

MARIBEL DEL CARMEN COLMENARES DE NIETO

**ECOLOGIA DAS FLORESTAS SECAS NO EXTREMO NORTE DA AMÉRICA DO
SUL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

C716e
2023
Colmenares de Nieto, Maribel del Carmen, 1976-
Ecologia das florestas secas no extremo norte da América
do Sul / Maribel del Carmen Colmenares de Nieto. – Viçosa,
MG, 2023.

1 tese eletrônica (112 f.): il. (algumas color.).

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2023.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.727>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Plantas das regiões áridas - Paraguaná, Península
(Venezuela). 2. Clima de regiões áridas - Paraguaná, Península
(Venezuela). 3. Análise cladística. I. Meira Neto, João Augusto
Alves, 1963-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento
de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Botânica.
III. Título.

CDD 22. ed. 581.7098724

MARIBEL DEL CARMEN COLMENARES DE NIETO

**ECOLOGIA DAS FLORESTAS SECAS NO EXTREMO NORTE DA AMÉRICA DO
SUL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 13 de julho de 2023.

Assentimento:



Documento assinado digitalmente
MARIBEL DEL CARMEN COLMENARES DE NIETO
Data: 21/11/2023 15:24:04-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Maribel Colmenares
Autora



Documento assinado digitalmente
JOAO AUGUSTO ALVES MEIRA NETO
Data: 20/11/2023 20:32:00-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

João Augusto Alves Meira Neto
Orientador

A Deus, minha família, amigos
e todos que me apoiaram.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por todas as bênçãos que Ele me deu, pelos bons e maus momentos e por cada aprendizado.

Agradeço a Mauricio por me acompanhar neste caminho e sempre dizer... você consegue.

Aos meus pais, por sempre me acompanharem e acreditarem que tudo o que eu queria era possível.

Agradeço a Alex, porque sem você, não teria chegado até aqui.

Aos meus tutores de graduação e mestrado, os Doutores Fermín Rada e Mario Fariñas da Universidad de Los Andes-Venezuela, porque me deram muito mais do que apenas conhecimento.

Aos meus colegas da Universidade Nacional Experimental Francisco de Miranda, sempre agradecerei todo o seu apoio.

Aos meus antigos amigos, que juntos compartilhamos a vida entre lágrimas e risos.

Ao Leep, porque vocês, meus amigos, fazem o laboratório. Obrigada pelo carinho e solidariedade nos momentos fáceis, mas muito mais nos difíceis.

Aos meus amigos novos, pessoas maravilhosas que fizeram meus dias mais leves e cheios de amor, risadas e bons momentos.

Ao meu orientador, o professor João Meira Neto, por permitir meu crescimento e ação. Obrigada por me aceitar.

À banca deste trabalho, pelas valiosas contribuições para melhorar este documento.

À Universidade Federal de Viçosa, CAPES, Grupo Coimbra, OEA pela bolsa recebida e suporte institucional.

*“Coloque sua fé para agir e suas mãos
para realizar, e os resultados certos virão.
Lembre-se: vai dar tudo certo!” (Marianna Moreno)*

RESUMO

COLMENARES, Maribel, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2023. **Ecologia das florestas secas no extremo norte da América do sul**. Orientador: João Augusto Meira Neto Alves.

A deterioração de habitats em decorrência das atividades antrópicas têm causado a perda de espécies e o deslocamento de comunidades vegetais, resultando na redução dos serviços ecossistêmicos. Embora as regiões áridas do mundo desempenhem um papel fundamental na manutenção da produtividade primária global e no desenvolvimento dos povos, elas estão sujeitas a grandes pressões antrópicas e aos efeitos das mudanças climáticas. A Península de Paraguaná, é afetada por múltiplas atividades humanas e por desastres ecológicos. Portanto, é essencial produzir um conhecimento atualizado sobre a vegetação que contribua para a geração de planos de manejo, proteção dos recursos e conservação da flora. Este estudo teve como objetivo analisar a montagem de comunidades da vegetação das zonas secas da Península de Paraguaná a partir das análises filogenéticas e de características funcionais. A tese foi organizada em três capítulos: No primeiro, foi feita a caracterização da vegetação das áreas secas e a relação da fitofisionomia com variáveis climáticas e edáficas. No segundo, foram investigados os efeitos das variáveis climáticas e edáficas sobre os traços funcionais das espécies. No terceiro, entender como os mecanismos de facilitação, bem como os distúrbios antrópicos gerados pela proximidade de estradas, atuam na história evolutiva das comunidades foi analisado. Encontrou-se que a flora da área de estudo é composta por 248 espécies pertencentes a 59 famílias, classificada em 6 tipos de vegetação que dependem de sua composição e de fatores climáticos como pluviosidade: matagal, matas dominadas por *Libidibia coriaria* e *Morisonia odoratissima*, matagal de *Castela erecta*, cardonal e a comunidade cardonal-matagal. Os traços funcionais e as síndromes de dispersão respondem a um gradiente hídrico e a alguns casos térmico. Nenhuma evidência de facilitação foi encontrada na vegetação com arranjo em moitas, elas são comunidades filogeneticamente agrupadas. A distância da rodovia como distúrbio não apresentou efeito nas comunidades em moitas. Isso pode ser devido a condições climáticas altamente estressantes.

Palavras-chave: Áridos. Filogenética. Traços. Clima. Paraguaná.

ABSTRACT

COLMENARES, Maribel, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2023. **Ecology of dry forests in the extreme north of south America**. Adviser: João Augusto Meira Neto Alves.

A deterioration of habitats due to anthropogenic activities has caused the loss of species and the displacement of plant communities, resulting in the reduction of ecosystem services. Although arid regions of the world play a key role in maintaining global primary productivity and the development of populations, they are subject to significant anthropogenic pressures and the effects of climate change. The Paraguaná Peninsula in Venezuela is affected by multiple human activities and ecological disasters. Therefore, it is essential to produce updated knowledge about the vegetation that contributes to the generation of management plans, protection of natural resources, and conservation of threatened flora. This study aimed to analyze the assembly of vegetation communities in the dry zones of the Paraguaná Peninsula through phylogenetic and functional characteristics analyses. The thesis was organized into three chapters: In the first, the characterization of vegetation in dry areas and the relationship of physiognomy with climatic and edaphic variables were conducted. In the second, the effects of climatic and edaphic variables on the functional traits of species were investigated. In the third chapter, understanding how facilitation mechanisms, as well as anthropogenic disturbances generated by the proximity of roads, impact the evolutionary history of communities was analyzed. It was found that the flora of the study area consists of 248 species belonging to 59 families, classified into 6 types of vegetation depending on their composition and climatic factors such as rainfall: shrubland, forests dominated by *Libidibia coriaria* and *Morisonia odoratissima*, shrubland of *Castela erecta*, cardon (cactus) stands, and the cardon-shrubland community. Functional traits and dispersal syndromes primarily respond to a water gradient and, in some cases, thermal conditions. No evidence of facilitation was found in vegetation with a shrub arrangement; they are phylogenetically grouped communities. The distance from the highway as a disturbance showed no effect on shrub communities, possibly due to highly stressful climatic conditions.

Keywords: Arid. Phylogenetic. Traits. Climate. Paraguaná.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16
CAPÍTULO 1 – FLORA VASCULAR DAS ZONAS SECAS NA PENÍNSULA DE PARAGUANÁ, ESTADO FALCÓN-VENEZUELA	21
1.1. INTRODUÇÃO	22
1.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	24
1.2.1. Área de Estudo	24
1.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas	26
1.2.3. Características edáficas.....	26
1.2.4. Variáveis climáticas.....	27
1.2.5. Caracterização e identificação de comunidades vegetais.....	27
1.3. RESULTADOS.....	29
1.4. DISCUSSÃO	42
1.5. CONCLUSÕES	44
1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
2.1. INTRODUÇÃO	49
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	52
2.2.1. Área de Estudo	52
2.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas	54
2.2.3. Características edáficas.....	54
2.2.4. Variáveis climáticas.....	55
2.2.5. Associação entre traços funcionais e variáveis como filtros ambientais	55

2.3. RESULTADOS	57
2.4. DISCUSSÃO	61
2.5. CONCLUSÕES	63
2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63
CAPÍTULO 3 – FACILITAÇÃO E DISTÚRBO COMO REGRAS DA MONTAGEM DA VEGETAÇÃO DAS ZONAS SECAS	70
3.1. INTRODUÇÃO	71
3.2. MATERIAL E MÉTODOS	75
3.2.1. Área de Estudo	75
3.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas	77
3.2.3. Características edáficas.....	77
3.2.4. Variáveis climáticas.....	78
3.2.5. Distúrbio e facilitação como regras da montagem da vegetação.	78
3.3. RESULTADOS	82
3.4. DISCUSSÃO	100
3.5. CONCLUSÕES	103
3.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	104
CONSIDERAÇÕES FINAIS	112

INTRODUÇÃO GERAL

As zonas áridas são definidas, de forma geral, como locais onde a precipitação média anual é inferior a dois terços da evaporação potencial (Odorico et al., 2013; Wang et al., 2017). Elas representam até 40% da produtividade primária bruta mundial (Grace et al., 2006) e são classificadas como o maior bioma terrestre do planeta (Schimel, 2010), abrangendo aproximadamente 41% da superfície terrestre mundial (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Além disso, mantêm uma população de quase 2,5 bilhões de pessoas (Gilbert, 2011). Devido às mudanças climáticas globais e ao crescimento populacional, é esperado que as zonas áridas sofram impactos significativos (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Por exemplo, espera-se que o aumento da intensidade e duração das secas resulte no aumento das taxas de degradação e desertificação de paisagens áridas (Boutaj et al., 2019). Esses impactos podem ser especialmente importantes para as populações humanas, uma vez que cerca de 90% da população em zonas áridas está nos países em desenvolvimento (Wang et al., 2012). Portanto, uma melhor compreensão desses sistemas áridos é uma preocupação internacional (Lu et al., 2018).

Estima-se que 70% das zonas secas do mundo (excluindo os desertos hiperáridos) sofram degradação que pode levar ao processo de desertificação (UNCCD, 1994; Dregne, 2002). As mudanças nas condições climáticas originam alterações no ciclo hidrológico, o que provoca mudanças na disponibilidade do recurso hídrico, aumento na intensidade e frequência de inundações, e secas, juntamente com a ampliação do aquecimento devido à retroalimentação do vapor de água (Huntington, 2006). Esse fenômeno constitui um problema ambiental importante na Venezuela, onde se estima que as zonas áridas representam 27% da superfície do país (UNESCO, 2010).

No Estado de Falcón, as zonas áridas representam 75% do território (Díaz, 2001) e abrangem a planície costeira, o piedemonte costeiro e o sistema de depressões (Matteucci et al., 1999). Nas condições atuais, a Península de Paraguaná tem sofrido uma série de danos em seus recursos naturais devido às atividades agrícolas e pecuárias, especialmente a produção de melão, a criação extensiva de caprinos e equinos (burros), a atividade derivada da indústria do petróleo, a implantação da área de interesse turístico e a atividade comercial da zona franca, que

exercem grande pressão sobre os recursos naturais (Mogollón et al., 2015). Esses impactos são potencializados pela ausência de gestão ambiental planejada (Ramirez, 2012). Assim, as atividades humanas têm um efeito marcante nos padrões de biodiversidade (Kessler, 2009), sendo que a intensificação do uso da terra causa efeitos negativos na riqueza de espécies e provoca mudanças nos processos dos ecossistemas (Hooper et al., 2012).

Não são apenas as mudanças causadas pelas atividades humanas diretas que desafiam a biodiversidade e os ecossistemas da Península de Paraguaná. Alterações derivadas das mudanças climáticas devido ao aumento da concentração de dióxido de carbono na atmosfera e suas consequências nos trópicos (IPCC, 2013) também desempenham um papel significativo. Essas alterações podem causar a redução, fragmentação e/ou perda de habitat de muitas espécies devido ao aquecimento global (Gilman et al., 2010). A rapidez com que essas mudanças climáticas ocorrem exerce pressão seletiva sobre as espécies que não estão adaptadas às novas condições climáticas, uma vez que as espécies têm um tempo evolutivo limitado para se ajustarem a regiões com climas mais adequados (Alberdi & Felicísimo, 2016).

Informações atualizadas sobre o estado de conservação dos habitats e ecossistemas na Venezuela, seus usos e graus de ameaça, são dispersas ou inexistentes (Madi et al., 2010), o que dificulta a obtenção de uma visão rápida e abrangente da fragmentação, degradação ou perda direta de habitats (Rodríguez & Rojas-Suárez, 2015). Essa situação dificulta a elaboração, o acompanhamento e a análise dos planos e políticas implementados para a gestão e preservação dos habitats a nível nacional, regional ou local. Como a vegetação reflete os múltiplos fatores que afetam a dinâmica dos ecossistemas, é comum usá-la como um indicador do estado de funcionamento dos ecossistemas e do meio ambiente (Chacón-Moreno et al., 2004). Portanto, é um indicador confiável da perda de habitats e ecossistemas devido a alterações nas formações vegetais, na medida em que essas alterações representam a perda ou o grau de intervenção desses habitats e ecossistemas (Madi et al., 2011).

A Península de Paraguaná possui uma elevada diversidade florística, com diversas espécies endêmicas e vários tipos de vegetação. Em 2020, diversos acidentes ambientais causaram preocupação devido ao impacto dos danos na perda

da biodiversidade. Por exemplo, o derramamento de óleo e o rompimento de dutos subterrâneos de gás no Golfo de Coro, ocorridos em 2020, causaram a contaminação da costa e perturbaram o frágil equilíbrio dos ecossistemas terrestres e marítimos nessas localidades.

O primeiro passo para compreender as comunidades de ecossistemas áridos é o estudo da diversidade vegetal e sua mudança ao longo do tempo (Cianciaruso et al., 2009). Isso requer a incorporação de informações, como as relações filogenéticas (Webb et al., 2002) e funcionais (Petchey & Gaston, 2006), que são abordagens mais sensíveis para identificar a resposta da comunidade. Ao contrário de algumas medidas tradicionais de diversidade que valorizam todas as espécies de forma equivalente, a diversidade filogenética incorpora as relações de parentesco entre as espécies (Magurran, 2004). Em geral, considera-se que uma maior diversidade está representada por comunidades em que as espécies são filogeneticamente mais distintas, aumentando assim a divergência nos traços funcionais. Por sua vez, a diversidade funcional está relacionada com o funcionamento e a manutenção dos processos das comunidades (Petchey & Gaston, 2006).

A diversidade filogenética e a diversidade funcional podem ser utilizadas de maneira complementar para inferir os processos ecológicos em comunidades de plantas (Cadotte et al., 2009). Com base nas relações filogenéticas e funcionais entre as espécies, podem ocorrer três padrões distintos: agrupamento, dispersão e estrutura igual à esperada ao acaso (aleatória) (Villéger et al., 2008; Cavender-Bares et al., 2009). O agrupamento filogenético ou funcional ocorre quando espécies coocorrentes são mais similares (filogeneticamente e/ou funcionalmente) do que o esperado ao acaso (Webb et al., 2002). Isso é interpretado como um efeito importante de filtros ambientais na estruturação da comunidade de plantas. Por outro lado, a dispersão filogenética ou funcional ocorre quando as espécies coocorrentes são mais distintas (filogeneticamente e/ou funcionalmente) do que o esperado ao acaso. Quando espécies coocorrentes exibem uma estrutura igual à esperada ao acaso, isso pode indicar que processos independentes do parentesco ou das características das espécies podem ser mais importantes na estruturação da comunidade (Pausas & Verdú, 2010), ou que tanto a similaridade limitante quanto os filtros ambientais operam simultaneamente na seleção das espécies que podem ocorrer na assembleia em estudo (Galván-Cisneros et al., 2023). Por exemplo, abordar o estudo da vegetação

sob a perspectiva de traços funcionais, além de caracterizar a resposta ecológica, permite desenvolver previsões baseadas nos diferentes efeitos da mudança global sobre as diferentes estratégias funcionais das plantas (Kimball et al., 2016; Violle et al., 2014).

Este tipo de abordagem permite considerar as comunidades ecológicas como assembleias de espécies coocorrentes e interativas. As comunidades são o resultado de diferentes processos, como interações bióticas (Elton, 1946; Hutchinson, 1959; Leibold, 1998), filtros ambientais, distúrbios (Chase, 2003; Luzuriaga et al., 2012; Weiher & Keddy, 2016) e processos evolutivos passados e contínuos (Ackerly, 2003; Tofts & Silvertown, 2000). No caso dos distúrbios, por exemplo, está documentado o impacto negativo a nível comunitário (Ribeiro et al., 2019), como empobrecimento biológico e homogeneização biótica (Schulz et al., 2016; Tabarelli et al., 2017), suscetibilidade a invasões biológicas (Sundaram & Hiremath, 2012) e a substituição de um grupo diverso de espécies nativas sensíveis às perturbações por um grupo menos diverso de espécies nativas adaptadas às perturbações (Ribeiro et al., 2016). Dentro dos fatores bióticos, em ambientes estressantes, a facilitação tem um papel fundamental, pois representa interações positivas entre plantas (Pugnaire et al., 1996). Nos ambientes semiáridos, abaixo do dossel dos arbustos (moitas), apresenta-se uma camada de outras espécies que conseguem estabelecer-se (Fowler, 2016) devido ao aumento na disponibilidade de água (Dawson, 1993) e de nutrientes (Gutiérrez et al., 1993), proteção do solo, diminuição da insolação direta e do superaquecimento (Pugnaire et al., 1996). Essas moitas de arbustos podem ser tratadas como "ilhas" de vegetação lenhosa dentro de um mar de pastagem ou vegetação desértica e podem atuar como "ilhas de recursos" para plantas herbáceas do sub-bosque em processos de recuperação de vegetação degradada (Maestre & Cortina, 2004).

A vegetação de florestas secas do norte da Venezuela, em particular na Península de Paraguaná, está sujeita a um conjunto de fatores bióticos e abióticos que podem ser estudados por métodos de ecologia filogenética e funcional. Em geral, essas florestas secas neotropicais podem ser influenciadas por fatores como distúrbios de estradas, distúrbios bióticos de herbivoria por caprinos, bovinos e jumentos, e por estresses abióticos causados por solos pobres e clima quente e seco. A vegetação de florestas secas pode ocorrer em moitas, que são características de

ambientes de florestas secas neotropicais, onde a facilitação planta-planta é uma importante regra biótica de montagem (Carrión et al., 2017).

As propriedades do ecossistema são refletidas pela variação nas características adaptativas das espécies de plantas, as quais podem incidir sobre os principais gradientes ecológicos que moldam os fenótipos das plantas (Díaz et al., 2016). Por esse motivo, as comunidades vegetais podem ser efetivamente descritas por meio de seu perfil funcional, permitindo a comparação de ecossistemas dentro de uma estrutura coerente (Ferré et al., 2020). O perfil funcional de uma espécie pode ser obtido considerando características relacionadas à aquisição de recursos, limitação de recursos, investimento reprodutivo e padrões de alocação de recursos (Ostertag et al., 2015).

No entanto, compreender a importância relativa dos fatores abióticos, bióticos e de perturbação, e as interações entre eles, melhoraria nosso entendimento da teoria ecológica e poderia aprimorar o gerenciamento e a restauração de ecossistemas (Mitchell et al., 2017; Prober et al., 2013). Ao identificar as características que determinam a resposta aos fatores de mudança global, é possível alcançar generalizações mais amplas que permitem prever como espécies com características semelhantes podem responder (Gornish & Prather, 2014).

No caso da vegetação de áreas tropicais secas, que estão expostas a baixos níveis de precipitação e a uma longa e severa estação seca anual, com claros impactos na distribuição das espécies vegetais e na montagem das comunidades vegetais (Grossiord et al., 2017; Rito et al., 2017), espera-se que essas forças ecológicas adquiram importância à medida que os modelos de mudança climática previram eventos de seca mais severa (IPCC, 2015). Portanto, não é importante apenas para a caracterização das comunidades vegetais de uma determinada área, mas também para a conservação dos recursos naturais e para fins de seu manejo (Kent, 2012). Em conjunto com o estudo das variáveis ambientais, isso permite uma maior interpretação dos padrões da vegetação em termos ambientais e possibilita o monitoramento das potenciais alterações nas condições do solo, as quais podem ser correlacionadas com as correspondentes alterações na vegetação. Tudo isso visa a compreender a autoecologia de espécies-chave, raras ou ameaçadas de extinção,

que são de importância primária para as práticas de conservação (Gombert et al., 2005; Liu et al., 2008).

