbações podem ser divididas em naturais, como a presença de fogo no Cerrado brasileiro (LEHMANN et al., 2014), ou causadas por ações humanas (PICKET & WHITE 1985). As perturbações antrópicas influenciam a previsibilidade, frequência e intensidade das perturbações naturais (MACK & D'ANTONIO 1998).



Os efeitos negativos das ações humanas sobre a biodiversidade têm sido amplamente relatados (e.g. MURCIA 1995; ACHARD et al., 2002; LAURANCE et al., 2011, DIRZO et al., 2014). As perturbações antrópicas podem ser classificadas em agudas ou crônicas (SINGH 1998). As perturbações antrópicas agudas podem ser definidas como de alta intensidade, baixa frequência, mas com alto poder de degradação (DELASSALA et al., 2004). Essas perturbações podem causar mudanças severas na estrutura das comunidades de plantas (e.g. DIRZO & MIRANDA 1990; DELASSALA et al., 2004; TABARELLI et al., 2004) tanto em níveis taxonômicos (LÔBO et al., 2011; SANTO-SILVA et al., 2016), quanto filogenéticos (SANTOS et al., 2014) e funcionais (GIRÃO et al., 2007; LOPES et al., 2009; TABARELLI et al., 2010). Já as perturbações antrópicas crônicas (PAC), são de baixa intensidade, embora apresentem alta frequência, ocorrendo durante longos períodos de tempo (MARTORELL & PETERS 2005; SINGH 1998). As florestas submetidas às perturbações antrópicas crônicas não possuem tempo suficiente para se recuperar por completo, uma vez que a ação humana não é interrompida (SINGH 1998). Perturbações antrópicas podem acentuar a ação de filtros ambientais, ou até mesmo criar novos filtros, restringindo a ocorrência de espécies (SANTOS et al., 2008, 2010).

As perturbações antrópicas crônicas têm recebido muito menos atenção que as perturbações antrópicas agudas (SINGH 1998). Em regiões secas ou de baixa produtividade, os danos podem ser mais acentuados (MARTORELL & PETERS 2005) e até mesmo irreversíveis (SINGH 1998; McKINNEY & LOCKWOOD 1999). Estudos avaliaram os efeitos das PAC sobre a comunidade de plantas de florestas tropicais sazonalmente secas, alguns com foco em uma única espécie (MARTORELL & PETERS 2005; URETA & MARTORELL 2009; PORTILLA-AFONSO & MARTORELL 2011), outros, na comunidade (RIBEIRO et al., 2015, 2016; RIBEIRO-NETO et al., 2016; RITO et al., 2016, 2017; SOBRINHO et al., 2016; OLIVEIRA et al., 2017). Esses estudos evidenciaram respostas diferentes às PAC, como respostas negativas, positivas e neutras. Os efeitos negativos das PAC sobre a dinâmica populacional incluem redução na taxa de crescimento populacional, de sobrevivência e reprodutiva (MARTORELL & PETERS 2005; URETA & MARTORELL 2009). Já ao nível de comunidades, PAC foram responsáveis por reduções na diversidade taxonômica (RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2016; RITO et al., 2017a), filogenética (RIBEIRO et al., 2016) e funcional (SOBRINHO et al., 2016). Rito et al., (2017b) observaram efeitos positivos, favorecendo o crescimento populacional de *Croton*

*sonderianus* e *Jatropha mollissima*, e neutro, para *Cnidoscolus quercifolius* e *Sapium glandulosum*.

No entanto, poucos estudos enfocaram interações mutualísticas, como por exemplo, os de Leal et al., (2014) e Câmara et al., (Submetido), que avaliaram os efeitos de perturbações antrópicas crônicas sobre interações planta-formiga. As interações planta-polinizador e a comunidade de polinizadores são também susceptíveis às perturbações de habitat produzidos pela ação humana (e.g. AGUILAR et al., 2006; GIRÃO et al., 2007; WINFREE et al., 2007; LOPES et al., 2009; TABARELLI et al., 2010). Ainda assim, até onde sabemos, os efeitos das perturbações antrópicas crônicas sobre estratégias reprodutivas de espécies de plantas não são conhecidos.

## 2.4 ASPECTOS GERAIS DAS FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E CAATINGA

Mudanças climáticas, ciclos de aquecimento e resfriamento, são apontados como forças influenciadoras da distribuição global das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (PRADO & GIBBS 1993; PENNINGTON et al., 2009; WERNECK et al., 2011) que direcionaram a evolução das espécies de plantas nesses tipos vegetacionais (PENNINGTON et al., 2000). As áreas disjuntas de FTSS da América do Sul são encontradas atualmente: a) no núcleo Caatinga, que compreende o nordeste do Brasil estendendo-se para o norte de Minas Gerais); b) núcleo Misiones, que compreende o sistema dos rios Paraguai-Paraná, leste do Paraguai e sudoeste do Mato Grosso do Sul; c) núcleo Piemonte, localizado na região sudoeste da Bolívia e noroeste da Argentina; d) costa do Caribe, Colômbia e Venezuela (PRADO & GIBBS 1993); e) muitas outras áreas pequenas e isoladas em vales secos nos Andes, Bolívia, Peru, Equador, além da costa do Equador, norte do Peru e áreas no Cerrado brasileiro, onde as condições edáficas são favoráveis (RATTER et al., 1978)

Duas hipóteses foram propostas para explicar a distribuição disjunta atual das FTSS da América do Sul: a hipótese do Arco Pleistocênico (PRADO & GIBBS 1993) e a hipótese de dispersão a longa distância (GENTRY 1982; PENNINGTON et al., 2004). A hipótese do Arco Pleistocênico se apoia na ideia de que, durante o período Pleistoceno, o clima seco e frio favoreceu a expansão das florestas secas e a retração das florestas úmidas (PRADO & GIBBS 1993), sendo reforçada pela Teoria do Refúgio (PRANCE 1993). A Teoria do Refúgio foi elaborada para florestas tropicais úmidas, propondo que a especiação ocorreu nas áreas de florestas úmidas remanescentes dos ciclos climáticos do Pleistoceno (glaciais), como por

exemplo a existência de refúgios de floresta Atlântica em áreas de Caatinga, os chamados brejos de altitude. Evidências sugerem o compartilhamento de espécies de plantas (PRADO 2000; CAETANO et al., 2008) e animais (ZANELLA 2000; CARVALHO et al., 2013) endêmicos nas áreas disjuntas dessas florestas. O alto nível de especiação nos núcleos das FTSS teria sido conduzido por vicariância, ou seja, pela separação espacial da vegetação seca contígua (HAFFER 1982).

Pennington et al. (2004), através da análise de distribuição de dados palinológicos, sugeriram que o padrão de distribuição atual e especiação de algumas espécies endêmicas em áreas disjuntas de FTSS na América do Sul ocorreu durante o Médio Mioceno ao Plioceno, portanto, antes do Pleistoceno, indicando dispersão a longa distância. A Teoria do Refúgio tem recebido algumas críticas: 1) não apresenta evidências palinológicas de núcleo de pólen para cobertura vegetal de FTSS na Bacia Amazônica (COLINVAUX et al., 2001; MAYLE et al., 2004), 2) modelos de dinâmica de vegetação rejeitam a hipótese de uma grande área de vegetação seca na Amazônia (COWLING et al., 2001; MAYLE et al., 2004), 3) dados genéticos apontam especiação de espécies animais em florestas tropicais úmidas da América Central antes do Pleistoceno (MORITZ et al., 2000) e 4) a diversificação das áreas de FTSS na América Central está relacionada aos casos em que as espécies apresentam ancestral comum na América do Sul (PENNINGTON et al., 2004). Ampliando os estudos com dados palinológicos, Werneck et al. (2011) propõe que a distribuição das FTSS seguiu três passos: 1) essas florestas tiveram disseminação no Plioceno (Terciário), 2) distribuição restrita durante o Último Glacial Máximo, onde as FTSS não suportariam o clima muito seco e frio, 3) com posterior expansão no início do Holoceno, seguida de pequenas flutuações na distribuição até os dias atuais. A distribuição prevista por esses autores para as FTSS no Último Máximo Glacial, indica a possível existência de um corredor leste-oeste conectando o nordeste do Brasil ao sudeste da América do Sul, facilitando a dispersão de espécies de plantas e animais. Espécies de lagartos do gênero *Kentropyx* (Teeidae) endêmicos de FTSS apoiam essas proposições (WERNECK et al., 2009).

As FTSS são caracterizadas por precipitação inferior a 1600mm por ano, com pelo menos 5 a 6 meses apresentando precipitação inferior a 100mm de chuva (GENTRY 1985). A vegetação é decídua, aumentando gradualmente com a diminuição das chuvas, dominada por espécies arbóreas e poucas herbáceas (MOONEY 1995), com espécies espinhosas e suculentas predominantes (MURPHY & LUGO 1986). As FTSS ocorrem em áreas de solo

férteis, com pH moderado e alto teor de nutrientes (RATTER et al., 1978), que as tornaram favoráveis ao desenvolvimento da agricultura (MURPHY & LUGO 1986).

A Caatinga é considerada um dos quatro maiores ecossistemas do Brasil (AGUIAR et al. 2002), cobrindo 800.000 km<sup>2</sup>, cerca de 10% do território nacional (IBGE 2004) e 55,6 % da região nordestina brasileira (SÁ et al., 2003). Ocorre quase exclusivamente na região nordeste do país (SAMPAIO 1995; AGUIAR et al., 2002; MMA 2002), incluindo os estados do Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, além da parte norte de Minas Gerais (LEAL et al., 2005). O clima quente do tipo semi-árido é marcado por baixos níveis de precipitação (500-750 mm anuais) com chuvas distribuídas de forma irregular espacial e temporalmente durante 3 a 5 meses do ano. A temperatura média anual oscila entre 23 e 27°C (SAMPAIO 1995; RODAL et al., 1999).

A Caatinga vinha sendo descrita como um ecossistema pobre em espécies, no entanto, estudos mostram que essa região apresenta um grande número de espécies endêmicas, ca. 318, sendo muito importante a sua conservação (LEAL et al., 2003). A vegetação da Caatinga é representada por floresta tropical seca, incluindo vegetação arbustiva, pastos e sistemas agrícolas (SAMPAIO 1995), apresentando grande variação fisionômica, principalmente quanto à densidade e ao porte das plantas (ANDRADE-LIMA 1981; AMORIM et al., 2005; MORO et al., 2014). Essa variação deve-se a inúmeros fatores, como grandes variações em altitude, qualidade dos solos e precipitações irregulares (ANDRADE-LIMA 1981; GARIGLIO et al., 2010).

A vegetação da Caatinga vem sofrendo redução na área de distribuição causada pela ação antrópica, como pastagem, agricultura (MMA 2010) e produção de lenha (carvão, estacas, postes e madeiras), atuando diretamente na perda de espécies animais e vegetais (GARIGLIO et al., 2010). Previsões climáticas para a região da Caatinga indicam aumentos de até 6°C na temperatura, diminuição de 22% da precipitação (CHOU et al., 2014, MAGRIN et al., 2014). De acordo com Marengo (2005) e Nobre et al., (2007) a região Nordeste, juntamente com a região Norte representam as áreas do Brasil mais vulneráveis às mudanças climáticas atuais e futuras. Os impactos incluem período de seca prolongado, escassez de água, tendência a aridização, e consequente perda de biodiversidade.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 MUDANÇAS CLIMÁTICAS REDUZIRÃO A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES ENDÊMICAS E ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS ESPECIALIZADAS DE PLANTAS DA CAATINGA

Jéssica Luiza Souza e Silva<sup>1</sup> | Oswaldo Cruz Neto<sup>2</sup> | Marcelo Tabarelli<sup>2</sup> | \*Ariadna Valentina Lopes<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

\*Autor para correspondência. Ariadna V. Lopes, Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.

E-mail: avflop@ufpe.br

## Resumo

Mudanças globais no clima, consequência dos aumentos das emissões de dióxido de carbono, alteram a dinâmica de ecossistemas naturais e interferem diretamente na distribuição, persistência e diversidade de espécies. O objetivo deste trabalho foi entender como mudanças nas condições climáticas podem interferir na distribuição de atributos funcionais reprodutivos de espécies de plantas endêmicas da Caatinga. Testamos a hipótese de que aumentos da temperatura associados à diminuição da precipitação promovem a dispersão de atributos funcionais reprodutivos menos especializados e a retração de atributos mais especialistas. Realizamos duas modelagens de nicho ecológico (atual e futura) para simular os efeitos das mudanças climáticas sobre a área de distribuição de atributos reprodutivos (generalistas e especialistas) de 76 espécies de plantas endêmicas da Caatinga. Utilizamos os modelos MIROC-ESM e CCSM4 para os cenários RCP 4.5 (clima ameno) e 8.5 (clima severo), com resolução de 30' (~1 km<sup>2</sup>). Nossos dados mostram que espécies endêmicas de plantas da Caatinga terão retração de habitat adequado, com maior intensidade para as espécies endêmicas com atributos reprodutivos especialistas, e que as espécies tenderão a se concentrar na região nordeste da Caatinga, mais próxima ao litoral. As espécies endêmicas especialistas e generalistas respondem similarmente à variação no clima, mas com intensidade diferente. As espécies de plantas endêmicas especialistas, devido à maior restrição de hábitat, parecem ser mais sensíveis às mudanças climáticas que as generalistas. A retração para áreas mais úmidas (próximas ao litoral) pode encontrar como barreira a intensa ação antrópica que a Caatinga está submetida, reduzindo ainda mais as áreas de provável ocorrência das espécies de plantas endêmicas.

**Palavras chave:** florestas tropicais sazonalmente secas, Nordeste do Brasil, caracterização reprodutiva, distribuição de habitat adequado, cenários climáticos, modelagem de nicho ecológico

## 1 | INTRODUÇÃO

Ciclos climáticos de aquecimento e resfriamento ocorrem naturalmente na história do planeta (Marengo 2006). Mudanças climáticas ocorridas nos períodos Terciário e Quaternário influenciaram a distribuição e a composição das florestas tropicais sazonalmente secas da América do Sul (Mayle et al., 2004; Pennington et al., 2009; Werneck et al., 2011). Registros palinológicos fósseis mostram expansões e retrações da vegetação como uma das consequências desses ciclos, onde a distribuição das florestas tropicais sazonalmente secas da América do Sul seguiu três passos: 1) essas florestas tiveram disseminação no Plioceno (Terciário), 2) distribuição restrita durante o Último Glacial Máximo, onde as FTSS não suportariam o clima muito seco e frio, 3) com posterior expansão no início do Holoceno, seguida de pequenas flutuações na distribuição até os dias atuais (Werneck et al., 2011).

As espécies de plantas podem responder às variações climáticas, principalmente, pela adaptação ao novo ambiente, migração ou extinção (e.g. Romme 1991; Davis & Shaw 2001; Thomas et al., 2004; Malcolm et al., 2006; Aitken et al., 2008; Walther 2010), resultando no deslocamento geográfico com alterações no padrão de distribuição de espécies (e.g. Gaston 2003; Dynesius & Jansson 2000; Ohlemüller et al., 2008; Bradley et al., 2009, 2010). Segundo Hamann et al., (2005) a adaptação às novas condições ambientais pode reduzir a perda de espécies arbóreas na Colúmbia Britânica em cerca de 20%, e a migração, 50%. No período de 1954-2005, as plantas dos Alpes apresentaram migração para o alto das montanhas, onde o clima era mais frio, como resposta à mudança climática (Parolo & Rossi 2008). Malcolm et al., (2006) projetou uma perda de cerca 56.000 espécies de plantas endêmicas e 3.700 vertebrados endêmicos para os hotspots globais de biodiversidade, onde biomas mais específicos com faixa climática restrita apresentaram maior risco de extinção de espécies endêmicas. A gravidade dos impactos das mudanças climáticas nesses hotspots pode agravar-se com os distúrbios antrópicos, como perda de hábitat.

Estudos recentes mostram uma tendência ao aquecimento da temperatura e diminuição da precipitação ao redor do globo (Dore et al., 2005; Donat et al., 2013). Variações no clima atuam, ainda, em diferentes níveis do ciclo de vida das plantas, sendo este considerado um evento sensível por possuir importância fundamental na manutenção dos ecossistemas (e.g. Porter & Semenov 2005; Hedhly et al., 2009). Aumentos na temperatura antecipam a floração (Fitter & Fitter 2002; Menzel et al., 2006; Parmesan 2006) e ainda alteram vários atributos reprodutivos, como quantidade e viabilidade de grãos de pólen e óvulos (Kakani et al., 2005; Warner & Erwin 2005), amadurecimento do estigma e alteração da taxa de crescimento de tubos polínicos (Jóhannsson & Stephenson 1998; Hedhly et al., 2003; Kakani et al., 2005). Todas essas modificações podem influenciar a persistência das espécies no ecossistema e suas interações tróficas (Harrington et al., 1999; Hegland et al., 2009).

As mudanças climáticas, por atuar diretamente na distribuição das espécies de plantas, podem resultar em mudanças na organização de atributos funcionais e estratégias biológicas (Díaz e & Cabido 2001; Lavorel & Garnier 2002; Thuiller et al., 2007) e diversidade genética no espaço (Lima et al., 2017), uma vez que as espécies podem diferir quanto aos seus efeitos sobre a estrutura de paisagem e processos ecossistêmicos (Loreau et al., 2001). Thuiller et al., (2007) encontraram mudanças no padrão de riqueza e diversidade funcional de espécies de árvores perenes e decíduas da Europa, onde áreas temperadas deverão experimentar maiores perdas de riqueza e diversidade funcional, enquanto áreas atlânticas deverão experimentar baixa perda de riqueza de espécies, porém manter a diversidade funcional. Portanto, alterações na distribuição de atributos funcionais de espécies de plantas podem levar as comunidades à homogeneização funcional, com a substituição de atributos especialistas por generalistas (Abadie et al., 2011). Ainda nesse sentido, as espécies com atributos generalistas e especialistas podem responder diferencialmente às mudanças climáticas.



O clima nas regiões de ocorrência de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) é caracterizado, principalmente, pela temperatura elevada e sazonalidade no período de precipitação (Bullock et al., 1995). As florestas tropicais sazonalmente secas representam aproximadamente 42% das florestas tropicais (Murphy & Lugo 1986). Florestas secas do México, Chaco e Cerrado, por exemplo, são reconhecidas como hotspots globais, uma vez que apresentam altos níveis de riqueza de espécies e endemismos (Trejo & Dirzo 2000; Suazo-Orteño et al., 2008). A Caatinga, um tipo de floresta sazonalmente seca, é uma região marcada por um baixo nível de precipitação (500-750 mm anuais), além de chuvas distribuídas irregularmente (Sampaio 1995), apresenta grande variabilidade fitogeográfica (Andrade-Lima 1981; Moro et al., 2014). A intensa atividade humana torna a Caatinga um dos domínios mais ameaçado por perturbações antrópicas no Brasil (Castelletti et al., 2003). Além disso, a Caatinga apresenta um alto grau de vulnerabilidade em relação às rápidas mudanças climáticas futuras, algumas regiões poderão experimentar elevados níveis de aridez e subsequente desertificação, aumentando a competição por recursos hídricos (Marengo et al., 2011), e consequentemente resultando em alterações na distribuição de espécies de plantas (Romme 1991) e processos ecológicos-chave, como a relação planta-polinizador (Hegland et al., 2009).

Este é o primeiro trabalho que objetiva entender como mudanças nas condições climáticas podem interferir na distribuição de atributos funcionais reprodutivos de espécies de plantas endêmicas no Domínio da Caatinga. Especificamente, testamos a hipótese de que, aumentos da temperatura associado à diminuição da precipitação promovem a dispersão de espécies com atributos funcionais reprodutivos menos especializados, como dispersão abiótica e sistemas de polinização generalistas, e retração de espécies com atributos mais especialistas, como autoincompatibilidade e sistemas de polinização especializados.

## 2 | MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 | Área de estudo

O Domínio Fitogeográfico da Caatinga (DFC) é endêmico do Brasil e representa uma das maiores regiões semiáridas da América do Sul, ocorrendo em uma extensão de aproximadamente 800.000km<sup>2</sup> (Ab'Sáber 2003). A Caatinga está localizada na região nordestina do Brasil, sendo circundada a leste pela floresta Atlântica e a oeste pelo Cerrado (Figura 1). O clima semiárido da Caatinga está principalmente relacionado a uma zona estável de baixa pressão atmosférica (Nimer et al., 1972). A temperatura anual média anual é de 25°C, enquanto que a precipitação anual média varia entre 500 e 750 mm nas diversas regiões da Caatinga. A concentração dessa precipitação em, principalmente três meses por ano, associada à variação interanual da quantidade de chuva, promove a ocorrência de secas severas, as quais podem se estender por anos, sobretudo nas regiões mais áridas da Caatinga (Sampaio 1995). Solos cristalinos e sedimentares predominam em toda a extensão do DFC, podendo haver grande variação no que diz respeito à sua profundidade e fertilidade (Velloso et al., 2002; Queiroz 2009). A sazonalidade e distribuição da precipitação, associada às temperaturas elevadas e condições edáficas distintas, favorecem o surgimento de diferentes formações fitogeográficas na Caatinga (e.g. Sampaio 1995; Cardoso & Queiroz 2007; Moro et al., 2014).

A flora de florestas tropicais sazonalmente secas, incluindo a Caatinga, é representada por um mosaico de conjuntos vegetacionais com espécies de plantas predominantemente lenhosas, decíduas e xerófilas (Pennington et al., 2000, 2006; Oliveira Filho et al., 2009). As formações fitogeográficas da Caatinga variam desde áreas abertas com vegetação arbustiva e herbácea, como os inselbergs e os campos rupestres, até áreas nas quais espécies de árvores predominam em riqueza de espécies e abundância de indivíduos, como as Caatingas arbóreas (sensu Velloso et al., 2002; Graeff 2015). Quanto à composição de espécies, as formações

fitogeográficas da Caatinga podem ser classificadas em 10 categorias (Moro et al., 2014). As famílias de espécies lenhosas predominantes na Caatinga são Leguminosae com 292 espécies, Euphorbiaceae com 103 espécies e Malvaceae com 82 espécies (Moro et al., 2014). Quanto aos sistemas de polinização, há o predomínio de sistemas generalistas (e.g. Machado & Lopes 2004; Silva et al., in prep.), flores que oferecem néctar como principal recurso floral, sistema sexual hermafrodita (Lopes et al., 2006) e sistema reprodutivo autoincompatível, frutos secos, sistema de dispersão abiótico (Silva et al., in prep.).

## **2.2 | Levantamento de espécies endêmicas da Caatinga**

Primeiramente foi montado um banco de dados de espécies de angiospermas endêmicas da Caatinga. Para isso, foi utilizada como base a lista de espécies proposta por Moro et al., (2014), a qual representa o conjunto mais atualizado de espécies de angiospermas na Caatinga. No entanto, foram feitas buscas complementares em 16 listas florísticas. As espécies tiveram sinonímias e grafia conferidas por meio de consultas ao site Flora do Brasil. O hábito das espécies listadas foi também confirmado por comparações com os registros do site Flora do Brasil e sites de herbários. Para análise de modelagem de nicho ecológico agrupamos os hábitos em 1) espécies arbóreas e 2) demais hábitos (arbusto, subarbusto, ervas). O endemismo de cada espécie foi conferido no site Flora do Brasil com os filtros: “nativas do Brasil”, “só ocorre na região Nordeste”, “só ocorre no domínio fitogeográfico da Caatinga”, “só ocorre no tipo de vegetação da Caatinga (*stricto sensu*)”, “só endêmica do Brasil”. No total, 76 espécies de plantas endêmicas foram registradas para a Caatinga. Os dados de georreferenciamento das espécies endêmicas foram obtidos diretamente a partir de 108 listas florísticas publicadas para o domínio fitogeográfico da Caatinga.