Portanto, propomos neste trabalho caracterizar a vegetação das áreas secas da Península de Paraguaná, o que permitirá a geração de informações fundamentais para políticas de manejo e conservação. Além disso, permitirá compreender como as variáveis climáticas e edáficas atuam sobre os traços funcionais das espécies e entender como os mecanismos de facilitação, bem como os distúrbios antrópicos gerados pela proximidade de estradas, atuam na história evolutiva das comunidades. Com isso, serão geradas informações que possibilitam auxiliar no planejamento e na execução de políticas de gestão e conservação dos recursos naturais, principalmente da flora de áreas secas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. D. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164 May 2003, 164–184. <https://doi.org/10.1086/368401>.
- ALBERDI, V., & FELICÍSIMO, Á. 2016. Evaluación del impacto del cambio climático en los bosques de los Andes del norte y centro. *GeoFocus*, 179, 44–65. 2016.
- BOUTAJ, H., MOUMNI, A., NASSIRI, O., & AITOUNA, A. O. Climate Change Impacts on Biodiversity in Arid and Semi-Arid Areas. In IGI Global Ed., *Climate Change and Its Impact on Ecosystem Services and Biodiversity in Arid and Semi-Arid Zones Issue January*, pp. 117–141. 2019. <https://doi.org/10.4018/978-1-5225-7387-6.ch007>.
- CADOTTE, M. W., CAVENDER-BARES, J., TILMAN, D., & OAKLEY, T. H. Using Phylogenetic, Functional, and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLOS ONE*, 4, e5695. 2009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>.
- CARRIÓN, J. F., GASTAUER, M., MOTA, N. M., & MEIRA-NETO, J. A. A. Facilitation as a driver of plant assemblages in Caatinga. *Journal of Arid Environments*. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.03.006>
- CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K. H., FINE, P. V. A., & KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715. 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>.
- CHACÓN-MORENO, E., NARANJO, M. E., & ACEVEDO, D. Direct and indirect vegetation-environment relationship in the flooded savanna, Venezuela. *Ecotropicos*, 171–2, 25–37. 2004.
- CHASE, J. M. Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 136, 489–498. 2003. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1311-7>.
- CIANCIARUSO, M. V., BATALHA, M. A., GASTON, K. J., & PETCHEY, O. L. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90, 81–89. 2009. <https://doi.org/10.1890/07-1864.1>.
- DAWSON, T. E. Balance, performance, and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95, 565–574. 1993. <https://doi.org/10.1007/bf00317442>.
- DÍAZ, M. *Ecologia experimental e ecofisiologia: Bases para o uso sustentável dos recursos naturais das zonas áridas neotropicais*. Interciência, v. 26, p. 472-478, 2001.
- DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, v. 526, p. 167–171, 2016. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- DREGNE, H. E. Land Degradation in the Drylands. *Arid Land Research and Management*, v. 16, p. 99–132, 2002. <https://doi.org/10.1080/153249802317304422>.
- DUFRENÉ, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, v. 67, p. 345–366, 1997.
- ELTON, C. Competition and the Structure of Ecological Communities. *Journal of Animal Ecology*, v. 15, p. 54–68, 1946. <https://doi.org/10.2307/1625>.
- FERRE, C. et al. Soil–plant interactions in a pasture of the Italian Alps. *Journal of Plant Interactions*, v. 15, p. 39–49, 2020. <https://doi.org/10.1080/17429145.2020.1738570>.

FOWLER, N. L. What is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination. *Ecology*, v. 69, p. 947–961, 2016. <https://doi.org/10.2307/1941250>.

GALVÁN-CISNEROS, C. M. et al. Simultaneous competition and environmental filtering in woody communities of the understory of Eucalyptus plantations in the Cerrado. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 59, p. 125731, 2023. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2023.125731>.

GILBERT, N. Science enters desert debate. *Nature*, v. 477, 2011. <https://doi.org/10.1038/477262a>.

GILMAN, S. E. et al. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 25, p. 325–331, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.002>.

GOMBERT, S. et al. The use of autecological and environmental parameters for establishing the status of lichen vegetation in a baseline study for a long-term monitoring survey. *Environmental Pollution*, v. 135, p. 501–514, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.10.010>.

GORNISH, E. S.; PRATHER, C. M. Foliar functional traits that predict plant biomass response to warming. *Journal of Vegetation Science*, v. 25, p. 919–927, 2014. <https://doi.org/10.1111/jvs.12150>.

GRACE, J. et al. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*, v. 33, p. 387–400, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>.

GROSSIORD, C. et al. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology*, v. 105, p. 163–175, 2017. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12662>.

GUTIÉRREZ, J. R. et al. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs Zygothaceae in arid coastal Chile. *Oecologia*, v. 95, p. 347–352, 1993. <https://doi.org/10.1007/BF00320987>.

HOOPER, D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, v. 486, p. 5-9, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature11118>.

HUNTINGTON, T. G. Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology*, v. 319, p. 83-95, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.07.003>.

IPCC. Climate Change 2013 The Physical Science Basis Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013.

IPCC. Climate Change 2014: Synthesis Report. In: PACHAURI, R.; MAYER, L. (Eds.). Intergovernmental Panel on Climate Change, 2015.

KENT, M. *Vegetation Description And Analysis: A Practical Approach*. 2nd ed. John Wiley & Sons, 2012.

KESSLER, M. The impact of population processes on patterns of species richness: Lessons from elevational gradients. *Basic and Applied Ecology*, v. 10, p. 295-299, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.10.006>.

- KIMBALL, S. et al. Can functional traits predict plant community response to global change? *Ecosphere*, v. 7, e01602, 2016. Disponible em: <https://doi.org/10.1002/ecs2.1602>.
- LEIBOLD, M. A. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, v. 12, p. 95-110, 1998. Disponible em: <https://doi.org/10.1023/A:1006511124428>.
- LIU, H. et al. Gradients analyses of forests ground vegetation and its relationships to environmental variables in five subtropical forest areas, S and SW China. *SOMMERFELTIA*, v. 52, p. 3-196, 2008. Disponible em: <https://doi.org/10.2478/v10208-011-0012-6>.
- LUE, N. et al. Research advances in ecosystem services in drylands under global environmental changes. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, v. 33, p. 92-98, 2018. Disponible em: <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2018.05.004>.
- LUZURIAGA, A. L. et al. Assemblage of a semi-arid annual plant community: Abiotic and biotic filters act hierarchically. *PLoS ONE*, v. 7, p. 1-9, 2012. Disponible em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041270>.
- MADI, Y. et al. Grados De Intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela, 2010.
- MAESTRE, F. T. et al. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of ecology*, v. 97, p. 199-205, 2009.
- MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Do positive interactions increase with abiotic stress? - A test from a semi-arid steppe. 2004. Disponible em: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0181>.
- MAGURRAN, A. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing Ltd, 2004.
- MATTEUCCI, S. et al. Biodiversidad vegetal en el árido falconiano Venezuela. *Interciencia*, v. 22, p. 300-307, 1999.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. Ecosystems and human well-being: Current State and Trends. Disponible em: <https://doi.org/http://hdl.handle.net/20.500.11822/8735>, 2005.
- MITCHELL, R. M. et al. Relative importance of abiotic, biotic, and disturbance drivers of plant community structure in the sagebrush steppe. *Ecological Applications*, v. 27, p. 756-768, 2017. Disponible em: <https://doi.org/10.1002/eap.1479>.
- MOGOLLÓN, J. et al. Calidad del Suelo Como Indicador de Desertificación en la Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Croizatia*, v. 16-2, p. 7-24, 2015.
- ODORICO, P. D. et al. Global desertification: Drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, v. 51, p. 326-344, 2013. Disponible em: <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>.
- OSTERTAG, R. et al. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, v. 52, p. 805-809, 2015. Disponible em: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12413>.
- PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, v. 60, p. 614-625, 2010. Disponible em: <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.7>.

- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, v. 9, p. 741-758, 2006. Disponible em: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>.
- PROBER, S. M. et al. Management legacies shape decadal-scale responses of plant diversity to experimental disturbance regimes in fragmented grassy woodlands. *Journal of Applied Ecology*, v. 50, p. 376-386, 2013. Disponible em: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12036>.
- PUGNAIRE, F.; HAASE, P.; PUIGDEFÁBREGAS, J. Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment. *Ecology*, v. 77, p. 1420-1426, 1996. DOI: 10.2307/2265539.
- RAMIREZ, A. Eficacia de la planificación y la ejecución de la gestión ambiental orientada a la conservación del recurso tierra en la Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, 2012.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Functional diversity and composition of Caatinga woody flora are negatively impacted by chronic anthropogenic disturbance. *Journal of Ecology*, v. 107, 2019. DOI: 10.1111/1365-2745.13177.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, v. 97, 2016. DOI: 10.1890/15-1122.1.
- RITO, K. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, v. 105, 2017. DOI: 10.1111/1365-2745.12712.
- RODRÍGUEZ, J. P.; ROJAS-SUÁREZ, F. Libro rojo de la fauna venezolana. PROVITA, 2015.
- SCHIMMEL, D. S. Drylands in the earth system. *Science*, v. 327, 2010. DOI: 10.1126/science.1184946.
- SCHULZ, K. et al. Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. *Forest Ecology and Management*, v. 367, 2016. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.02.011.
- SUNDARAM, B.; HIREMATH, A. J. Lantana camara invasion in a heterogeneous landscape: Patterns of spread and correlation with changes in native vegetation. *Biological Invasions*, v. 14, 2012. DOI: 10.1007/s10530-011-0144-2.
- TABARELLI, M. et al. The future of the Caatinga. In: SILVA, M. T. J. M. C.; LEAL, I. R. (Eds.). *Caatinga; The largest tropical dry forest region in South America*, 2017. DOI: 10.1007/978-3-319-68339-3_19.
- UNCCD. United Nations convention to combat desertification in countries experiencing serious drought and/or desertification, particularly in Africa, 1994.
- UNESCO. Atlas de Zonas Áridas de América Latina y El Caribe. Documentos Técnicos del PHI-LAC, N°25. UNESCO, 2010.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, v. 89, 2008. DOI: 10.1890/07-1206.1.

VIOLLE, C. et al. The emergence and promise of functional biogeography. *PNAS*, v. 111, 2014. DOI: 10.1073/pnas.1415442111.

WANG, L. et al. Dryland ecohydrology and climate change: critical issues and technical advances. *Hydrology and Earth System Science*, v. 16, 2012. DOI: 10.5194/hess-16-2585-2012.

WANG, Y. et al. Changes in Mean and Extreme Temperature and Precipitation over the Arid Region of Northwestern China: Observation and Projection. DOI: 10.1007/s00376-016-6160-5.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, 2002. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos*, v. 74, 2016. DOI: 10.2307/3545686.

**CAPÍTULO 1 – FLORA VASCULAR DAS ZONAS SECAS NA PENÍNSULA DE
PARAGUANÁ, ESTADO FALCÓN-VENEZUELA**

1.1. INTRODUÇÃO

A composição da vegetação e/ou a coexistência de espécies vegetais é influenciada pelas variações ambientais de qualquer região. O conhecimento ecológico e a ordem de importância das variações ambientais selecionadas são essenciais na conservação e gestão dos recursos vegetais (Majeed et al., 2022).

Fatores como a heterogeneidade climática (Matteucci e Colma, 1986), de relevo (Matteucci et al., 1979a) e edáfica (Matteucci e Colma, 1982) geram uma paisagem muito diversificada, formada por pequenos elementos em intrincados mosaicos, acentuados pelos efeitos da ação humana, principalmente em relevos planos e ondulados (Matteucci et al., 1999). Essa heterogeneidade ambiental se reflete na vegetação, formada por um complexo padrão de tipos fisionômicos (Matteucci et al., 1979b). Onde os padrões na composição de espécies geralmente refletem a resposta da vegetação às condições ambientais atuais (Whittaker, 1967; ter Braak, 1987, 1996; Jongman et al., 1995, Chacón-Moreno et al., 2004), isso supõe uma complexa interação entre geomorfologia, solo e vegetação, sendo fatores formadores de padrões e processos ecológicos (Swanson et al., 1988).

Ainda mais, o clima, a topografia e o solo influenciam estes padrões de distribuição em diferentes escalas (Duckworth et al., 2000; Whittaker et al., 2001; Burke, 2001; Maestre et al., 2003; Huerta-Martínez et al., 2004). Contudo, à escala local, a distribuição das espécies está principalmente associada a fatores como a disponibilidade de água ou a textura do solo, entre outros (Silva e Sarmiento, 1976; Dunham, 1989; Huston, 1994; van Coller et al., 2000).

Parte da compreensão de como os fatores ambientais determinam a distribuição das espécies e sua riqueza específica, e como funcionam em vários contextos geoespaciais, é um desafio fundamental da biologia moderna (Monserrat e Bonardi, 2012). Esta afirmação baseia-se na perda acelerada de biodiversidade a nível global, ainda mais em ambientes com fatores ambientais restritivos, como áreas áridas e semiáridas. Por outro lado, as atividades humanas têm um efeito marcante nos padrões de biodiversidade (Kessler, 2009), a intensificação no uso da terra tem um efeito negativo na riqueza de espécies e provoca alterações nos processos ecossistêmicos (Hooper et al., 2012).

A caracterização das comunidades vegetais de uma determinada área também é importante para efeitos de conservação dos recursos naturais e para fins de gestão

dos mesmos (Kent, 2012). Que em conjunto com o estudo das variáveis ambientais permite uma maior interpretação dos padrões de vegetação em termos do ambiente e permite o monitoramento de potenciais alterações nas condições do solo, que podem ser correlacionadas com as correspondentes alterações na vegetação, tudo isto com o propósito de compreender a autoecologia de espécies-chave, raras ou ameaçadas que podem ser de importância primordial na informação das práticas de conservação (Gombert, Asta e Seaward, 2005; Liu et al., 2008).

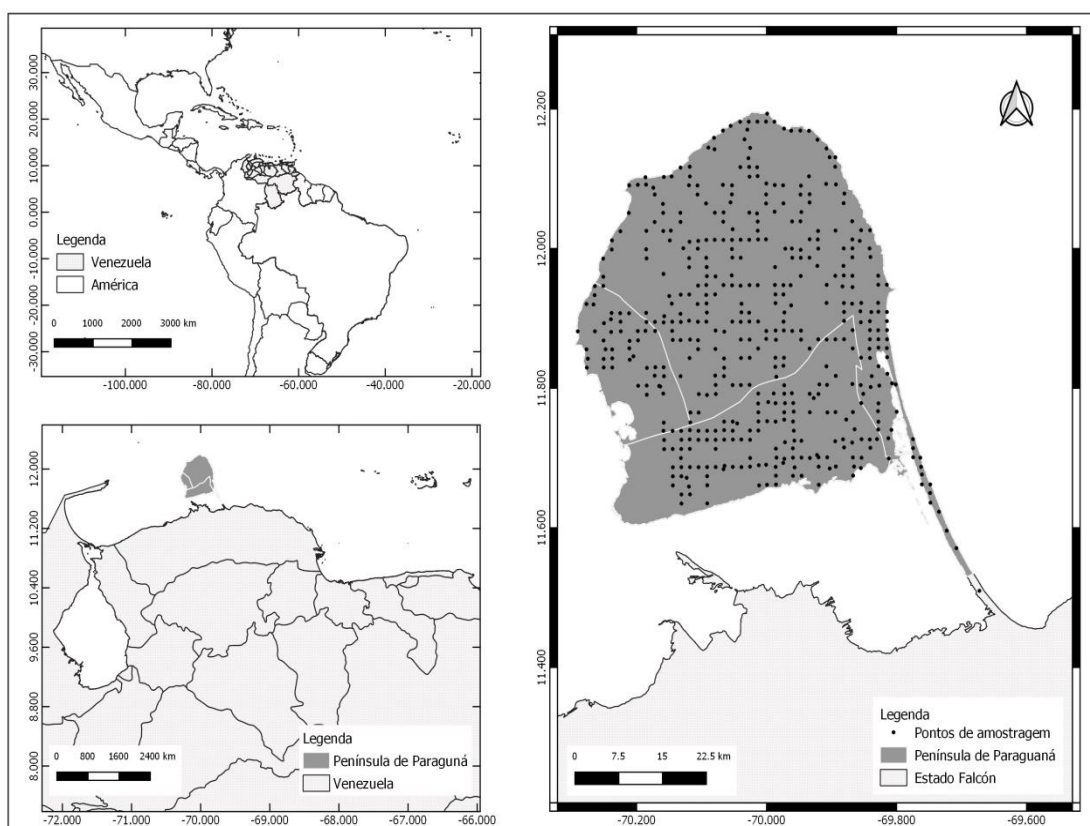
O estudo destas relações bióticas e abióticas auxilia na compreensão de como eles condicionam a localização e distribuição das espécies, o que nos permitirá tomar decisões acertadas relativamente à gestão destes recursos, à sua conservação e à execução de medidas para a sua restauração. O objetivo deste capítulo é compreender e descrever a composição das espécies e dos tipos fisionómicos que constituem a vegetação das áreas secas da Península de Paraguaná - Venezuela e sua relação com os fatores ambientais.

1.2. MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1. Área de Estudo

A Península de Paraguaná localiza-se no extremo norte central do estado Falcón na Venezuela, constitui a parte mais setentrional da terra firme venezuelana no Mar do Caribe (figura 1.1). A região abrange aproximadamente 2.684 km² de superfície e encontra-se unida ao resto do estado Falcón por uma estreita faixa de dunas e salinas de 33 km de longitude por 5 km de largura. Com altitude média de aproximadamente de 6 m s.n.m nomeada Istmo de “Los Médanos”, com os pontos mais elevados na “Fila Monte Cano” (455 m s.n.m.), na montanha de “Buena Vista” (460 m s.n.m.) e no “Cerro Santa Ana” (830 m s.n.m.) (POTEF, 2015) (figura 1.2).

Figura 1.1. – Localização de área de estudo, visão geral da Venezuela na América do Sul. Posição da Península de Paraguaná na Venezuela. Área de estudo em cinza escuro. Pontos de amostragem em preto.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 1.2. – Visão geral do Cerro de Santa Ana. Península de Paraguaná.



Fonte: Adriana Díaz (2018).

Do ponto de vista climático, segundo a classificação de Holdridge (1982) na área de estudo pertence a uma das regiões mais secas do país nomeadas como zona de vida “Monte Espinoso Tropical” (me-T), ela é distribuída desde o nível do mar, até 200 m s.n.m. aproximadamente, com uma evaporação de 3000 mm/ano que supera permanentemente os valores de precipitação (300 mm/ano) durante todo o ano. Segundo Thornthwaite (1948), o clima característico é árido mega térmico ou cálido, sem nenhum excesso de água. Os solos, segundo Soil Taxonomy (Natural Resources Conservation, 2014), são predominantemente das ordens “Entisoles” e “Aridisoles”, e subordens “Orthents”, “Orthids”, “Torriorthents”, “Camborthids” e “Calciorthids” (Mogollón et al., 2015) dentro dos mais importantes.

A vegetação compreende um conjunto de grupos estruturais primários diferenciados pela forma de vida dominante: matagal (“arbustal”), mata (“matorral”) (árvores com menos de 5 m de altura), cardonal e floresta (dominada por árvores com mais de 5 m) de um ou dois estratos. Mesmo dentro de um mesmo grupo, a arquitetura

da comunidade varia, dependendo de sua cobertura total (deserta, esparsa ou densa) (Matteucci, 1987).

1.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas

A amostragem da vegetação foi realizada em campo com a utilização de uma malha virtual cujos vértices são equidistantes a 1.400 m (figura 1.1) (Mogollón et al., 2015). Foram excluídos pontos de difícil acesso, forte distúrbio antrópico ou cultivos. Em cada ponto previamente selecionado, uma parcela de 10m x 10m foi estabelecida, onde as espécies lenhosas e herbáceas foram fotografadas, identificadas e coletadas. A identidade das espécies foi determinada em campo e posteriormente confirmadas no Laboratório de Botânica 2 da Universidad Experimental Francisco de Miranda, Estado Falcón, Venezuela.

Para cada ponto de amostragem foi calculada a frequência absoluta das espécies que é, o número total de registros de uma espécie em cada unidade amostral e a frequência relativa é a razão entre os registros absolutos de uma espécie e o número total de registros de todas as espécies. A fórmula geral para frequência relativa é: $FR = (ai/A)*100$, onde: a é igual ao número de ocorrências de uma determinada espécie, e A é igual ao número de ocorrências de todas as espécies (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

1.2.3. Características edáficas

Segundo a metodologia proposta por Mogollón et al. (2015), uma amostra de solo foi feita no centro de cada parcela a uma profundidade de 25 cm. Todas as amostras foram secas ao ar livre (72 horas) e, posteriormente, utilizadas para obtenção das variáveis do solo. A pedregosidade foi estimada pelo método gravimétrico (Schargel, 1999), onde um quilograma de amostra foi peneirada por uma malha de 2 mm de diâmetro. A porção que foi retida pela malha foi pesada e a fração de rochas estimada com base em cálculo percentual. As classes texturais foram obtidas pelo método de Bouyoucos a partir da determinação da porcentagem granulométrica das frações finas (siltes e argilas) e grossas (areia) dos solos que passam pela peneira de 2 mm (Bouyoucos, 1962). A determinação da salinidade foi feita pelo método condutométrico (Dellavalle, 1992). Nesse método, 50 g de solo foram retirados e suspensos em 100 ml de água destilada (suspensão 1:2), agitados

por meia hora e, finalmente, a condutividade foi obtida com o medidor combinado HANNA Instruments modelo HI 9813 – 6. O Carbono Orgânico (SOC) do solo foi determinado utilizando a metodologia proposta por Walkley & Black (1934). A combustão úmida foi realizada na presença de dicromato de potássio e ácido sulfúrico concentrado e expressa como uma porcentagem (%) com base no peso seco. Medidas de tendência central e dispersão das variáveis do solo serão calculadas para cada parcela de vegetação.

1.2.4. Variáveis climáticas

O conjunto de dados climáticos para cada ponto da amostragem foram obtidos do Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). Esses dados abrangem camadas biologicamente relevantes de temperatura e precipitação criadas pela interpolação do clima observado de estações climáticas em todo o mundo com uma resolução de aproximadamente 1 km (2,5 minutos de arco), durante o período de 50 anos de 1950 a 2000 (Hijmans et al., 2005). Das 19 variáveis disponíveis foram escolhidas as variáveis de estimativas mensais máximas, mínimas e médias de temperatura e precipitação, fatores ambientais extremos ou potencialmente limitantes (precipitação dos meses mais chuvosos).