### 2.3 | Caracterização de atributos funcionais reprodutivos de espécies de plantas endêmicas da Caatinga

As espécies incluídas no banco de dados foram classificadas quanto a oito atributos reprodutivos: 1) tipo de flor (câmara, tubo, disco, campânula, goela, inconspícua, pincel, estandarte), 2) tamanho das flores (inconspícuo, pequeno, médio, grande, muito grande), e 3) recurso floral (néctar, pólen, óleo, resina) (*sensu* Faegri & Pijl 1979, Endress 1994; Proctor et al. 1996, Machado & Lopes 2004), 4) sistemas de polinização (aves, morcegos, vento, abelhas, diversos pequenos insetos (DPI), mariposas, esfingídeos, moscas, besouros, borboletas, vertebrados) (Faegri & Pijl 1979), 5) sistema sexual (hermafrodita, monóico, dióico) (Bawa 1980, Endress 1994) e 6) reprodutivo (autocompatível, autoincompatível, agamospermia, polinização cruzada obrigatória: espécies autoincompatíveis + dióicas) (Richards 1997), 7) tipo de fruto (seco, carnosos) (Spjut 1994) e 8) modos de dispersão (zoocoria, autocoria, anemocoria) (Pijl 1982). Para a análise de modelagem de distribuição, alguns atributos foram reclassificados em 6 novas categorias (seguindo proposições de Girão et al. 2007, Lopes et al. 2009) que representam estratégias com mesmo significado biológico quanto à generalização: 1) sistema de polinização generalista (abelhas de tamanho pequeno, vespas, diversos pequenos insetos, borboletas, moscas, mariposas e vento); 2) sistema sexual hermafrodita e monóico + sistema reprodutivo autocompatível; 3) modo de dispersão abiótico (anemocoria e autocoria); quanto à especialização: 4) sistema de polinização especializado (morcegos, abelhas de tamanho médio e grande, aves, besouros, esfingídeos); 5) sistema de polinização cruzada obrigatória (espécies autoincompatíveis + dióicas); 6) modo de dispersão biótico (zoocoria). Nossas hipóteses foram baseadas nessa classificação de generalização e especialização uma vez que ela reúne atributos diagnósticos significativos da história reprodutiva das espécies estudadas. A caracterização reprodutiva de cada espécie foi feita com base em: 1) monografias botânicas e floras (e.g Ribeiro et al. 1999; Backes & Irgang, 2004;

Lorenzi, 2002 a, b), 2) pesquisas na web, incluindo dados publicados e referenciados, 3) observações diretas em campo e análises de exsicatas depositadas no Herbário UFP, 4) observações e comunicações pessoais.

## **2.4 | Modelos e variáveis climáticas**

A descrição das características climáticas atuais foi baseada nos dados de modelagem ecológica e do sistema de georreferenciamento do Worldclim 2.0 para o período de 1970-2000. As projeções climáticas para o período futuro, entre 2070 e 2100, foram obtidas a partir da base de dados do IPCC5 calibradas de acordo com dos dados do clima atual do Worldclim 2.0. Utilizamos inicialmente o pacote de 19 variáveis bioclimáticas para cada período, as quais são derivadas dos valores de mensais médios de temperatura e precipitação e, portanto, representam maior relevância biológica para simulações de distribuições de espécies (Hijmans et al., 2005). As estimativas de distribuição das espécies de plantas endêmicas da Caatinga no período futuro foram baseadas nos modelos globais de circulação da atmosfera e dos oceanos MIROC-ESM (Watanabe et al., 2011) e CCSM4 (Gent et al., 2011).

Os modelos climáticos selecionados para os períodos futuros neste trabalho são projetados em quatro cenários, RCP, os quais são baseados na emissão de gases do efeito estufa e na trajetória que esses gases apresentarão (IPCC 2013). Especificamente, os modelos são inferidos a partir de aspectos relacionados ao ciclo biogeoquímico do carbono, química atmosférica e oceânica, tipos de vegetação, emissão de gases poluentes, irradiação solar, concentração de ozônio, hidrologia e gelo marinho (IPCC 2013). Adicionalmente, o modelo MIROC-ESM inclui simulações de processos ecológicos como a dinâmica de vegetação e ciclagem de carbono terrestre (Watanabe et al., 2011), enquanto que o modelo CCSM4 apresenta simulações para o El Niño (Gent et al., 2011). Para cada modelo, foram escolhidos dois cenários de mudanças climáticas, RCPs. O primeiro cenário, RCP4.5, é representado por

mudanças mais brandas na temperatura, como o aumento de, em média, 1.8 °C na temperatura. O segundo cenário, RCP8.5, indica mudanças mais severas, como aumento de, em média, 3.7 °C na temperatura terrestre (IPCC 2013).

Selecionamos camadas bioclimáticas com grids de resolução de 30' (~1 km<sup>2</sup>) para o período atual e para os dois cenários futuros. As camadas de dados contendo as variáveis bioclimáticas foram cortadas de forma a abranger toda a extensão da Caatinga. A utilização de pacotes climáticos com resolução espacial em fina escala apresenta uma maior congruência para espécies de plantas com distribuição restrita (Franklin et al., 2012).

## **2.5 | Análises estatísticas**

Após o corte das camadas bioclimáticas, realizamos testes de correlação entre todas as variáveis para cada período e entre os períodos analisados com o objetivo de excluir variáveis bioclimáticas correlacionadas ( $r > 0,9$ ). A exclusão das variáveis correlacionadas possibilita a construção de modelos a partir das características bioclimáticas com maior relevância biológica para o conjunto de espécies na região e nos períodos analisados. No total, oito variáveis bioclimáticas foram mantidas neste trabalho, sendo isoterma (b3), variação de temperatura anual (b7), temperatura média do trimestre mais quente (b10), temperatura média do trimestre mais frio (b11), sazonalidade anual de precipitação (b15), precipitação do trimestre mais seco (b17), precipitação do trimestre mais quente (b18) e precipitação do trimestre mais frio (b19).

Selecionamos um algoritmo baseado no método da máxima entropia para prever as áreas de maior probabilidade de ocorrência das espécies de angiospermas endêmicas da Caatinga de acordo com os atributos funcionais reprodutivos avaliados, usando o programa Maxent ver. 3.3 (Phillips et al., 2006). O método da máxima entropia implementado no Maxent é adequado para dados baseados apenas em presença, como é o caso dos pontos

amostrados no presente estudo. Adicionalmente, o Maxent possui melhor desempenho quando comparado a outros programas relacionados à modelagem de distribuição de espécies e, quando se trata de dados de distribuição baseados apenas na presença de espécies (Elith et al., 2006, 2011).

Os dados de distribuição de espécies para cada grupo funcional reprodutivo foram divididos em um grupo de treino (75% dos pontos de ocorrência) e um grupo de teste ou de validação (25% dos pontos de ocorrência) para calibrar, otimizar e avaliar a qualidade dos modelos gerados. Utilizamos o índice AUC, área sob a curva característica do operador (ROC), como uma medida da capacidade de um modelo de discriminar os locais de presença e ausência das espécies, para estimar a qualidade do modelo. Os valores de AUC variam entre 0 e 1. Neste sentido, modelos mais ajustados aos dados, apresentam AUC mais próximo de 1. Adicionalmente, utilizamos os valores de “ganho” para estimar a proximidade entre os modelos gerados e os pontos de presença de espécies amostrados para cada atributo funcional reprodutivo amostrado. Valores mais altos de “ganho” indicam maior proximidade entre os modelos e os pontos amostrados (Phillips et al., 2006). As modelagens foram feitas cinco vezes para cada atributo funcional reprodutivo testado e, as médias de AUC e do ganho, foram calculadas.

Com base nos cenários gerados pelas modelagens, elaboramos 30 mapas indicando áreas com diferentes probabilidades de ocorrência das espécies analisadas para cada cenário de grupo de atributos analisados. As áreas com grande probabilidade de ocorrência (>80%, com coloração vermelha) das espécies foram calculadas para estimarmos a extensão e localização das regiões mais favoráveis à ocorrência das espécies com os atributos analisados. Todos os resultados das modelagens foram visualizados no programa ARCGIS 10.0 (ESRI 2010). Para verificar diferenças entre os cenários climáticos de cada grupo de atributos,

aplicamos o teste ANOVA, com Tukey a posteriori, realizamos no software InfoStat/F v. 2016 (Di Renzo et al., 2006).

### 3 | RESULTADOS

As áreas com maior probabilidade de ocorrência de espécies de plantas endêmicas tendem a retrair nos cenários futuros de mudanças climáticas mais severas e mais amenas, corroborando parcialmente nossas hipóteses. Especificamente, independente do nível de generalização ou especialização das estratégias reprodutivas, o nicho de espécies de plantas endêmicas da Caatinga tende a ser reduzido em cenários de aumentos de temperatura e redução de precipitação de acordo com nossos resultados. As áreas mais adequadas à permanência das espécies de plantas endêmicas tendem a se localizar na região nordeste da Caatinga (Figura 2). Com exceção do sistema reprodutivo, essa retração é maior para as espécies com atributos especialistas, de até 20% no cenário RCP 8.5, e de até 10% para as espécies com atributos generalistas no mesmo cenário.

Áreas com probabilidade de ocorrência elevada, maior que 80%, das espécies endêmicas serão reduzidas em aproximadamente 10% no caso de mudanças climáticas mais severas, RCP 8.5 ( $AUC = 0,97$ ;  $F = 67,85$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figuras 3A). Retrações de 20% e 10% nas áreas com elevadas probabilidades de ocorrência também foram registradas para espécies arbóreas ( $F = 34,23$ ,  $P < 0,0001$ ) e de outros hábitos, respectivamente ( $F = 104,05$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figura 3B). Áreas com elevadas probabilidades de ocorrência serão reduzidas em 10%, para as espécies com sistemas de polinização generalista ( $AUC = 0,97$ ;  $F = 35,48$ ,  $P < 0,0001$ ), e em 20%, para espécies com polinização mais especializada ( $AUC = 0,98$ ;  $F = 156,17$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figura 3C). No caso das síndromes de dispersão, as áreas com elevada probabilidade de ocorrência, não serão reduzidas significativamente para espécies com dispersão biótica ( $AUC = 0,98$ ;  $F = 0,63$ ,  $P = 0,53$ ), mas reduzirão em até 20% para espécies com dispersão abiótica



(AUC = 0,98;  $F = 99,31$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figura 3D). Espécies autocompatíveis e autoincompatíveis e dióicas exibirão retrações de até 20% na área de ocorrência com elevada probabilidade em um cenário de mudanças climáticas mais severas, RCP 8.5 (AC:  $F = 7,12$ ,  $P = 0,001$ ; AI+D:  $F = 472,94$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figura 3E). Todas as retrações de área de ocorrência registradas estão geralmente associadas à região sul da Caatinga (Figuras S1-5).

#### 4 | DISCUSSÃO

Nossos dados mostram congruência nas respostas das espécies de plantas endêmicas da Caatinga com atributos reprodutivos generalistas e especialistas: as áreas com maior probabilidade de ocorrência tendem a retrair nos cenários otimista e pessimista de mudanças climáticas futuras. As áreas mais adequadas à permanência das espécies de plantas endêmicas tendem a se localizar na região nordeste da Caatinga. Com exceção do sistema reprodutivo, essa retração é maior para as espécies com atributos especialistas, de até 20% no cenário RCP 8.5, e de até 10% para as espécies com atributos generalistas no mesmo cenário, corroborando parcialmente nossas hipóteses, uma vez que até mesmo as espécies com atributos generalistas apresentam áreas com grande probabilidade de ocorrência reduzida.

Nossos achados suportam a hipótese de que mudanças climáticas futuras reduzirão a área de ocorrência de espécies de plantas da Caatinga, principalmente das espécies endêmicas. Nesse sentido, nossos resultados estão de acordo com outras previsões de distribuição de espécies endêmicas de florestas tropicais sazonalmente secas da América do Sul, indicando perda de habitat adequado (e.g. Oyama & Nobre 2003; Nobre et al., 2007; Salazar et al., 2007; Marengo et al., 2011). Collevatti et al., (2013) verificaram através de simulações que, atualmente, a Caatinga representa a região brasileira com habitat mais adequado para o refúgio de espécies endêmicas de florestas tropicais sazonalmente secas. Santos et al., (2014) sugerem que as espécies de plantas nativas da Caatinga serão capazes de permanecer nesse

Domínio, devido a um conjunto de atributos morfológicos, anatômicos e ecofisiológicos adaptados às condições áridas. Rodrigues et al., (2015) observaram em projeções futuras que as espécies de plantas *Anadenanthera colubrina*, *Aspidosperma pyrifolium* e *Myracrodruon urundeuva*, amplamente distribuídas em FTSS, apresentarão perda de hábitat adequado na Caatinga, e indicam que as áreas atualmente ocupadas por cerrado e floresta úmidas poderiam tornar-se as áreas mais adequadas à ocorrência das espécies. Esse padrão é reforçado pelos nossos achados, com a retração da distribuição das espécies de plantas endêmicas com atributos especialistas e generalistas para a região nordeste da Caatinga.

As espécies endêmicas, por apresentarem distribuição restrita, geralmente associada a populações pequenas, e necessidade de habitat especializado (com faixa estreita de condições ambientais adequadas), são extremamente sensíveis às mudanças no clima (Thomas et al., 2004), principalmente, as espécies endêmicas com atributos funcionais reprodutivos especializados, como mostram nossos achados. Malcolm et al., (2006), ao simular os efeitos das mudanças climáticas sobre 25 hotspots de biodiversidade, observaram que hotspots com maior perda de habitat apresentaram maior taxa de extinção de espécies endêmicas, podendo representar uma perda potencial de 56.000 espécies de plantas e 3.700 espécies de vertebrados endêmicos, e que a especificidade de habitat foi mais influente na taxa de extinção de espécies endêmicas do que o tamanho do hotspots, por exemplo.

O potencial de uma espécie de planta para se adaptar às novas condições climáticas será dependente do ciclo de vida e maturidade reprodutiva (Jump & Peñuelas 2005). Logo, espécies de plantas de hábito arbóreo com ciclo de vida longo deverão levar mais tempo para se adaptar às rápidas mudanças climáticas (no mínimo um milênio), que espécies com ciclo de vida curto, como as herbáceas, por exemplo (décadas ou poucas centenas de anos) (Davis et al., 2005). Devido às restrições impostas pelas interações ecológicas especializadas, como espécies com sistema reprodutivo de polinização cruzada obrigatória e dependentes de

polinizadores especializados, por exemplo, as plantas endêmicas podem ter sua dispersão ainda mais limitada, frente às rápidas mudanças climáticas futuras e principalmente ações antrópicas (Ackerly 2003), aumentando os riscos de extinção (Parmesan & Yohe 2003).

A retração da área de provável ocorrência de espécies endêmicas no Nordeste do Brasil pode ser entendida como fuga da aridez. Com aumentos na temperatura e diminuição na precipitação, observa-se aumento da aridez na região oeste da Caatinga, e uma tendência a substituição da vegetação do núcleo mais árido da Caatinga por vegetação de semi-deserto, com espécies arbustivas, espaçadas e maior exposição do solo (Nobre et al. 2007). Na Caatinga, as áreas mais secas são localizadas num gradiente da periferia para o centro, portanto a proximidade do litoral permite receber maior umidade das massas de ar Atlântico-Equatoriais, podendo resultar em maior disponibilidade de água no solo (Prado 2003).

Assumindo que as mudanças climáticas futuras irão redistribuir as espécies de plantas da Caatinga e suas estratégias reprodutivas, a provável retração na ocorrência das espécies de plantas endêmicas, principalmente as espécies especialistas, próxima à fronteira agrícola e centralização próxima aos centros urbanos na região nordeste da Caatinga, pode ser limitada por filtros ambientais e perturbações antropogênicas crônicas. O gradiente de filtragem ambiental é responsável pelo padrão de ocupação do nicho funcional (Li *et al.* 2017; Silva *et al.* in prep), ou seja, a variação na intensidade de filtros ambientais faz com que as espécies de plantas respondam de forma diferente às condições abióticas (e.g. Chase 2003).

Além disso, áreas com maior probabilidade de ocorrência de espécies de plantas endêmicas na Caatinga, serão onde, atualmente, se concentra a maior parte da população humana no domínio, habitada por pessoas de baixa renda que utilizam intensamente os recursos florestais para a sobrevivência (Specht et al., 2015). Perturbações antrópicas agudas (corte e queima da vegetação nativa para implementação de campos de agricultura) e crônicas (extração de produtos madeireiros, coleta de produtos não-madeireiros, incluindo raízes,

folhas, caules) (Singh 1998) são frequentes na Caatinga (Leal et al., 2014; Ribeiro-Neto et al., 2016; Rito et al., 2017a, 2017b). A exploração de recursos na Caatinga já degradou cerca de 70% da cobertura original (Gariglio et al., 2010). De acordo com Marengo et al., (2011), os recursos florestais para as atividades humanas tenderão a diminuir sua disponibilidade com as mudanças climáticas, podendo resultar em deslocamento da população rural para as áreas em que seja possível desenvolver pecuária e agricultura irrigadas ou para os grandes centros urbanos. Diante disso, é razoável prever que as comunidades de plantas na Caatinga tornem-se compostas por espécies de plantas com atributos reprodutivos mais generalistas. Como consequência da alteração na distribuição de atributos funcionais reprodutivos, as interações ecológicas-chave, como a polinização e dispersão de propágulos, podem ser rompidas, colocando em risco a dinâmica, manutenção e funcionamento do ecossistema.

Em conclusão, espécies de plantas endêmicas com estratégias reprodutivas especializadas são mais susceptíveis às rápidas alterações no clima e a persistência dessas espécies no ecossistema depende não apenas da adaptação evolutiva às novas condições climáticas, mas também da adaptação às condições impostas pelas ações antrópicas. Estudos futuros com análises de modelagem de nicho que utilizem informações ecológicas, como a taxa de reprodução, capacidade de dispersão e grupos funcionais de espécies de plantas são importantes para a identificação de futuros habitats adequados e estáveis, auxiliando no desenvolvimento de estratégias de conservação.

## **AGRADECIMENTOS**

À Sheila Milena Soares pelas discussões frutíferas quando da concepção da ideia deste manuscrito e pela ajuda com informações de várias espécies do banco de dados reprodutivos. A Marcelo Moro por nos fornecer, gentilmente, os shapes com as delimitações atuais da

Caatinga. À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE- processo IBPG-0774-2.03/13) pelo auxílio financeiro.

## REFERÊNCIAS

- Abadie, J. C., Machon, N., Muratet, A. & Porcher, E. (2011). Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. *Journal of Ecology*, 99, 1134-1142.
- Ab' Sáber, N. A. (2003). Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. 3. ed. São Paulo: Ateliê Editorial.
- Ackerly, D. D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive. Evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science*, 164, 164, 184.
- Andrade-Lima, D. 1981. The Caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, 4, 149-153.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111.
- Backes, P. & Irgang, B. (2004) Mata Atlântica: as árvores e a paisagem. Editora Paisagem do Sul, Porto Alegre. 396p.
- Bawa, K. S. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 15-39.
- Bradley, B. A., Oppenheimer, M. & Wilcove, D. S. (2009). Climate changes and plant invasions: restoration opportunities ahead? *Global Changes Biology*, 15, 1511-1521.
- Bradley, B. A., Blumenthal, D. M., Wilcove, D. S. & Ziska, L. H. (2010). Predicting plant invasion in an era of global changes. *Trends in Ecology and Evolution*, 25 (5)., 310-318.
- Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (1995). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, Cambridge, 450p.

- Cardoso, D. B. O. S. & Queiroz, L. P. (2007). Diversidade de Leguminosae nas Caatingas de Tucano, Bahia: implicações para a fitogeografia do semi-árido do Nordeste do Brasil. *Rodriguésia*, 58 (2), 379-391.
- Casttelletti, C. H. M., Silva, J. M. C., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. (2003). Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. (2003). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. Pp.719-734.
- Collevatti, R. G., Lima-Ribeiro, M. S., Diniz-Filho, J. A., Oliveira, G., Dobrovolski, R., Terribile, L. C. (2015) Stability of Brazilian Seasonally Dry Forests under climate change: inferences for long-term conservation. *American Journal of Plant Sciences*, 4, 792-805.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G. JR., Terborgh, J., Foster, R. B., Nuñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E., Hubbell, S. P. (2012). *Science*, 295, 666-669.
- Chase, J. M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136 (4): 489–98.
- Davis, M. B. & Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292, 673–679.
- Davis, M. B., Shaw, R. G., Etersson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86 (7), 1704-1714.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646–655.
- Di Renzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Rabello, C. W. (2016). InfoStat versión 2016. InfoStat Group, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponível em, <http://www.infostat.com.ar>

- Donat, M. G., Alexander, L. V., Yang, H., Durre, I., Vose, R., Dunn, R. J. H., ... Kitching, S. (2013). Update analyses of the temperature and precipitation extreme indices since the beginning of the twentieth century: the HadEX2 dataset. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118, 2098-2118.
- Dore, M. H. (2005). Climate change and changes in global precipitation patterns: what do we know? *Environment International*, 31, 1167-1181.
- Dynesius, M. & Jansson, R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distribution driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (16)., 9115-9120.
- Elith, J., Graham, H. C., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A. ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve predictions of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. & Yates, C. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43-57.
- Endress, P. K. (1994). Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, Cambridge University Press. 511 p.
- ESRI (2010). ArcGIS Desktop, Release 10. Redlands, CA, Environmental Systems Research Institute.
- Faegri, K. & Pijl, Lvan der. (1979). The principles of pollination ecology; 3ed. Pergamon; Oxford.
- Fitter, A. H. & Fitter, R. S. R. (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296, 1689–1691.
- Franklin, J., Davis, F. W., Ikegami, M., Syphard, A. D., Flint, L. E., Flint, A. L. & Hannah, L. (2013). Modelling plant species distributions under future climates, how fine scale do climate projections need to be? *Global Change Biology*, 19 (2)., 473-483.

- Gariglio, M. A., Sampaio, E. V. S. B., Cestaro, L. A. & Kageyama, P. Y. (2010). Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro. 368p.
- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, 266 p.
- Gent, P. R., Danabasoglu, G., Donner, L. J., Holland, M. M., Hunke, E. C., Jayne, S. R. ... Zhang, M. (2011). The Community Climate System Model Version 4. *Journal of Climate*, 24, 4973-4991.
- Girão, L. C., Lopes, A. V., Tabarelli, M. & Bruna, E. M. (2007). Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *PloS One*, 2 (9), 71-94.
- Graeff, O. (2015) Fitogeografia do Brasil: Uma atualização de bases e conceito.
- Hamann, A. & Wang, T. (2005). Potential effects of climate changes on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology*, 87 (11): 2773-2786.
- Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. (1999) Climate change and trophic interactions. *TREE*, 14 (4): 146-150.
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., Herrero, M. (2009). Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science* 14, 30–36.
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjernes, A. L. & Totland, O. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184-195.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones P. G., Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hedhly, A., Homaza, J. I., Herrero, M. (2003). The effect of temperature on stigmatic receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Plant Cell Environment*, 26, 1673–1680.



- IPCC (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, 1535 pp.
- Jóhannsson, M. H. & Stephenson, A. G. (1998). Effects of temperature during microsporogenesis on pollen performance in *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae). *International Journal of Plant Science*, 159: 616–626.
- Jump, A. S. & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plant to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010–1020.
- Kakani, V. G., Reddy, K. R., Koti, S., Wallace, T. P., Prasad, P. V. V., Reddy, V. R. & Zhao, D. (2005). Differences in vitro pollen germination and pollen tube growth of cotton cultivars in response to high temperature. *Annals of Botany*, 96, 59–67.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R., Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in Community composition and ecosystem functioning from plant trait: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Li, Y., Shipley, B., Price, J. N., Dantas, V. L., Tamme, R., Westoby, M., Siefert, A., Schamp, B. S., Spasojevic, M. J., Jung, V., Laughlin, D. C., Richardson, S. J., Pinguet-Bagousse, Y. L., Schöb, C., Gazol, A., Prentice, H. C., Gross, N., Overton, J., Cianciaruso, M. V., Louault, F., Kamiyama, C., Nakashizuka, T., Hikosaka, K., Sasaki, T., Katabuchi, M., Dussault, C. F., Gaucherand, S., Chen, N., Vandewalle, M., Batalha, M. A. (2017) Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12802

- Lima, J. S., Ballesteros-Mejia, L., Lima-Ribeiro, M. S. & Collevatti, R. G. (2017). Climatic changes can drive the loss of genetic diversity in a Neotropical savana tree species. *Global Change Biology*, 23, 4639-4650.
- Lopes, A. V., Medeiros, C. P., Aguiar-Neto, A. V. & Machado, I. C. (2006). Esfingídeos. In: Tabarelli, M. & Porto, K.C. (orgs). *Diversidade Biológica no Centro de Endemismo Pernambucano: Sítios Prioritários para a Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 228-235.
- Lopes, A. V., Girão, L. C., Santos, B. A., Peres, C. A. & Tabarelli, M. (2009). Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, 142, 1154-1165.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Grime, J. P., Hector, A. ... Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lorenzi, H. (2002a.) *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Volume 1. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 368 p.
- Lorenzi, H. (2002b) *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Volume 2. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 368 p.
- Machado, I. C. & Lopes, A. V. (2004). Floral traits and pollination systems in the Caatinga; a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 94, 365-376.
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilsom, R. P., Hansen, L. & Hannah, L. (2006). Global warming and extinctions of endemics species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20 (2)., 538-548.
- Marengo, J. A. (2006). *Mudanças Climáticas Globais e seus Efeitos sobre a Biodiversidade, caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. pp. 212.