1.2.5. Caracterização e identificação de comunidades vegetais

Para a identificação das diferentes formações vegetais na Península de Paraguaná, foi realizada uma descrição qualitativa com base nos aspectos fisionômicos da vegetação e cobertura do dossel.

A separação de grupos florísticos foi feita pela análise de árvore de regressão multivariada, implementada com o pacote MVpart v1.2–6 para o ambiente de programação R (R Core Team, 2020). As árvores de regressão multivariada (MRT) são baseadas nos mesmos princípios das árvores de classificação e regressão (CART), mas estendidas a mais de uma variável de resposta (De'Ath 2002). O MRT pode ser visto como uma metodologia de agrupamento restrita que é adequada para explicação e previsão. Um conjunto de clusters é aumentado por repetidas divisões binárias do conjunto de dados. As divisões são feitas usando variáveis preditoras ambientais como critérios, de modo que a homogeneidade das variáveis de resposta genética seja maximizada. A homogeneidade é avaliada como soma de quadrados de

características em torno da média multivariada de observações em um cluster (De'Ath, 2002). Para a seleção das variáveis (ou grupo de variáveis) que foram utilizadas nas análises MRT foi usada a abordagem de partição de variação multivariada (Borcard et al., 1992) com a finalidade de decompor a variação total da composição das comunidades em (1) variação explicada apenas pelas características do clima e (2) variação explicada apenas pelas propriedades do solo.

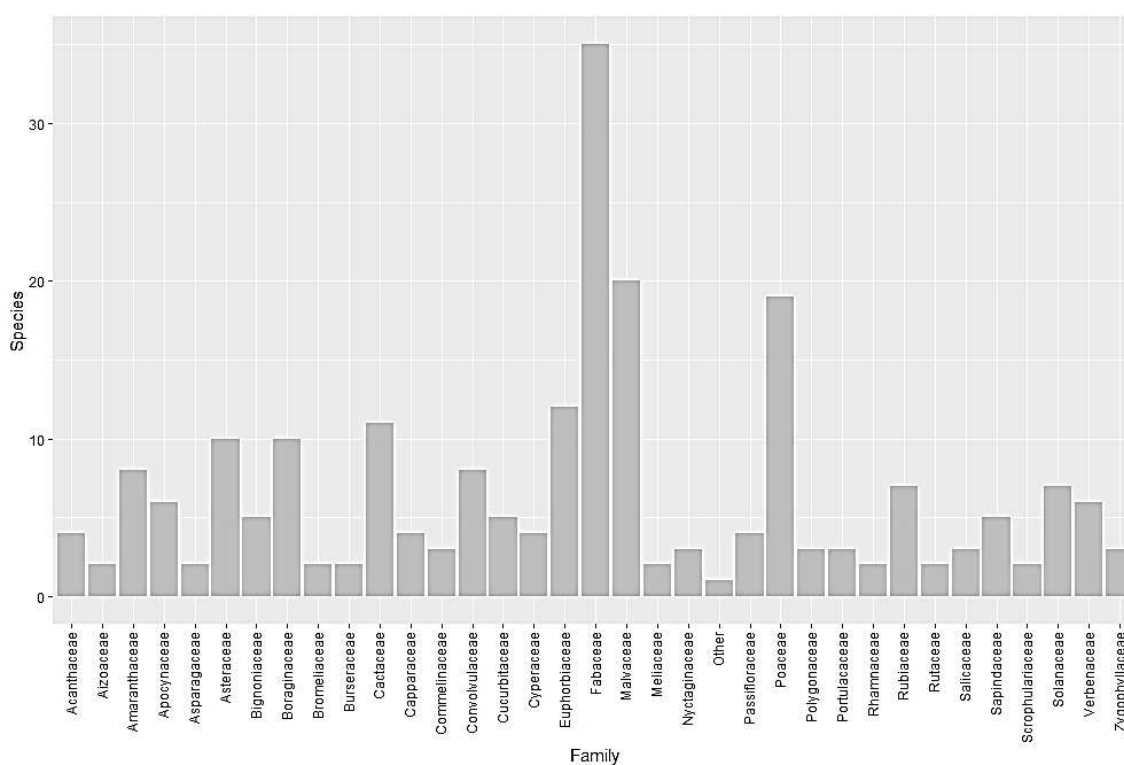
Os nomes das comunidades foram dados usando a nomenclatura de Mateucci (1987), onde o grupo primário é caracterizado pela forma de vida dominante, o que determina a estrutura vertical. As matas “woodlands” apresentam uma camada de árvores com altura inferior a 5 m. Os matagais “shrublands” incluem comunidades onde a cobertura por arbustiva é superior pelo menos a 30%. E cardonales compreende comunidades onde os cactos colunares ocupam pelo menos 30% da cobertura da comunidade. O segundo nível do grupo corresponde a espécie dominante, excluindo as espécies comuns para a maioria dos grupos.

A análise de espécies indicadoras (ISA), proposta por Dufrêne e Legendre (1997), foi realizada para as comunidades usando a biblioteca 'indicspecies' (De Cáceres e Legendre, 2009) e a função 'multipatt', implementada no software estatístico R (R Core Team, 2020). O ISA foi utilizado para identificar as espécies que caracterizam cada comunidade de plantas. Conforme descrito por Dufrêne e Legendre (1997), esta análise produz valores indicadores (IndVal) para cada espécie em cada grupo e a significância estatística de cada IndVal é testada pela técnica de randomização de Monte Carlo (Bakker, 2008).

1.3. RESULTADOS

A vegetação da Península Paraguaná é composta por 59 famílias, 186 gêneros e 248 espécies. As famílias com mais espécies correspondem a Fabaceae (35 spp.), Malvaceae (20 spp.), Poaceae (19 spp.), Euphorbiaceae, (12 spp.), Cactaceae (11 spp.) e Asteraceae (10 spp.). Do total de famílias encontradas, 42.7% possuem apenas uma espécie (figura 1.3).

Figura 1.3. Distribuição do número de espécies por família na vegetação da Península Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela.



Fonte: Elaboração Própria.

Quanto às espécies que constituem a vegetação, as mais frequentes em todas as localidades amostradas são *Opuntia caracasana* presente em 80,50% das parcelas, *Prosopis juliflora* em 78,79% das parcelas, *Stenocereus griseus* e *Castela erecta* com 62,95% e 55,58% das presenças respectivamente (tabela 1.1). O 87% das espécies (216) estão representadas na vegetação com frequências inferiores a aproximadamente 10%. Por outro lado, 28% das espécies presentes podem ser consideradas raras na amostra, representada por apenas uma parcela da amostra.

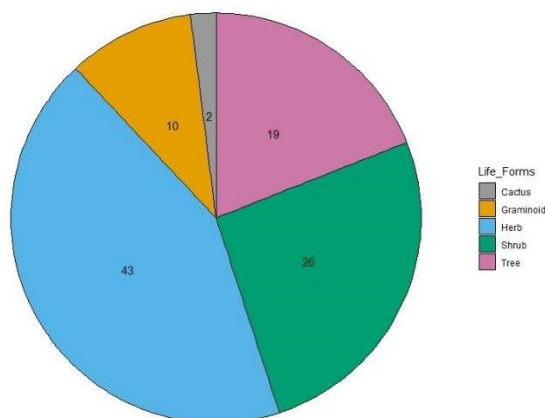
Tabela 1.1. Frequência absoluta (FA) e relativa (FR) das espécies de plantas encontradas nas unidades de amostragem. Espécies com Frequência relativa superior a 15%.

Espécie	FA	FR (%)
<i>Opuntia caracassana</i> Salm-Dyck	361	80.58
<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	353	78.79
<i>Stenocereus griseus</i> (Haw.) Buxb.	282	62.95
<i>Castela erecta</i> Turpin	249	55.58
<i>Libidibia coriaria</i> (Jacq.) Schlttdl.	212	47.32
<i>Morisonia odoratissima</i> (Jacq.) Christenh. & Byng	185	41.29
<i>Croton flavens</i> L.	171	38.17
<i>Jacquinia frutescens</i> (Mill.) B.Ståhl & Källersjö	163	36.38
<i>Vachellia tortuosa</i> (L.) Seigler & Ebinger	144	32.14
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav.) Hawkins	131	29.24
<i>Cissus dubia</i> (L.) L.	130	29.02
<i>Alternanthera halimifolia</i> Standl. ex Pittier	125	27.90
<i>Melochia tomentosa</i> L.	124	27.68
<i>Melocactus curvispinus</i> Pfeiff.	119	26.56
<i>Cereus repandus</i> (L.) Mill.	107	23.88
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	107	23.88
<i>Lycium nodosum</i> Miers	100	22.32
<i>Heliotropium verdcourtii</i> Craven	90	20.09
<i>Heliotropium indicum</i> L.	87	19.42
<i>Ibatia maritima</i> (Jacq.) Decne.	86	19.20
<i>Abutilon viscosum</i> (L.) Dorr	86	19.20
<i>Leuengeria guamacho</i> (F.A.C.Weber) Lodé	81	18.08
<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.	74	16.52
<i>Capraria biflora</i> L.	73	16.29

Quando observado o espectro de formas de crescimento que caracteriza a vegetação da Península Paraguaná, as espécies lenhosas (árvores e arbustos) representam 46% do espectro total. Em segunda posição as espécies herbáceas com 43%, as formas de vida graminóides, constituídas pelas famílias Poaceae e

Cyperaceae correspondem a 10% e finalmente cactáceas (família Cactaceae) com 2% (figura 1.4).

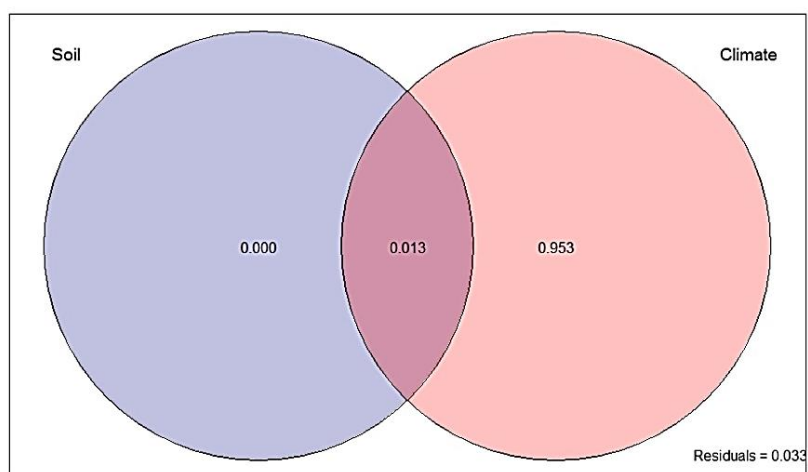
Figura 1.4. Proporção das diferentes formas de crescimento dentro da vegetação da Península Paraguana (%). Formas de vida por classes de vegetação.



Fonte: Elaboração Própria.

Ao classificar a vegetação com base na presença das espécies e nos fatores climáticos e edáficos, constatou-se que as variáveis climáticas explicam aproximadamente 95% da variação total na composição das comunidades (figura 1.5).

Figura 1.5. Análise de partição da variação da composição das comunidades de plantas (vermelho=variáveis climáticas, azul=variáveis do solo).



Fonte: Elaboração Própria.

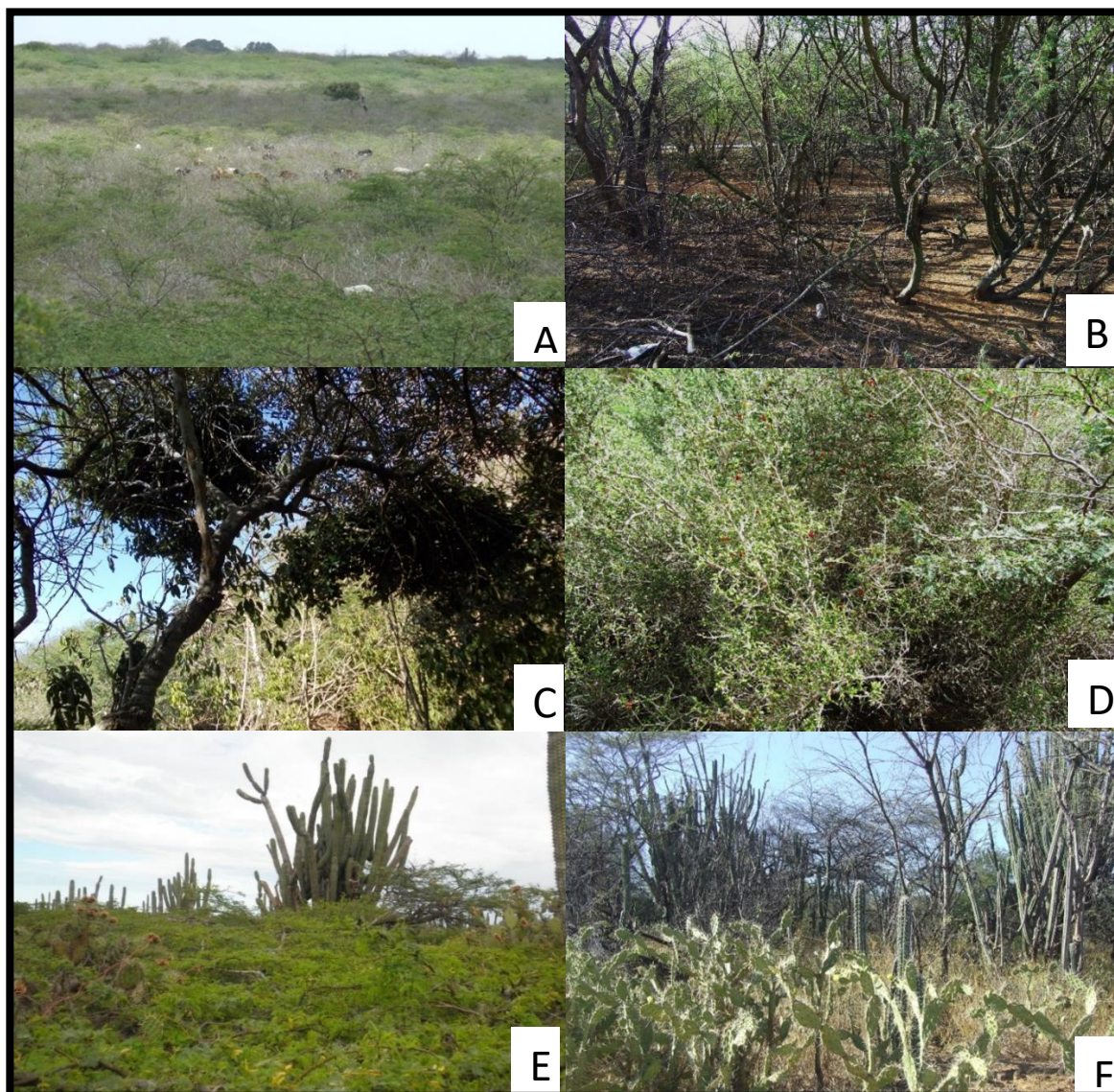
A partir da classificação da vegetação, foram obtidos 6 grupos ou tipos de comunidades, observa-se que existem comunidades mais úmidas (Prec > 461,6 mm) e comunidades mais secas (Prec < 461,6mm). As comunidades mais úmidas também apresentam temperaturas máximas mais baixas em comparação com as comunidades secas. Estas comunidades mais úmidas apresentam uma vegetação de mata (“woodland”) com maior presença de árvores, sendo *P. juliflora* a espécie dominante, acompanhada de outras espécies arbóreas muito frequentes, como a mata de *Morisonia odoratissima* (“*M. odoratissima* woodland”) onde esta espécie está presente em 47% dos locais. No caso da mata de *Libidibia coriaria* (“*L. coriaria* woodland”), a espécie está presente em 40% das parcelas da comunidade.

Por outro lado, os matagais (“shrubland”) embora *P. juliflora* seja encontrada em maior proporção de locais, *C. biflora* está presente em 38,1 %, juntamente com outras espécies herbáceas. Em comunidades mais secas como os cardonales, *Stenocereus griseus* (cacto colunar) é o mais frequente (75% das parcelas), a comunidade cardonal-matagal (“cardonal-shrubland”) representa uma mistura de ambos os tipos de comunidades com a presença de arbustos (*C. erecta* em 77%). Finalmente, o matagal de *C. erecta* (“*C. erecta* shrubland”) com esta espécie arbustiva presente em mais de 72% e juntamente com *Vachelia tortuosa* (outra espécie arbustiva com 64% de presença) definem esta comunidade (figura 1.6-1.7, tabela 1.2).

Tabela 1.2. Constituição da vegetação segundo o tipo de comunidade apresentando a Frequência relativa percentual (FR%) das espécies de plantas.

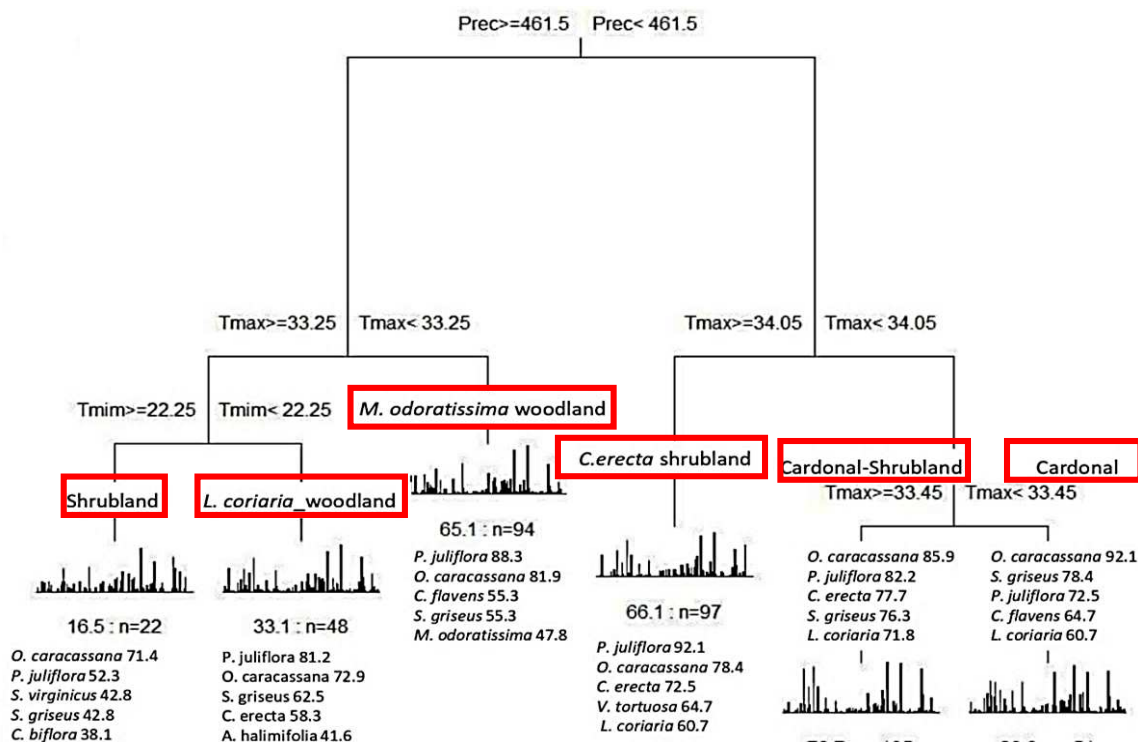
Shrubland	<i>O. caracassana</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>S. virginicus</i>	<i>S. griseus</i>
	71.43	52.38	42.86	42.86
<i>L. coriaria</i> woodland	<i>P. juliflora</i>	<i>O. caracassana</i>	<i>S. griseus</i>	<i>C. erecta</i>
	81.25	72.92	62.50	58.33
<i>M. odoratissima</i> woodland	<i>P. juliflora</i>	<i>O. caracassana</i>	<i>C. flavens</i>	<i>S. griseus</i>
	88.30	81.91	55.32	55.32
<i>C. erecta</i> shrubland	<i>P. juliflora</i>	<i>O. caracassana</i>	<i>C. erecta</i>	<i>V. tortuosa</i>
	92.16	78.43	72.55	64.71
Cardonal-shrubland	<i>O. caracassana</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>C. erecta</i>	<i>S. griseus</i>
	85.93	82.22	77.78	76.30
Cardonal	<i>O. caracassana</i>	<i>S. griseus</i>	<i>P. juliflora</i>	<i>C. flavens</i>
	92.16	78.43	72.55	64.71

Figura 1.6. Visão geral das comunidades de plantas da Península de Paraguaná. Shrubland (A), *L. coriaria* woodland (B), *M. odoratissima* woodland (C), *C. erecta* shrubland (D), Cardonal-shrubland (E), Cardonal (F).



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 1.7. Árvore de regressão multivariada para as comunidades na Península Paraguaná. Mostrando as espécies características para cada comunidade.



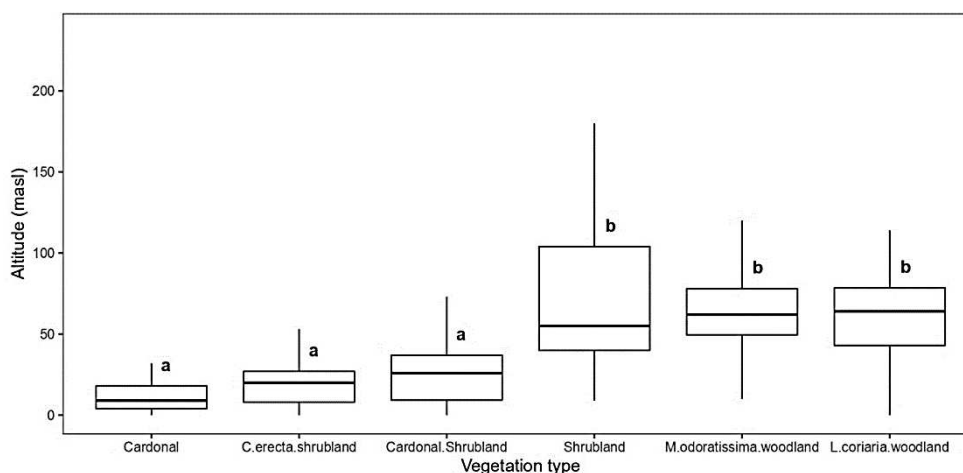
Fonte: Elaboração Própria.

As variáveis edáficas não apresentaram diferenças significativas entre os 6 tipos de vegetação (tabela 1.3). Por outro lado, as variáveis climáticas apresentaram diferenças entre os tipos de vegetação, com as vegetações de mata apresentando tendência de maior precipitação e menor temperatura. As comunidades mais húmidas situam-se a uma altitude mais elevada, cerca de 70 m s.n.m, em comparação com as comunidades das zonas secas, cerca de 20 m s.n.m (tabela 1.3, figura 1.8).

Tabela 1.3. Variáveis climáticas e edáficas para cada comunidade. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos. Alt: Altitude (m snm), CO: Carbono Orgânico do Solo (%), SD: Profundidade do solo (cm), Sst: Pedregosidade do solo (%), Ar: Porcentagem de Areia (%), Sand: Condutividade elétrica (dS/m), Temp: Temperatura Média (°C), Tmax: Temperatura Máxima (°C), Tmim: Temperatura Mínima (°C), Pp: Precipitação anual (mm) e PWM: Precipitação do mês mais chuvoso (mm).

	Shrubland	<i>L. coriaria</i> woodland	<i>M. odoratissima</i> woodland	<i>C. erecta</i> shrubland	Cardonal-shrubland	Cardonal
Alt	70.95±44.39 ^a	68.25±40.75 ^a	68.25±40.75 ^a	19.08±13.96 ^b	27.14±28.07 ^b	14.29±14.15 ^b
CO	1.41±0.75 ^a	1.20±0.61 ^a	1.37±0.98 ^a	0.99±0.76 ^a	1.29±1.32 ^a	1.14±0.76 ^a
SD	20.23±7.15 ^a	20.01±7.57 ^a	21.01±6.86 ^a	20.38±7.19 ^a	20.71±6.64 ^a	20.80±6.58 ^a
Sst	14.61±20.48 ^a	14.64±21.97 ^a	9.78±18.97 ^a	14.36±22.88 ^a	11.82±18.2 ^a	12.17±18.59 ^a
Ar	44.19±22.05 ^a	47.62±19.19 ^a	45.26±21.68 ^a	46.60±22.26 ^a	53.02±21.34 ^a	51.03±21.74 ^a
Sand	1.28±1.52 ^a	1.25±1.73 ^a	1.54±2.29 ^a	1.65±3.46 ^a	1.26±2.42 ^a	1.42±3.3 ^a
Temp	27.7±0.05 ^c	27.4±0.12 ^d	27.2±0.33 ^e	28±0.11 ^a	27.8±0.15 ^b	27.7±0.14 ^c
Tmax	33.5±0.15 ^c	33.5±0.14 ^c	32.98±0.25 ^e	34.2±0.12 ^a	33.8±0.16 ^b	33.2±0.16 ^d
Tmim	22.35±0.05 ^{ab}	21.88±0.17 ^d	21.92±0.45 ^d	22.16±0.12 ^c	22.18±0.21 ^{bc}	22.47±0.23 ^a
Pp	482.85±11.45 ^b	485.1±19.47 ^b	512.44±34.67 ^a	383.62±26.84 ^e	411.6±31.62 ^d	435.98±17.91 ^c
PWM	93.8±1.56 ^b	94.97±3.58 ^b	98.3±6.61 ^a	84.45±2.48 ^d	86.6±3.43 ^c	84.96±4.16 ^{cd}

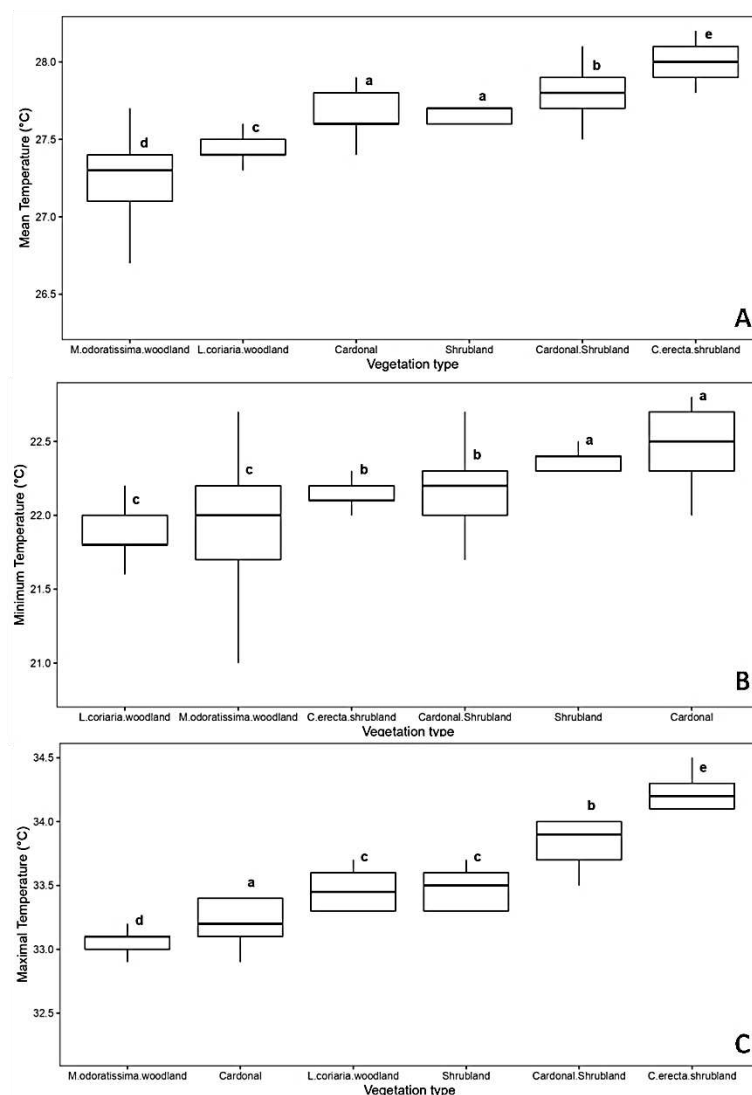
Figura 1.8. Altitude (m s.n.m) por comunidade vegetal. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



Fonte: Elaboração Própria.

Para temperatura média (°C), as comunidades mais úmidas têm temperaturas médias ligeiramente mais baixas do que as comunidades mais secas. As comunidades de cardonal e matagal apresentam as temperaturas médias mais altas (figura 1.9 A, tabela 1.3). Ao observar as temperaturas mínimas, as comunidades de *L. coriaria* e *M. odoratissima* apresentam os menores valores (não sendo estatisticamente diferentes entre si), no caso do matagal e cardonal as temperaturas mínimas são as mais elevadas entre todos os tipos de comunidade e estatisticamente iguais entre estes dois grupos (figura 1.9 B, tabela 1.3).

Figure 1.9. Temperatura média (°C) (A), mínima (°C) (B) e (°C) (C) por tipo de comunidade. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



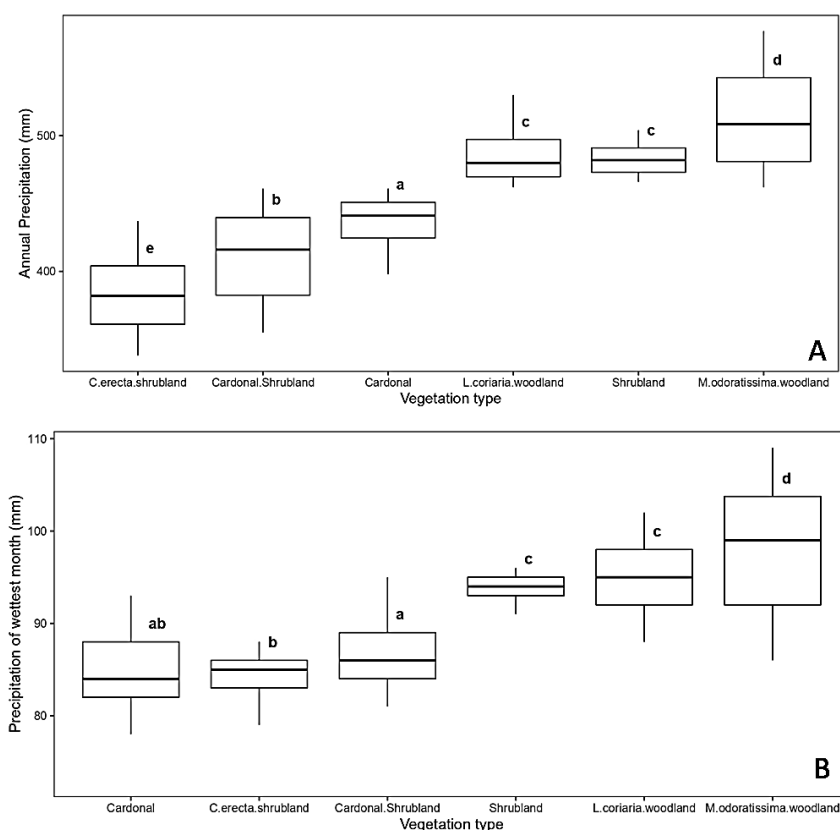
Fonte: Elaboração Própria.

As temperaturas máximas apresentam valores mais elevados para as formações matagais (shrubland, cardonal-shrubland e *C. erecta* shrubland). As temperaturas máximas mais baixas foram encontradas para as matas de *M. odoratissima* (figura 1.9 B, tabela 1.3).

Para precipitação anual (mm), a comunidade de mata de *M. odoratissima* apresenta maior valor em relação às comunidades secas, enquanto a comunidade matagal de *C. erecta* é a que recebe menos chuva (figura 1.10 A, tabela 1.3).

Em relação à precipitação recebida pelas comunidades nos meses mais chuvosos, as comunidades de matas apresentam os maiores valores, sendo mais alto na comunidade de matas de *M. odoratissima*. Em contraste com as comunidades de matagal, cardonal-shrubland e matagal de *C. erecta* que têm a menor quantidade de precipitação nestes meses (figura 1.10 B, tabela 1.3).

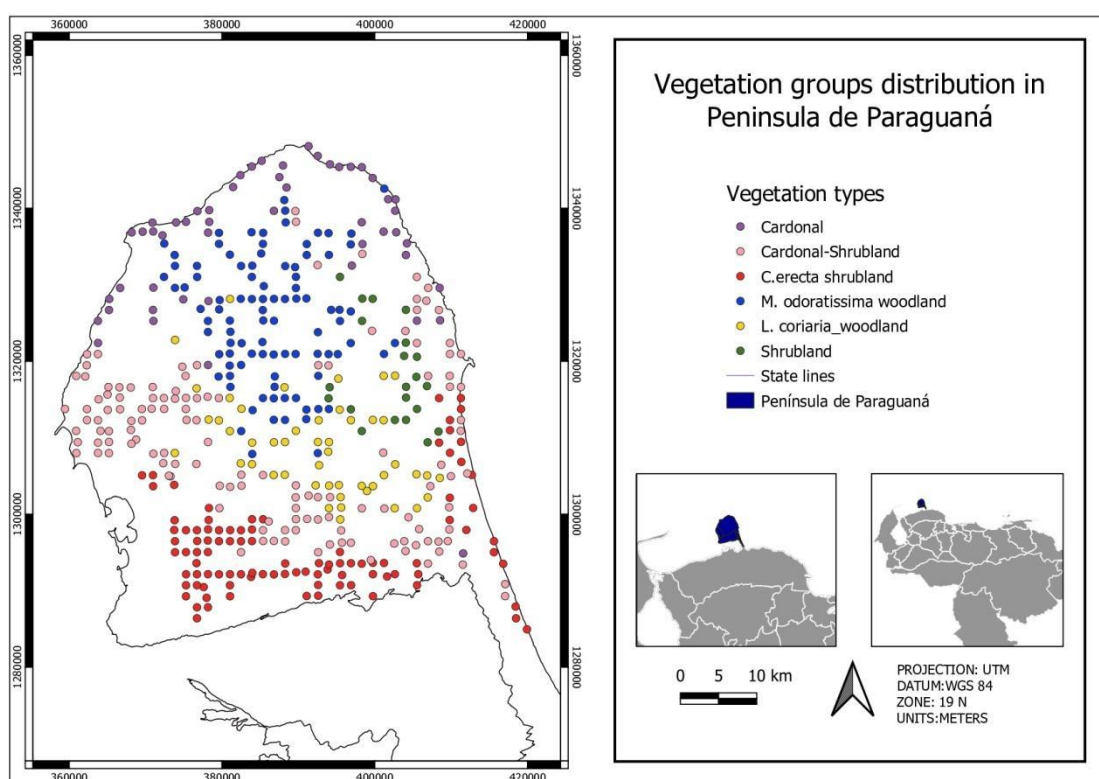
Figura 1.10. Precipitação anual (mm) (A) e no mês mais chuvoso (mm) (B) por tipo de comunidade. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



Fonte: Elaboração Própria.

Quando se observa a distribuição espacial das parcelas de cada comunidade, nota-se que as comunidades de cardonal se situam junto à costa na parte norte da península, as comunidades de mata (woodland) se situam na zona interior da Península, as comunidades de cardonal-matagal (cardonal-shrubland) e matagal de *C. erecta* (*C. erecta* shrubland) distribuem-se em maior proporção na região ocidental da península. No caso do matagal, parece ser uma transição entre as comunidades mais secas localizadas entre as comunidades do cardonal e as matas (figura 1.11).

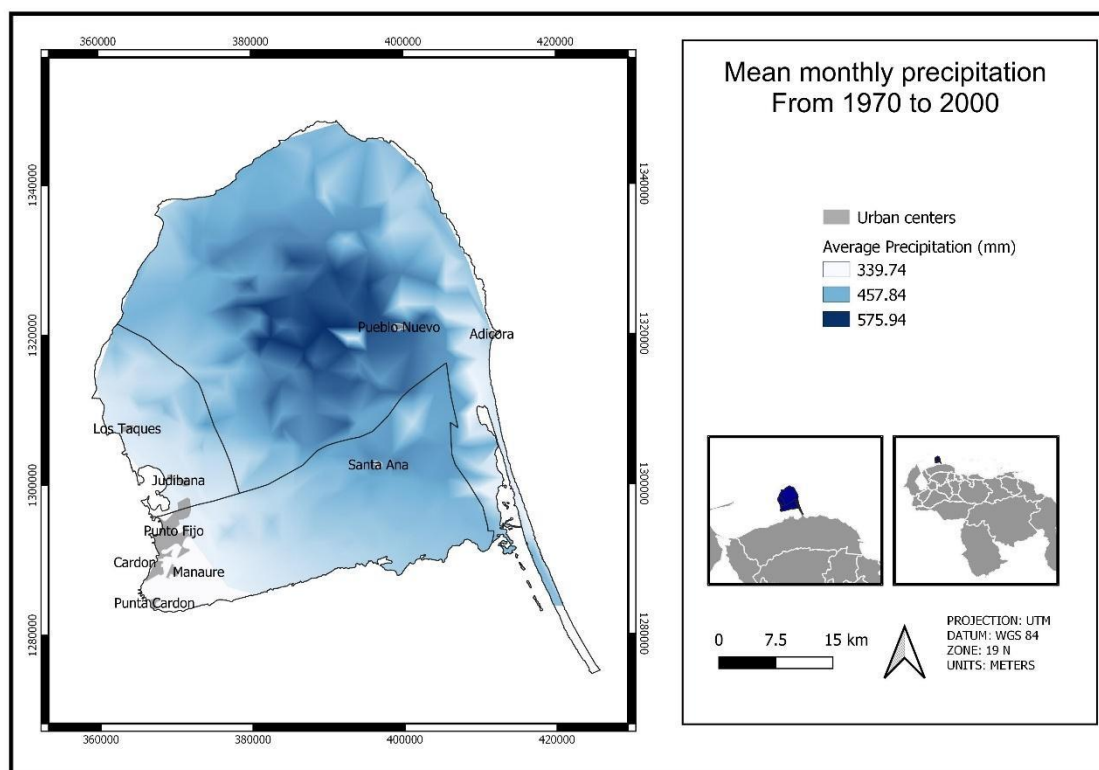
Figura 1.11. Distribuição espacial das comunidades na Península Paraguaná.



Fonte: Elaboração Própria.

Ao observar o mapa de distribuição da precipitação média anual (mm), constatou-se que a região central da península corresponde à área de maior precipitação, local onde se estabelecem as comunidades de matas, região de localização do cardonal-shrubland e *C. erecta* shrubland é uma área que vai ficando mais seca à medida que se afasta da região central. A zona onde se localizam os cardonales no norte da península também se apresenta como seca (figura 1.12).

Figura 1.12. Distribuição da precipitação média anual na Península de Paraguaná.



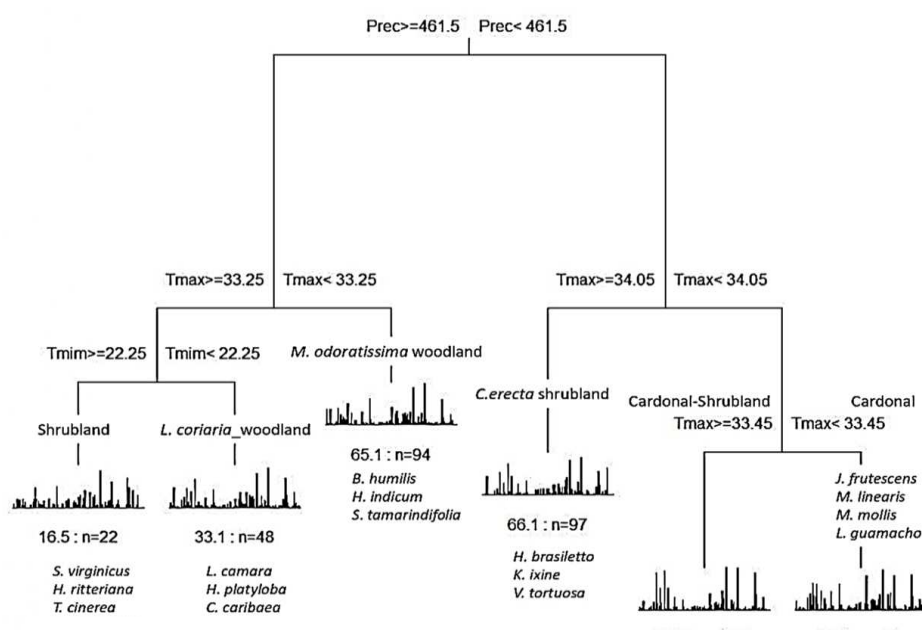
Fonte: Elaboração Própria.

A comunidade de matagal “shrubland” é caracterizada pelas espécies *Heterostachys ritteriana* e *Tephrosia cinerea*, ambas formas de vida arbustivas, e por *Sporobolus virginicus*, uma gramínea. A comunidade da mata de *L. coriaria* é caracterizada por *Lantana camara* e *Sphinga platyloba*, espécies arbustivas, juntamente com *Cylindropuntia caribaea*, um arbusto suculento da família das cactáceas. A comunidade mata de *M. odoratissima* é caracterizada por *Bromelia humilis*, uma roseta acaule terrestre, *Heliotropium indicum* presente como subarbusto e *Acacia tamarindifolia*, um arbusto espinhoso. A comunidade cardonal é caracterizada pelas espécies arbóreas *Jacquinia frutescens*, *Cynophalla linearis*, *Coulteria mollis*, *Leuenergeria guamacho*. Por fim, a comunidade Cardonal-Shrubland não apresentou significância para nenhuma espécie (tabela 1.4, figura 1.13- 1.14).

Tabela 1.4. Espécies características para cada comunidade e famílias botânicas. Resultados da análise de espécies indicadoras (ISA). INDVAL é o valor do indicador para a espécie. Os valores P (p. valor) são baseados em 999 permutações.