- Marengo, J. A., Alves, L. M., Beserra, E. A. & Lacerda, F. F. (2011). Variabilidade e mudanças climáticas no semiárido brasileiro. Instituto Nacional do Semiárido, Campina Grande.
- Mayle, F. (2004) Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of paleoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, 19 (7), 713-720.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R. ... Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969–1976.
- Moro, M. F., Lughadha, E. N., Filer, D. L., Araújo, F. S. & Martins, F. R. (2014). A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain, a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa*, 160 (1), 001-118.
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology and Systematic*, 17, 67-88.
- Nimer, E. (1972). Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à climatologia dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, 34, 3-51.
- Nobre, C.A.; Salazar, L.F.; Oyama, M.; Cardoso, M.; Sampaio, G.; Lapola, D. (2007) Mudanças Climáticas e Possíveis Alterações para os Biomas da América do Sul. MMA-SBioF- DCBio, Brasília, 2ª Ed., p. 29-77.
- Ohlmüller, R., Anderson, B. J., Araújo, M. B., Butchart, S. H. M., Kudma, O., Ridgely, R. S., Thomas, C. D. (2008). The coincidence of climatic and species rarity, high risk to small-range species from climate change. *Biology Letters*, 4, 568-572.
- Oyama, M. D. & Nobre, C. A. (2003) A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. *Geophysical Research Letter*, 30 (23), 2199.

- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*, 37, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Parolo, G. & Rossi, G. (2008). Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, 9, 100-107.
- Pennington, R. T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics, perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 3437-457.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Pijl van der (1982). Principles of dispersal in higher plants. 3. ed. New York, Springer-Verlag.
- Porter, J. R. & Semenov, M. A. (2005). Crop response to climatic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Science*, 360, 2021–2035.
- Prado, D. E. & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 80, 902-927.
- Prado, D. E. (2003) As Caatingas da América do Sul. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. (2003). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. Pp.3-73.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. (1996). The natural history of pollination. London, Harper Collins Publishers. 479 p.
- Queiroz, L. P. (2009). Leguminosas da Caatinga. Universidade Estadual de Feira de Santana, 1ª ed., Feira de Santana. 196p.
- R Development Core Team. (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L. H. P., Lohman, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E. C., Silva, C. F. Mesquita, M. R., Procópio, L. C. (1999) Flora da Reserva Ducke: guia de identificação de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: INPA-DFID. 799 p.
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M. & Leal, I. R. (2016). Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 25, 943-956.
- Richards, A. J. (1997). Plant breeding systems. London: Chapman & Hall. 544 p.
- Rito, K. F., Arroyo-Rodriguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., Tabarelli, M. 2017a. Precipitation mediates the effects of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12712.
- Rito, K. F., Tabarelli, M., Leal, I. R. 2017b. Euphorbiaceae to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology* DOI 10.1007/s11258-017-0726-x
- Rodrigues, P. M. S.; Silva, J. O.; Eisenlohr, P. V. & Schaefer, C. E. G. R. (2015) Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Brazilian journal of Biology*, 75 (3): 679-684.
- Romme, W. H. (1991). Implications of global climate change for biogeographic patterns in the greater Yellowstone ecosystem. *Conservation Biology*, 5 (3)., 373-386.
- Salazar, L. F.; Nobre, C. A. & Oyama, M. D. (2013) Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical research Letters*, 34 (9): 1-6.
- Sampaio, E. V. S. B. (1995). Overview of the Brazilian Caatinga. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A., Medina, E. (1995). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press, Cambridge. 450p.

- Santos, M. G.; Oliveira, M. T.; Figueiredo, K. V.; Falcão, H. M.; Arruda, E. C. P.; Almedia-Cortez, J. ...Antonino, A. C. D. (2014) Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 13, 83-99.
- Singh, SP. (1998). Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25: 1-2.
- Specht, MJ., Pinto, SRR., Albuquerque, UP., Tabarelli, M., Melo, FPM. (2015) Burning biodiversity: fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 3:200-209.
- Spjut, R. W. (1994). A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 70, 1- 182.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Martínez-Ramos, M. (2008). Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*, 22,362-374.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collinghan, Y. C. ... Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate changes. *Nature*, 427, 145-148.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M. T. & Araújo, M. B. (2007). Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, 12, 49-60.
- Trejo, I. & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest, a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94,133-142.
- Velloso, A. L., Sampaio, E. V. S. B., Pareyn, F. G. C. (2002). Ecorregiões: Proposta para o Bioma Caatinga. Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental. 76p.
- Walther, G. R. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365, 2019-2024.

- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C. ... Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Watanabe, S., Hajima, T., Sudo, K., Nagashima, T., Takemura, T., Okajima, H. ... Kawamiya, M. (2011). MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. *Geoscientific Model Development*, 4, 845-872.
- Werneck, F. P.; Costa, G. C.; Colli, G. R.; Prado, D. E.; Sites Junior, J. W. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and Palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 272-288.

**Tabela 1.** Ajustes entre os pontos de distribuição de espécies endêmicas da Caatinga e os modelos climáticos para o período atual (1970-2000) e dois períodos futuros (2070-2099) em um cenário mais ameno (RCP 4.5) e um mais severo (RCP 8.5). Valores representam média e desvio padrão (DP) de AUC (área sob a curva do operador) e do ganho para o hábito e para cada atributo funcional reprodutivo testado.

Atributo	Atual				RCP 4.5				RCP 8.5			
	AUC	DP	Ganho	DP	AUC	DP	Ganho	DP	AUC	DP	Ganho	DP
<b>Hábito</b>												
Arbóreo	0,98	0,005	2,78	0,01	0,98	0,004	2,43	0,01	0,98	0,004	2,49	0,021
Outros hábitos	0,95	0,013	2,65	0,18	0,96	0,011	2,7	0,09	0,96	0,01	2,68	0,03
<b>Sistemas de polinização</b>												
Especialista	0,97	0,009	2,418	0,09	0,97	0,008	2,53	0,2	0,98	0,006	2,74	0,1
Generalista	0,97	0,01	2,48	0,1	0,97	0,011	2,7	0,101	0,97	0,009	2,64	0,08
<b>Síndromes de dispersão</b>												
Abiótica	0,96	0,009	2,34	0,3	0,97	0,007	2,52	0,08	0,98	0,005	2,65	0,03
Biótica	0,97	0,009	2,7	0,1	0,98	0,006	3,03	0,03	0,98	0,005	3,05	0,02
<b>Sistema sexual</b>												
Autocompatível	0,95	0,03	2,01	0,1	0,96	0,021	2,29	0,1	0,96	0,018	2,24	0,07
Autoincompatível												
/ dioico	0,93	0,031	2,09	0,02	0,96	0,014	2,46	0,09	0,96	0,017	2,56	0,01



## LEGENDA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapas com localização e limites geográficos da Caatinga. Localização da Caatinga na América do Sul (A) e formações vegetacionais no nordeste do Brasil (B).

**Figura 2.** Distribuição de hábitat adequado para espécies endêmicas da Caatinga no período atual (A) e em dois cenários futuros, entre 2070 e 2099, sendo um mais ameno (B) e um cenário mais severo (C). Pontos pretos em A indicam as localidades das espécies amostradas. Valor em porcentagem indica a proporção de redução de área de provável ocorrência em cada cenário futuro em relação ao cenário atual. Cores quentes indicam área com maior probabilidade de ocorrência, com a cor vermela representando áreas com probabilidade maior que 80%.

**Figura 3.** Retração das áreas com elevada probabilidade de ocorrência de espécies de angiospermas endêmicas da Caatinga (A) no período atual e em dois cenários futuros, sendo um mais ameno (RCP 4.5) e um mais severo (RCP 8.5). Retração das áreas para os hábitos (B), sistemas de polinização (C), síndromes de dispersão (D) e sistemas reprodutivos (E).

**Figura S1.** Distribuição de hábitat adequado para espécies endêmicas arbóreas (A, B e C) e de outros hábitos (D, E e F) da Caatinga no período atual e em dois cenários futuros, entre 2070 e 2099, sendo um mais ameno e um cenário mais severo. Pontos pretos em A e B indicam as localidades das espécies amostradas. Valor em porcentagem indica a proporção de redução de área de provável ocorrência em cada cenário futuro em relação ao cenário atual. Cores quentes indicam área com maior probabilidade de ocorrência, com a cor vermela representando áreas com probabilidade maior que 80%.

**Figura S2.** Distribuição de hábitat adequado para espécies endêmicas com sistemas de polinização generalistas (A, B e C) e especialistas (D, E e F) na Caatinga no período atual e em dois cenários futuros, entre 2070 e 2099, sendo um mais ameno e um cenário mais severo. Pontos pretos em A e B indicam as localidades das espécies amostradas. Valor em porcentagem indica a proporção de redução de área de provável ocorrência em cada cenário futuro em relação ao cenário atual. Cores quentes indicam área com maior probabilidade de ocorrência, com a cor vermela representando áreas com probabilidade maior que 80%.

**Figura S3.** Distribuição de hábitat adequado para espécies endêmicas com síndromes de dispersão abiótica (A, B e C) e biótica (D, E e F) na Caatinga no período atual e em dois cenários futuros, entre 2070 e 2099, sendo um mais ameno e um cenário mais severo. Pontos pretos em A e B indicam as localidades das espécies amostradas. Valor em porcentagem indica a proporção de redução de área de provável ocorrência em cada cenário futuro em relação ao cenário atual. Cores quentes indicam área com maior probabilidade de ocorrência, com a cor vermela representando áreas com probabilidade maior que 80%.

**Figura S4.** Distribuição de hábitat adequado para espécies endêmicas com sistemas sexuais autocompatíveis (A, B e C) e autoincompatíveis e dioicos (D, E e F) na Caatinga no período atual e em dois cenários futuros, entre 2070 e 2099, sendo um mais ameno. Pontos pretos em A e B indicam as localidades das espécies amostradas. Valor em porcentagem indica a proporção de redução de área de provável ocorrência em cada cenário futuro em relação ao cenário atual. Cores quentes indicam área com maior probabilidade de ocorrência, com a cor vermela representando áreas com probabilidade maior que 80%.

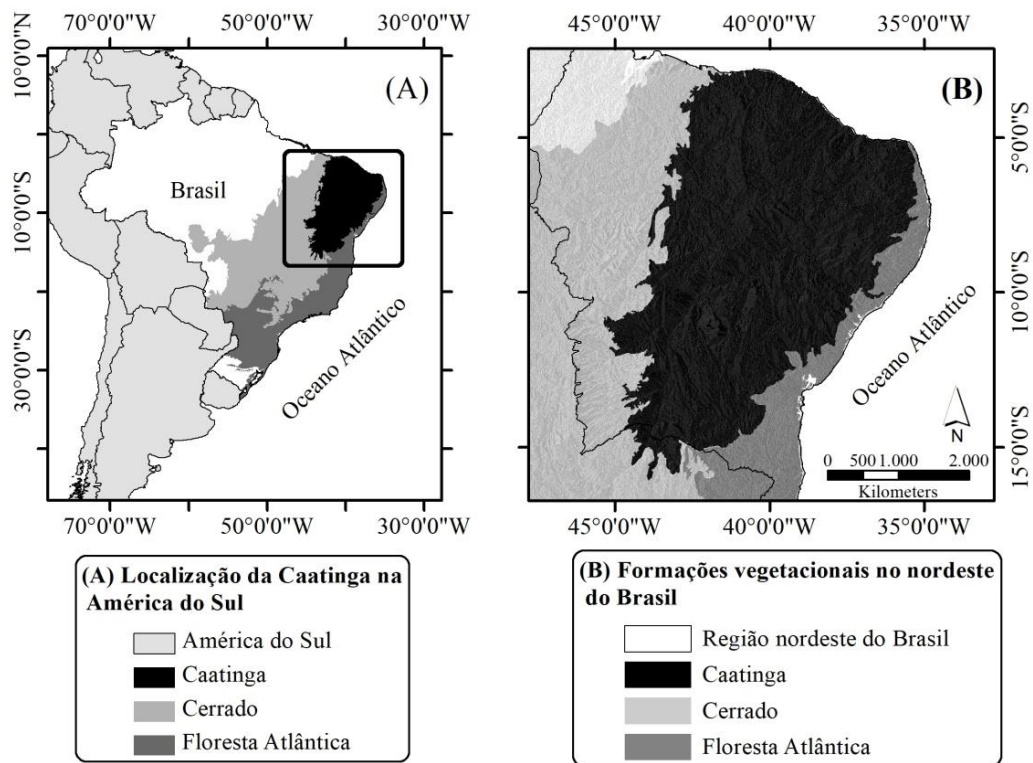
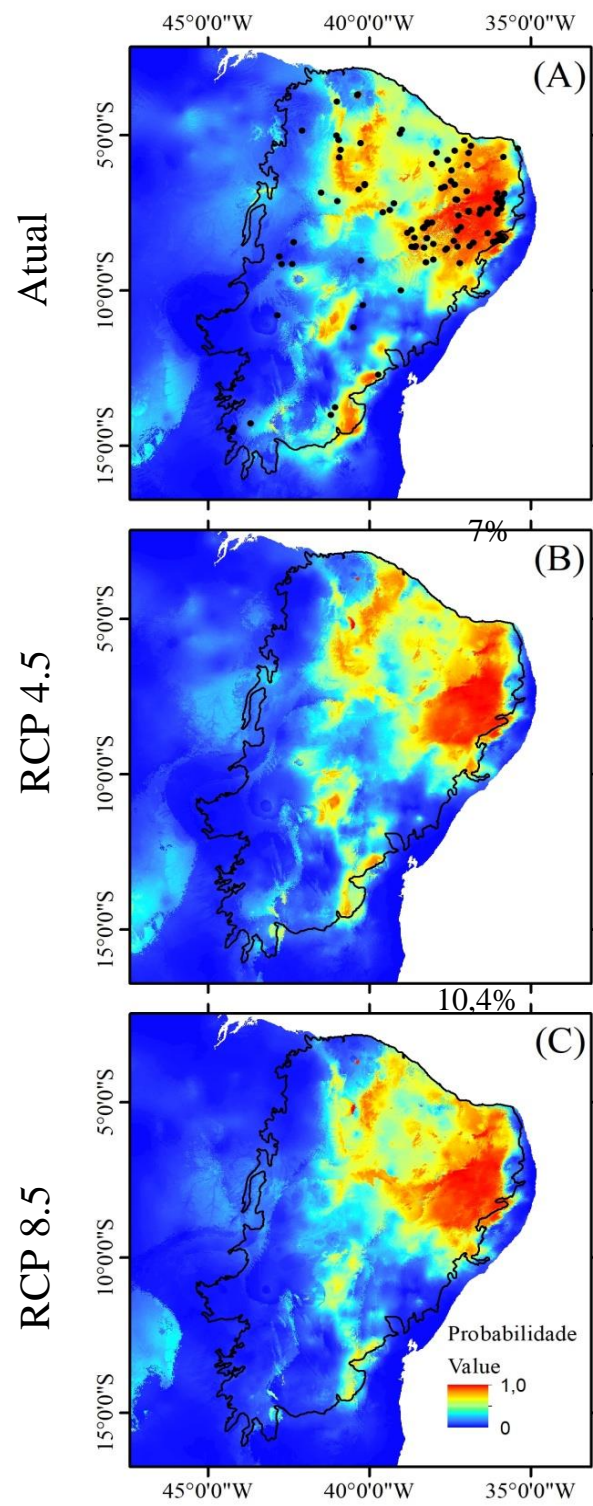
**Figura 1**

Figura 2



**Figura 3**

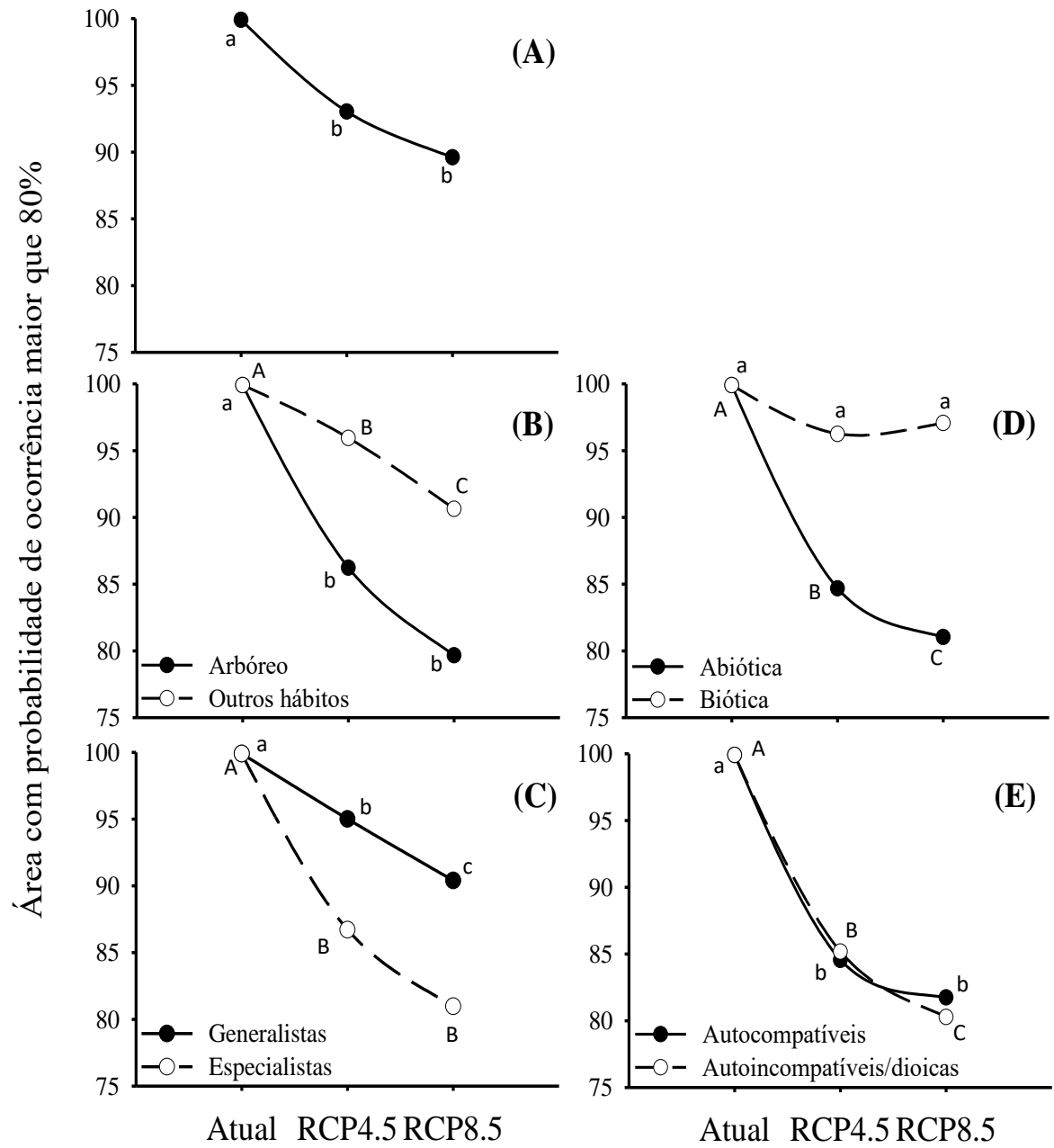


Figura S1

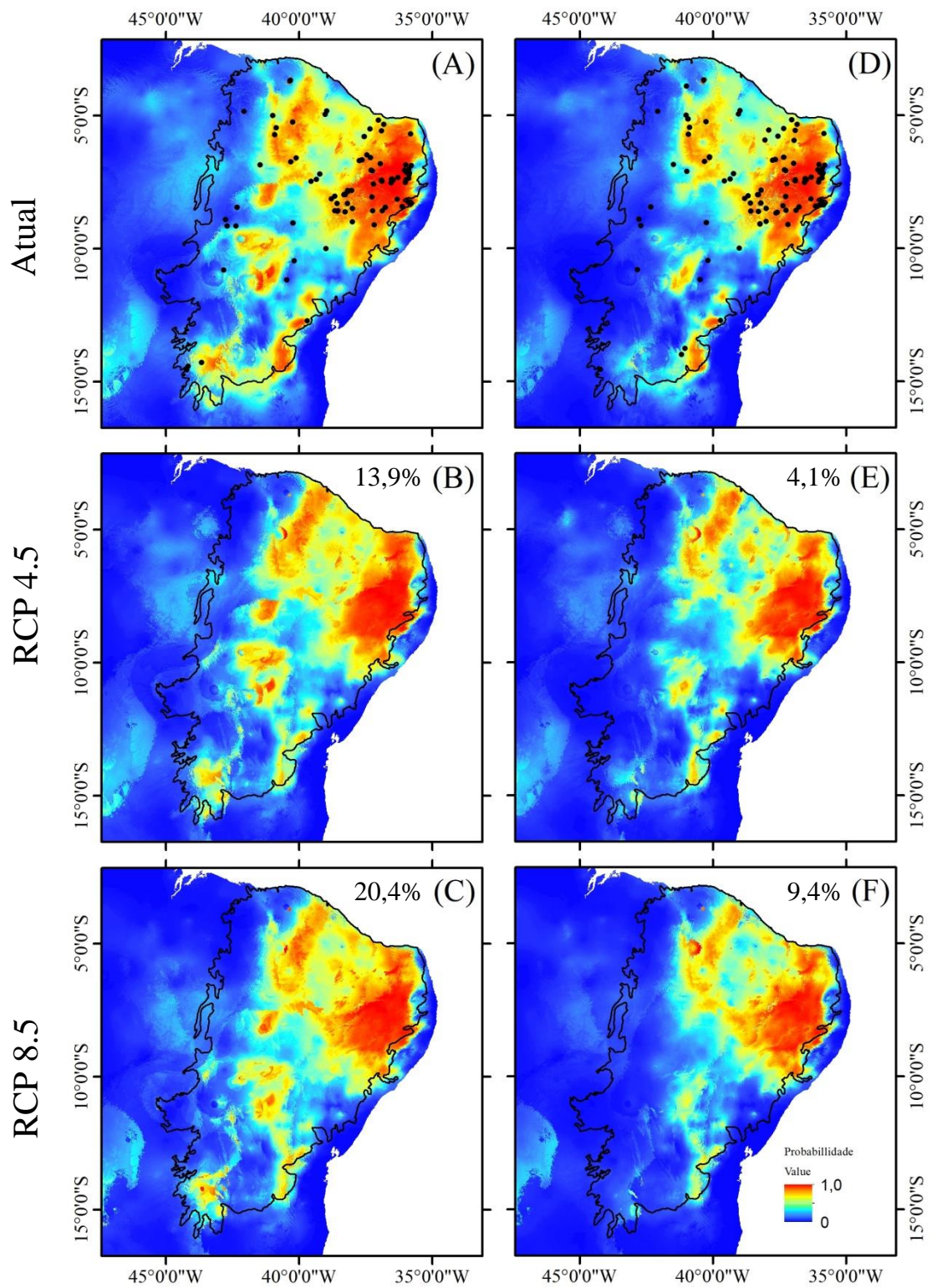




Figura S2

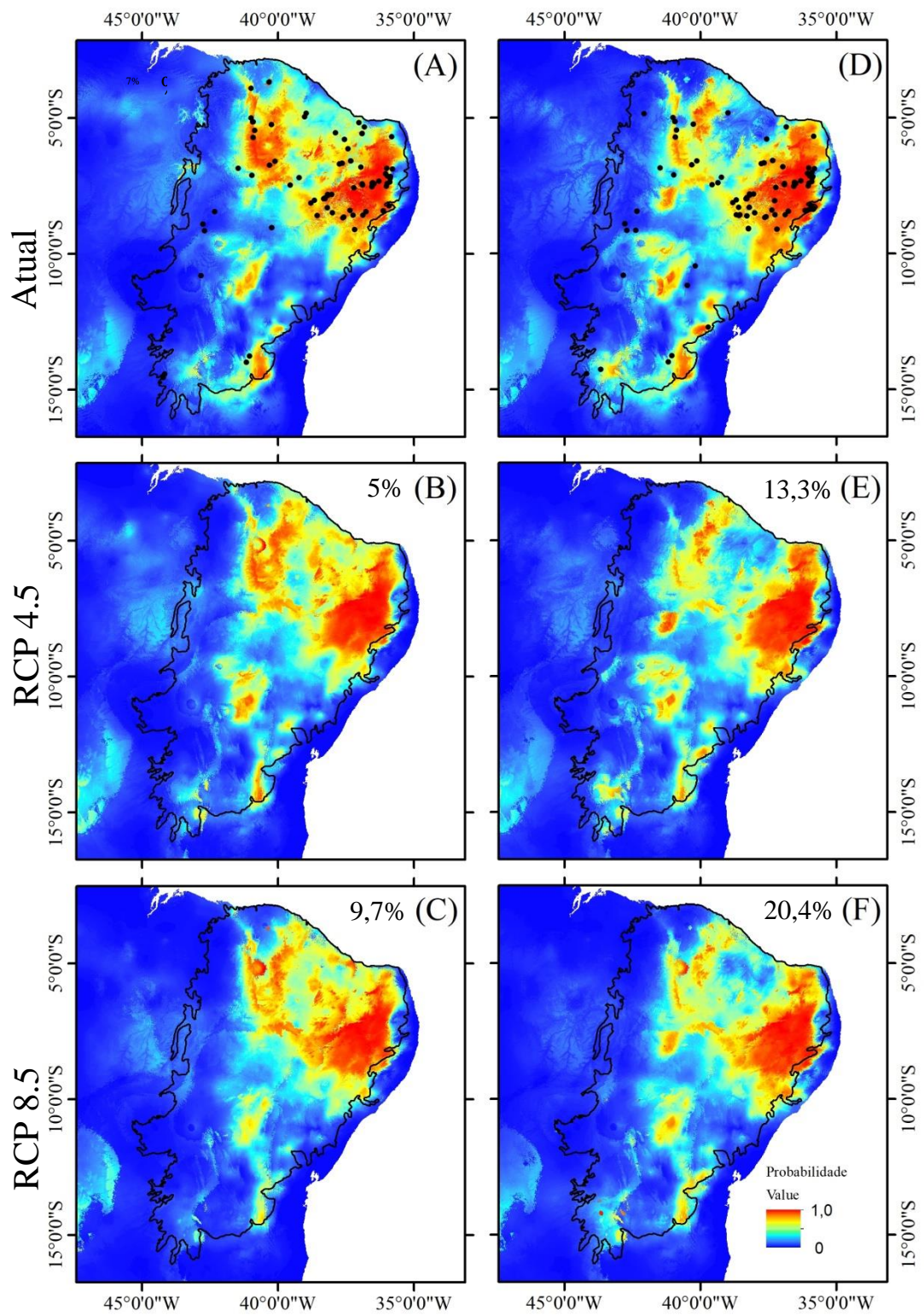


Figura S3

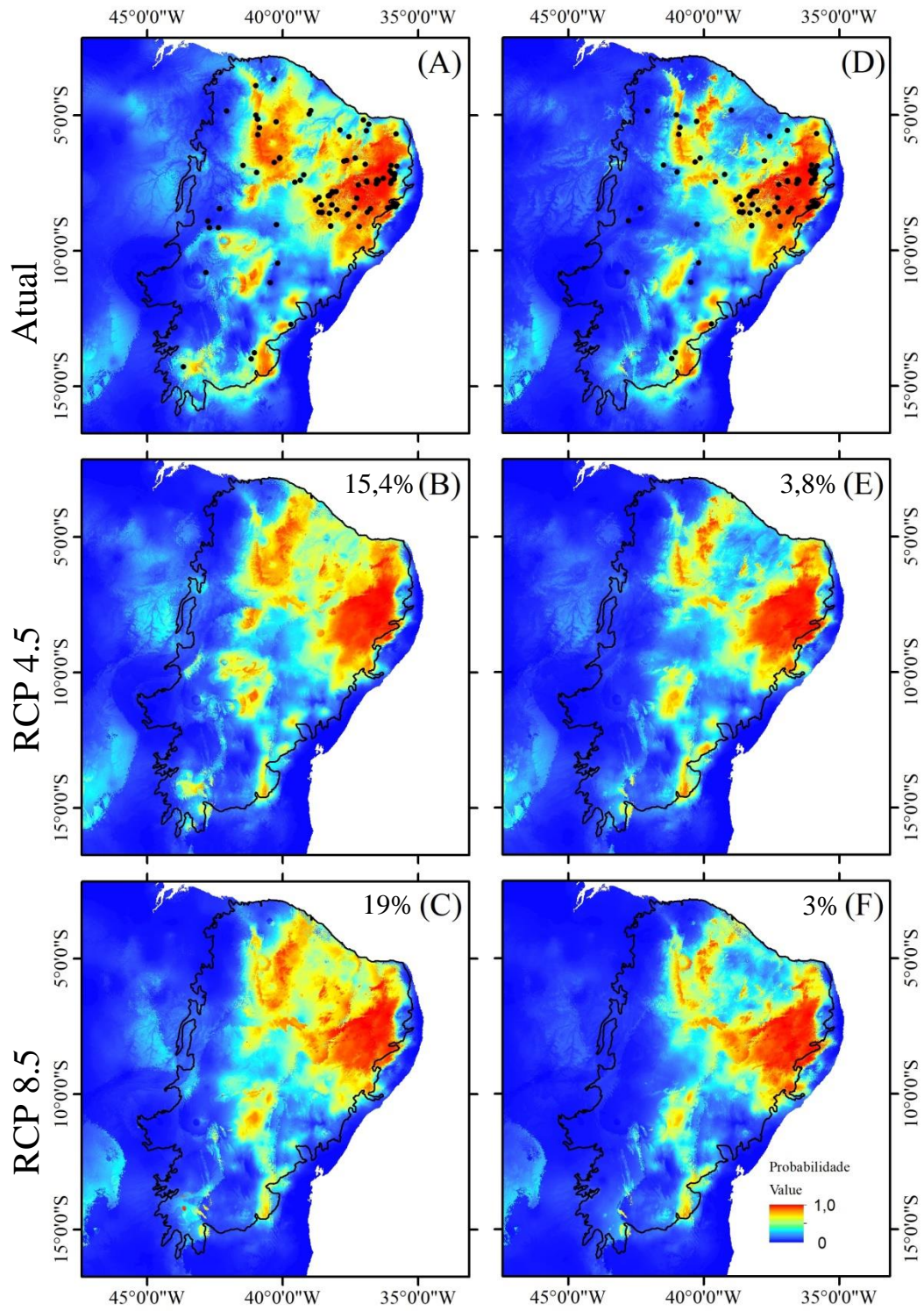
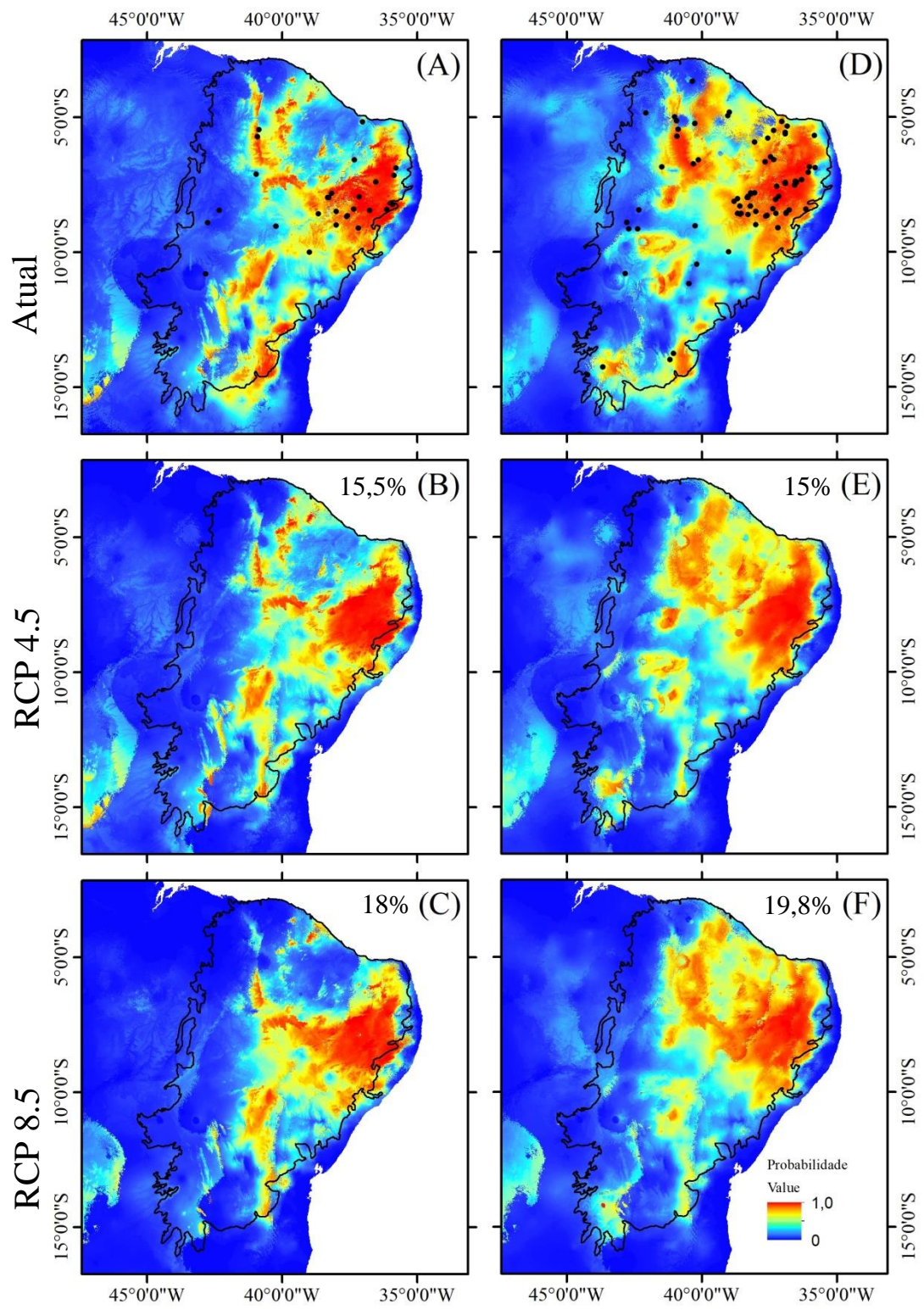




Figura S4



### 3.2 PERTURBAÇÕES ANTRÓPICAS CRÔNICAS E DÉFICIT HÍDRICO ALTERAM ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS ESPECIALIZADAS DE PLANTAS NA CAATINGA

Running head: Alterações de estratégias reprodutivas de plantas na Caatinga

Jéssica Luiza S. Silva<sup>1</sup>, Oswaldo Cruz-Neto<sup>2</sup>, Katia F. Rito<sup>1,3</sup>, Xavier Arnan<sup>1,4</sup>, Inara R. Leal<sup>2</sup>,  
Marcelo Tabarelli<sup>2</sup> e Ariadna Valentina e Lopes<sup>2\*</sup>.

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50690-901 Pernambuco, Brasil

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50690-901 Pernambuco, Brasil

<sup>3</sup>Instituto de Investigaciones em Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidade Autónoma de Mexico, Morelia, 58190 Michoacán, México

<sup>4</sup>Pernament Address: CREAF, Universitat Autònoma de Barcelona, Cerdanyola del Vallès, Spain

\*Correspondência: E-mail: avflopes@ufpe.br; +55 81 2126-8352

## RESUMO

Perturbações antrópicas e mudanças climáticas representam as maiores ameaças à conservação da biodiversidade em todos os ecossistemas, alterando a composição e estruturação de comunidades de plantas. Poucos estudos enfocam os efeitos das perturbações antrópicas crônicas e déficit hídrico nas interações mutualísticas. O objetivo deste trabalho foi entender como as alterações climáticas e perturbações antrópicas crônicas podem moldar a variabilidade de estratégias reprodutivas de plantas na Caatinga. Especificamente, testamos a hipótese de que perturbações antrópicas crônicas (CAD) e déficit hídrico (WD) afetam negativamente a frequência e diversidade funcional de estratégia reprodutivas de plantas lenhosas da Caatinga. O estudo foi realizado em 20 parcelas (100m<sup>2</sup>) no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco. Como medidas de perturbação antrópicas crônicas utilizamos pressão por herbivoria de gados e caprinos (GPI), pressão por extração de madeira (WEI), e outras pressões exercidas por as pessoas (PPI). Nossos resultados indicam que os atributos especializados respondem de forma complexa às fontes de CAD e WD, ou seja, a frequência de espécies e indivíduos pode ser beneficiada (e.g. polinização por aves com aumentos de GPI), prejudicada (e.g. polinização por esfngídeos com aumentos de WEI e WD) ou não ser alterada (e.g. polinização por morcegos com aumentos de CAD e WD) com aumentos nas fontes de perturbação antrópicas crônicas e déficit hídrico. A diversidade funcional de atributos reprodutivos também apresenta resposta complexa, nem sempre foi reduzida com aumentos de WD e CAD. Além disso, as famílias Leguminosae e Euphorbiaceae não ditam os padrões encontrados para a Caatinga. A intensidade de perturbações antrópicas crônicas e déficit hídrico fazem com que as plantas respondam diferentemente a essas pressões, gerando um padrão complexo de distribuição de atributos reprodutivos, refletindo na diversidade funcional.

**Palavras-chave:** atributos reprodutivos, Caatinga, diversidade funcional, especialização, espécies lenhosas.

## Introdução

Os efeitos negativos das ações humanas sobre a biodiversidade têm sido amplamente relatados (e.g. Murcia 1995, Achard *et al.* 2002, Laurance *et al.* 2011, Dirzo *et al.* 2014). As perturbações antrópicas agudas podem ser definidas como de alta intensidade, baixa frequência, mas com alto poder de degradação (Delassala *et al.* 2004). Essas perturbações podem causar mudanças severas na estrutura das comunidades de plantas (e.g. Dirzo & Miranda 1999; Delassala *et al.* 2004; Tabarelli *et al.* 2004, 2010) tanto em níveis taxonômicos (Lôbo *et al.* 2011, Santo-Silva *et al.* 2016), quanto filogenéticos (Santos *et al.* 2014) e funcionais (Girão *et al.* 2007; Lopes *et al.* 2009; Tabarelli *et al.* 2010). Já as perturbações crônicas são de baixa intensidade, mas com alta frequência e ocorrem em longos períodos de tempo (Martorell & Peters 2005, Singh 1998). As florestas submetidas às perturbações antrópicas crônicas não se recuperam por completo em tempo ábil, uma vez que a ação humana não é interrompida (Singh 1998).

Os efeitos das perturbações antrópicas crônicas têm sido frequentemente negligenciados (Singh 1998), principalmente em regiões secas ou de baixa produtividade, onde os danos podem ser mais graves (Martorell & Peters 2005) e irreversíveis (Singh 1998, McKinney & Lockwood 1999). Alguns estudos recentes avaliaram os efeitos das perturbações antrópicas crônicas sobre a comunidade de plantas de florestas tropicais sazonalmente secas (e.g. Ribeiro *et al.* 2015, 2016, Ribeiro-Neto *et al.* 2016, Rito *et al.* 2016, 2017, Sobrinho *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2017). No entanto, poucos enfocaram interações mutualísticas, como por exemplo, os de Leal *et al.* (2014) e Câmara *et al.* (Submetido) que avaliaram os efeitos de perturbações antrópicas crônicas sobre interações planta-formiga. As interações planta-polinizador e a comunidade de polinizadores são também susceptíveis a perturbações de habitat produzidos pela ação humana (e.g. Aguilar *et al.* 2006; Girão *et al.* 2007; Winfree *et*

*al.* 2007; Lopes *et al.* 2009; Tabarelli *et al.* 2010), no entanto, até onde sabemos, os efeitos das perturbações antrópicas crônicas sobre estratégias reprodutivas não são conhecidos.

Estudos recentes apontam uma tendência global de aumento de temperatura e diminuição ou aumento da precipitação (IPCC 2014). Previsões climáticas para a região da Caatinga indicam aumentos de até 6°C na temperatura, diminuição de 22% precipitação (Chou *et al.* 2014, Magrin *et al.* 2014) e diminuição de até 70% do escoamento do rio São Francisco para a região nordeste do Brasil nos próximos 100 anos (Chou *et al.* 2014), resultando em diminuição na disponibilidade de água. As repostas das plantas às variações na disponibilidade hídrica no solo podem influenciar a capacidade de atrair polinizadores através de mudanças nos atributos florais (e.g. Hall *et al.* 1982; Galen *et al.* 1999; Elle & Hare 2002; Mal & Lovett-Doust 2005; Caruso 2006; Klein *et al.* 2014; Waser & Price 2016). Mudanças climáticas em sinergia com perturbações antrópicas crônicas representam uma grave ameaça às interações mutualísticas da Caatinga e, consequentemente, a manutenção de processos ecossistêmicos (Rito *et al.* 2016, Câmara *et al.* Submetido).

Neste estudo, objetivamos entender como alterações nos níveis de perturbações antrópicas crônicas e na disponibilidade de água interferem na composição e diversidade de estratégias reprodutivas de angiospermas na Caatinga. Especificamente, testamos a hipótese de que aumentos dos níveis de perturbações antrópicas crônicas e do déficit hídrico interferem negativamente na diversidade de estratégias reprodutivas especializadas de espécies lenhosas na Caatinga. Nossas predições são que haverá redução nas frequências de espécies e de indivíduos com atributos reprodutivos especializados, como flores médias, grandes ou muito grandes com difícil acesso ao recurso, que oferecem óleo como recurso floral, sistema reprodutivo auto-incompatível, sistema de polinização cruzada obrigatória, sistemas de polinização por vertebrados e dispersão biótica (*i*), além de menor diversidade funcional de

atributos reprodutivos, com o aumento de perturbações antrópicas crônicas e do déficit hídrico tanto para a frequência de espécies quanto de indivíduos (ii).

## **Metodologia**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (PARNA, 8°24'00" a 8°36'35"S; 37°09'30" a 37°14'40"O), abrangendo cerca de 62.294,14 ha, localizado nos municípios, Buíque, Tupanatinga, microrregião do Vale do Ipanema e Ibimirim, do estado de Pernambuco (Freire 2015) (Figura 1). A região está inserida no domínio Caatinga, e apresenta diferentes tipos vegetacionais (Rodal *et al.* 1998) por conta das variações geomorfológicas, topográficas e de alguns fatores climáticos (Andrade-Lima 1981). As famílias botânicas mais representativas no PARNA Catimbau em termos de riqueza e abundância são Leguminosae e Euphorbiaceae (Rito *et al.* 2017a). O solo de aproximadamente 70% da região do parque é do tipo litossolo. O clima é do tipo semiárido, quente e seco, BSh (Köppen 1931). A temperatura média anual é 25°C e a precipitação varia entre 450 e 1100 mm anuais (Prado 2003). Apesar de ter sido oficializado como uma unidade de conservação integral em 2002, sendo considerado área de núcleo da Reserva da Biosfera da Caatinga pela Unesco, o PARNA Catimbau abriga povoamentos rurais e indígenas, os quais utilizam os seus recursos naturais para agricultura familiar, caça, agricultura e pecuária de subsistência. Essa intensa atividade antrópica foi responsável por aumentar em 704% o uso do solo entre os anos 2000 e 2014 (Freire. 2015).

### *Desenho experimental*

A partir de imagens de satélite RapidEye e mapas de solo foram selecionadas 20 parcelas para contemplar gradientes de perturbação antrópica crônica e déficit hídrico no

PARNA Catimbau. Cada parcela apresenta uma área de 100m<sup>2</sup> com distância mínima de 2km, dentro de uma área total de 214,3 km<sup>2</sup> coberta por vegetação exposta à perturbação antrópica crônica. As parcelas estão localizadas em áreas com o mesmo tipo de solo (Rito *et al.* 2017a).

### *Índices de perturbação antrópica crônica*

A intensidade da perturbação antrópica crônica em cada parcela foi calculada por Câmara *et al.* (2018) com base nas três principais pressões na área do PARNA. As três principais pressões crônicas são: pressão causada pela pecuária, especificamente por criação de gados e caprinos (GPI), que se relaciona a herbivoria, pisoteio e outros danos físicos causados por esses animais; pressão causada pela extração de madeira (WEI), incluindo a retirada de madeira viva ou morta para uso como combustível, construção de cerca e de artesanato; outras pressões por pessoas (PPI), que se referem a todos os outros recursos usados por pessoas associadas à coleta de produtos florestais não madeireiros, como plantas para uso medicinal, e caça (Leal *et al.* 2014, 2015, Ribeiro *et al.* 2015).

Para calcular a pressão por herbivoria de gados e caprinos (GPI), as medidas de comprimento da trilha e contagem de estrume foram integralizadas em um único índice por meio de PCA, onde ambas variáveis foram positivamente correlacionadas com o primeiro eixo, que explicou 88% da variância. A pressão por extração de madeira (WEI) foi calculada adicionando as medidas de extração de madeira viva e coleta de madeira para lenha. Já a pressão por pessoa (PPI) foi calculada com base em duas fontes indiretas de informações relacionadas a distâncias geográficas (distância da casa mais próxima e distância da estrada mais próxima) usando imagens de satélite no software ArcGis 10.1, e uma fonte indireta de informação relacionada ao contexto sócio-ecológico, representada pelo número de pessoas com influência nas parcelas (Câmara *et al.* 2018). Todas essas pressões integraram diferentes

fontes de perturbações utilizando a seguinte fórmula proposta por Legendre & Legendre (1998) e posteriormente por outros autores (Herzog *et al.* 2006; Blüthgen *et al.* 2012):

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - y_{\min}) / (y_{\max} - y_{\min})}{n} \times 100$$

onde  $I$  é a pressão de intensidade de perturbação,  $y_i$  é o valor observado para uma métrica de perturbação na parcela  $i$ ,  $y_{\min}$  representa o valor mínimo observado para a métrica de perturbação considerando todas as parcelas,  $y_{\max}$  é o valor máximo observado para a métrica de perturbação considerando todas as parcelas e  $n$  é o número das métricas de perturbação individuais consideradas para cada uma das fontes de perturbação. Esta fórmula padroniza as métricas (às vezes de unidades diferentes) permitindo que sejam combinados no mesmo índice, assumindo valor entre 0 e 1. Os valores dos índices variaram de 0 a 100 (de nenhum distúrbio ao distúrbio de intensidade máxima).

#### *Déficit hídrico*

Utilizamos o déficit hídrico obtido a partir de mapas hidrológicos (aridez e balanço hídrico do solo) do CGIAR-CSI's Global Aridity and PET Database e Global High-Resolution Soil Water Database (Trabucco & Zomer 2010). Esses mapas possuem resolução de 30 segundos, equivalente a 1km. Para a elaboração desses mapas, o déficit hídrico médio anual foi calculado a partir da diferença entre a evapotranspiração potencial média anual (PET) e a evapotranspiração real (AET), com o auxílio do software ArcGis 10.1 (ESRI 2012). O déficit hídrico médio anual nas parcelas variou de 658 mm a 1086 mm. Déficit hídrico é importante para determinar a diversidade de plantas numa comunidade, uma vez que afeta diretamente o estabelecimento e crescimento das plantas (Silva *et al.* 2003).

#### *Amostra de plantas*



Todas as espécies e indivíduos lenhosos (com diâmetro na altura do solo  $\geq 3$  cm e altura total  $\geq 1$  m. foram amostrados e contados em cada uma das 20 parcelas (ver Rito *et al.* 2017a para detalhes). No total, foram registrados 5081 indivíduos, pertencentes a 98 espécies, de 32 famílias e 70 gêneros (ver Rito *et al.* 2017a para detalhes). A classificação das espécies amostradas seguiu o sistema APG IV (APG 2016).

### *Atributos reprodutivos*

As espécies incluídas no banco de dados foram classificadas quanto a oito atributos reprodutivos: 1) tipo floral (câmara, tubo, disco, campânula, goela, inconspícua, pincel, estandarte), 2) tamanho floral (inconspícuo, pequeno, médio, grande, muito grande), 3) recurso floral (néctar, pólen, óleo) (*sensu* Faegri & Pijl 1979, Endress 1994; Proctor *et al.* 1996, Machado & Lopes 2004), 4) sistemas de polinização (aves, morcegos, vento, abelhas, diversos pequenos insetos, esfingídeos, mariposas diurnas, besouros, borboletas) (Faegri & Pijl 1979), 5) sistema sexual (hermafrodita, monóico, dióico) (Bawa 1980, Endress 1994), 6) sistema reprodutivo (autocompatível, auto-incompatível, polinização cruzada obrigatória) (Richards 1997), 7) tipo de fruto (seco, carnosos) (Spjut 1994) e 8) modos de dispersão (anemocoria, autocoria, zoocoria) (Pijl 1982). Consideramos inicialmente 36 categorias dentro destes atributos. Adicionalmente, as espécies foram reclassificadas em 8 novas categorias (seguindo proposições de Girão *et al.* 2007; Lopes *et al.* 2009) que representam estratégias com mesmo significado biológico de generalização ou especialização. Portanto, os atributos reprodutivos considerados generalistas foram: 1) flores com fácil acesso ao recurso (flores do tipo aberta e inconspícua); 2) flores de tamanho inconspícuo + pequeno); 3) sistemas de polinização generalistas (abelhas de tamanho pequeno, diversos pequenos insetos, borboletas, moscas, mariposas e vento); 4) modo de dispersão abiótico (anemocoria e autocoria); e os atributos considerados especialistas foram: 1) flores com difícil acesso (todos

os outros tipos de flores); 2) flores de tamanho médio + grande + muito grande; 3) sistemas de polinização (abelhas de tamanho médio e grande, besouros, esfingídeos e vertebrados) e 4) dispersão biótica (zoocoria). Além disso, consideramos recurso floral tipo óleo e sistema de polinização cruzada obrigatória como atributos especialistas. Nossas hipóteses foram baseadas nessa classificação de generalização e especialização uma vez que ela reúne atributos diagnósticos significativos da história reprodutiva das espécies e indivíduos estudados. A caracterização reprodutiva de cada espécie foi feita com base em: 1) monografias botânicas e floras (e.g Ribeiro *et al.* 1999; Backes & Irgang, 2004; Lorenzi, 2002 a, b), 2) pesquisas na web, incluindo dados publicados e referenciados, 3) observações diretas em campo e análises de exsicatas depositadas no Herbário UFP, 4) observações e comunicações pessoais.