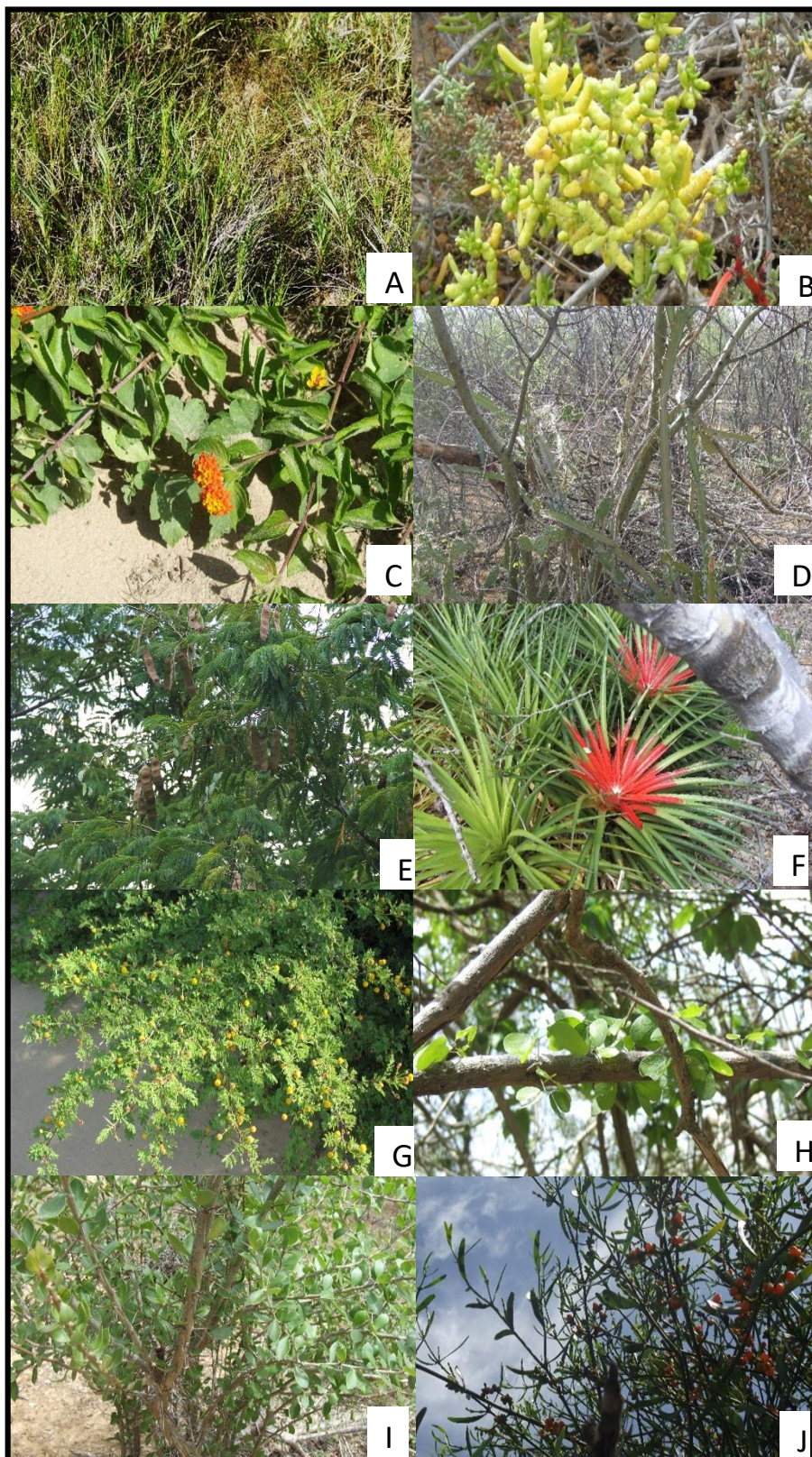
Tipo de comunidade	Família	Especie	INDVAL	p.valor
Shrubland	Poaceae	<i>Sporobolus virginicus</i>	0,505	0,0001
	Chenopodiaceae	<i>Heterostachys ritteriana</i>	0,413	0,0001
	Fabaceae	<i>Tephrosia cinerea</i>	0,358	0,0002
<i>L. coriaria</i> woodland	Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	0,216	0,0062
	Fabaceae	<i>Sphinga platyloba</i>	0,187	0,0129
	Cactaceae	<i>Cylindropuntia caribaea</i>	0,185	0,0129
<i>M. odoratissima</i> woodland	Bromeliaceae	<i>Bromelia humilis</i>	0,304	0,0002
	Boraginaceae	<i>Heliotropium indicum</i>	0,213	0,0089
	Fabaceae	<i>Acacia tamarindifolia</i>	0,182	0,0332
<i>C. erecta</i> shrubland	Fabaceae	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0,272	0,0008
	Krameriaceae	<i>Krameria ixine</i>	0,261	0,0025
	Fabaceae	<i>Vachelia tortuosa</i>	0,249	0,0019
Cardonal	Primulaceae	<i>Jacquinia frutescens</i>	0,365	0,0001
	Capparaceae	<i>Cynophalla linearis</i>	0,344	0,0002
	Fabaceae	<i>Coulteria mollis</i>	0,273	0,001
	Cactaceae	<i>Leuenerbergeria guamacho</i>	0,211	0,0087
Cardonal-Shrubland	-	-		

Figura 1.13. Árvore de regressão multivariada para as comunidades na Península Paraguana. Mostrando as espécies características para cada comunidade.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 1.14. Espécies características das comunidades de plantas *S. virginicus* (A), *H. ritteriana* (B), *L. camara* (C), *C. caribaea* (D), *B. humilis* (E), *A. tamarindifolia* (F), *H. brasiletto* (G), *V. tortuosa* (H), *J. frutescens* (I), *L. guamacho* (J).



Fonte: Elaboração Própria.

1.4. DISCUSSÃO

A flora da área de estudo está constituída por 248 espécies pertencentes a 59 famílias, valores inferiores aos encontrados por Hernández & Lemus (2013) para um gradiente de altitude de 1 a 420 m s.n.m no estado de Falcón na Venezuela, para um total de 353 espécies pertencentes a 84 famílias botânicas e 56 espécies. A elevação tem papel fundamental na incorporação de diferentes habitats e, portanto, maior número de espécies passíveis de colonizar esses ambientes. Para a Península Paraguaná, as regiões montanhosas foram excluídas do estudo.

Fabaceae também foi relatada de alta representatividade por outros autores devido à sua importância florística (Matteucci et al., 1999; Díaz, 2001) e ao uso como fonte de madeira de fuste curto, no artesanato, construção de móveis e outros objetos, alguns dos frutos como alimento para cabras e outros em processos industriais (Díaz, 2001). Este estudo confirma o que foi apontado por Gentry (1988) e Hernández e Lemus (2013), no sentido de que a família Fabaceae representa a mais numerosa nas florestas neotropicais, juntamente com a presença de espécies da família Cactaceae (Díaz, 2001). Todas essas espécies estão amplamente representadas em muitas formações vegetais do estado de Falcón, como aponta Matteucci (1987).

Esta vegetação de áreas secas também apresenta um maior número de espécies quando comparada com a floresta xérica de condições mais adversas, como a relatada por González (1981) no estado de Zulia com 52 espécies de plantas de 23 famílias botânicas, sendo a família das cactáceas a mais importante para a definição da fisionomia da área de estudo. Semelhante ao relatado para outros estudos, nos ecossistemas semiáridos como na zona sudoeste da Península encontraram-se 63 espécies (INTECMAR, 2011), a diversidade de ambientes e a presença de zonas subúmidas neste estudo apresenta condições mais benignas em termos de precipitação, o que se refletiria em um aumento no número de espécies.

O espectro de formas de crescimento, as espécies lenhosas estão representadas com mais de 45% do total de espécies das unidades de vegetação, e oferece uma maior cobertura do solo contra a erosão. A forma de crescimento determina a estrutura vertical e permite diferenciar unidades fisionômicas desta (Matteucci, 1987). Outros estudos (Hernández & Lemus, 2013) constatam que as formas de vida arbóreas e arbustivas constituem as mais abundantes com uma percentagem superior a 50%.

A presença de comunidades definidas foi relatada por outros autores, Mogollón et al., 2016 descrevem vegetações de Matagales, Mata, Cardonales, Herbazales, Bosque e suas misturas na península de Paraguaná, onde o domínio das espécies e cobertura varia amplamente. Por outro lado, as comunidades em geral são dominadas por espécies que apresentam mecanismos de resistência a longos períodos de seca, como por exemplo *P. juliflora*, exibe maior presença em regiões que apresentam temperaturas anuais entre 20 °C e 36 °C, precipitação em torno de 300 -500 mm, e humidade relativa entre 60-70% (FAO, 2000). Resistem a longos períodos de seca, mais de nove meses ao ano (Silva, 1988). Além disso, Alarcón e Díaz (1993) apontam que é uma espécie altamente resistente à seca, com capacidade de regulação hídrica.

Os matagales de *Castela erecta* são comunidades vegetais que melhor toleram condições ambientais extremas, como as secas prolongadas que ocorrem nesses ambientes áridos (González, 2007). Essa condição ocorre devido à interação de variáveis ambientais, como substratos formados diretamente sobre rochas parcialmente fraturadas, com a quase total ausência de um horizonte mineral capaz de manter uma reserva de umidade no solo, aumenta ainda a ação dos ventos alísios secantes que, aliados a um clima semiárido a árido, com temperaturas do ar superiores a 28 °C, com um total de precipitação inferior a 400 mm, cria uma condição de desequilíbrio hídrico, muito pouco tolerado pela maioria das espécies presentes na flora das áreas insulares da Venezuela, que é bastante semelhante às existentes na Península de Paraguaná (Mogollón et al, 2016).

Cabe destacar que dentro das espécies indicadoras de cada tipo de comunidade, o arbusto *M. odoratissima* foi caracterizado por *Bromelia humilis*, espécie endêmica do estado de Falcón e classificada como vulnerável (Llamozas et al., 2003).

1.5. CONCLUSÕES

- A riqueza de espécies na península é menor que a encontrada em gradientes altitudinais maiores, porém é mais elevada que em outros tipos vegetacionais de condições xéricas mais adversas.
- Foi encontrado que 42,7% das famílias botânicas presentes na península têm apenas uma espécie.
- As espécies vegetais mais frequentes em todas as localidades estudadas incluem *Opuntia caracassana*, *Prosopis juliflora*, *Stenocereus griseus* e *Castela erecta*.
- As espécies lenhosas (árvores e arbustos) representam 46% da vegetação, seguidas pelas espécies herbáceas com 43%, as gramíneas com 10% e as cactáceas com 2%.
- Foram identificados 6 grupos ou tipos de comunidades vegetais, que vão desde as mais úmidas até as mais secas. A vegetação nas comunidades mais úmidas tende a ter uma maior presença de árvores, enquanto as comunidades mais secas costumam ser dominadas por arbustos e cactáceas.
- As variáveis climáticas são mais importantes que as variáveis edáficas para a separação/definição dos tipos vegetacionais.
- Observa-se que a distribuição da precipitação anual também influencia a localização das comunidades vegetais, com as áreas centrais da península recebendo mais precipitação e abrigando comunidades de mata, enquanto as zonas mais afastadas desta região central são mais secas e abrigam comunidades de cactáceas e arbustos.
- A distribuição geográfica das comunidades vegetais varia ao longo da península, com algumas comunidades localizadas perto da costa e outras no interior.

1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKKER, J. D. et al. Increasing the utility of indicator species analysis. *Journal of Applied Ecology*, v. 45, n. 6, p. 1829-1835, dez. 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01559.x.
- BORCARD, D. et al. *Numerical Ecology with R*. Springer, 2018. DOI: 10.1007/978-3-319-71404-2.
- BOUYOUCOS, G. J. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal*, v. 54, p. 464-465, 1962. DOI: 10.2134/agronj1962.00021962005400050028x.
- BURKE, A. Classification and ordination of plant communities of the Naukuft Mountains, Namibia. *Journal of Vegetation Science*, v. 12, p. 53-60, 2001.
- CHACÓN-MORENO, E. et al. Direct and indirect vegetation-environment relationship in the flooded savanna, Venezuela. *Ecotropicos*, n. 171-2, p. 25-37, 2004.
- MATTEUCCI, S. et al. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC, 1982.
- CÁCERES, M. D. et al. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, v. 90, n. 12, p. 3566-3574, dez. 2009. DOI: 10.1890/08-1823.1.
- DE'ATH, G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, v. 83, p. 1105-1117, 2002.
- DELLAVALLE, N. B. Determination of specific conductance in supernatant 1: 2 soil: water solution. In: *Handbook on reference methods for soil analysis*, Soil and Plant Analysis Council, Inc., 1992, p. 44-50.
- DUCKWORTH, J. C. et al. Vegetation-environment relationships in Atlantic European calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science*, v. 11, p. 15-22, 2000.
- DUFRENE, M. et al. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, v. 67, p. 345-366, 1997.
- DUNHAM, K. M. Vegetation-environment relations of a Middle Zambezi floodplain. *Vegetatio*, v. 82, p. 13-24, 1989.
- FICK, S. E. et al. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017. DOI: 10.1002/joc.5086.
- FOWLER, N. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 17, p. 89-110, 1986.
- GOMBERT, S. et al. The use of autecological and environmental parameters for establishing the status of lichen vegetation in a baseline study for a long-term monitoring survey. *Environmental Pollution*, v. 135, n. 3, p. 501-514, 2005. DOI: 10.1016/j.envpol.2005.01.022.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 25, p. 1965-1978, 2005. DOI: 10.1002/joc.1276.

- HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 1967.
- HOOPER, D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, v. 486, p. 5–9, 2012. DOI: 10.1038/nature11118.
- HUERTA-MARTÍNEZ, F. M. et al. Vegetation ordination at the southern Chihuahuan Desert (San Luis Potosi, Mexico). *Plant Ecology*, v. 174, p. 79–87, 2004.
- HUSTON, M. Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, 1994.
- JONGMAN, R. H. G. et al. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- KENT, M. Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach, 2nd ed. John Wiley & Sons, 2012.
- KESSLER, M. The impact of population processes on patterns of species richness: Lessons from elevational gradients. *Basic and Applied Ecology*, v. 10, n. 4, p. 295–299, 2009. DOI: 10.1016/j.baae.2008.10.006.
- LIU, H. et al. Gradients analyses of forests ground vegetation and its relationships to environmental variables in five subtropical forest areas, S and SW China. *SOMMERFELTIA*, n. 32, p. 3–196, 2008. DOI: 10.2478/v10208-011-0012-6.
- MAESTRE, F. T. et al. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling survival in a degraded semiarid ecosystem. *Ecosystems*, v. 6, p. 630–643, 2003.
- MAJEED, M. et al. Vegetation analysis and environmental indicators of an arid tropical forest ecosystem of Pakistan. *Ecological Indicators*, v. 142, 109291, 2022.
- MATTEUCCI, S. et al. Caracterización climática del Estado Falcón. *Acta Científica Venezolana*, v. 31, p. 63-71, 1986.
- MATTEUCCI, S. D. et al. La vegetación de Falcón. Instituto Universitario de Tecnología-Coro, 1979a.
- MATTEUCCI, S. D. et al. Análisis regional de la vegetación y el ambiente del Estado Falcón. In: *La Vegetación de Falcón*. Instituto Universitario de Tecnología, Coro, Venezuela, 1979b.
- MATTEUCCI, S. D. et al. Biodiversidad vegetal en el árido falconiano (Venezuela). *Interciencia*, v. 22, p. 300-307, 1999.
- MOGOLLÓN, J. et al. Calidad del Suelo Como Indicador de Desertificación en la Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Croizatia*, n. 161–2, p. 7–24, 2015.
- MONSERRAT, A. L. & BONARDI, M.C. Clasificación de las dunas costeras pampeanas según su tipo de cobertura [Classification of the Pampean coastal dunes according to the type of cover]. *Rev Iberoamericana Investig Desarrollo Edu*, 2015 Oct; 23. Disponible en: <http://cenid.org.mx/memorias/ciba/index.php/CIBA/article/view/4/4>.
- MOSTACEDO, B & Fredericksen, T. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (Vol. 87). Proyecto de Manejo Florestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz, Bolivia, 2000.

Claves para la Taxonomía de Suelos. Natural Resources Conservation, 2014. In: Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020.

SCHARGEL, R. Los fragmentos de roca en la taxonomía y cartografía de suelos. In: R. López & F. Delgado Eds., Suelos Pedregosos, 1999, p. 71-82. SVCS, CIDIAT.

SILVA, J. F. et al. La composición de las sabanas de Barinas en relación con las unidades edáficas. Acta Científica Venezolana, v. 27, p. 68-79, 1976.

SWANSON, F. J. et al. Landform effects on ecosystem patterns and processes. Bioscience, v. 38, p. 92-98, 1988.

TER BRAAK, C. J. F. Unimodal models to relate species to environment. General introduction. CANOCO booklet, DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen, the Netherlands, 1996.

THORNTHWAITE, C. W. An Approach toward a Rational Classification of Climate. Geographical Review, v. 38, n. 1, p. 55-94, 1948. DOI: 10.2307/210739.

VAN COLLER, A. L. et al. Riparian vegetation-environment relationships: complementarity of gradients versus patch hierarchy approaches. Journal of Vegetation Science, v. 11, n. 3, p. 337-350, jun. 2000.

WHITTAKER, R. J. et al. Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. Journal of Biogeography, v. 28, p. 453-470, 2001.

WHITTAKER, R. H. Gradient analysis of vegetation. Biological Review, v. 42, p. 207-264, 1967.

**CAPÍTULO 2 – PAPEL DOS FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS NO CONTROLE
DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE PLANTAS EM FLORESTA TROPICAL
SECA**

2.1. INTRODUÇÃO

As terras áridas ocupam 41% da área terrestre do planeta, contribuindo com 35% da variação interanual do ciclo do carbono (Prävălie, 2016; Wang et al., 2021). Os ecossistemas de terras áridas enfrentam o risco de aumento da seca (Dai, 2013; Huang et al., 2021), o que aumentará a probabilidade de mortalidade generalizada das plantas devido ao aquecimento global (Liu et al., 2019). O fato dos ecossistemas entrarem em colapso rapidamente e sofrerem mudanças abruptas, após o limiar de seca ser excedido, indica que o stress hídrico tem impacto nos ecossistemas de diversas formas (Berdugo et al., 2020). A seca afeta múltiplos fatores ecossistêmicos, incluindo a biomassa e a fenologia (Hoover et al., 2021). A aridez atua como um forte filtro ambiental nas terras secas (Berdugo et al., 2020), afetando a comunidade vegetal (de Oliveira et al., 2020).

As comunidades ecológicas podem responder a perturbações ambientais e flutuações de recursos alterando a estrutura da comunidade (por exemplo, estratificação de árvores, arbustos e ervas) e a renovação de espécies (ganho ou perda de espécies específicas) (Carvajal, et al., 2017). Tais tensões ambientais podem afetar ainda mais o desempenho de plantas individuais, modificando, por exemplo, a sua acumulação de biomassa e a morfologia das folhas. Contudo, em regiões áridas, especialmente nas regiões extremamente áridas, onde as chuvas e os recursos são escassos, a vegetação geralmente só cresce onde os nutrientes são abundantes. Portanto, a distribuição espacial da vegetação é geralmente desigual e mais sensível às condições locais do solo do que à umidade das regiões áridas (Costantini et al., 2016; Principe et al., 2014).

Uma abordagem utilizada para compreender e, em última análise, projetar as respostas da comunidade às mudanças ambientais é a quantificação da associação entre características funcionais das plantas e condições ambientais (Lavorel & Garnier, 2002, Jeltsch et al., 2008, May et al., 2013). O conhecimento sobre os traços funcionais das plantas fornece uma forma eficaz, o entendimento antecipado das mudanças na distribuição e composição da vegetação ao longo dos gradientes ambientais (Castle et al., 2014, Chen et al., 2020). Outras pesquisas mostraram que isso pode ser feito com sucesso através do estudo das características das espécies que refletem como as espécies se adaptam ao seu ambiente (Douma, et al., 2012). Uma vez que os traços funcionais estão associados às estratégias adaptativas das

plantas para responder ao clima, aos recursos do solo, às perturbações (por exemplo, competição e mudanças no uso da terra) e às necessidades de defesa/proteção (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

A teoria clássica da montagem de comunidades abrange dois processos potencialmente opostos que afetam a distribuição de características funcionais dentro e entre as comunidades (May et al., 2013). Primeiro, como as distribuições das espécies são frequentemente modeladas pelas condições ambientais, é provável que as espécies coocorrentes experimentem e sejam funcionalmente adaptadas ao mesmo ambiente abiótico. Este processo é conhecido como “filtragem ambiental” e espera-se que resulte na convergência de características entre espécies coocorrentes (Cornwell & Ackerly, 2009).

Em segundo lugar, como se presume que espécies com características funcionais semelhantes experimentam sobreposição substancial de nichos, espera-se que a competição interespecífica exclua preferencialmente espécies com alta similaridade de características e, portanto, resulte em divergência de características dentro das comunidades (MacArthur & Levins, 1967; Kraft et al., 2008). Os efeitos destes processos opostos podem variar com a escala espacial, sendo a filtragem de habitat predominante em escalas espaciais comparativamente grandes com variação ambiental substancial, enquanto a competição interespecífica pode ser mais importante em escalas espaciais pequenas, onde as plantas realmente competem por recursos (Kraft & Ackerly, 2010).

Dentro das comunidades, a ocorrência simultânea de múltiplos processos pode impulsionar os padrões de variação nas estratégias ecológicas entre as espécies. Estes incluem filtragem biótica e abiótica (Díaz et al., 1998), limitação de similaridade ou heterogeneidade de habitat (MacArthur & Levins, 1967; Maire et al., 2012). Esses fatores também podem influenciar características relacionadas ao nicho, como o tamanho do espaço de características funcionais (hipervolume do espaço de características, sensu McGill et al., 2006) ocupado por um conjunto de espécies dominantes ou a sobreposição funcional entre duas comunidades de plantas (De La Riva et al., 2017). Por exemplo, filtros ambientais podem selecionar um subconjunto de espécies com base em seus valores de características funcionais, favorecendo a convergência de características entre elas (Maire et al., 2012) e promovendo uma redução no espaço de características funcionais (Lamanna et al., 2014). Por outro

lado, a competição (MacArthur & Levins, 1967) pode promover a seleção de espécies com base na dissimilaridade funcional (Maire et al., 2012), o que poderia, em última análise, contribuir para um espaço funcional mais amplo. Independentemente destes dois processos, a heterogeneidade temporal e espacial pode promover espaços funcionais maiores (De La Riva et al., 2017). Assim, espera-se que o equilíbrio entre esses fatores molde o tamanho do espaço funcional de cada comunidade.