#### *Análise de dados*

Para análise da composição funcional reprodutiva da comunidade de espécies lenhosas do PARNA Catimbau utilizamos dois índices: a frequência relativa de cada categoria de atributos reprodutivos, que informa a característica mais comum na comunidade, e a diversidade funcional, que indica a extensão da diferença de atributos reprodutivos entre as espécies da comunidade (Arnan *et al.* 2014). Os índices foram calculados para dados de ocorrência (frequência de espécies) e dados de abundância (frequência de indivíduos) (Arnan *et al.* 2013).

Para a análise da diversidade funcional de atributos reprodutivos da comunidade utilizamos o coeficiente de Rao (Botta-Dukát 2005), baseado na dissimilaridade esperada entre dois indivíduos de espécies diferentes escolhidas ao acaso (Rao 1982), para cada parcela. O coeficiente foi calculado de acordo com a fórmula:

$$Rao = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n dij \, P_i \, P_j$$

onde,  $d_{ij}$  é a distância funcional entre as espécies  $i$  e  $j$ , e  $P$  é a abundância relativa de espécies em cada parcela. Quando utilizamos apenas dados de ocorrência (presença-ausência),  $P_i$  e  $P_j$  são iguais a 1. O coeficiente de Rao atribui peso maior aos atributos reprodutivos das espécies raras quando calculado para dados de ocorrência (frequência de espécies), e peso maior aos atributos reprodutivos das espécies mais abundantes quando calculado para dados de abundância (frequência de indivíduos). Este coeficiente é independente da riqueza de espécies, variando de 0 ao valor máximo do índice de diversidade de Simpson, onde valores mais elevados indicam maior diversidade. Além disso, o coeficiente de Rao pode ser calculado para dados quantitativos, categóricos e binários (Lepš *et al.* 2006).

O coeficiente de Rao foi computado para o conjunto total de espécies, e para as espécies apenas das famílias Leguminosae e Euphorbiaceae. Optou-se por fazer as análises para Leguminosae e Euphorbiaceae em separado, pelo fato destas famílias estarem entre as mais ricas e diversas na Caatinga, sendo as com maiores riquezas na área estudada (Rito *et al.* 2017a). Além disso, espécies destas famílias apresentam grande interesse econômico (pecuária, agricultura, extração de madeira viva e produção de lenha) (Lorenzi 2002a, 2002b).

#### *Análises estatísticas*

Os dados de frequência de atributos reprodutivos para espécies e indivíduos foram testados quanto a normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. Dados com distribuição não paramétrica foram transformados pelo cálculo do logaritmo ( $\log(x)+1$ ) ou pela extração da raiz quadrada. Para análise da composição funcional da comunidade de plantas lenhosas do Catimbau, foram feitas comparações entre as frequências relativas de cada atributo reprodutivo através do teste ANOVA um fator seguido pelo teste a posteriori de Tukey, mantendo as parcelas como réplicas.

Para detectar os efeitos isolado e interativo das pressões antrópicas crônicas (GPI, PPI e WEI) e do déficit hídrico sobre a frequência de atributos reprodutivos e sua diversidade funcional na comunidade de árvores do PARNA Catimbau, foram aplicados Modelos Lineares Gerais (MLG; Sokal & Rohlf 1995). Aplicamos o critério de informação de Akaike com correção (AICc) para selecionar os melhores modelos. Esta abordagem reduz os problemas associados a múltiplos testes, a colinearidade das variáveis e ao tamanho pequeno da amostra (Burnham & Anderson 2002). Os melhores modelos foram selecionados com base em seus pesos de AICc, que informam a probabilidade relativa de um determinado modelo ser diferente do acaso. Selecionamos modelos com diferença de AICc menor que dois ( $\Delta \text{AICc} < 2$ ). As variáveis mais relevantes foram aquelas mantidas nos melhores modelos ( $\Delta \text{AICc} < 2$ ), quando esse modelo não consistia apenas no intercepto. Para a análise de normalidade foi utilizada a função *shapiro.test* e para o teste ANOVA foi utilizada a função *aov* no pacote *car*. A seleção do modelo foi realizada utilizando a função *dredge* no pacote *MuMIn* (Burnham & Anderson 2002). Todos os testes foram aplicados com auxílio do programa R 3.3.1 (R Core Team 2016).

## Resultados

### *Caracterização geral da frequência de atributos reprodutivos da comunidade de plantas lenhosas e das famílias mais representativas do PARNA Catimbau*

Espécies com flores dos tipos disco (32,7%) e tubo (20,5%;  $F_{7,18} = 37,55$ ;  $P < 0,0001$ ), de tamanho pequeno (35,1%) e médio (24,9%;  $F_{4,15} = 23,9$ ,  $P < 0,0001$ ) e que oferecem néctar (87,3%;  $F_{2,17} = 129,9$ ,  $P < 0,0001$ ) foram mais frequentes em relação às outras espécies de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. Adicionalmente, registramos maior frequência de espécies lenhosas com sistema sexual hermafrodita (65,6%;  $F_{2,17} = 82,5$ ,  $P < 0,0001$ ) e sistemas reprodutivos autoincompatíveis (40,6%) e autocompatíveis (38,8%;  $F_{2,17} = 5,4$ ,  $P =$

0,006). No caso dos sistemas de polinização, espécies lenhosas polinizadas por insetos (80,3%), sobretudo por abelhas (47,1%,  $F_{8,11} = 74,0$ ,  $P < 0,0001$ ) foram mais frequentes. Paralelamente, ao analisarmos a polinização por vertebrados, registramos que a polinização por morcegos (14,5%) foi mais representativa que a polinização por aves (4%;  $F_{8,11} = 74,0$ ,  $P < 0,0001$ ). Quanto ao tipo e modo de dispersão dos frutos, espécies lenhosas com frutos secos (70%;  $F_{1,19} = 41,6$ ,  $P < 0,0001$ ) e com dispersão zoocórica (52,4%;  $F_{2,17} = 1,4$ ,  $P < 0,0001$ ) foram mais frequentes.

A frequência de atributos reprodutivos, com base na abundância de indivíduos, foi semelhante em relação à frequência desses atributos analisados nas espécies. Indivíduos com flores do tipo disco (37,7%;  $F_{7,18} = 22,6$ ,  $P < 0,0001$ ), de tamanho pequeno (42,1%;  $F_{4,15} = 14,0$ ,  $P < 0,0001$ ), com acesso difícil ao recurso (60%;  $F_{1,19} = 12,3$ ,  $P = 0,003$ ), que oferecem néctar como recurso (92,4%;  $F_{2,17} = 106,8$ ,  $P < 0,0001$ ) e são polinizadas por abelhas (49,7%;  $F_{x,y} = 29,4$ ,  $P < 0,0001$ ) foram mais abundantes em relação aos indivíduos de plantas lenhosas portadores dos outros atributos reprodutivos analisados. Adicionalmente, indivíduos com sistema sexual hermafrodita (61,3%;  $F_{2,17} = 6,48$ ,  $P = 0,01$ ) e sistema reprodutivo auto-incompatível (49,2%;  $F_{2,17} = 35,1$ ,  $P < 0,0001$ ) foram mais frequentes. Registramos ainda maior frequência de indivíduos com frutos secos (83,3%;  $F_{1,18} = 13,1$ ,  $P < 0,0001$ ), os quais são predominantemente dispersos por autocoria (61,6%;  $F_{2,17} = 20,8$ ,  $P < 0,0001$ ).

Dentre os representantes de Leguminosae, registramos maior frequência de espécies com flores do tipo estandarte (34,8%;  $F_{5,14} = 33,3$ ,  $P < 0,0001$ ), pequenas (50%  $F_{4,15} = 32,6$ ,  $P < 0,0001$ ), que oferecem néctar (80%;  $F_{2,17} = 62,2$ ,  $P < 0,0001$ ) como principal recurso e que são polinizadas abelhas (65,4%;  $F_{3,16} = 83,0$ ,  $P < 0,0001$ ). Espécies de Leguminosae com sistema sexual hermafrodita (96,7%;  $F_{1,18} = 1,37$ ,  $P = 0,04$ ) e dispersão autocórica (58,8%;  $F_{1,18} = 21,1$ ,  $P < 0,0001$ ) também foram mais frequentes. No caso dos representantes de Euphorbiaceae houve predominância de espécies com flores médias (57%;  $F_{3,16} = 23,7$ ,  $P < 0,0001$ ), do tipo

disco (61,1%;  $F_{3,16}= 44,2$ ,  $P< 0,0001$ ), polinizadas por diversos pequenos insetos (47,5%;  $F_{3,16}= 48,2$ ,  $P< 0,0001$ ), com fruto seco (100%) e dispersão por autocoria (100%).

Ao analisarmos os atributos reprodutivos em indivíduos de Leguminosae, registramos maior frequência de flores do tipo estandarte (40%;  $F_{5,14}= 15,6$ ,  $P< 0,0001$ ), de tamanho pequeno (52,5%;  $F_{4,15}= 19,5$ ,  $P< 0,0001$ ), que secretam néctar (48,3%;  $F_{2,17}= 34,6$ ,  $P< 0,0001$ ) e que são polinizadas abelhas (52,6%;  $F_{3,16}= 37,1$ ,  $P< 0,0001$ ). Indivíduos com sistema sexual hermafrodita (98,7%;  $F_{1,18}= 0,4$ ,  $P= 0,05$ ), dispersão autocórica (72,4%;  $F_{1,18}= 16,5$ ,  $P< 0,0001$ ) também foram mais frequentes em Leguminosae. Registramos ainda, para os representantes de Euphorbiaceae, maior frequência de indivíduos com flores do tipo disco (74,4%;  $F_{3,16}= 24,9$ ,  $P< 0,0001$ ), de tamanho médio (50,7%;  $F_{3,16}= 5,12$ ,  $P= 0,0009$ ), com polinização por diversos pequenos insetos (64,3%;  $F_{3,16}= 17,7$ ,  $P< 0,0001$ ). No caso dos frutos, todos os indivíduos de Euphorbiaceae apresentaram frutos secos e dispersão autocórica.

*Efeito de perturbações antrópicas crônicas e do déficit hídrico sobre a frequência de atributos reprodutivos da comunidade de plantas lenhosas do PARNA Catimbau*

Considerando toda a comunidade de plantas, os modelos mais ajustados mostram que perturbações antrópicas crônicas e déficit hídrico alteraram, respectivamente, 45,6% e 43,5% dos atributos reprodutivos analisados no que se refere à frequência de espécies (Tabela 1, Tabela S1), 23,3% e 26,6% em Leguminosae (Tabela 1, Tabela S2) e, 31,25% e 37,5% em Euphorbiaceae (Tabela 2, Tabela S3). As combinações entre déficit hídrico e qualquer uma das três pressões afetaram menos de 10% dos atributos reprodutivos para os grupos analisados. De forma semelhante, a abundância de indivíduos para toda a comunidade (Tabela 2, Tabela S4) e para representantes de Leguminosae (Tabela 2, Tabela S5) e Euphorbiaceae

(Tabela S6) isoladamente, também variou com as alterações na intensidade de perturbações antrópicas e do déficit hídrico.

As três pressões antrópicas crônicas analisadas neste trabalho juntamente com o déficit hídrico, interferiram de formas distintas na frequência de espécies lenhosas com atributos reprodutivos especializados da Caatinga, corroborando parcialmente nossas hipóteses (Tabela 1, Tabela S1). Neste sentido, aumentos de pressões por criação de gado e caprinos (GPI) ocasionaram a diminuição na frequência de espécies com flores de difícil acesso ao recurso e polinizadas por aves. Paralelamente, a frequência de espécies polinizadas por esfingídeos foi reduzida em áreas com intensa extração de madeira (WEI). Aumento no déficit hídrico (WD) pode ter sido a pressão mais intensa sobre a frequência de espécies com atributos reprodutivos especializados uma vez que ocasionou a redução de polinização por aves, por esfingídeos e por vertebrados, além de reduzir a frequência de espécies com dispersão zoocórica. Por outro lado, contrariando nossas hipóteses, aumentos de WEI e WD se relacionaram com aumentos na frequência de espécies com flores médias, grandes, muito grandes e com difícil acesso ao recurso (Tabela 1). A frequência de espécies polinizadas por aves se relacionou de forma positiva com aumentos de PPI e WEI. Adicionalmente, identificamos uma relação positiva entre WEI e polinização por vertebrados. Quanto aos sistemas de dispersão, aumento no valor de PPI está associado com aumento na frequência de espécies com dispersão zoocórica.

A frequência de indivíduos com atributos reprodutivos especializados também variou de formas distintas nos gradientes de pressões antrópicas e de déficit hídrico analisados, corroborando parcialmente nossas hipóteses (Tabela 2, Tabela S4). Neste caso, aumentos de GPI estão associados às reduções na frequência de indivíduos com flores de difícil acesso ao recurso, enquanto que aumentos em WEI e WD explicaram a redução na frequência de indivíduos com flores polinizadas por esfingídeos. Adicionalmente, a frequência de indivíduos com flores polinizadas por vertebrados também foi reduzida com o aumento de

WD. Curiosamente, contrariando nossas hipóteses, registramos que a frequência de indivíduos com flores médias, grandes, muito grandes e de difícil acesso ao recurso se relacionaram de forma positiva com WEI e WD. Além disso, a polinização por vertebrados se relacionou de forma positiva com WEI. Padrões mais complexos também foram registrados, como no caso da polinização por aves, a qual variou de forma positiva com PPI e WEI, e de forma negativa com GPI e WD. No mesmo sentido, a frequência de indivíduos com dispersão zoocórica variou de forma positiva com PPI e negativa com WD.

Observamos efeitos interativos das fontes de CAD e WD sobre a frequência de espécies com flores do tipo goela, de tamanho grande, com sistema reprodutivo auto-incompatível e polinização cruzada obrigatória (Tabela 1). Espécies com flores do tipo goela foi mais frequente em áreas com maior PPI e menor WD (Figura 2A), enquanto espécies com flores de tamanho grande foram mais frequentes em área com menor GPI e maior WD (Figura 2B). Já as espécies com sistema reprodutivo auto-incompatível e polinização cruzada obrigatória (AI + D) foram mais frequentes em áreas com maior WEI e menor WD (Figura 2C-D). Quando analisamos a frequência de indivíduos, encontramos as mesmas respostas interativas para os atributos acima mencionados (Tabela 2).

No caso dos representantes de Leguminosae e Euphorbiaceae, a frequência de espécies com flores de difícil acesso respondeu de forma negativa aos aumentos de WD e de forma positiva aos aumentos de WEI. Adicionalmente, espécies de Euphorbiaceae com flores de difícil acesso, tiveram frequência reduzida em áreas com valores elevados de PPI e GPI. Pressões antrópicas e déficit hídrico não interferiram na frequência do restante dos atributos especializados analisados para as espécies de Leguminosae (Tabela 1, Tabela S2) e Euphorbiaceae (Tabela 1, Tabela S3).

A frequência de indivíduos de Leguminosae com flores grandes variou de forma positiva com PPI e WD, e negativa com GPI e WEI. Paralelamente, aumentos na intensidade



de WEI e DH resultaram em aumentos na frequência de indivíduos de Leguminosae com flores médias e muito grandes (Tabela 2; Tabela S5). No caso de Euphorbiaceae, encontramos que aumentos em PPI resultaram em aumentos na frequência de indivíduos com flores grandes e, que aumentos em GPI reduzem a frequência de indivíduos com esta categoria de atributo. Aumentos de PPI e GPI, resultaram na redução da frequência de indivíduos de Euphorbiaceae com flores de difícil acesso (Tabela 2, Tabela S6).

*Efeito de perturbações antrópicas crônicas e do déficit hídrico sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos na comunidade do PARNA Catimbau*

Registramos que perturbações antrópicas e déficit hídrico exercem efeitos distintos na diversidade funcional de atributos reprodutivos em espécies (Tabela 3, Tabela S7) e indivíduos (Tabela 4, Tabela S10) de plantas lenhosas na Caatinga. No caso das espécies, aumentos de WEI estão associados com redução na diversidade de recursos florais, enquanto que aumentos simultâneos de WEI e GPI se relacionam de forma negativa com a diversidade de sistemas de polinização, corroborando nossas hipóteses. A diversidade funcional de tipos de frutos, com base nas espécies, variou de forma positiva com WEI e negativa com WD. Por outro lado, ao analisarmos a diversidade funcional em indivíduos, não corroboramos nossas hipóteses, uma vez que aumentos de WD contribuem para o aumento na diversidade de sistemas reprodutivos e de tipos de frutos.

A diversidade funcional com base na frequência de espécies e indivíduos de Leguminosae e Euphorbiaceae, também variou de formas distintas com as pressões antrópicas e déficit hídrico (Tabela 3, Tabela 4). Baseados nas espécies de Leguminosae, encontramos redução da diversidade funcional de tipos florais com os aumentos de WEI e WD, além de uma relação positiva entre a diversidade de tipos de fruto e o WD (Tabela 3, Tabela 8). No caso das espécies de Euphorbiaceae, registramos uma associação positiva entre a diversidade

de sistemas de polinização e WEI. Além disso, a diversidade de tipos florais em espécies de Euphorbiaceae variou de forma positiva com WEI e, negativa com WD (Tabela 3, Tabela 9).

Considerando a diversidade funcional com base na frequência de indivíduos de Leguminosae, encontramos uma interação positiva entre sistemas reprodutivos e WD. Por outro lado, a diversidade de sistemas de polinização foi reduzida com aumentos de GPI e WD (Tabela 4 Tabela S11). No caso de Euphorbiaceae, tamanho floral variou de forma positiva com PPI e negativa com GPI e WEI (Tabela 4, Tabela S12).

## **Discussão**

De acordo com nossos resultados, a representatividade de atributos reprodutivos especializados de comunidades de plantas lenhosas no PARNA Catimbau está diretamente relacionada com o tipo de atributo analisado e abordagem utilizada (espécies ou indivíduos). No geral, em uma abordagem pautada na frequência de espécies e de indivíduos, tipos e tamanhos florais além de sistemas de polinização, mais especializados são menos frequentes que atributos mais generalistas. Por outro lado, espécies com síndromes de dispersão mais especialistas, como a zoocoria, são mais frequentes que espécies generalistas. Além disso, aumentos de déficit hídrico e perturbações antrópicas exercem influências distintas na diversidade funcional de atributos reprodutivos. Os padrões de frequência e composição de atributos funcionais reprodutivos de plantas lenhosas da Caatinga não são ditados pela elevada riqueza de espécies e abundância de indivíduos de representantes das famílias Leguminosae e Euphorbiaceae.

Nossos resultados reforçam a idéia de que variações nos gradientes ambientais (déficit hídrico no nosso caso) e de perturbação antrópica crônica são responsáveis por diferenças nas respostas (negativas, positivas ou neutras) de frequência de atributos reprodutivos especializados e diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de plantas. Como

já documentado, gradientes de disponibilidade de água em florestas tropicais está associada às mudanças na composição (Segura *et al.* 2002; Engelbrecht *et al.* 2007; Esquivel-Muelbert *et al.* 2016; Hiltner *et al.* 2016) e frequências de atributos de história de vida de espécies de plantas (Gentry 1982; Bullock 1995; Medina 1995), sendo considerado o principal driver estruturador de comunidades de plantas na Caatinga (Andrade *et al.* 2009; Tabarelli *et al.* 2003; Rito *et al.* 2017a). Além disso, Rito *et al.* (2017b) confirmam o padrão observado também para as espécies de Euphorbiaceae submetidas à CAD em áreas de Caatinga. De acordo com esses autores, as espécies de Euphorbiaceae não respondem de maneira semelhante às perturbações antrópicas crônicas em termos de abundância de indivíduos, mesmo quando as espécies do mesmo gênero são consideradas, como as espécies do gênero *Croton*. Alterações na diversidade funcional de atributos é esperado para espécies de plantas de uma comunidade em resposta às mudanças graduais de déficit hídrico e perturbações antrópicas crônicas.

Na Caatinga, como já documentado, a disponibilidade de água no solo durante os períodos de seca parece determinar a diversidade de espécies de plantas, tanto em escala temporal/sazonal (Barbosa *et al.* 2003) quanto espacial (Tabarelli *et al.* 2003; Rito *et al.* 2017a), uma vez que afeta o estabelecimento e desenvolvimento (Kaufmann 1972; Segura *et al.* 2002). As divergências na respostas de espécies com atributos especialistas aos aumentos no nível de WD, observadas nesse estudo, podem ser explicadas pela capacidade fisiológica de cada espécie de se proliferar nesse gradiente hídrico (Souza *et al.* 2010; Oliveira *et al.* 2014; Frosi *et al.* 2017). Sob condições experimentais, Souza *et al.* (2010) observaram que as espécies de Fabaceae *Piptadenia moniliformes* e *Trischidium molle* possuem alta tolerância ao estresse hídrico, indicando preferência por solos com pouca disponibilidade de água. Essas espécies apresentaram respostas fisiológicas negativas quando o nível de água era aumentado. De acordo com Frosi *et al.* (2017) as espécies de Malvaceae

*Sterculia foetida* e *Pachira aquática* mostram respostas diferentes após a reidratação, onde *S. foetida* apresenta maior aptidão após a reidratação quando comparada a *P. aquática*. A rápida reidratação pode conferir vantagens no desenvolvimento, retomando mais rapidamente o crescimento após o período seco.

As perturbações antrópicas podem resultar em uma série de consequências na estrutura e diversidade de comunidades de plantas: 1) a coleta de recursos, madeireiros ou não-madeireiros, pode levar à morte dos indivíduos mais coletados; 2) a longo prazo, o pastoreio pode elevar o domínio de espécies menos palatáveis e resistentes ao pasto, pode dificultar o estabelecimento de mudas e desenvolvimento de plântulas; 3) pode, ainda, resultar em deterioração de propriedades do solo, como nutrientes e microbiota associada (para revisão ver Albuquerque *et al.* 2017). Essas consequências são capazes de alterar a representatividade de outras espécies de plantas no ecossistema (Albuquerque *et al.* 2017; Ribeiro *et al.* 2015; Rito *et al.* 2017). Alguns estudos mostraram os efeitos das perturbações antrópicas crônicas sobre a composição da comunidade de plantas na Caatinga. Ribeiro *et al.* (2015) observaram a substituição de espécies intolerantes ao CAD, como *Bauhinia cheilantha*, *Senna macranthera*, *Myracrodruon urundeuva* e *Fraunhofer multiflora*, por espécies adaptadas, como *Croton sonderianus*, *Mimosa tenuiflora* e *Jatropha mollissima*. Rito *et al.* (2017) ao analisar a abundância de indivíduos de espécies da família Euphorbiaceae, verificaram que *Croton sonderianus* e *Jatropha mollissima* se beneficiaram com aumentos no nível de CAD, enquanto *Croton adamantinus* apresentou redução na abundância, e *Cnidoscolus quercifolius* e *Sapium glandulosom* permaneceu com a abundância inalterada. Na Caatinga, *Myracrodruon urundeuva* é amplamente utilizada na farmacologia popular, construção civil e confecção de móveis (Almeida *et al.* 1998), já *Jatropha mollissima*, por apresentar baixa densidade de madeira e palatabilidade, não possui interesse madeireiro, produção de lenha ou forrageiro (Ribeiro *et al.* 2015). Portanto, nossos resultados indicam que as diferenças nas respotas das

plantas ao WD e CAD refletem em respostas complexas da diversidade funcional de atributos reprodutivos.

Em resumo, esse é o primeiro trabalho que evidencia os efeitos complexos de déficit hídrico e diferentes fontes de perturbações antrópicas crônicas sobre a frequência e diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de plantas na Caatinga, um dos núcleos de floresta tropical sazonalmente seca na América do Sul. Devido a ação intensa de perturbações antrópicas crônicas e ameaças de rápidas mudanças climáticas, é necessário o desenvolvimento de técnicas de gestão para evitar a degradação dos recursos naturais e auxiliar na subsistência da população rural da Caatinga, além de aumentar a cobertura de áreas protegidas.

### **Agradecimentos**

À Sheila Milena Soares pela ajuda com informações de atributos reprodutivos de algumas das espécies do banco de dados. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - processo PELD 403770/2012-2 e Edital Universal 470480/2013-0) e Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE- processo IBPG-0774-2.03/13) pelo auxílio financeiro.