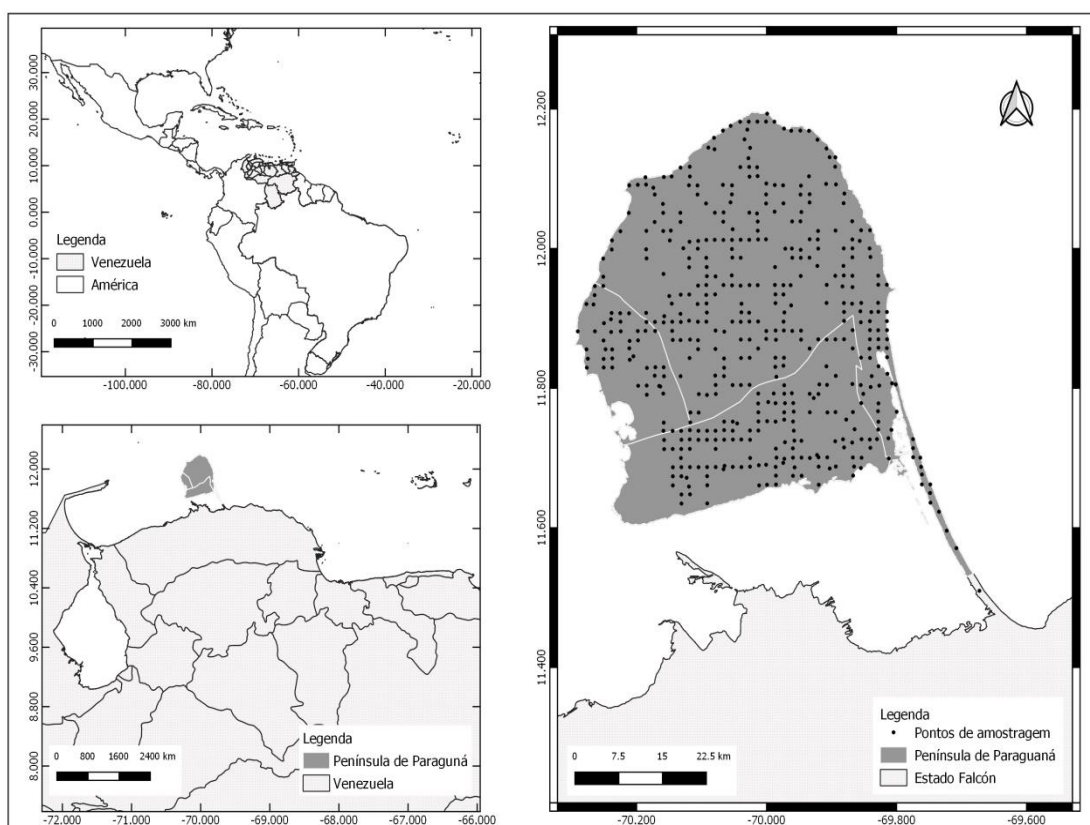
O objetivo deste capítulo é compreender como as mudanças nas condições do clima e solo estão correlacionadas com as variações nos traços funcionais vegetativos e reprodutivos das espécies das comunidades das zonas secas da Península de Paraguaná.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Área de Estudo

A Península de Paraguaná localiza-se no extremo norte central do estado Falcón na Venezuela, constitui a parte mais setentrional da terra firme venezuelana no Mar do Caribe (figura 2.1). A região abrange aproximadamente 2.684 km² de superfície e encontra-se unida ao resto do estado Falcón por uma estreita faixa de dunas e salinas de 33 km de longitude por 5 km de largura. Com altitude média de aproximadamente de 6 m s.n.m nomeada Istmo de “Los Médanos”, com os pontos mais elevados na “Fila Monte Cano” (455 m s.n.m.), na montanha de “Buena Vista” (460 m s.n.m.) e no “Cerro Santa Ana” (830 m s.n.m.) (POTEF, 2015) (figura 2.2).

Figura 2.1. – Localização de área de estudo, visão geral da Venezuela na América do Sul. Posição da Península de Paraguaná na Venezuela. Área de estudo em cinza escuro. Pontos de amostragem em preto.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 2.2. – Visão geral do Cerro de Santa Ana. Península de Paraguaná.



Fonte: Adriana Díaz (2018).

Do ponto de vista climático, segundo a classificação de Holdridge (1967) na área de estudo pertence a uma das regiões mais secas do país nomeadas como zona de vida “Monte Espinoso Tropical” (me-T), ela é distribuída desde o nível do mar, até 200 m s.n.m. aproximadamente, com uma evaporação de 3000 mm/ano que supera permanentemente os valores de precipitação (300 mm/ano) durante todo o ano. Segundo Thornthwaite (1948), o clima característico é árido mega térmico ou cálido, sem nenhum excesso da água. Os solos, segundo Soil Taxonomy (Natural Resources Conservation, 2014), são predominantemente das ordens “Entisoles” e “Aridisoles”, e subordens “Orthents”, “Orthids”, “Torriorthents”, “Camborthids”, e “Calciorthids” (Mogollón et al., 2015) dentro dos mais importantes.

A vegetação compreende um conjunto de grupos estruturais primários diferenciados pela forma de vida dominante: matagal (“arbustal”), mata (“matorral”) (árvores com menos de 5 m de altura), cardonal e floresta (dominada por árvores com mais de 5 m) de um ou dois estratos. Mesmo dentro de um mesmo grupo, a arquitetura

da comunidade varia, dependendo de sua cobertura total (deserta, esparsa ou densa) (Matteucci, 1987).

2.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas

A amostragem da vegetação foi realizada em campo com a utilização de uma malha virtual cujos vértices são equidistantes a 1.400 m (figura 2.1) (Mogollón et al., 2015). Foram excluídos pontos de difícil acesso, forte distúrbio antrópico ou cultivos. Em cada ponto previamente selecionado, uma parcela de 10m x 10m foi estabelecida, onde as espécies lenhosas e herbáceas foram fotografadas, identificadas e coletadas. A identidade das espécies foi determinada em campo e posteriormente confirmadas no Laboratório de Botânica 2 da Universidad Experimental Francisco de Miranda, Estado Falcón, Venezuela.

Para cada ponto de amostragem foi calculada a frequência absoluta das espécies que é, o número total de registros de uma espécie em cada unidade amostral e a frequência relativa é a razão entre os registros absolutos de uma espécie e o número total de registros de todas as espécies. A fórmula geral para frequência relativa é: $FR = (a_i/A)*100$, onde: a_i é igual ao número de ocorrências de uma determinada espécie, e A é igual ao número de ocorrências de todas as espécies (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

2.2.3. Características edáficas

Segundo a metodologia proposta por Mogollón et al. (2015), uma amostra de solo foi feita no centro de cada parcela a uma profundidade de 25 cm. Todas as amostras foram secas ao ar livre (72 horas) e, posteriormente, utilizadas para obtenção das variáveis do solo. A pedregosidade foi estimada pelo método gravimétrico (Schargel, 1999), onde um quilograma de amostra foi peneirada por uma malha de 2 mm de diâmetro. A porção que foi retida pela malha foi pesado e a fração de rochas estimada com base em cálculo percentual. As classes texturais de foram obtidas pelo método Bouyoucos a partir da determinação da porcentagem granulométrica das frações finas (siltes e argilas) e grossas (areia) dos solos que passam pela peneira de 2 mm (Bouyoucos, 1962). A determinação da salinidade foi feita pelo método condutométrico (Dellavalle, 1992). Nesse método, 50 g de solo foram retirados e suspensos em 100 ml de água destilada (suspensão 1:2), agitados

por meia hora e, finalmente, a condutividade foi obtida com o medidor combinado HANNA Instruments modelo HI 9813 – 6. O Carbono Orgânico (SOC) do solo foi determinado utilizando a metodologia proposta por Walkley & Black (1934). A combustão úmida foi realizada na presença de dicromato de potássio e ácido sulfúrico concentrado e expressa como uma porcentagem (%) com base no peso seco. Medidas de tendência central e dispersão das variáveis do solo serão calculadas para cada parcela de vegetação.

2.2.4. Variáveis climáticas

O conjunto de dados climáticos para cada ponto da amostragem foi obtido do Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). Esses dados abrangem camadas biologicamente relevantes de temperatura e precipitação criadas pela interpolação do clima observado de estações climáticas em todo o mundo com uma resolução de aproximadamente 1 km (2,5 minutos de arco), durante o período de 50 anos de 1950 a 2000 (Hijmans et al., 2005). Das 19 variáveis disponíveis foram escolhidas as variáveis de estimativas mensais máximas, mínimas e médias de temperatura e precipitação, fatores ambientais extremos ou potencialmente limitantes (precipitação dos meses mais chuvosos).

2.2.5. Associação entre traços funcionais e variáveis como filtros ambientais

Para análise funcional, foram utilizadas as seguintes características para cada espécie amostrada: altura máxima (Maximum height), comprimento da folha (LL), largura da folha (LW), largura do fruto (FW) e comprimento do fruto (FL). Tais características são consideradas proxies funcionais para a estratégia da leaf-height-seed (LHS) (Westoby 1998) e foi empregado com sucesso recentemente (Nunes-Candido et al., 2020). As características da semente como largura e comprimento serão substituídas por largura e comprimento do fruto que são relacionadas (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Os valores dos traços foliares (comprimento da folha (LL) e largura da folha (LW)) foram obtidos e suas médias calculadas consultando no mínimo dois espécimes de herbário (medição de cinco folhas totalmente expandidas em cada exsicata, totalizando 10 amostras, conforme protocolo para repetição mínima de caracteres foliares por Cornelissen et al., 2003), utilizando exsicatas com origem no país. Os traços de altura máxima, síndromes de dispersão e características dos

frutos foram obtidas por meio de dados de descrição e observações nos relatórios de herbários e em diversas fontes especializadas, como livros, sites especializados, artigos científicos, teses e dissertações. Com base na lista de espécies para cada ponto amostral, todos os caracteres tiveram suas médias calculadas para todas as espécies (May et al., 2013).

Modelos lineares generalizados (GLM) usando uma distribuição gaussiana foram usados para quantificar as relações entre os valores médios dos caracteres padronizados e as variáveis edáficas e climáticas conforme sintaxe abaixo:

Modelo linear generalizados `glm(scale('functional trait') ~ scale(Alt) + scale(SOC) + scale(SD) + scale(ST) + scale(Sand) + scale(CE) + scale(Temp) + scale(Tmim) + scale(Tmax) + scale(Prec) + scale(PWM) + scale(PDM)).`

Onde, as variáveis são: Alt (Altitude), SOC (Carbono Orgânico do Solo), SD (Profundidade do solo), St (Pedregosidade do solo), Sand (Porcentagem de Areia), CE (Condutividade elétrica), Temp (Temperatura média), Tmim (Temperatura Mínima), Tmax (Temperatura Máxima), Prec (Precipitação anual), PWM (Precipitação do mês mais chuvoso) e PDM (Precipitação do mês mais seco).

Após a criação do modelo global, a função 'dredge' foi utilizada para selecionar os modelos utilizando as combinações das variáveis climáticas e edáficas com os termos do modelo global. Foram utilizadas apenas variáveis explicativas com correlação menor que 0,6 entre elas. Os modelos que apresentaram $\Delta AIC \leq 2$ foram considerados igualmente parcimoniosos. Quando mais de um modelo foi selecionado, os parâmetros médios dos modelos e erros padrão foram calculados usando a função 'model.avg' do pacote MuMIn, mostrando os valores de significância para cada variável explicativa. Após a obtenção dos parâmetros médios dos modelos com $\Delta AIC \leq 2$, foram considerados os coeficientes das médias condicionais, que calculam a média apenas sobre os modelos onde o parâmetro aparece (Barton 2020). Todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Core Team, 2020), utilizando os seguintes pacotes: vegan, lme4, MuMIn, ggplot2, AICcmodavg, lattice, ggcorrplot, corrplot e car (Sarkar 2008; Wickham 2016; Wei & Simko 2017; Fox & Weisberg 2019; Kassambara 2019; Barton 2020; Mazerolle 2020; Oksanen & et al., 2020; Bates et al., 2014; Silva, 2021).

2.3. RESULTADOS

O efeito das variáveis edáficas e climáticas nas características funcionais das 248 espécies encontradas que compõem a vegetação da Península Paraguaná foi observado usando GLM. Do total de 18 variáveis avaliadas, apenas 12 tiveram efeito sobre os traços e foram consideradas como variáveis explicativas nos modelos globais, as demais variáveis foram excluídas da análise (tabela 2.1).

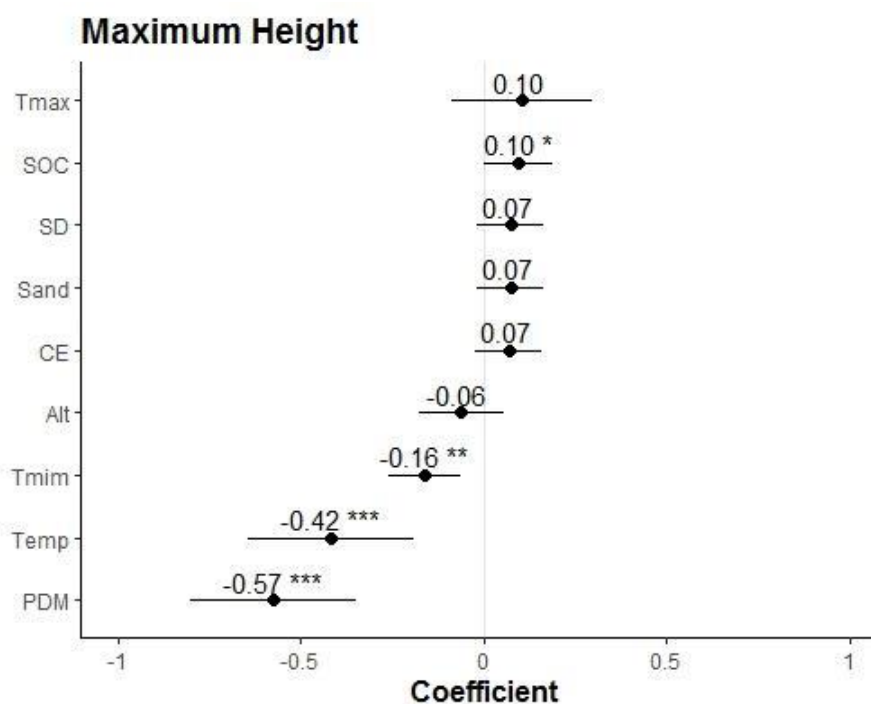
Tabela 2.1. Características de solo e clima utilizadas como variáveis explicativas em modelos globais com valores médios, máximos e mínimos.

Variáveis de clima e solo	Abreviação	Média	Máxima	Mínimo
Altitude (m s.n.m)	Alt	38.56±36.51	236	0
Carbono Orgânico do Solo (%)	SOC	1.23±1.01	10.91	0.2
Profundidade do solo (cm)	SD	20.624±6.89	25	3
Pedregosidade do solo (%)	ST	12.4±19.97	90	0
Porcentagem de Areia (%)	Sand	48.74±19.97	94	1
Condutividade elétrica (dS/m)	CE	1.42±2.67	25.3	0.0
Temperatura média (°C)	Temp	27.67±0.33	28.2	26.3
Temperatura Máxima (°C)	Tmax	33.61±0.48	34.5	32.2
Temperatura Mínima (°C)	Tmim	22.13±0.32	22.8	20.8
Precipitação anual (mm)	Prec	440.88±56.01	577.00	338.00
Precipitação do mês mais chuvoso (mm)	PWM	89.64±6.95	109.00	73.00
Precipitação do mês mais seco (mm)	PDM	9.02±2.32	14.00	5.00

Para o traço de altura máxima da planta (Maximum Height), foram encontrados efeitos negativos das variáveis: Temp ($\beta = -0.42 \pm 0.16$ SE, $z = 2.33$, $p < 0.05$), Tmim ($\beta = -0.16 \pm 0.05$ SE, $z = 3.14$, $p = 0.01$), PDM ($\beta = -0.57 \pm 0.11$ SE, $z = 4.96$, $p < 0.001$) e positivo de SOC ($\beta = 0.10 \pm 0.04$ SE, $z = 2.01$, $p < 0.05$) (figura 2.1, Material suplementar tabela 1).

No caso dos traços funcionais da folha, o comprimento (LL) esteve negativamente correlacionado com ST ($\beta = -0.10 \pm 0.05$ SE, $z = 2.02$, $p < 0.05$) (figura 2.2A, Material suplementar tabela 1), enquanto para a largura da folha (LW) encontraram-se efeitos negativos de Temp ($\beta = -0.32 \pm 0.12$ SE, $z = 2.62$, $p < 0.01$), Tmim ($\beta = -0.14 \pm 0.05$ SE, $z = 2.52$, $p = 0.05$), PDM ($\beta = -0.19 \pm 0.07$ SE, $z = 2.49$, $p = 0.05$) e Prec ($\beta = -0.17 \pm 0.05$ SE, $z = 2.97$, $p = 0.01$) (figura 2.2B, Material suplementar tabela 1).

Figura 2.1. Coeficientes médios dos modelos com $\Delta AIC \leq 2$ para Altura máxima da planta (Maximum Height). Variáveis: Tmax (Temperatura máxima), SOC (Carbono orgânico do solo), SD (Profundidade do solo), Sand (Porcentagem de areia), CE (Condutividade elétrica), Alt (Altitude), Tmim (Temperatura mínima), Temp (Temperatura média), PDM (Precipitação do mês mais seco).

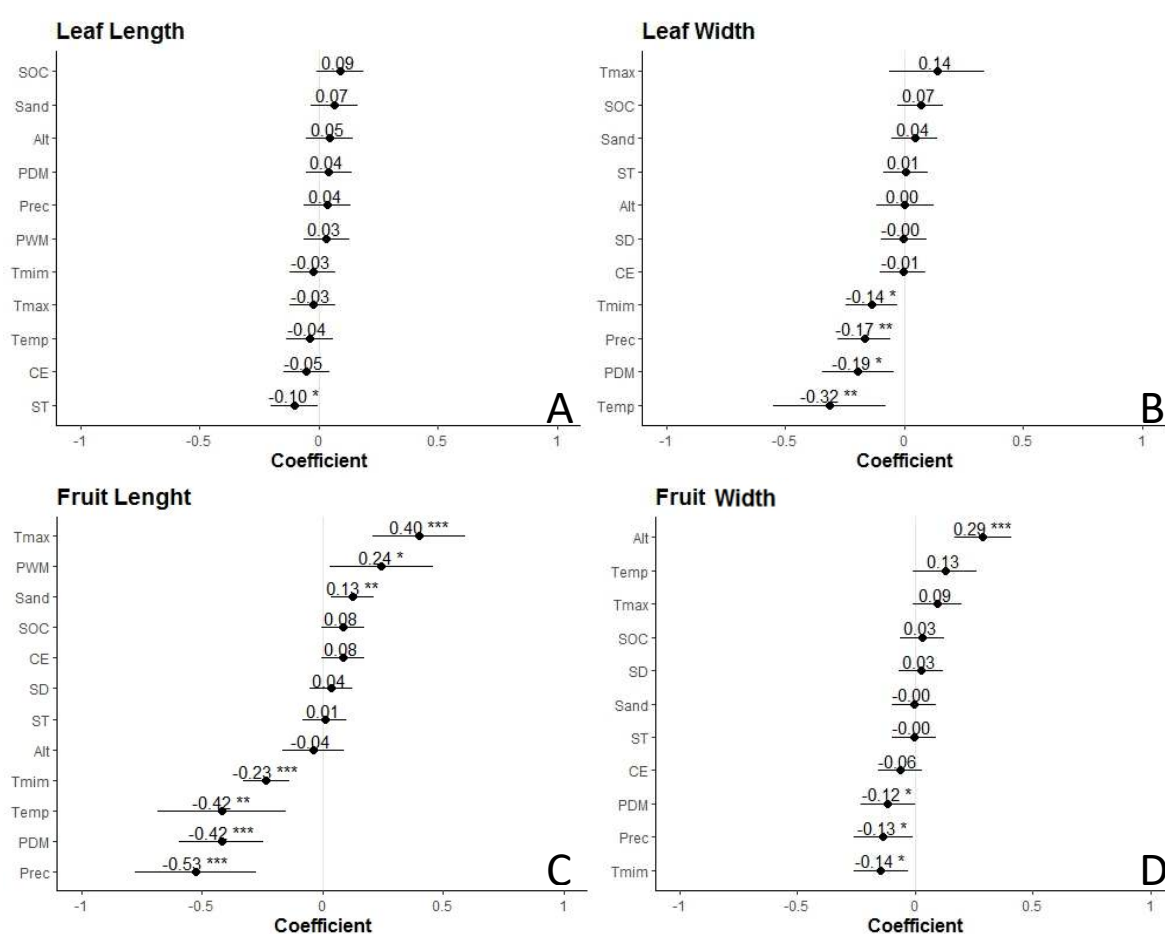


Fonte: Elaboração Própria.

Para o comprimento do fruto (FL) se encontraram correlações positivas com Tmax ($\beta = 0.40 \pm 0.09$ SE, $z = 4.08$, $p < 0.001$), PWM ($\beta = 0.24 \pm 0.01$ SE, $z = 4.08$, $p < 0.01$) e Sand ($\beta = 0.13 \pm 0.04$ SE, $z = 2.75$, $p < 0.01$) e correlações negativas com Temp ($\beta = -0.42 \pm 0.13$ SE, $z = 3.10$, $p < 0.001$), Tmim ($\beta = -0.23 \pm 0.04$ SE, $z = 4.69$, $p < 0.001$), Prec ($\beta = -0.53 \pm 0.12$ SE, $z = 4.08$, $p < 0.001$) e PDM ($\beta = -0.42 \pm 0.08$ SE, $z = 4.69$, $p < 0.001$) (figura 2.2C, Material suplementar tabela 1). A largura do fruto (FW) apresentou correlação positiva com Alt ($\beta = 0.29 \pm 0.06$ SE, $z = 4.69$, $p < 0.001$) e correlações negativas com Tmim ($\beta = -0.14 \pm 0.05$ SE, $z = 2.46$, $p < 0.01$), Prec ($\beta = -0.13 \pm 0.06$ SE, $z = 2.10$, $p < 0.05$) e PDM ($\beta = -0.12 \pm 0.05$ SE, $z = 1.97$, $p < 0.05$) (figura 2.2D, Material suplementar tabela 1).

Figura 2.2. Coeficientes médios do modelo para (A) comprimento da folha (LL), (B) largura da folha (LW), (C) comprimento do fruto (FL) e (D) largura do fruto (FW).

Variáveis: SOC (Carbono orgânico do solo), SD (Profundidade do solo), ST (Pedregosidade do solo), Sand (Porcentagem de reia), CE (Condutividade elétrica), Alt (Altitude), Tmim (Temperatura mínima), Temp (Temperatura média), Tmax (Temperatura máxima), PREC (Precipitação anual), PDM (Precipitação do mês mais seco), PWM (Precipitação do mês mais chuvoso).

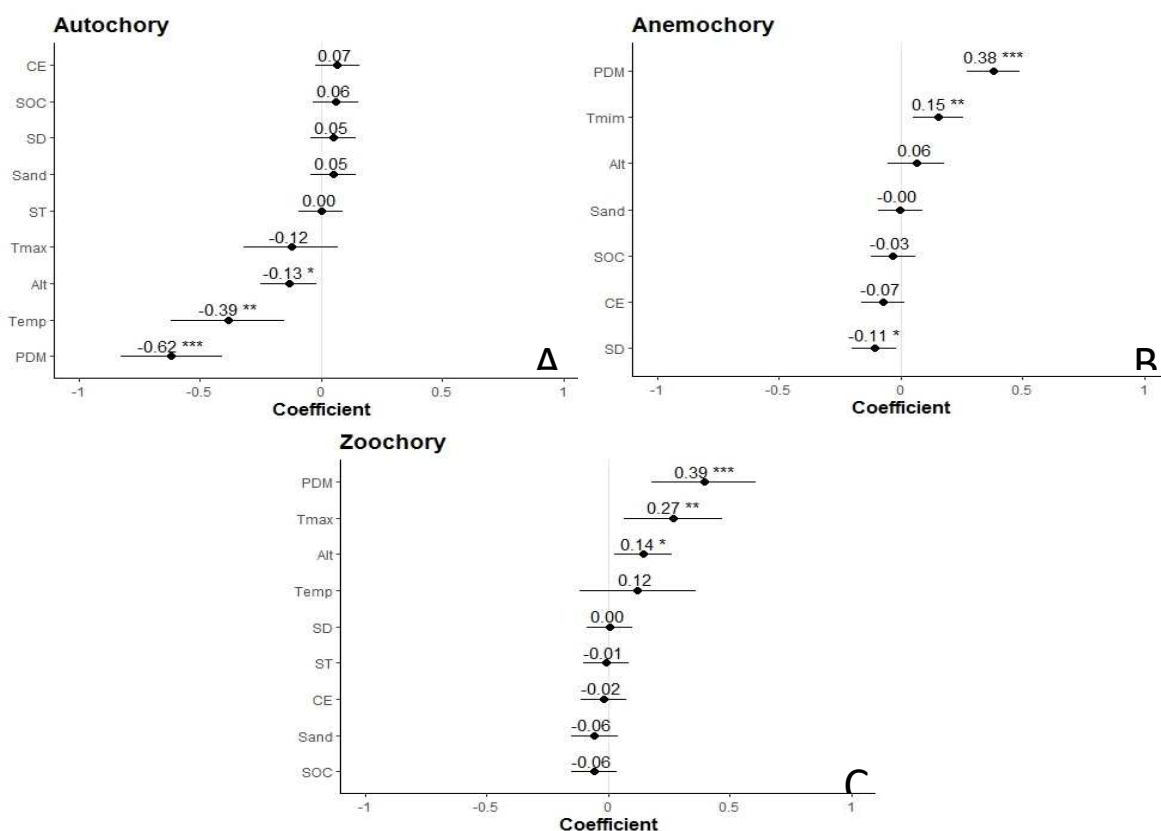


Fonte: Elaboração Própria.

Em relação às síndromes de dispersão, autocoria apresentou correlações negativas com Alt ($\beta = -0.13 \pm 0.05$ SE, $z = 2.25$, $p < 0.05$), PDM ($\beta = -0.62 \pm 0.10$ SE, $z = 5.79$, $p < 0.001$), e Temp ($\beta = -0.39 \pm 0.11$ SE, $z = 3.22$, $p < 0.01$) (figura 2.3A, Material suplementar tabela 1). A síndrome anemocoria foi positivamente correlacionada com PDM ($\beta = 0.38 \pm 0.05$ SE, $z = 6.91$, $p < 0.001$), Tmim ($\beta = 0.15 \pm$

0.05 SE, $z = 2.92$, $p < 0.01$) e negativamente com SD ($\beta = -0.11 \pm 0.04$ SE, $z = 2.34$, $p < 0.05$) (figura 2.3B, Material suplementar tabela 1). Para zoocoria esteve positivamente afetada pelas variáveis Alt ($\beta = 0.14 \pm 0.06$ SE, $z = 2.37$, $p < 0.05$), PDM ($\beta = 0.39 \pm 0.10$ SE, $z = 3.58$, $p < 0.001$) e Tmax ($\beta = 0.27 \pm 0.10$ SE, $z = 2.61$, $p < 0.01$) (figura 2.3C, Material suplementar tabela 1).

Figura 2.3. Coeficientes médios do modelo para (A) autocoria, (B) anemocoria e (C) zoocoria. Variáveis: SOC (Carbono orgânico do solo), SD (Profundidade do solo), ST (Pedregosidade do solo), Sand (Porcentagem de areia), CE (Condutividade elétrica), Alt (Altitude), Tmim (Temperatura mínima), Temp (Temperatura média), Tmax (Temperatura máxima), PREC (Precipitação anual), PDM (Precipitação do mês mais seco), PWM (Precipitação do mês mais chuvoso).



Fonte: Elaboração Própria.

2.4. DISCUSSÃO

Ao observar o efeito de fatores climáticos e edáficos, no controle das características funcionais das plantas em florestas tropicais secas, encontra-se que fatores abióticos podem ser homogêneos em grandes áreas, mas heterogêneos em pequenas áreas (Lammerts et al., 2001), os fatores edáficos locais parecem, na maioria dos casos, não afetar as características funcionais das plantas desse tipo de vegetação.

A altura máxima da planta está positivamente correlacionada com o carbono orgânico do solo (SOC), em zonas áridas as características que permitem a sobrevivência e crescimento sob regimes de chuvas extremas e as características que governam a distribuição de carbono através do perfil do solo (Jobbagy & Jackson, 2000; Schenk & Jackson, 2002) impactam diretamente o sequestro de SOC através da produtividade primária e estabilização do carbono do solo (Deyn et al., 2008). O SOC é essencial para a estabilização da estrutura do solo, retenção e liberação de nutrientes para as plantas e manutenção da capacidade de retenção de água (FAO, 2017).

Um claro efeito do gradiente hídrico foi encontrado para as características vegetativas e reprodutivas. A precipitação média e a precipitação do mês mais seco apresentaram efeito significativo, conforme indicado por Meira-Neto et al. (2020). Ambientes com menor precipitação média e menor precipitação no mês mais seco têm efeito negativo, apresentando árvores mais baixas com folhas de melhor largura e frutos menores, árvores e folhas menores são características vantajosas em ambientes menos favoráveis ao crescimento (Hodgson et al., 2017).

Para as características do fruto, condições mais severas de umidade e temperatura correlacionam-se negativamente com o tamanho do fruto, e positivamente com a altitude (comprimento do fruto) que apresenta melhora nestes parâmetros. O gradiente altitudinal é considerado um gradiente de agregação, pois possui diversas e complexas influências climáticas e geológicas (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Körner, 2007; Schöb et al., 2013). Portanto, as respostas das plantas devem refletir uma combinação de múltiplos gradientes, principalmente com a influência do gradiente de umidade (Körner, 2007), conforme indicado por Silva (2021).

Para as síndromes de dispersão, a autocoria está negativamente correlacionada com a precipitação no mês mais seco (PDM), conforme sugerido por Howe e Smallwood (1982). A autocoria geralmente resulta em um padrão de distribuição agrupado (novas plantas agrupadas em torno da planta-mãe) que fornecem "ilhas de fertilidade" com um microclima melhor, facilitando o estabelecimento de mudas para o recrutamento de cactos (Drezner, 2010; Landero e Valiente-Banuet, 2010; Oliveira et al., 2020). No caso da zoocoria, foi encontrada correlação positiva com PDM, diferente do encontrado por Oliveira et al. (2020).

2.5. CONCLUSÕES

- Os traços funcionais das comunidades respondem principalmente a um gradiente hídrico e a alguns casos térmico. Nesta escala, as variáveis de solo não apresentaram correlação significativa com algumas exceções.
- No que diz respeito à altura máxima da planta, observou-se que as variáveis de temperatura média, temperatura mínima, precipitação do mês mais seco e carbono orgânico do solo tiveram efeitos significativos. A temperatura média, a temperatura mínima e a precipitação do mês mais seco tiveram efeitos negativos, enquanto o carbono orgânico do solo teve um efeito positivo.
- Para as características funcionais das folhas, o comprimento da folha teve uma correlação negativa com a pedregosidade do solo, enquanto a largura da folha teve correlações negativas com a temperatura média, temperatura mínima, precipitação do mês mais seco e precipitação anual.
- As características dos frutos também foram influenciadas por variáveis climáticas e edáficas. O comprimento do fruto apresentou correlações positivas com a temperatura máxima, precipitação do mês mais chuvoso e porcentagem de areia no solo, enquanto teve correlações negativas com a temperatura média, temperatura mínima, precipitação do mês mais seco e precipitação anual. A largura do fruto teve uma correlação positiva com a altitude e correlações negativas com a temperatura mínima, precipitação do mês mais seco e precipitação anual.
- Em relação às síndromes de dispersão das sementes, a autocoria foi negativamente correlacionada com a altitude, precipitação do mês mais seco e temperatura média. A anemocoria foi positivamente correlacionada com a precipitação do mês mais seco e temperatura mínima, e negativamente correlacionada com a pedregosidade do solo. A zoocoria apresentou correlações positivas com a altitude, precipitação do mês mais seco e temperatura máxima.

2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARTON, K. MuMIn: Multi-Model Inference, 2020.

BATES, D. et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv:1406.5823, 2014.

BERDUGO, M. et al. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, v. 367, n. 6479, p.787-790, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>.

BOUYOUCOS, G. J. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal*, v. 54, 1962.

CARVAJAL, D. E. et al. Population variation in drought-resistance strategies in a desert shrub along an aridity gradient: Interplay between phenotypic plasticity and ecotypic differentiation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 29, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.10.001>.

CASTLE, S. et al. Groundwater depletion during drought threatens future water security of the Colorado River Basin. *Geophysical Research Letters*, v. 41, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1002/2014gl061055>.

CHEN, G. et al. Driving factors of community-level plant functional traits and species distributions in the desert-wetland ecosystem of the Shule River Basin, China. *Land Degradation & Development*, v. 32, n. 1, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/ldr.3624>.

CORNELISSEN, J.H.C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, 2003.

CORNWELL, W.; ACKERLY, D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological monographs*, v. 79, n. 1, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.

COSTANTINI, E. et al. Soil indicators to assess the effectiveness of restoration strategies in dryland ecosystems. *Solid Earth*, v. 7, 2016. DOI: <https://doi.org/10.5194/se-7-397-2016>.

DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature climate change*, v. 3, n. 1, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>.

DE LA RIVA, E. et al. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, v. 27, n. 1, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12341>.

DE OLIVEIRA, A.C. et al. The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. *Science of The Total Environment*, v. 747, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141177>.

DELLAVALLE, N. B. Determination of specific conductance in supernatant 1:2 soil: water solution. In: *Handbook on reference methods for soil analysis*, Soil and Plant Analysis Council, Inc., 1992.

DEYN, G.B. et al. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology letters*, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01181.x>.

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, v. 9, n. 1, 1998. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237229>.

DOUMA, J. et al. Quantifying the functional responses of vegetation to drought and oxygen stress in temperate ecosystems. *Functional Ecology*, v. 26, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02054.x>.

DREZNER, T.D. Nurse tree canopy shape, the subcanopy distribution of cacti, and facilitation in the Sonoran Desert. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2010. DOI: <https://doi.org/10.3159/12-RA-014.1>.

FAO. Soil Organic Carbon: the hidden potential. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 2017.

FICK, S. E. et al. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 37, n. 12, 2017. DOI: [10.1002/joc.5086](https://doi.org/10.1002/joc.5086).

FOX, J.; WEISBERG, S. An {R} Companion to Applied Regression. Sage, Thousand Oaks {CA}, 2019.

HIJMANS, R. J. et al. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 25, 2005. DOI: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276).

HODGSON, J.G. et al. Trade-offs between seed and leaf size seed–phytomer–leaf theory: functional glue linking regenerative with life history strategies ... and taxonomy with ecology? *Annals of Botany*, v. 120, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcx088>.

HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 1967.

HOOVER, D.L.; PFENNIGWERTH, A. A.; DUNIWAY, M. C. Drought resistance and resilience: The role of soil moisture–plant interactions and legacies in a dryland ecosystem. *Journal of Ecology*, v. 109, n. 9, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13681>.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 1982. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.13.1.201>.

HUANG, W. et al. Local climate and biodiversity affect the stability of China's grasslands in response to drought. *Science of the Total Environment*, v. 768, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145482>.

JELTSCH, F. et al. The state of plant population modelling in light of environmental change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 9, n. 3-4, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.11.004>.

JOBAGY, E.G.; JACKSON, R.B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.*, v. 10, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2).

KASSAMBARA, A. ggcorrplot: Visualization of a Correlation Matrix using “ggplot2,” 2019.

- KÖRNER, C. et al. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, p. 569-574, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- KRAFT, N. et al. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological monographs*, v. 80, n. 3, p. 401-422, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-1672.1>.
- KRAFT, N. et al. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, v. 322, n. 5901, p. 580-582, 2008.
- LAMANNA, C. et al. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 111, n. 38, p. 13745-13750, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1317722111>.
- LAMMERTS, E.J., MAAS, C.; GROOTJANS, A. P. Groundwater variables and vegetation in dune slacks. *Ecological Engineering*, v. 17, p. 33-47, 2001.
- LANDERO, J. P. C. et al. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, v. 97, n. 8, p. 1289-1295, 2010.
- LAVOREL, S. et al. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- LIU, Y. et al. Reduced resilience as an early warning signal of forest mortality. *Nature Climate Change*, v. 9, n. 11, p. 880-885, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0583-9>.
- MACARTHUR, R. et al. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MAIRE, V. et al. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, v. 196, n. 2, p. 497-509, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04287.x>.
- MATTEUCCI, S. D. The Vegetation of Falcón State, Venezuela. *Vegetatio*, v. 70, p. 67-91, 1987.
- MAY, F. et al. Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 15, n. 6, p. 304-318, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.08.002>.
- MAZEROLLE, M.J. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c), 2020.
- MCGILL, B. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- MEIRA-NETO, J.A.A. et al. Community Assembly as the Basis for Species Selection for Tropical Forest Restoration in Global Change Scenario, 2020. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-61798/v1>

MOGOLLÓN, J. et al. Calidad del Suelo Como Indicador de Desertificación en la Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Croizatia*, n. 161–2, p. 7–24, 2015.

MOSTACEDO, B. et al. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (Vol. 87). Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz, Bolivia, 2000.

NATURAL RESOURCES CONSERVATION. Claves para la Taxonomía de Suelos. In Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, 2014.

NUNES CANDIDO, H. M. et al. Colonization-related functional traits of plants in a 50-hectare plot of secondary tropical forest. *Acta Botanica Brasilica*, v. 34, January-March, p. 1–8, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0087>.

OKSANEN, J. et al. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7, 2022.

OLIVEIRA, A.C. et al. The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. *Science of The Total Environment*, v. 747, p. 141177, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141177>.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica*, v. 32, p. 793–810, 2000.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 61, p. 167–234, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1071/bt12225>.

POTEF. Plan de ordenamiento territorial del Estado Falcón. 2015.

PRŤVĀLIE, R. Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, v. 161, p. 259-278, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.003>.

PRINCIPE, A. et al. Modeling the long-term natural regeneration potential of woodlands in semi-arid regions to guide restoration efforts. *European Journal of Forest Research*, v. 133, p. 757–767, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0787-5>.

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020.

SARKAR, D. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York, 2008.

SCHARGEL, R. Los fragmentos de roca en la taxonomía y cartografía de suelos. In R. López & F. Delgado Eds., *Suelos Pedregosos*. pp. 71–82. SVCS, CIDIAT, 1999.

SCHENK, H.J. & JACKSON, R.B. Rooting depths, lateral spreads, and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, v. 90, p. 480–494, 2002. DOI: <https://www.jstor.org/stable/3072232>

SCHÖB, C. et al. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients R. Brooker, Ed. *Journal of Ecology*, v. 101, p. 753–762, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12062>

SILVA, N. Changes in the pattern of the growth-survival trade-off in a Brazilian tropical basin. Viçosa, MG, 2021.

THORNTON, C. W. An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review*, v. 38, n. 1, p. 55–94, 1948. DOI: 10.2307/210739.

WALKLEY, A. & BLACK, I. A. An examination of the method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, v. 371, p. 29–38, 1934.

WEI, T., & SIMKO, V. R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix. (Version 0.92), 2021.

WESTOBY, M. et al. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, v. 199, p. 213–227, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>

WICKHAM, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, New York, 2016.

2.7. MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 1. Coeficientes médios do modelo para os traços funcionais: Altura máxima da planta (Maxheight), comprimento da folha (LL), largura da folha (LW), comprimento do fruto (FL) e largura do fruto (FW) e síndromes de dispersão. Variáveis: SOC (Carbono orgânico do solo), SD (Profundidade do solo), ST (Pedregosidade do solo), Sand (Porcentagem de areia), CE (Condutividade elétrica), Alt (Altitude), Tmim (Temperatura mínima), Temp (Temperatura média), Tmax (Temperatura máxima), PREC (Precipitação anual), PDM (Precipitação do mês mais seco), PWM (Precipitação do mês mais chuvoso).

Traços funcionais	Variáveis	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Maxheight	SOC	9.60E-02	4.75E-02	2.015	0.0439
	PDM	-5.73E-01	1.15E-01	4.963	7.00E-07
	Temp	-4.19E-01	1.63E-01	2.33	0.0198
	Tmim	-1.61E-01	5.10E-02	3.149	0.00164
LL	ST	-1.02E-01	5.02E-02	2.027	0.0427
LW	PDM	-1.94E-01	7.75E-02	2.496	0.01256
	Tmim	-1.38E-01	5.46E-02	2.522	0.01167
	Temp	-3.16E-01	1.20E-01	2.623	0.00871
	Prec	-1.69E-01	5.66E-02	2.97E+00	0.00296
FL	PDM	-4.19E-01	8.90E-02	4.692	2.70E-06
	Sand	1.26E-01	4.55E-02	2.756	0.00586
	Temp	-4.18E-01	1.35E-01	3.10E+00	0.00193
	Tmax	4.00E-01	9.79E-02	4.08E+00	4.59E-05
	Tmim	-2.33E-01	4.95E-02	4.69E+00	2.70E-06
	Prec	-5.26E-01	1.28E-01	4.089	4.33E-05
FW	PWM	2.44E-01	1.09E-01	2.223	0.0262
	Alt	2.88E-01	6.12E-02	4.693	2.70E-06
	Prec	-1.35E-01	6.37E-02	2.107	0.0351
	Tmim	-1.45E-01	5.86E-02	2.467	0.0136
Zoocoria	PDM	-1.16E-01	5.87E-02	1.974	0.0484
	Alt	1.44E-01	6.07E-02	2.37	1.78E-02
	PDM	3.93E-01	1.09E-01	3.584	0.000338
Anemocoria	Tmax	2.68E-01	1.02E-01	2.614	0.008953
	PDM	3.80E-01	5.48E-02	6.913	2 E-16
	SD	-1.09E-01	4.62E-02	2.345	0.01902
Autocoria	Tmim	1.54E-01	5.23E-02	2.928	0.00341
	Alt	-1.34E-01	5.91E-02	2.252	0.02435
	PDM	-6.18E-01	1.07E-01	5.792	2 E-16
	Temp	-3.85E-01	1.19E-01	3.227	0.00125

CAPÍTULO 3 – FACILITAÇÃO E DISTÚRBO COMO REGRAS DA MONTAGEM DA VEGETAÇÃO DAS ZONAS SECAS

3.1. INTRODUÇÃO

O termo "regra de montagem" foi introduzido na ecologia por Diamond (1975), onde concluiu que as interações interespecíficas, e particularmente a competição, levam a padrões de coocorrência não aleatórios. Keddy (1992) definiu regras de montagem como qualquer processo ecológico que seleciona a favor ou contra espécies do conjunto regional de espécies, determinando assim a composição da comunidade local. Estes processos seletivos foram equiparados conceitualmente a "filtros" hierárquicos que atuam em escalas cada vez mais refinadas para impor regras à assembleia de comunidades. Entretanto, na sua "teoria neutra e unificada da biodiversidade", Hubbell (2001) distinguiu entre regras de montagem de nicho e de dispersão, argumentando que os padrões de biodiversidade das árvores nas florestas, por exemplo, são explicados principalmente pelos processos de dispersão.