### **Literatura Citada**

- Achard, F., Eva, H. D., Stibig, H. J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T., Malingreau, J. P. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M. A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968–980.

- Albuquerque, U. P., Gonçalves, P. H. S.; Júnior, W. S. F.; Chaves, L. S.; Oliveira, R. S., Silva, T. L. L., Santos, G. C., Araújo, E. L. 2017. Human as niche constructors: revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. *Perspectives in Ecology and Conservation* DOI.org/10.1016/j.pecon.2017.08.006
- Almeida, S. P., Proença, C. E. B., Sano, S. M., Ribeiro, J. F. 1998. *Cerrado: Espécies vegetais úteis*. Planaltina: Embrapa-CPAC. 188p.
- Andrade-Lima, D. 1981. The Caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4:149-153.
- Andrade, W. M., Lima, E. A., Rodal, M. J. N., Encarnação, C. R. F., Pimentel, R. M. M. 2009. Influência da precipitação na abundância de populações de plantas da Caatinga. *Revista de Geografia* 26 (2): 161-184.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Arnan, X., Cerdá, X., Retana, J. 2014. Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology* 83 (6): 1398-1408.
- Arnan, X., Cerdá, X., Rodrigo, A., Retana, J. 2013. Response of ant functional composition to fire. *Ecography* 36: 1182-1192.
- Backes, P. & Irgang, B. 2004. *Mata Atlântica: as árvores e a paisagem*. Editora Paisagem do Sul, Porto Alegre. 396p.
- Barbosa, D. C. A., Barbosa, M. C. A., Lima, L.C. M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. (eds) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. P. 657-694.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.

- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In: Bullock, S. M., Mooney, H. A., Medina, E. (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University. pp. 277-196.
- Blüthgen, N., Dormann, C.F., Prati, D., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Hölzel, N., Alt, F., Boch, S., Gockel, S., Hemp, A., Müller, J., Nieschulze, J., Renner, S. C., Schöning, I., Schumacher, U., Socher, S. A., Wells, K., Birkhofer, K., Buscot, F., Oelmann, Y., Rothenwöhrer, C., Scherber, C., Tschardtke, T., Weiner, C. N., Fischer, M., Kalko, E. K. V., Linsenmair, K. E., Schulze, E., Weisser, W. W. (2012). A quantitative index of land-use intensity in grasslands: Integrating mowing, grazing and fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 13, 207-220.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York. 515p.
- Câmara, T., Leal, I. R., Blüthgen, N., Oliveira, F. M. P., Queiroz, R. T., Arnan, X. 2018. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *Journal of Animal Ecology* DOI: 10.1111/1365-2656.12820
- Caruso, C. M. 2006. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia sifilítica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *American Journal of Botany* 93 (4): 531-538.
- Chou, S. C., Lyra, A., Mourão, C., Derecynski, C., Pilotto, I., Gomes, J., Bustamante, J., Tavares, P., Silva, A., Rodrigues, D., Campos, D., Chagas, D., Sueiro, G., Siqueira, G., Marengo, J. 2014. Assessment of climate change over South America under RCP 4.5 and 8.5 downscaling scenarios. *American Journal of Climate Change* 3: 512-525.

- Delassala, D. A., Williams, J. E., Williams, C. D., Franklin, J. E. 2004. Beyond smoke and mirrors: a synthesis of fire policy and science. *Conservation Biology* 18 (4): 976-986.
- Dirzo R. & Miranda, A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity – a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4 (4): 444-447.
- Dirzo, R., Young, H. S., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345 (6195): 401-406.
- Elle, E. & Hare, J. D. 2002. Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology* 16: 79–88.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press. 511 p.
- Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L. & Hubbell, S. P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80–82.
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. C., Lewis, S. L. et al. 2016. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* 40 (5): 618-629.
- ESRI 2010. ArcGIS Desktop, Release 10. Redlands, CA, Environmental Systems Research Institute.
- Faegri, K. and Pijl, L. van der 1979. The principles of pollination ecology, 3ed. Pergamon, Oxford.
- Freire, N. C. F 2015. Mapeamento e análise espectro-temporal das unidades de conservação de proteção integral da administração federal no Bioma Caatinga- Parque Nacional do Catimbau. Ministério da Educação, Fundação Joaquim Nabuco, 52 p.
- Frosi, G., Harand, W., Oliveira, M. T., Pereira, S., Cabral, S. P., Montenegro, A. A. A., Santos, M. G. 2017. Different physiological responses under drought stress result in



- different recovery abilities of two woody evergreen species. *Acta Botanica Brasilica* 31 (2): 153-160.
- Galen, C., Sherry, R. A., Carroll, A. B. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 118:461–470.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America: Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of Missouri Botanical Garden*, 69: 557–593.
- Girão, L. C., Lopes, A. V., Tabarelli, M. and Bruna, E. M. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *PloS One* 2 (9): 71-94.
- Hall, A. J., Vilella, F., Trapani, N., Chimenti, C. 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize. *Field Crop Research* 5: 349-363.
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bukáček, R., Blust, G., Cock, R., Dirksen, J., Dormann, C. F., Filippi, R., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stöckli, R., Thenail, C., Wingerden, W., Bugter, R. (2006). Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy*, 24, 165 – 181.
- Hiltner, U., Bräuning, A., Gebrekirstos, A., Huth, A, Fischer, R. 2016. Impacts of precipitation variability on the dynamics of a dry tropical montane forest. *Ecological Modelling* 320: 92-101.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Suíça. 151 p.

- Kaufmann, M. R. 1972. Water deficits and reproductive growth. In: Kozlowski, T. T. Plant responses and control of water balance. Vol 3. Academic Press, New York and London. Pp. 91-118.
- Klein, A. M., Hendrix, S. D., Clough, Y., Scofield, A., Kremen, C. 2014. Interacting effects of pollination, water and nutrientes on fruit tree performance. *PLant Biology* 17 (1): 201-208.
- Köppen W. 1948. Climatologia: con un estudio de lós climas de la tierra. Fondo de Cultura Econômica. México.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., Stouffer, P. C., Williamson, G. B., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H. L., Houtan, K. S. V., Zartman, C. E., Boyle, S. A., Didham, R. K., Andrade, A., Lovejoy, T. E. (2011) The fate of Amazonian forest fragments: a 32-years investigation. *Biological Conservation*, 144: 56-67.
- Leal, L. C., Andersen, A. N., Leal, I. R. 2014. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorus plants in Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174: 173-181.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam. Martin, G. (1995) Ethnobotany - a methods manual. Chapman Hall. London.
- Lepš, J., Bello, F., Lavorel, S., Bernan, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78: 481-501.
- Lôbo, D., Tabarelli, M., Leal, I. R. 2011. Relocation of *Croton sonderianus* (Euphorbiaceae) seeds by *Pheidole fallax* Mayr (Formicidae): a case of post-dispersal seed protection by ants? *Neotropical Entomology* 40 (4): 440-444.

- Lopes, A. V., Girão, L. C., Santos, B. A., Peres, C. A. & Tabarelli, M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142: 1154-1165.
- Lorenzi, H. 2002a. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Volume 1. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 368 p.
- Lorenzi, H. 2002b. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Volume 2. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 368 p.
- Magrin, G. O., Marengo, J. A., Boulanger, J. P., Buckeridge, M. S., CastellanoS, E., Poveda, G., Scarano, F. R., Vicuña, S. 2014. Central and South America. *In*: Barros, V. R., Field, C. B., Dokken, D. J., Mastrandrea, M. D., Mach, K. J., Bilir, T. E., Chatterjee, M., Ebi, K. L., Estrada, Y. O., Genova, R. C., Girma, B., Levy, A. N., MacCracken, S., White, L. L. (Eds). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge and New York. Tree 14 (11) 450-453.
- Mal, T. K. & J. Lovett-Doust. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92: 819–825.
- Martorell, C. & Peters, E. M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199-207.
- McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the net mass extinction.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. *In*: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (Eds), *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 221–242. Cambridge: Cambridge University Press. 450 pp.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R. Oksanen M. J., Suggests, M. 2015. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.3.
- Oliveira, F. M. P., Ribeiro-Neto, J. D., Andersen, A. N., Leal, I. R. 2017. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant Community structure: interactions with soil type in Barzilian Caatinga. *Environmental Conservation* DOI:10.1017/S0376892916000291.
- Pijl, L. van der 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3. ed. New York: Springer-Verlag.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24:43.
- R Developmente Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistica Computing, Vienna, Austria.
- Ribeiro-Neto, J. D., Arnan, X., Tabarelli, M., Leal, I. R. 2016. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation* 25: 943-956.
- Ribeiro, E. M. S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M., Leal, I. R. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52: 611-620.
- Ribeiro, E. M. S., Santos, B. A., Arroyo-Rodríguez, V., Tabarelli, M., Souza, G., Leal, I. R. 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97 (6): 1583-1592.
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L. H. P., Lohman, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E.

- C., Silva, C. F. Mesquita, M. R., Procópio, L. C. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: INPA-DFID. 799 p.
- Richards, A. J. 1997. Plant Breeding Systems. 2ed. Chapman & Hall, Cambridge.
- Rito, K. F., Arroyo-Rodriguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., Tabarelli, M. 2017a. Precipitation mediates the effects of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* DOI: 10.1111/1365-2745.12712.
- Rito, K. F., Tabarelli, M., Leal, I. R. 2017b. Euphorbiaceae to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology* DOI 10.1007/s11258-017-0726-x
- Rodal, M. J. N., Andrade, K. V. A., Sales, M. F., Gomes, A. P. S. 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional do município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58 (3): 517-526.
- Santos, B. A., Tabarelli, M., Melo, F. P., Camargo, J. L. C., Andrade, A., Laurance, S. G., Laurance, W. F. 2014. Phylogenetic impoverishment of Amazonia tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *Plos One* 9 (11).
- Santos-Silva, E. E., Almedia, W. R., Tabarelli, M., Peres, C. A. 2016. Habitat fragmentation and the future structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plant Ecology* 217 (9): 1129-1140.
- Segura, G., Balvanera, P., Duran, E., Perez-Jimenez, A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259–271.
- Silva, E. C., Nogueira, R. J. M. C., Azevedo-Neto, A. D., Santos, V. F. 2003. Estomatal behavior and leaf water potential in three wood species cultivated under water stress. *Acta Botanica Brasilica* 17:231–246. doi:10.1590/S0102-3306200300020000

- Singh, S. P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, 25: 1-2.
- Sobrinho, M., Tabarelli, M., Machado, I. C., Sfair, J. C., Bruna, E. M., Lopes, A. V. 2016. Land use, fallow period and recovery of Caatinga forest. *Biotropica* 48 (5): 586-597.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. 2<sup>nd</sup>ed. Freeman, New York.
- Souza, B. D., Meiado, M. V., Rodrigues, B. M., Santos, M. G. 2010. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes. *Acta Physiologiae Plantarum* 32: 235-244.
- Spjut, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 70: 1- 182.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Ribeiro, M. C., Peres, C. A. 2010. Prospects for Biodivers Conserv in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* 143: 2328-2340.
- Tabarelli, M., Silva, J. M. C., Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.
- Tabarelli, M., Vicente, A., Barbosa, D. A. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 53: 197-210.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Disponível em <http://theplantlist.org>.
- Trabucco, A. & Zomer, R. J. 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database CGIAR Consortium for Spatial Information. Publicação online em: <http://www.cgiar-csi.org>
- Waser, N. M. & Price, M. 2016. Drought, pollen and nectar availability and pollination success. *Ecology* 97 (6): 1400-1409.
- Winfree, R.; Griswold, T.; Kremen, C. 2007. Effects of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, 21 (1): 213-223.

### **Informação Suplementar**

**Tabela S1.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S2.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoas, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S3.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira

**Tabela S4.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de toda comunidade de espécies lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira

**Tabela S5.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoas, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S6.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S7.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S8.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S9.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S10.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.



**Tabela S11.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

**Tabela S12** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.





Borboletas\*

Generalista

Especialista

Vertebrados

+

-

---

**Tipo de fruto**

Fruto seco

Fruto carnoso

---

**Dispersão**

Zoocoria\*\*

+

-

Autocoria\*

Anemocoria\*

Biótica

Abiótica

---





---

**Tipo de fruto**

Fruto seco

Fruto carnosos

---

**Dispersão**

Zoocoria\*\*

+

-

Autocoria\*

Anemocoria\*

Biótica

Abiótica

---







**Tabela S1.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos, e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Câmara	-	105.5	0.00	0.353
	WEI	106.5	1.01	0.214
Tubo	-	34.9	0.00	0.294
	DH	35.1	0.13	0.275
	WEI	35.8	0.88	0.189
Disco	DH	37.1	0.00	0.396
	-	38.0	0.86	0.257
Campânula	DH+WEI	36.1	0.00	0.463
	DH+GPI+WEI	37.5	1.37	0.233
Goela	DH+GPI+PPI+DH:PPI	36.1	0.00	0.402
	GPI	37.5	1.01	0.242
Inconspícua	DH	29.4	0.00	0.420
	DH+PPI	30.2	0.84	0.276
Pincel	-	13.8	0.00	0.367
	WEI	15.1	1.29	0.192
	GPI	15.7	1.93	0.140
Estandarte	-	17.0	0.00	0.367
	PPI	18.5	1.48	0.175
	WEI	18.8	1.79	0.150
Flores com fácil acesso ao recurso	-	144.2	0.00	0.258
	WEI	144.2	0.00	0.258
	GPI+WEI	144.4	0.12	0.243
Flores com difícil acesso ao recurso	DH+WEI	144.9	0.65	0.187
	-	144.2	0.00	0.258
	WEI	144.2	0.00	0.258
	GPI+WEI	144.4	0.12	0.243
	DH+WEI	144.9	0.65	0.187
<b>Tamanho floral</b>				
Inconspícuo	DH	73.9	0.00	0.357
	DH+WEI+DH:WEI	75.6	1.69	0.153
	DH+GPI	75.6	1.71	0.152
Pequena	-	97.5	0.00	0.266
	WEI	98.0	0.55	0.202

	DH+WEI	98.6	1.09	0.154
	DH+WEI	98.8	1.29	0.140
	PPI	98.9	1.38	0.133
	GPI+PPI	99.4	1.89	0.104
Média	-	80.9	0.00	0.337
	GPI	81.1	0.15	0.312
Grande	DH+GPI+DH:GPI	55.1	0.00	0.293
	GPI	55.7	0.57	0.220
	GPI+WEI	55.7	0.58	0.219
Muito grande	DH+GPI	78.9	0.00	0.253
	DH+GPI	78.9	0.08	0.243
	DH+WEI	79.9	1.07	0.148
	DH+WEI+DH:WEI	79.9	1.08	0.148
	DH+GPI+WEI	80.1	1.22	0.138
Inconspícuo + Pequena	WEI	142.3	0.00	0.424
	DH+WEI	143.9	1.58	0.193
Média + Grande + Muito grande	WEI	142.3	0.00	0.424
	DH+WEI	143.9	1.58	0.193
<b>Recurso floral</b>				
Néctar	-	39.8	0.00	0.375
	WEI	41.4	1.57	0.171
	DH+GPI+PPI+DH:GPI+DH:PP	47.0	0.00	0.350
Pólen	I	47.4	0.43	0.283
	DH+GPI+DH:GPI	47.4	0.43	0.283
Óleo	DH+WEI	50.6	0.00	0.316
	WEI	50.9	0.32	0.269
	-	52.2	1.64	0.139
<b>Sistema sexual</b>				
Hermafrodita	DH	33.9	0.00	0.372
	DH+GPI	34.5	0.65	0.269
Monóica	-	73.9	0.00	0.357
	PPI	75.6	1.69	0.153
	WEI	75.6	1.71	0.152
Dióica	DH	32.0	0.00	0.383
	DH+PPI	33.0	0.92	0.241
<b>Sistema reprodutivo</b>				
Autocompatível	-	76.9	0.00	0.393
	WEI	78.1	1.24	0.212
Auto-incompatível	DH+WEI+DH:WEI	83.7	0.00	0.534
Polinização cruzada	DH+WEI+DH:WEI	68.0	0.00	0.326

obrigatória (AI + D)

	DH+WEI	68.7	0.68	0.232
	DH	69.0	1.04	0.194
<b>Sistema de polinização</b>				
Aves	GPI+PPI+WEI	30.5	0.00	0.223
	DH+GPI+PPI	30.6	0.02	0.221
	DH+GPI+PPI+WEI	31.0	0.51	0.173
	GPI+PPI	31.1	0.61	0.164
	GPI	31.9	1.40	0.111
	DH+GPI	32.0	1.46	0.108
Morcegos	DH+WEI	28.3	0.00	0.285
	DH	28.3	0.09	0.273
	WEI	28.9	0.67	0.204
	-	30.0	1.75	0.119
Vento	-	13.3	0.00	0.344
	DH	14.0	0.69	0.244
	WEI	14.8	1.49	0.163
	DH	33.3	0.00	0.478
Abelhas	DH+WEI	24.8	0.00	0.572
Esfingídeos	-	36.9	0.00	0.358
DPI	PPI	38.0	1.12	0.204
	DH	38.6	1.68	0.154
	GPI+PPI	26.9	0.00	0.389
Mariposas	-	28.0	1.09	0.225
	GPI	28.4	1.47	0.187
	DH+WEI	39.6	0.00	0.304
	WEI	40.2	0.55	0.231
Besouros	-	40.4	0.74	0.144
	DH	41.1	1.49	0.057
	GPI+PPI+WEI	31.0	0.00	0.257
	-	31.1	0.11	0.242
	WEI	31.5	0.47	0.202
Borboletas	GPI+PPI+WEI	32.5	1.53	0.119
	-	150.0	0.00	0.369
	PPI	151.4	1.39	0.184
	-	150.0	0.00	0.369
Generalista	PPI	151.4	1.39	0.184
	-	150.0	0.00	0.369
Especialista	PPI	151.4	1.39	0.184
	DH+WEI	79.4	0.00	0.343
	DH	80.3	0.89	0.219
Vertebrados	WEI	80.6	1.20	0.188
<b>Dispersão</b>				
Zoocoria	DH	27.1	0.00	0.511
	DH+PPI	29.1	1.97	0.191
Autocoria	-	27.7	0.00	0.442

Anemocoria	-	41.5	0.00	0.317
	WEI	42.7	1.11	0.182
	PPI	42.8	1.23	0.171
	DH	42.9	1.38	0.159
Biótica	-	164.4	0.00	0.356
	DH	165.2	0.83	0.235
Abiótica	-	164.4	0.00	0.356
	DH	165.2	0.83	0.235
<b>Tipo de fruto</b>				
Fruto seco	-	40.7	0.00	0.409
	PPI	42.3	1.58	0.186
Fruto carnoso	GPI+WEI	43.0	0.00	0.220
	-	44.1	1.08	0.128
	DH+GPI	44.5	1.46	0.106

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S2.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Tubo	-	184.7	0.00	0.459
Disco	DH+PPI+WEI	151.7	0.00	0.391
	DH+WEI	151.9	0.25	0.345
Campânula	GPI+WEI	125.8	0.00	0.261
	GPI	125.8	0.02	0.259
	-	126.5	0.70	0.184
	WEI	127.0	1.20	0.144
Goela	DH	163.3	0.00	0.420
Pincel	-	134.0	0.00	0.411
	GPI	135.9	1.91	0.158
	WEI	136.0	1.95	0.155
Estandarte	PPI	168.7	0.00	0.382
	-	169.7	0.95	0.238
Flores com fácil acesso ao recurso				
	DH+PPI+WEI+DH:PPI	180.2	0.00	0.223
	WEI	180.4	0.19	0.223
	PPI+WEI	180.4	0.20	0.201
	DH+GPI+WEI+DH:GPI	180.9	0.69	0.158
	GPI+WEI	181.4	1.22	0.121
	DH+PPI+WEI	181.9	1.70	0.095
Flores com difícil acesso ao recurso				
	DH+PPI+WEI+DH:PPI	180.2	0.00	0.223
	WEI	180.4	0.19	0.223
	PPI+WEI	180.4	0.20	0.201
	DH+GPI+WEI+DH:GPI	180.9	0.69	0.158
	GPI+WEI	181.4	1.22	0.121
	DH+PPI+WEI	181.9	1.70	0.095
<b>Tamanho floral</b>				
Inconspícuo	-	148.7	0.00	0.484
Pequeno	WEI	177.9	0.00	0.315
	GPI+PPI+WEI	179.0	1.06	0.185
	GPI+WEI	179.6	1.66	0.138
	GPI+PPI	179.7	1.81	0.128
	DH+WEI	179.9	1.92	0.120
Médio	WEI	180.0	0.00	0.384
	DH+WEI	181.3	1.39	0.192

	-	181.8	1.80	0.156
Grande	DH	142.8	0.00	0.321
	-	143.8	1.03	0.192
	DH+GPI	144.3	1.48	0.153
	GPI	144.5	1.74	0.134
Muito grande	DH	157.9	0.00	0.307
	DH+GPI	158.8	0.86	0.200
	-	158.9	0.99	0.187
	GPI	159.0	1.09	0.179
Inconspícuo + Pequeno	WEI	190.0	0.00	0.395
	-	191.1	1.06	0.233
Médio+ grande + Muito grande	WEI	190.0	0.00	0.395
	-	191.1	1.06	0.233
<b>Recurso floral</b>				
Néctar	DH	176.8	0.00	0.304
	DH+WEI	177.0	0.28	0.264
	-	178.0	1.24	0.164
Pólen	DH+GPI+PPI	164.0	0.00	0.309
	DH	164.5	0.48	0.243
	DH+PPI	165.0	1.04	0.184
Óleo	WEI	148.4	0.00	0.452
	DH+WEI	149.8	1.38	0.226
<b>Sistema sexual</b>				
Hermafrodita	-	147.1	0.00	0.407
	WEI	148.8	1.65	0.178
Monóico	-	148.7	0.00	0.484
<b>Sistema reprodutivo</b>				
Autocompatível	WEI	207.3	0.00	0.420
	PPI+WEI	209.0	1.68	0.181
Auto-incompatível	GPI+PPI	204.4	0.00	0.235
	-	204.5	0.13	0.220
	DH	205.0	0.67	0.168
	GPI	205.1	0.77	0.159
	DH+GPI+PPI	205.9	1.53	0.109
	WEI	205.9	1.54	0.109
<b>Sistema de polinização</b>				
Morcegos	-	182.8	0.00	0.430
	WEI	184.5	1.71	0.182
Abelhas	-	178.8	0.00	0.456
DPI	-	138.4	0.00	0.372
	WEI	138.9	0.56	0.282
Esfingídeos	WEI	150.2	0.00	0.267
	DH+WEI	150.3	0.06	0.259
	PPI	151.0	0.80	0.179
	DH+PPI	151.6	1.38	0.134
Generalista	-	185.6	0.00	0.406
	PPI	187.0	1.44	0.198
Especialista	-	185.6	0.00	0.406

Vertebrados	PPI	187.0	1.44	0.198
	-	182.8	0.00	0.430
	WEI	184.5	1.71	0.182

---

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo.



**Tabela S3.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de espécies de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoas, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Tubo	-	166.5	0.00	0.286
	DH+WEI+ DH:WEI	167.2	0.64	0.207
	DH	167.4	0.92	0.181
Disco	DH+GPI+WEI+ DH:GPI	174.7	0.00	0.535
Campânula	DH+WEI	181.8	0.00	0.271
	DH	182.0	0.17	0.249
	WEI	182.1	0.30	0.233
Inconspícua	DH	166.4	0.00	0.378
	DH+WEI	167.5	1.10	0.218
	DH-WEI+ DH:WEI	167.9	1.47	0.181
Flores com fácil acesso ao recurso		180.2	0.00	0.223
	DH+PPI+WEI+DH:PPI			
	WEI	180.4	0.19	0.203
	PPI+WEI	180.4	0.20	0.201
	DH+GPI+WEI+DH:GPI	180.9	0.69	0.158
	GPI+WEI	181.4	1.22	0.121
	DH+PPI+WEI	181.9	1.70	0.095
Flores com difícil acesso ao recurso		180.2	0.00	0.223
	DH+PPI+WEI+DH:PPI			
	WEI	180.4	0.19	0.203
	PPI+WEI	180.4	0.20	0.201
	DH+GPI+WEI+DH:GPI	180.9	0.69	0.158
	GPI+WEI	181.4	1.22	0.121
	DH+PPI+WEI	181.9	1.70	0.095
<b>Tamanho floral</b>				
Inconspícuo	-	173.8	0.00	0.346
	GPI	175.2	1.32	0.179
	DH	175.2	1.34	0.177
Pequeno	WEI	181.7	0.00	0.302
	PPI+WEI	182.5	0.82	0.200
	-	182.9	1.27	0.160
	PPI	183.2	1.57	0.138
	GPI+WEI	183.5	1.80	0.123
	WEI	193.6	0.00	0.291
Médio	PPI+WEI	193.7	0.18	0.266
	PPI	194.7	1.13	0.165
	-	195.0	1.42	0.143

Grande	PPI	138.9	0.00	0.485
	GPI+PPI	140.6	1.73	0.204
Inconspícuo + Pequeno	WEI	190.0	0.00	0.395
	-	191.1	1.06	0.233
Médio + Grande	WEI	190.0	0.00	0.395
	-	191.1	1.06	0.233
<b>Sistema de polinização</b>				
Vento	-	127.6	0.00	0.335
	DH	128.1	0.55	0.255
	WEI	129.1	1.48	0.160
Abelhas	-	183.2	0.00	0.335
	DH	183.8	0.63	0.244
	PPI	184.9	1.77	0.138
DPI	-	183.5	0.00	0.339
	PPI	184.1	0.56	0.257
Borboletas	-	163.5	0.00	0.397
	GPI	165.0	1.57	0.181

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S4.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de toda comunidade de espécies lenhosas do PARNA Catimbau.

PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Câmara	-	62.7	0.00	0.318
	WEI	63.2	0.48	0.250
	DH+WEI	64.6	1.83	0.127
	DH	64.6	1.84	0.127
Tubo	-	90.6	0.00	0.420
	PPI	91.7	1.81	0.170
Disco	DH	103.2	0.00	0.352
	-	103.8	0.63	0.257
Campânula	DH+WEI+DH:WEI	90.6	0.00	0.517
	DH+GPI+WEI+DH:WEI	91.7	1.14	0.292
Goela	DH	107.4	0.00	0.273
	-	107.6	0.21	0.246
	PPI	108.7	1.22	0.148
	DH+PPI	108.8	1.39	0.137
	DH+WEI	109.2	1.75	0.114
	DH	76.4	0.00	0.284
Inconspícua	-	76.4	0.03	0.280
	DH+WEI+DH:WEI	77.0	0.64	0.206
	-	26.1	0.00	0.341
Pincel	GPI	27.1	0.99	0.207
	PPI	28.0	1.94	0.129
	GPI+PPI	86.3	0.00	0.412
Estandarte	DH+GPI+PPI	87.9	1.64	0.181
Flores com fácil acesso ao recurso	DH	168.7	0.00	0.482
Flores com difícil acesso ao recurso	DH	168.7	0.00	0.482
<b>Tamanho floral</b>				
Inconspícuo	-	95.0	0.00	0.380
	PPI	96.7	1.74	0.159
	GPI+PPI	97.0	1.97	0.141
Pequeno	WEI	116.2	0.00	0.322
	DH+WEI	116.7	0.45	0.257

	PPI+WEI	117.9	1.70	0.137
	-	118.1	1.83	0.129
Médio	DH	88.1	0.00	0.411
	DH+WEI	89.3	1.22	0.223
Grande	-	100.4	0.00	0.338
	WEI	101.4	1.06	0.200
	PPI	102.3	1.94	0.128
Muito grande	DH	89.0	0.00	0.411
	DH+ WEI	90.4	1.38	0.206
Inconspícuo + Pequeno	DH+WEI	181.3	0.00	0.333
	WEI	182.4	1.08	0.194
	DH	182.8	1.51	0.156
Médio + Grande + Muito grande	DH+WEI	181.3	0.00	0.333
	WEI	182.4	1.08	0.194
	–	182.4	1.14	0.189
	DH	182.8	1.51	0.156
<b>Recurso floral</b>				
Néctar	DH	102.7	0.00	0.336
	-	103.4	0.72	0.234
	DH+ PPI	104.0	1.29	0.176
Pólen	DH	73.5	0.00	0.487
Óleo	GPI+ WEI	92.8	0.00	0.286
	WEI	93.5	0.71	0.201
	GPI	93.6	0.73	0.199
	-	94.4	1.52	0.134
<b>Sistema sexual</b>				
Hermafroditas	-	99.3	0.00	0.282
	GPI+PPI	99.9	0.54	0.216
	DH	100.8	1.46	0.136
	DH+GPI+PPI	100.9	1.61	0.126
	WEI	100.9	1.62	0.126
	PPI	101.1	1.80	0.115
Monóico	-	95.0	0.00	0.380
	PPI	96.7	1.74	0.159
	GPI+ PPI	97.0	1.97	0.141
Dióico	-	75.7	0.00	0.308
	DH	76.1	0.39	0.254
	DH+GPI+PPI+DH:GPI+DH:PPI	76.5	0.85	0.201
<b>Sistema reprodutivo</b>				
Aurocompatível	DH	91.3	0.00	0.322
	-	91.6	0.33	0.273

Auto-incompatível	DH+PPI	92.8	1.56	0.148
	DH+GPI	79.7	0.00	0.326
	DH+GPI+DH:GPI	80.6	0.92	0.206
	DH	80.8	1.04	0.194
	GPI	81.5	1.81	0.132
Sistema de polinização cruzada obrigatória (AI+ D)	-	90.3	0.00	0.367
	GPI	91.5	1.15	0.207
	PPI	91.9	1.59	0.166
<b>Sistema de polinização</b>				
Aves	-	102.9	0.00	0.306
	WEI	104.2	1.28	0.162
	GPI+PPI	104.3	1.39	0.153
	GPI+PPI+WEI	104.4	1.51	0.144
	PPI	104.5	1.58	0.139
Morcegos	DH	85.0	0.00	0.423
Venta	-	70.1	0.00	0.377
	DH	71.3	1.18	0.209
	WEI	71.8	1.68	0.163
Abelhas	WEI	99.4	0.00	0.443
	-	101.2	1.87	0.174
Esfingídeos	DH+GPI+WEI	68.2	0.00	0.560
DPI	-	112.9	0.00	0.374
	WEI	114.2	1.29	0.196
	DH	114.9	1.99	0.138
Mariposas	GPI+PPI	38.1	0.00	0.432
	GPI	39.8	1.68	0.186
Besouros	DH+WEI	63.6	0.00	0.375
	DH	64.1	0.56	0.283
Borboletas	GPI+PPI	84.8	0.00	0.267
	-	85.3	0.55	0.203
	DH+GPI+PPI	85.6	0.79	0.180
	PPI	85.8	1.03	0.159
	DH	86.6	1.83	0.107
Generalista	WEI	180.2	0.00	0.435
	-	181.5	1.27	0.230
Especialista	WEI	180.2	0.00	0.435
	-	181.5	1.27	0.230
Vertebrados	-	193.0	0.00	0.346
	WEI	193.6	0.57	0.260
<b>Dispersão</b>				
Zoocoria	-	89.5	0.00	0.378

	WEI	90.7	1.17	0.211
	DH	91.4	1.92	0.145
Autocoria	-	111.1	0.00	0.408
	PPI	112.6	1.49	0.194
Anemocoria	-	98.3	0.00	0.430
	GPI	100.2	1.94	0.163
Biótico	–	176.3	0.00	0.396
	WEI	177.6	1.34	0.202
Abiótico	–	176.3	0.00	0.396
	WEI	177.6	1.34	0.202
<b>Tipo de fruto</b>				
Fruto seco	-	105.1	0.00	0.388
	WEI	107.0	1.96	0.145
Fruto carnoso	-	92.8	0.00	0.465

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S5.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Tubo	-	188.0	0.00	0.401
	GPI	189.5	1.55	0.184
	DH	189.9	1.90	0.155
Disco	-	159.8	0.00	0.286
	GPI	159.8	0.01	0.285
	PPI	160.6	0.81	0.191
Campânula	GPI+WEI	8.8	0.00	0.330
	GPI	9.8	1.06	0.195
	WEI	9.9	1.11	0.190
	-	10.2	1.46	0.159
Goela	-	188.4	0.00	0.360
	GPI	189.7	1.31	0.188
	DH	189.9	1.50	0.170
Pincel	-	37.7	0.00	0.444
	GPI	39.6	1.99	0.164
Estandarte	DH	185.0	0.00	0.387
	DH+GPI	186.3	1.24	0.208
Flores com fácil acesso ao recurso	DH+PPI+DH:PPI	187.1	0.00	0.448
	DH+GPI+DH:GPI	188.6	1.48	0.214
Flores com difícil acesso ao recurso	DH+PPI+DH:PPI	187.1	0.00	0.448
	DH+GPI+DH:GPI	188.6	1.48	0.214
<b>Tamanho floral</b>				
Inconspícuo	-	163.9	0.00	0.297
	GPI+PPI	164.7	0.78	0.201
	WEI	165.0	1.12	0.170
	GPI	165.1	1.17	0.165
Pequeno	DH+WEI	194.3	0.00	0.379
	DH	196.1	1.88	0.148
	WEI	196.2	1.96	0.142
Médio	DH	191.3	0.00	0.394
	DH+WEI	192.0	0.68	0.280
Grande	DH+PPI+WEI+DH:PPI	58.2	0.00	0.272

	DH+PPI	59.1	0.91	0.172
	DH+GPI+WEI	59.5	1.27	0.144
	DH+GPI	59.5	1.39	0.136
	DH	59.7	1.45	0.132
Muito grande	DH+WEI	142.6	0.00	0.753
Inconspícuo + Pequeno	-	205.4	0.00	0.242
	WEI	205.9	0.49	0.190
	PPI	205.9	0.52	0.187
	GPI	206.4	0.98	0.148
	GPI+WEI	206.7	1.34	0.124
	PPI+WEI	207.0	1.60	0.109
Médio+ Grande + Muito grande	-	205.4	0.00	0.242
	WEI	205.9	0.49	0.190
	PPI	205.9	0.52	0.187
	GPI	206.4	0.98	0.148
	GPI+WEI	206.7	1.34	0.124
	PPI+WEI	207.0	1.60	0.109
<b>Recurso floral</b>				
Néctar	-	168.2	0.00	0.252
	PPI	168.2	0.06	0.245
	GPI	168.9	0.71	0.176
	DH+PPI	169.7	1.55	0.116
	DH	169.7	1.58	0.114
	DH+GPI	170.1	1.92	0.096
Pólen	DH+GPI+PPI+DH:GPI+DH:PPI	142.7	0.00	0.755
Óleo	GPI	156.5	0.00	0.357
	-	157.3	0.75	0.245
<b>Sistema Sexual</b>				
Hermafrodita	-	48.3	0.00	0.335
	WEI	48.6	0.26	0.294
Monóica	-	163.9	0.00	0.297
	GPI+PPI	164.7	0.78	0.201
	WEI	165.0	1.12	0.170
	GPI	165.1	1.17	0.165
<b>Sistema reprodutivo</b>				
Autocompatível	WEI	207.3	0.00	0.420
	PPI+WEI	209.0	1.68	0.181
Auto-incompatível	GPI+PPI	204.4	0.00	0.235
	-	204.5	0.13	0.220
	DH	205.0	0.67	0.168
	GPI	205.1	0.77	0.159
	DH+GPI+PPI	205.9	1.53	0.109
	WEI	205.9	1.54	0.109



<b>Sistema de polinização</b>				
Morcegos	-	187.3	0.00	0.369
	GPI	188.2	0.93	0.231
Abelhas	-	186.3	0.00	0.361
	DH	187.6	1.29	0.189
	GPI	187.7	1.40	0.179
DPI	-	105.9	0.00	0.323
	PPI	105.9	0.01	0.322
Esfingídeos	DH+WEI	123.0	0.00	0.344
	DH+PPI+WEI	124.1	1.06	0.202
	DH+PPI+WEI+DH:PPI	124.1	1.07	0.201
	DH+GPI+WEI	125.0	1.94	0.131
Generalista	-	185.6	0.00	0.406
	PPI	187.0	1.44	0.198
Especialista	-	185.6	0.00	0.406
	PPI	187.0	1.44	0.198
Vertebrados	-	187.3	0.00	0.369
	GPI	188.2	0.93	0.232
	-	187.3	0.00	0.369

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa de determinado modelo

**Tabela S6.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a frequência de atributos reprodutivos de indivíduos de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoas, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

Variável resposta	Melhores modelos	AICc	$\Delta$ AICc	Weight
<b>Tipo floral</b>				
Tubo	DH+WEI+ DH:WEI	182.4	0.00	0.468
Disco	DH+PPI+ DH:PPI	185.5	0.00	0.441
	DH+GPI+ DH:GPI	187.0	1.56	0.202
Campânula	DH	191.9	0.00	0.485
	DH_GPI	193.8	1.91	0.187
Inconspícua	DH+GPI+ DH:GPI	68.9	0.00	0.453
	DH+PPI+ DH:PPI	69.7	0.81	0.301
Flores com fácil acesso ao recurso	DH+PPI+DH:PPI	187.1	0.00	0.448
	DH+GPI+DH:GPI	188.6	1.48	0.214
Flores com difícil acesso ao recurso	DH+PPI+DH:PPI	187.1	0.00	0.448
	DH+GPI+DH:GPI	188.6	1.48	0.214
<b>Tipo floral</b>				
Inconspícuo	_-	184.3	0.00	0.475
Pequeno	DH+WEI	184.5	0.00	0.376
	WEI	185.7	1.15	0.211
	DH	186.0	1.51	0.176
Médio	WEI	194.3	0.00	0.308
	-	195.2	0.82	0.204
	DH+WEI	195.8	1.43	0.151
Grande	GPI+PPI	86.0	0.00	0.613
Inconspícuo + Pequeno	-	205.4	0.00	0.242
	WEI	205.9	0.49	0.190
	PPI	205.9	0.52	0.187
	GPI	206.4	0.98	0.148
	GPI+WEI	206.7	1.34	0.124
	PPI+WEI	207.0	1.60	0.109
Médio + Grande	-	205.4	0.00	0.242
	WEI	205.9	0.49	0.190
	PPI	205.9	0.52	0.187
	GPI	206.4	0.98	0.148
	GPI+WEI	206.7	1.34	0.124
	PPI+WEI	207.0	1.60	0.109

<b>Sistema de polinização</b>				
Vento	-	132.1	0.00	0.409
	DH	133.7	1.65	0.179
	WEI	134.0	1.92	0.157
Abelhas	WEI	173.4	0.00	0.290
	-	173.5	0.12	0.273
	DH	174.4	1.00	0.176
	DH+WEI	175.1	1.77	0.120
	DH+WEI	224.6	0.00	0.260
DPI	-	224.9	0.29	0.225
	WEI	225.0	0.48	0.205
	DH	225.6	0.99	0.158
	-	138.0	0.00	0.450
Borboletas	-	138.0	0.00	0.450

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S7.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

<b>Varável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	-	82.5	0.00	0.361
	PPI	83.9	1.36	0.183
	WEI	84.0	1.49	0.171
Tamanho floral	-	40.9	0.00	0.292
	GPI	40.9	0.06	0.284
	PPI	42.4	1.55	0.135
Recurso floral	WEI	85.0	0.00	0.478
Sistema de polinização	GPI	101.2	0.00	0.323
	GPI+WEI	101.8	0.63	0.236
	WEI	102.9	1.79	0.132
Sistema sexual	PPI	36.8	0.00	0.403
	-	38.0	1.21	0.220
Sistema reprodutivo	-	25.0	0.00	0.331
	WEI	25.3	0.32	0.282
Tipo floral	DH+WEI	20.9	0.00	0.310
	DH	21.8	0.95	0.193
	WEI	22.2	1.37	0.156
	DH+WEI+DH:WEI	22.3	1.42	0.153
Dispersão	-	25.7	0.00	0.389
	PPI	27.1	1.44	0.189

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S8.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

<b>Variável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	-	82.5	0.00	0.286
	WEI	83.3	0.78	0.193
	PPI	83.5	0.93	0.179
	GPI	83.8	1.29	0.150
Tamanho floral	GPI	73.7	0.00	0.291
	-	74.1	0.38	0.240
	DH+GPI+DH:GPI	74.9	1.20	0.160
	DH	75.5	1.85	0.115
Recurso floral	DH+WEI	81.8	0.00	0.441
	WEI	83.2	1.44	0.215
Sistema de polinização	DH	95.1	0.00	0.375
Sistema sexual	-	67.9	0.00	0.445
Sistema reprodutivo	DH	64.1	0.00	0.413

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S9.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de espécies de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

<b>Variável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	DH+WEI	70.0	0.00	0.370
	DH	70.7	0.70	0.261
Tamamho floral	PPI+WEI	73.7	0.00	0.247
	PPI	73.9	0.24	0.219
	GPI+PPI	74.5	0.78	0.167
	WEI	74.8	1.09	0.143
	GPI+PPI+WEI	75.1	1.44	0.121
	-	75.5	1.76	0.103
Sistema de polinização	DH	52.0	0.00	0.537

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S10.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de plantas lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

<b>Variável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	-	72.2	0.00	0.334
	DH	72.3	0.05	0.326
Tamanho floral	-	55.6	0.00	0.413
	WEI	56.9	1.30	0.215
Recurso floral	GPI	93.5	0.00	0.302
	-	94.0	0.52	0.234
	GPI+WEI	94.7	1.22	0.164
	WEI	94.9	1.41	0.149
Sistema de polinização	-	134.7	0.00	0.405
	PPI	136.6	1.89	0.158
Sistema sexual	-	49.1	0.00	0.419
Sistema reprodutivo	DH	37.3	0.00	0.567
Tipo de fruto	WEI	35.0	0.00	0.528
Dispersão	-	36.1	0.00	0.423
	GPI	38.0	1.88	0.166

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

**Tabela S11.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de Leguminosae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

<b>Variável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	-	65.3	0.00	0.423
	DH	67.3	1.98	0.158
Tamanho floral	WEI	74.3	0.00	0.291
	-	74.5	0.16	0.269
	GPI+WEI	76.1	1.79	0.119
	GPI	76.3	1.97	0.109
	PPI	76.3	1.99	0.108
Recurso floral	GPI	92.8	0.00	0.390
	-	93.7	0.93	0.245
Sistema de polinização	DH+GPI	79.0	0.00	0.401
	DH	79.7	0.75	0.276
Sistema sexual	-	50.2	0.00	0.314
	GPI	50.4	0.19	0.286
Sistema reprodutivo	DH	36.2	0.00	0.448

$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo



**Tabela S12.** Respostas isoladas e combinadas que avaliam os efeitos de perturbações antrópicas crônicas (PPI, GPI e WEI) e déficit hídrico (DH) sobre a diversidade funcional de atributos reprodutivos de indivíduos de Euphorbiaceae lenhosas do PARNA Catimbau. PPI: pressão por pessoa, GPI: criação de gados e caprinos e WEI: extração de madeira.

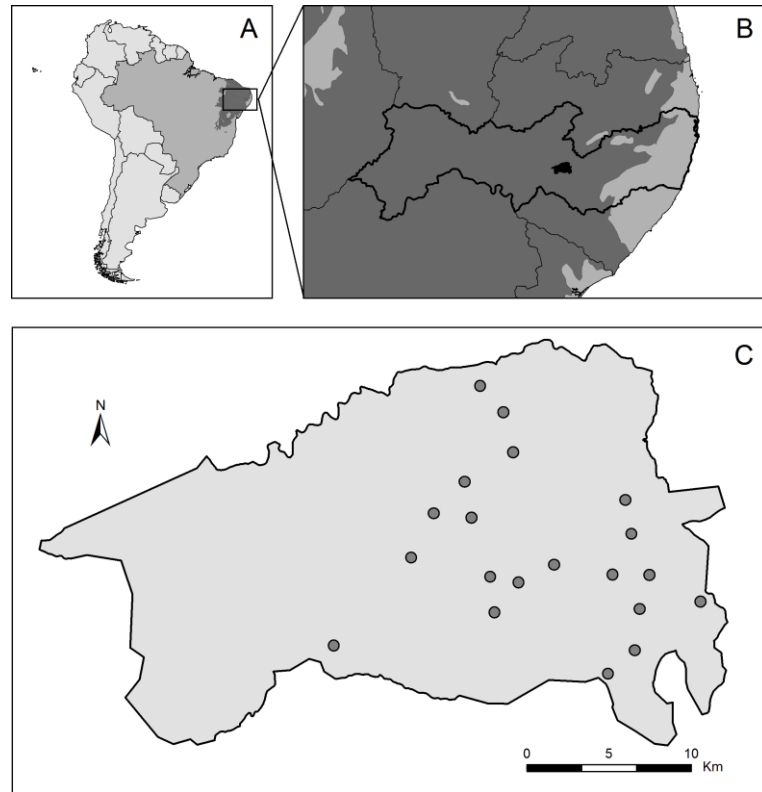
<b>Variável resposta</b>	<b>Melhores modelos</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math> AICc</b>	<b>Weight</b>
Tipo floral	DH	59.8	0.00	0.454
	-	61.7	1.91	0.175
Tamanho floral	PPI	54.9	0.00	0.266
	PPI+WEI	55.0	0.18	0.242
	GPI+PPI	55.4	0.51	0.206
	GPI+PPI+WEI	56.4	1.58	0.121
	DH/ PPI	56.7	1.86	0.105
Sistema de polinização	-	62.0	0.00	0.294
	DH	62.2	0.28	0.255
	WEI	62.9	0.93	0.185

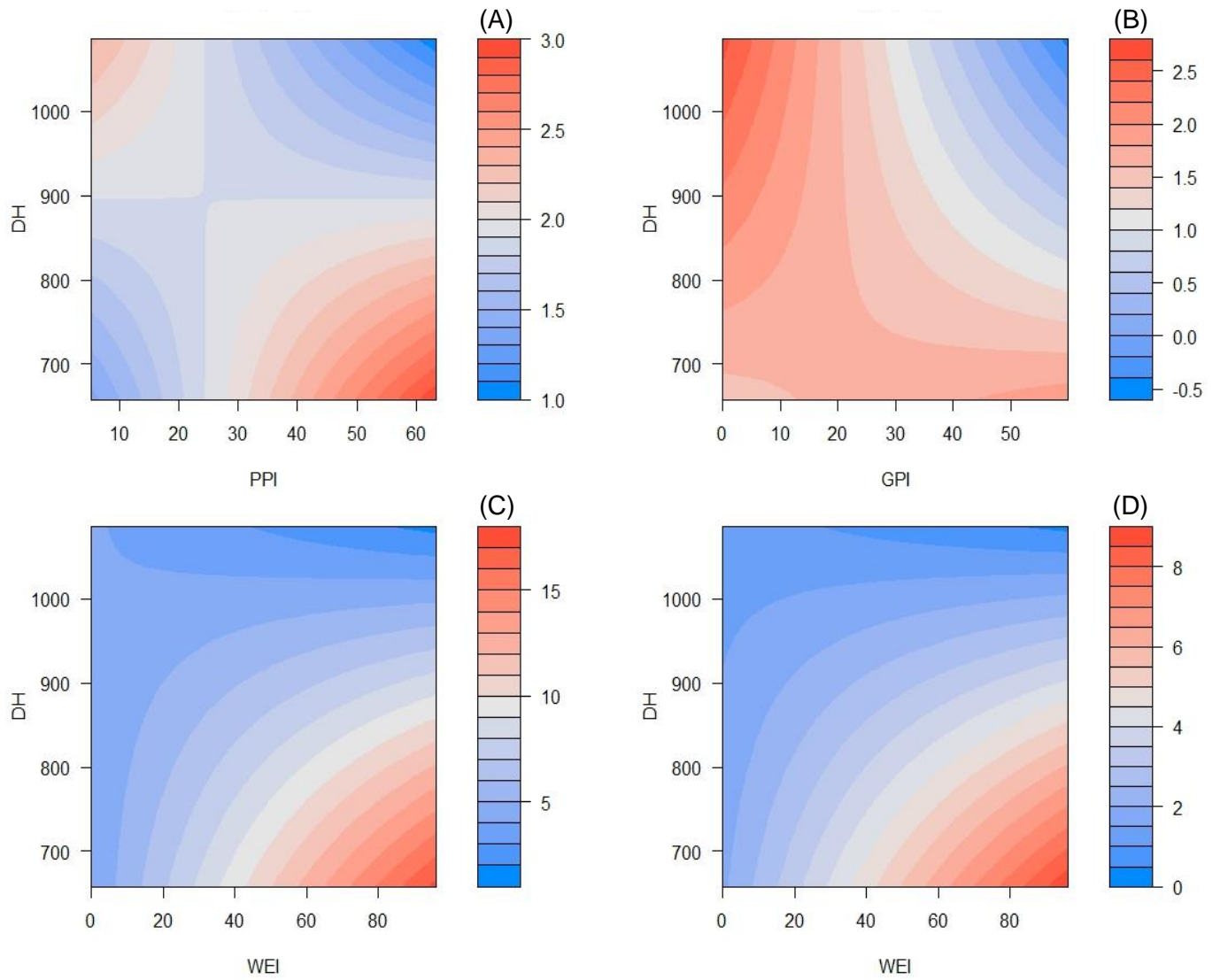
$\Delta$  AICc representa diferença entre o modelo atual e o mais apropriado. Weight representa a probabilidade relativa do modelo

## LEGENDA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapa da área de estudo. Localização da área de estudo na região Nordeste (A), Parque Nacional do Catimbau situado no estado de Pernambuco (B), e parcelas estudadas (C). (Rito et al. 2017)

**Figura 2.** Efeito interativo de déficit hídrico e pressão por pessoa (PPI) sobre a frequência de espécies com flores tipo goela (A), déficit hídrico e pressão por criação de gados e caprinos (GPI) sobre a frequência de espécies com flores de tamanho grande (B), déficit hídrico e extração de madeira (WEI) sobre a frequência de espécies com sistema reprodutivo auto-incompatível (C) e sistema reprodutivo de polinização cruzada obrigatória (D) de toda comunidade de plantas lenhosas do Parque Nacional do Catimbau, PE.

**Figura 1**

**Figura 2**

## 4 CONCLUSÃO

Processos de montagem de comunidades de plantas e sua contribuição na distribuição de atributos e diversidade funcional já tem sido bastante discutido na literatura. Fatores determinísticos são reconhecidos como responsáveis pela estruturação das diversas comunidades de plantas de florestas tropicais sazonalmente secas, incluindo a Caatinga. Através da complementaridade de abordagens taxonômicas, funcionais e filogenéticas é possível investigar melhor os padrões de montagem de comunidades de plantas em florestas tropicais sazonalmente secas. Na Caatinga, fatores edáficos e climáticos ditam o padrão de distribuição de espécies de plantas. Os efeitos de mudanças climáticas (como aumento de temperatura, diminuição na precipitação resultando em aumento no déficit hídrico) e perturbações antrópicas crônicas têm sido frequentemente associados às alterações negativas na biodiversidade, indicando perda de espécies (riqueza e abundância), diminuição de diversidade funcional (através de perda de estratégias reprodutivas especializadas, por exemplo) e filogenética.

Entretanto, nossos trabalhos demonstraram que as espécies endêmicas que possuem atributos reprodutivos especialistas são as mais susceptíveis aos efeitos de rápidas mudanças climáticas futuras, tanto para um cenário otimista (RCP 4.5) quanto para o pessimista (RCP8.5). Além disso, verificamos que as comunidades de plantas da Caatinga respondem mais fortemente às variações na intensidade dos filtros ambientais, e que as perturbações antrópicas crônicas podem se tornar estruturadoras de comunidades de plantas, a longo prazo, uma vez que cada espécie de plantas responde diferentemente à intensidade de atuação dos filtros ambientais.

Por fim, são necessários estudos que enfoquem os efeitos de mudanças climáticas e perturbações antrópicas crônicas sobre as relações ecológicas chave na manutenção de espécies no Domínio Fitogeográfico da Caatinga, como as interações planta-animal (polinização, dispersão e interação planta-herbívoros); medidas para a conservação da biodiversidade da Caatinga, uma vez que menos de 2% de todo território está inserido em áreas de proteção como unidade de conservação integral; medidas que melhorem o uso do solo e previnam a utilização intensa de recursos florestais, por exemplo. A degradação poderá acentuar ainda mais rapidamente os efeitos das mudanças climáticas futuras.

## REFERÊNCIAS

- ACHARD, F. et al. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. **Science**, v. 297, p. 999-1002, 2002.
- ACKERLY, D. D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. 165–184, 2003.
- AGUILAR, R. et al. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 9, p. 968–980, 2006.
- AGUIAR, J. et al. The Caatinga. In: MITTERMEIER, R.A. et al. (Ed.) Wilderness: earth's last wild places. Cidade do México: Cemex, 2002. pp. 174-181.
- AGUILAR, R. et al. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 9, p. 968–980, 2006.
- ANDRADE-LIMA, D. The Caatinga dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149-153, 1981.
- ARNAN, X. et al. A framework for driving measures of chronic anthropogenic disturbance: surrogate, direct, single and multi-metric índices in Brazilian Caatinga. **Ecological Indicators**, v. 94, n. 1, p. 274-282, 2018.
- ASHMAN, T. L. et al. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, v. 85, p. 2408–2421, 2004.
- BARBOSA, M. R. V. et al. Vegetação e flora no Cariri Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**, v. 11, p. 313-322, 2007.
- BELLO, F. et al. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, p. 2873-2893, 2010.
- BOTKIN, D. B. et al. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. **Bioscience**, v. 57, p. 227–236, 2007.
- BRADLEY, B. A. Regional analysis of impacts of climate change on cheatgrass invasion shows potential risk and opportunity. **Global Change Biology**, v. 15, p. 196–208, 2009.
- BRADLEY, B. A.; OPPENHEIMER, M.; WILCOVE, D. S. Climate changes and plant invasions: restoration opportunities ahead? **Global Changes Biology**, v. 15, p. 1511-1521, 2009.
- BRADLEY, B. A et al. Predicting plant invasion in an era of global changes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 5, p. 310-318, 2010.
- CAETANO, S. et al. The history of seasonally dry tropical forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). **Molecular Ecology**, v. 17, p. 3147–3159, 2008.

CÂMARA, T. et al. Effects of human pressures and rainfall on biotic specialization of plant-animal mutualistic interactions in the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 4, p. 1022-1033.

CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 1187-1201, 2008.

CARVALHO, A. L. G.; BRITTO, M. R.; FERNANDES, D. S. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism and area relationships in South America. **Plos One**, v. 8, n. 3, e59736, 2013.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693-715, 2009.

CHASE, J. M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, v. 136, n. 4, p. 489-498, 2003.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 343-366, 2000.

CHOU, S. C. et al. Assessment of climate change over South America under RCP 4.5 and 8.5 downscaling scenarios. **American Journal of Climate Change**, v. 3, p. 512-525, 2014.

COLLEVATTI, R. G. et al. Stability of Brazilian seasonally dry forests under climate change: inferences for long-term conservation. **American Journal of Plant Science**, v. 4, p. 792-805, 2013.

COLINVAUX, P. A. et al. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. **Amazoniana**, v. 16, p. 609-646, 2001.

COWLING, S. A.; MASLIN, M. A.; SYKES, M. T. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. **Quaternary Research**, v. 55, p. 140-149, 2001.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, p. 1132-1140, 1979.

DAVIS, M. A.; GRIME, P.; THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **Journal of Ecology**, vol. 88, p. 528-534, 2000.

DAVIS, M. B.; SHAW, R. G. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. **Science**, v. 292, p. 673-679, 2001.

DELASSALA, D. A. et al. Beyond smoke and mirrors: a synthesis of fire policy and science. **Conservation Biology**, v. 18, n. 4, p. 976-986, 2004.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Ed.) *Ecology and Evolution of Communities*, 1975. Harvard, Harvard University Press, pp. 342-444.

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

DIDHAM, R. K. et al. Insects in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, p. 255–260, 1996.

DIRZO R.; MIRANDA, A. Contemporany neotropical defaunation and forest structure, function and diversity – a sequel to John Terborgh. **Conservation Biology**, v. 4, n. 4, p. 444-447, 1990.

DIRZO, R. et al. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401-406, 2014.

DUKES, J. S.; MOONEEY, H. A. Does global change increase the success of biological invaders? **Tree**, v. 14, n. 4, p. 135-139, 1999.

DYNESIUS, M.; JANSSON, R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distribution driven by Milankovitch climate oscillations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 97, n. 16, p. 9115-9120, 2000.

ELZINGA, J. A. et al. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 432–439, 2007.

GARIGLIO, M. A. et al. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga. Serviço Florestal Brasileiro, 2010.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p.2630–2637, 2004.

GASTON, K. J. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford, Oxford University Press, 2003.

GIRÃO, L. C. et al. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. **PloS One**, v. 2, n. 9, e908, 2007.

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

GRIME, J. P. Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. United States, John Wiley & Sons Ltda, 2001.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities - approaches, patterns and prospects. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 87, n. 1, p. 111–27, 2012.



HAFFER, J. General aspects of the Refuge Theory. In: PRANCE, G. T. (Ed.) Biological diversification in the tropics. New York, Colombia University Press, 1982, pp. 6–24.

HARRINGTON, R. et al. Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2773-2790, 2010.

HEDHLY, A.; HOMAHA, J. I.; HERRERO, M. The effect of temperature on stigmatic receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). **Plant Cell Environment**, v. 26, p. 1673–1680, 2003.

HEGLAND, S. J. et al. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? **Ecology Letters**, v. 12, p. 184-195, 2009.

HOUGHTON, J. T. et al. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contributions of Working Group 1 to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, Cambridge University Press, 2001.

HUBBELL, S. P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton, University Press, 2001.

ISHARA, K. L.; MAIIMONI-RODELLA, R. C. S. Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 54, n. 3, 629-642, 2011.

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

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

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-years investigation. **Biological Conservation**, v. 144, p. 56-67, 2011.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, p. 545–556, 2002.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorus plants in Brazilian Caatinga. **Oecologia**, v. 174, p. 173-181; 2014.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária- Universidade Federal de Pernambuco, 2003.

LEIBOLD, M. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. **Evolutionary Ecology**, v. 12, n. 1, p. 95-100, 1998.

LEHMANN, C. E. R. et al. Savanna vegetation fire-climate relationships differ among continents. **Science**, v. 343, n. 31, p.548-552, 2014.

LIMA, P. C. F.; LIMA, J. L. S. Composição florística e fitossociologia de uma área de Caatinga em Contendas do Sincorá, Bahia, microrregião homogênea da Chapada de Diamantina. **Acta Botanica Brasilica**, v. 12, p. 441-450, 1998.

LOARIE, S. R. et al. Climate change and the future of California's endemic flora. **Plos One**, v. 3, n. 6, p. 2502, 2008.

LÔBO, D.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Relocation of *Croton sonderianus* (Euphorbiaceae) seeds by *Pheidole fallax* Mayr (Formicidae): a case of post-dispersal seed protection by ants? **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 4, p. 440-444, 2011.

LOPES, A. V. et al. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1154-1165, 2009.

LUNDBERG, J.; MOBERG, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. **Ecosystems**, v. 6, p. 87-98, 2003.

MABRY, C.; ACKERLY, D.; GERHARDT, F. Landscape and species-level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, p. 213-224, 2000.

MacARTHUR, R. H. **Geographical ecology: Patterns in the distribution of species**. New York: Harper and Row, 1972.

MacARTHUR, R. H.; LEVINS, R. Limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, p. 377-385, 1967.

MacARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, p. 365-376, 2004.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, n. 97, p. 277-287, 2006.

MACK, M.; D'ANTONIO, C. M. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 5, p. 195-198, 1998.

MAGRIN, G. O. et al. Central and South America. In: BARROS, V. R. et al. (Eds.). **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects**. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2014. pp. 1499-1566.

MALCOLM, J. R. et al. Global warming and extinctions of endemics species from biodiversity hotspots. **Conservation Biology**, v. 20, n. 2, p. 538-548, 2006.

MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 365, p. 311-329, 2004.

MALHI, Y. et al. Climate changes, deforestation, and the Fate of the Amazon. **Science**, v. 139, p. 169-172, 2008.

MANNE, L. L.; PIMM, S. L. Beyond eight forms of rarity: which species are threatned and which will be next? **Animal Conservation**, v. 4, p. 221–229, 2001.

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente; Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2006. 212 p. (Biodiversidade, v. 26)

MARTINS, F. Q.; BATALHA, M. A. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the upper Taquri Region (Central Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2A, p. 543-552, 2006.

MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. **Biological Conservation**, v. 124, p. 199-207, 2005.

MAYFIELD, M. M.; ACKERLY, A.; DAILY, G. C. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 522-536, 2006.

MAYFIELD, M. M. et al. Differences in forest plant functional trait distributions across land-use and productivity gradients. **American Journal of Botany**, v. 100, n. 7, p. 1356-1368, 2013.

McKINNEY, M. L.; LOCKWOOD, J. L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the net mass extinction. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, n. 11, p. 450-453, 1999.

MEMMOTT, J. et al. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. **Ecology Letters**, v. 10, p. 710–717, 2007.

MIKA, A. M. et al. Will climate change be beneficial or detrimental to the invasive swede midge in North America? Contrasting predictions using climate projections from different general circulation models. **Global Change Biology**, v. 14, p. 1721–1733, 2008.

Ministério do Meio Ambiente. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da caatinga**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2002.

MYERS, N. Threatened biotas: “hot spots” in tropical forests. **The Environmentalist**, v. 8, p.1–20, 1988.

MYERS, N. Biodiversity hotspots revisited. **BioScience**, v. 53, n. 10, p. 916-117, 2003.

- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.
- MOONEY, H. A.; BULLOCK, S. H.; MEDINA, E. **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- MORITZ, C. et al. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 533–563, 2000.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, p. 867–876, 2010.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 58–62, 1995.
- MURPHY, F. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 67–88, 1986.
- NOBRE, C. A. et al. **Mudanças Climáticas e Possíveis Alterações para os Biomas da América do Sul**. 2. ed. Brasília, DF: MMA-SBioF, 2007.
- OHLMÜLLER, R. et al. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. **Biology Letters**, v. 4, p. 568–572, 2008.
- OLIVEIRA, P. E.; GIBBS, P. E. Reproductive biology of woody plants in a Cerrado community of Central Brazil. **Flora**, v. 195, p. 311–329, 2000.
- PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematics**, v. 37, p. 637–669, 2006.
- PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, p. 261–273, 2001.
- PENNINGTON, R. T. et al. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 359, p. 515–538, 2004.
- PETANIDOU, P. et al. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, v. 11, p. 564–575, 2008.
- PETERSON, A. T. et al. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. **Nature**, v. 416, n. 6881, p. 626–629, 2002.
- PICKETT, S. T. A. et al. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. **Oikos**, v. 54, p. 129–136, 1989.
- PICKETT, S. T. A.; WHITE, O. S. **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. New York: Academic Press, 1985.

PIMM, S. L. et al. The future of biodiversity. **Science**, v. 269, p. 347-350, 1995.

PORTILLA-AFONSO, R. M.; MARTORELL, C. Demography consequences of chronic anthropogenic disturbance on three populations of the endangered globose cactus *Coryphantha werdermannii*. **Journal of Arid Environments**, v. 75, n. 6, 509-515, 2011.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v. 80, p. 902-927, 1993.

PRADO, D. E. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 57, p. 437-461, 2000.

PRANCE, G. T. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: PRANCE, G. T. (Ed.). **Biological diversification in the tropics**. New York: Colombia University Press, 1982. p. 41-59.

PRANCE, G. T. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 385-386, 2006.

POTTS, S. G. et al. Global pollinator declines: trends, impacts and drives. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 6, p. 345-353, 2010.

PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. London: Harper Collins Publishers, 1996. 479 p.

RATTER, J. A. et al. Observations on forests of some mesotrophic soils in central Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 47-58, 1978.

RAXWORTHY, C. J. et al. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. **Global Change Biology**, v.14, n. 8, p. 1703-1720, 2008.

RICHARDSON, D. M.; WILGEN, B. W. Invasive alien plants in South Africa: how well do we understand the ecological impacts? **South African Journal of Science**, v.100, p. 45-52, 2004.

RIBEIRO-NETO, J. D. et al. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, p. 943-956, 2016.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, p. 611-620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1583-1592, 2016.

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

RITO, K. F.; TABRELLI, M.; LEAL, I. R. Euphorbiaceae to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. **Plant Ecology**, v.218, n.6, p.749-759, 2017.

RODAL, M. J. N.; NASCIMENTO, L. M.; MELO, A. L. Composição florística de um trecho de vegetação arbustiva caducifólia, no município de Ibimirim, Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 13, p. 15-28, 1999.

ROMME, W. H. Implications of global climate change for biogeographic patterns in the greater Yellowstone ecosystem. **Conservation Biology**, v. 5, n. 3, p. 373-386, 1991.

SÁ, I. B.; RICHÉ, G. R.; FOTIUS, G. A. As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino. In: SILVA, J. M. C. et al. (Orgs). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2003. 382 p.

SANTANA, J. A. S.; SOUTO, J. S. Diversidade e estrutura fitossociológica da caatinga na estação ecológica do Seridó-RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 6, p. 232-242, 2006.

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. Edgerelated loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. **Plos One**, v. 5, 2010.

SANTOS, B. A et al. Phylogenetic impoverishment of Amazonia tree communities in na experimentally fragmented forest landscape. **Plos One**, v. 9, n.11, 2014.

SANTOS-SILVA, E. E. et al. Habitat fragmentation and the futures structure of tree assemblages in a fragmented Atlantic forest landscape. **Plant Ecology**, v. 217, n. 9, p. 1129-1140, 2016.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian Caatinga. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A. **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35-63.

SARAIVA, L. C.; CESAR, O.; MONTEIRO, R. Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian savanna. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 39, p. 751-763.

SCHOLZE, M. et al. A climate-change risk analysis for world ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 35, p. 13116-13120, 2006.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. A polinização de plantas do Cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 48, p. 651-663, 1988.

SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental Conservation**, v. 25, p. 1-2, 1998.

SIQUEIRA, T.; PADIAL, A. A.; BINI, L. M. Mudanças climáticas e seus efeitos sobre a biodiversidade: um panorama sobre as atividades de pesquisa. **Megadiversidade**, v. 5, n. 1-2, p. 17-26, 2009.

SOARES, S. M. et al. Dioecy in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest: typical reproductive traits of a low frequency sexual system. **Plant System and Evolution**, v. 300, n. 6, p.1299-1311, 2014.

SOBRINHO, M. et al. Land use, fallow period and recovery of Caatinga forest. **Biotropica**, v. 48, n. 5, p. 586-597, 2016.

STENSETH, N. C.; MYSTERUD, A. Climate, changing phenology, and other life history and traits: nonlinearity and matchmismatch to the environment. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, p. 13379–13381, 2002.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2328-2340, 2010.

TABARELLI, M.; VICENTE, A. Conhecimento sobre plantas lenhosas da Caatinga: lacunas geográficas e ecológicas. In: SILVA, J.M.C. et al. (Orgs.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2004. p.101-111.

TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419-1425, 2004.

THOMAS, C. D. et al. Extinction risk from climate changes. **Nature**, v. 427, p. 145-148, 2004.

THUILLER, W. et al. Predicting global change-\*/ impacts on plant species' distributions: Future challenges. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, p. 137-152, 2008.

URETA, C.; MARTORELL, C. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1992-2001, 2009.

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

VISSER, M. E. et al. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences**, v. 265, p. 1867–1870, 1998.

WALTHER, G. R. et al. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, p. 389–395, 2002.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Reviews, Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475-505, 2002.

WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403–13, 2011.

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

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological assembly rules, perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

WERNECK, F. P. et al. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on paleodistribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, p. 272-288, 2011.


WERNECK, F. P. et al. Phylogeny, biogeograph and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). **Molecular Ecology**, v. 18, p. 262-278, 2009.

WINFREE, R.; GRISWOLD, T.; KREMEN, C. Effects of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. **Conservation Biology**, v. 21, n. 1, p. 213-223, 2007.

ZANELLA, F. C. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. **Apidologie**, v. 31, p. 579–592, 2000.



## ANEXO A- NORMAS PARA PUBLICAÇÃO DO PERIÓDICO GLOBAL CHANGE BIOLOGY



# Global Change Biology

---

**Global Change Biology**

© John Wiley & Sons Ltd



**Edited by: Steve Long**

**Impact Factor: 8.502**

ISI Journal Citation Reports © Ranking: 2016: 1/54 (Biodiversity Conservation); 5/229 (Environmental Sciences); 6/153 (Ecology)

Online ISSN: 1365-2486

Associated Title(s): [GCB Bioenergy](#)

**SEARCH**

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

---

**Author Guidelines**


**Editorial Office contact details:**

Global Change Biology  
University of Illinoisreferenc  
121F Institute for Genomic Biology  
1206 West Gregory Drive  
Urbana, IL 61801-3838  
USA  
Tel. +1-217-333-9651 or +217-300-9011  
Fax +1-217-244-3637  
E-mail: [gcb@life.illinois.edu](mailto:gcb@life.illinois.edu)

**Online manuscript submission**

Submit your manuscript electronically to *Global Change Biology* through ScholarOne Manuscripts:  
<http://mc.manuscriptcentral.com/gcb>.

**Free online access**  
for institutions



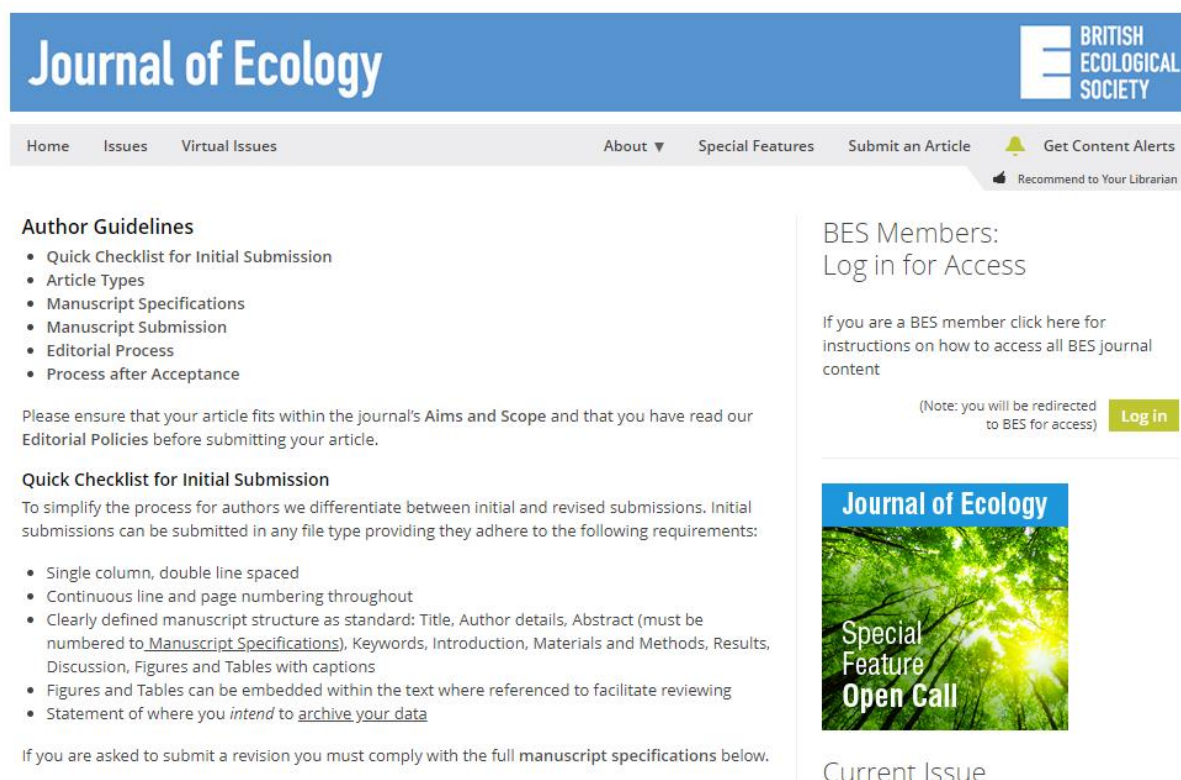
Until the end of 2018

[Opt-in now](#)

**WILEY**

*Disponível em:* [http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)13652486/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)13652486/homepage/ForAuthors.html)

## ANEXO B - NORMAS PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO JOURNAL OF ECOLOGY



**Journal of Ecology** **BRITISH ECOLOGICAL SOCIETY**

Home Issues Virtual Issues About ▼ Special Features Submit an Article Get Content Alerts Recommend to Your Librarian

### Author Guidelines

- Quick Checklist for Initial Submission
- Article Types
- Manuscript Specifications
- Manuscript Submission
- Editorial Process
- Process after Acceptance

Please ensure that your article fits within the journal's Aims and Scope and that you have read our Editorial Policies before submitting your article.

### Quick Checklist for Initial Submission

To simplify the process for authors we differentiate between initial and revised submissions. Initial submissions can be submitted in any file type providing they adhere to the following requirements:

- Single column, double line spaced
- Continuous line and page numbering throughout
- Clearly defined manuscript structure as standard: Title, Author details, Abstract (must be numbered to [Manuscript Specifications](#)), Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Figures and Tables with captions
- Figures and Tables can be embedded within the text where referenced to facilitate reviewing
- Statement of where you *intend* to [archive your data](#)


If you are asked to submit a revision you must comply with the full manuscript specifications below.

### BES Members: Log in for Access

If you are a BES member click here for instructions on how to access all BES journal content

(Note: you will be redirected to BES for access) [Log in](#)

### Journal of Ecology



Special Feature Open Call

### Current Issue

*Disponível em:* [http://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2745/author-guidelines.html](http://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1111/(ISSN)1365-2745/author-guidelines.html)