Outros autores estudaram o papel relativo dos processos que regulam a montagem comunitária, tais como filtros ambientais, estresse, perturbação, facilitação e competição (Anderson et al. 2011; Mason et al. 2011). Em particular, a importância da facilitação e da competição na formação de comunidades vegetais é bem conhecida (Brooker et al. 2008; Freckleton et al. 2009; Maestre et al., 2009). Uma parte considerável desta investigação centrou-se na ideia de que a frequência relativa da facilitação e da competição varia inversamente ao longo dos gradientes ambientais, como sugerido por Bertness & Callaway (1994). A hipótese do gradiente de estresse (SGH) prevê que o nível de competição-facilitação (C-F) entre espécies por um recurso variará de uma forma previsível ao longo de um gradiente de "estresse" ambiental (Bertness & Callaway 1994). De acordo com Brooker & Callaghan (1998), o termo 'estresse' no SGH refere-se a uma combinação de estresse (fatores associados à redução na produtividade; Grime 1977) e perturbação (em termos de perda de biomassa White & Pickett 1985). Seguindo este raciocínio, quanto mais estressante e perturbado for um ambiente, mais comuns esperamos que sejam os processos facilitadores entre as espécies, enquanto à medida que as condições ambientais melhoram, a competição se torna a força interativa dominante (Bertness & Callaway 1994; Maestre et al., 2009).

Assim também, outros autores encontraram que os efeitos das interações facilitadoras nas espécies dominantes atingem o pico em ambientes moderadamente severos, entrando em colapso no final mais severo dos gradientes ambientais

(Maestre & Cortina, 2004; Michalet et al., 2006), e talvez sendo superados pela concorrência no extremo mais produtivo (ou seja, ambientes menos agressivos) (Berdugo et al., 2018; Vega-Álvarez et al., 2019). Isto sugere que as plantas enfermeiras podem inibir a perda de biodiversidade vegetal quando o estresse aumenta (Brooker et al., 2006; Butterfield et al., 2013), mas apenas até certos níveis de aspereza (Bashirzadeh et al., 2022).

No caso da facilitação, as plantas enfermeiras modificam a temperatura do micro-habitat (Breshears et al., 1998; Drezner, 2006; Cavieres et al., 2007), a umidade (Maher et al., 2005; Cavieres et al., 2007) e os nutrientes (Pugnaire et al., 1996; Zabinski et al., 2002; Gómez-Aparicio et al., 2005). A maioria dos estudos concentrou-se na comparação da riqueza de espécies sob a copa das enfermeiras e a de locais abertos adjacentes. Estudos que utilizam esta abordagem descobriram que a riqueza de espécies abaixo das plantas enfermeiras é maior (Raffaele & Veblen, 1998; Badano et al., 2005; Koorem & Moora, 2010), similar o menor (Gutiérrez et al., 1993; Pugnaire et al., 1996; Madrigal-González et al., 2016), esses resultados dependem de relações específicas da espécie (Soliveres et al., 2012a; Pistón et al., 2016, Farzam & Ejtehadi, 2017). Contudo, como ambos os micro-habitats (dentro ou sob as plantas enfermeiras e áreas abertas) pertencem à mesma comunidade, é importante avaliar se há espécies adicionadas à comunidade devido à presença das enfermeiras. Esta perspectiva começou a ser incorporada nos últimos anos, mostrando que a presença de plantas enfermeiras aumenta a riqueza das comunidades (Badano & Cavieres, 2006; Cavieres & Badano 2009, Cavieres et al., 2014), especialmente em condições estressantes, conforme previsto pela SGH. (Armas et al., 2011; Kleinhesselink et al., 2014; Cavieres et al., 2016; Duarte et al., 2020).

As perturbações antropogênicas, como a perda de habitat e a sobre-exploração dos recursos naturais (Nazareno et al., 2012; Melo et al., 2013), são as principais causas das perdas de biodiversidade e da redução dos serviços ecossistêmicos (Myers et al., 2000; Sala et al., 2000). Segundo Calbi et al. (2021), os fatores de perturbação mais relevantes, cuja variação provou estar significativamente relacionada com diferenças na composição de espécies ou métricas de diversidade, são os seguintes: idade do fragmento florestal (Köster et al., 2009; Laurance et al., 2006), proximidade de casas ou estradas e pessoas e densidade de gado (Ribeiro et al., 2015, 2016), efeito de borda e proximidade de pastagens (Parra Sánchez et al.,

2016; Werner & Gradstein, 2009), bem como fragmentação da cobertura florestal (Fahrig, 2003; Hertzog et al., 2019; Laurance et al., 2006). Manish (2021) observa que o desenvolvimento não planejado de estradas pode causar perturbações recorrentes, incluindo alterações na composição de espécies, na hidrologia local, na ecologia do solo, no microclima e na fragmentação de habitats (Forman et al., 2003; Müllerová et al., 2011). Estas mudanças podem servir como fontes importantes de propágulos e facilitar o estabelecimento de espécies exóticas (Johnston & Pickering, 2001; Godfree et al., 2004).

Por outro lado, o parentesco evolutivo entre espécies pode ser usado para explicar tal especificidade de interações facilitadoras (Valiente-Banuet & Verdú, 2007; Montesinos-Navarro et al., 2012; Sortibrán et al., 2014; Pistón et al., 2015; Duarte et al., 2020). Isso ocorre porque as espécies enfermeiras tendem a facilitar espécies filogeneticamente distantes (Valiente-Banuet & Verdú, 2008; Verdú et al., 2009). Dado o conservadorismo das características, espécies estreitamente relacionadas tendem a ter requisitos semelhantes e, portanto, a competição entre elas pode ser intensa e a facilitação fraca (Verdú et al., 2009; Burns & Strauss, 2011; Soliveres et al., 2012b). Pelo contrário, espécies mais distantes tendem a ter requisitos diferentes e, conseqüentemente, a competição será baixa (Butterfield et al., 2013) e a facilitação intensa (Valiente-Banuet et al., 2006). Esta relação entre espécies distantes pode ser traduzida em padrões filogenéticos, onde a associação entre enfermeiras e suas espécies associadas ocorre entre linhagens distantes, resultando assim em estruturas comunitárias sobredispersas (Valiente-Banuet & Verdú, 2007). Deve-se notar que comunidades filogeneticamente agrupadas poderiam ser produzidas quando a capacidade competitiva é evolutivamente conservada e, portanto, diferenças de aptidão em vez de diferenças de nicho são o principal mecanismo de montagem de comunidades (Mayfield & Levine, 2007). No entanto, foi demonstrado que as interações facilitadoras são mediadas principalmente por diferenças de nicho (Valiente-Banuet & Verdú, 2007; Butterfield & Briggs, 2011; Alcántara et al., 2019a; Navarro-Cano et al., 2019). Incluir a especificidade filogenética entre plantas em interação em nível comunitário poderia, assim, lançar luz sobre a SGH em comunidades naturais (Duarte et al., 2020).

Uma estratégia para quantificar a biodiversidade (Bhatti et al., 2022) é avaliar a diversidade filogenética (PD), a distância média entre pares (MPD) e a distância média

do táxon mais próximo entre organismos em uma comunidade, ou seja, medir a história evolutiva (ou comprimentos de ramificação) entre táxons (Staab, 2021; Velend, 2011). A métrica PD original (PD) mede as distâncias evolutivas totais entre os táxons em uma comunidade (Faith & Baker 2006).

A diversidade filogenética (PD) pode fornecer uma perspectiva muito diferente sobre a mudança da biodiversidade (Webb et al., 2002). Por exemplo, na Caatinga brasileira (um mosaico de matagal semiárido e floresta tropical sazonalmente seca), espécies de Leguminosae e Euphorbiaceae frequentemente proliferam em locais perturbados e, pode-se esperar que a diversidade taxonômica das plantas aumenta com a perturbação (Arnan et al., 2021). No entanto, se os clados sensíveis a perturbações contendo poucas espécies forem perdidos, então a PD diminuirá (Marazzi et al., 2013).

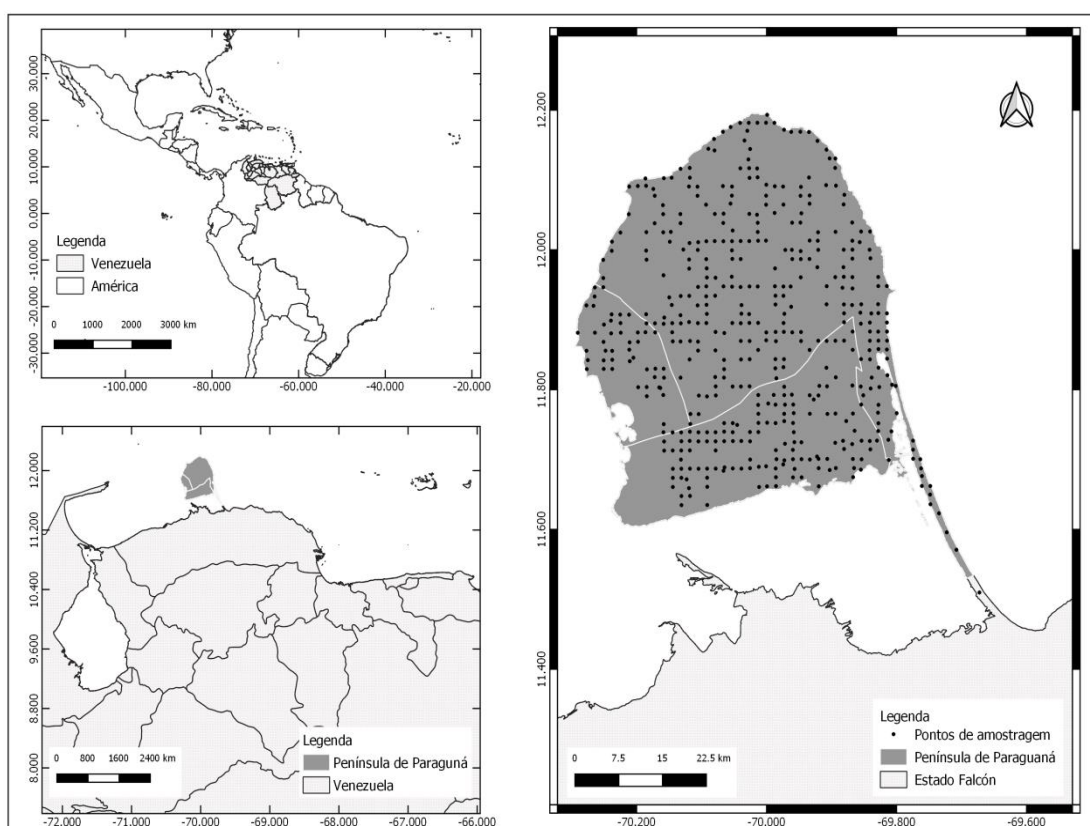
O objetivo do presente capítulo foi avaliar a facilitação e o distúrbio com as regras da montagem da vegetação das zonas secas na Península de Paraguaná, Estado Falcón-Venezuela. A hipótese principal é que os distúrbios podem funcionar como filtros ambientais que promovem agrupamento filogenético e funcional nas comunidades vegetais, exceto na vegetação que se organiza em moitas de facilitação, onde esperamos encontrar sobredispersão filogenética.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1. Área de Estudo

A Península de Paraguaná localiza-se no extremo norte central do estado Falcón na Venezuela, constitui a parte mais setentrional da terra firme venezuelana no Mar do Caribe (figura 3.1). A região abrange aproximadamente 2.684 km² de superfície e encontra-se unida ao resto do estado Falcón por uma estreita faixa de dunas e salinas de 33 km de longitude por 5 km de largura. Com altitude média de aproximadamente de 6 m s.n.m nomeada Istmo de “Los Médanos”, com os pontos mais elevados na “Fila Monte Cano” (455 m s.n.m.), na montanha de “Buena Vista” (460 m s.n.m.) e no “Cerro Santa Ana” (830 m s.n.m.) (POTEF, 2015) (figura 3.2).

Figura 3.1. – Localização de área de estudo, visão geral da Venezuela na América do Sul. Posição da Península de Paraguaná na Venezuela. Área de estudo em cinza escuro. Pontos de amostragem em preto.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.2. – Visão geral do Cerro de Santa Ana. Península de Paraguaná.



Fonte: Adriana Díaz (2018).

Do ponto de vista climático, segundo a classificação de Holdridge (1982) na área de estudo pertence a uma das regiões mais secas do país nomeadas como zona de vida “Monte Espinoso Tropical” (me-T), ela é distribuída desde o nível do mar, até 200 m s.n.m. aproximadamente, com uma evaporação de 3000 mm/ano que supera permanentemente os valores de precipitação (300 mm/ano) durante todo o ano. Segundo Thornthwaite (1948), o clima característico é árido megatérmico ou cálido, sem nenhum excesso de água. Os solos, segundo Soil Taxonomy (Natural Resources Conservation, 2014), são predominantemente das ordens “Entisoles” e “Aridisoles”, e subordens “Orthents”, “Orthids”, “Torriorthents”, “Camborthids” e “Calciorthids” (Mogollón et al., 2015) dentro dos mais importantes.

A vegetação compreende um conjunto de grupos estruturais primários diferenciados pela forma de vida dominante: matagal (“arbustal”), mata (“matorral”) (árvores com menos de 5 m de altura), cardonal e floresta (dominada por árvores com mais de 5 m) de um ou dois estratos. Mesmo dentro de um mesmo grupo, a arquitetura

da comunidade varia, dependendo de sua cobertura total (deserta, esparsa ou densa) (Matteucci, 1987).

3.2.2. Pontos de amostragem e coleta de plantas

A amostragem da vegetação foi realizada em campo com a utilização de uma malha virtual cujos vértices são equidistantes a 1.400 m (figura 3.1) (Mogollón et al., 2015). Foram excluídos pontos de difícil acesso, forte distúrbio antrópico ou cultivos. Em cada ponto previamente selecionado, uma parcela de 10m x10m foi estabelecida, onde as espécies lenhosas e herbáceas foram fotografadas, identificadas e coletadas. A identidade das espécies foi determinada em campo e posteriormente confirmadas no Laboratório de Botânica 2 da Universidad Experimental Francisco de Miranda, Estado Falcón, Venezuela.

Para cada ponto de amostragem foi calculada a frequência absoluta das espécies que é o número total de registros de uma espécie em cada unidade amostral e a frequência relativa seria a razão entre os registros absolutos de uma espécie e o número total de registros de todas as espécies. A fórmula geral para frequência relativa é: $FR = (a_i/A)*100$, onde: a é igual ao número de ocorrências de uma determinada espécie, e A é igual ao número de ocorrências de todas as espécies (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

3.2.3. Características edáficas

Segundo a metodologia proposta por Mogollón et al. (2015), uma amostra de solo foi feita no centro de cada parcela a uma profundidade de 25 cm. Todas as amostras foram secas ao ar livre (72 horas) e, posteriormente, utilizadas para obtenção das variáveis do solo. A pedregosidade foi estimada pelo método gravimétrico (Schargel, 1999), onde um quilograma de amostra foi peneirada por uma malha de 2 mm de diâmetro. A porção que foi retida pela malha foi pesada e a fração de rochas estimada com base em cálculo percentual. As classes texturais foram obtidas pelo método de Bouyoucos a partir da determinação da porcentagem granulométrica das frações finas (siltes e argilas) e grossas (areia) dos solos que passam pela peneira de 2 mm (Bouyoucos, 1962). Medidas de tendência central e dispersão das variáveis do solo serão calculadas para cada parcela de vegetação. A determinação da salinidade foi feita pelo método condutométrico (Dellavalle, 1992).

Nesse método, 50 g de solo foram retirados e suspensos em 100 ml de água destilada (suspensão 1:2), agitados por meia hora e, finalmente, a condutividade foi obtida com o medidor combinado HANNA Instruments modelo HI 9813 – 6. O Carbono Orgânico (SOC) do solo foi determinado utilizando a metodologia proposta por Walkley & Black (1934). A combustão úmida foi realizada na presença de dicromato de potássio e ácido sulfúrico concentrado e expressa como uma porcentagem (%) com base no peso seco.

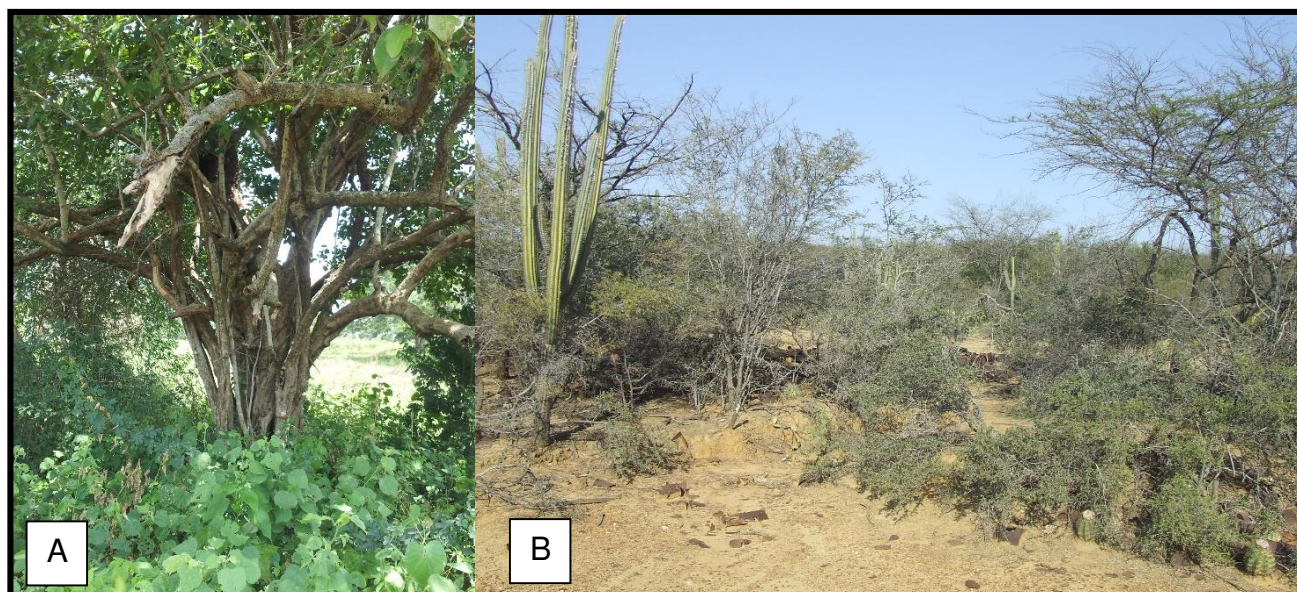
3.2.4. Variáveis climáticas

O conjunto de dados climáticos para cada ponto da amostragem foi obtido do Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). Esses dados abrangem camadas biologicamente relevantes de temperatura e precipitação criadas pela interpolação do clima observado de estações climáticas em todo o mundo com uma resolução de aproximadamente 1 km (2,5 minutos de arco), durante o período de 50 anos de 1950 a 2000 (Hijmans et al., 2005). Das 19 variáveis disponíveis foram escolhidas as variáveis de estimativas mensais máximas, mínimas e médias de temperatura e precipitação, fatores ambientais extremos ou potencialmente limitantes (precipitação dos meses mais chuvosos).

3.2.5. Distúrbio e facilitação como regras da montagem da vegetação.

Para conhecer o efeito do distúrbio e da facilitação sobre a diversidade taxonômica e filogenética foi utilizada a metodologia aplicada por Xu et al., (2015) modificada. Foi selecionado um conjunto de locais, pelas imagens de satélite de alta resolução (0,5 m), disponíveis através do Google Earth, onde se observa com clareza moitas ou manchas diferenciadas da matriz de vegetação. Esses sítios correspondem a um local de estudo de facilitação com uma moita georreferenciada por ponto de amostragem e associada com sua composição florística, que permite diferenciar a planta enfermeira (espécies arbóreas) do local. Duas classes de tipos de distribuição das comunidades foram geradas, a classe distribuição em moitas (Patch); e a classe de distribuição de plantas segregadas (Segregated) (onde as plantas encontram-se dispersas ou não agregadas) (figura 3.3).

Figura 3.3. Tipos de arranjo da vegetação da Península de Paraguaná em moitas (A) e vegetação segregada (B).



Fonte: Elaboração Própria.

Para estudar o efeito da facilitação sobre a riqueza de espécies e a história evolutiva seguimos a metodologia seguida por Carrión et al., (2017) onde as espécies encontradas durante o levantamento foram inseridas no megatree R20120829mod.new (Gastauer e Meira-Neto, 2016) usando a função phylomatic do software Phylocom 4.2 (Webb et al., 2002). A filogenia resultante foi calibrada com base nas estimativas da idade do nó (Bell et al., 2010) usando o algoritmo 'bladj' incorporado no Phylocom-4.2. A árvore datada foi separada para as espécies que ocorrem dentro das moitas e fora das manchas de vegetação. Para detectar as estruturas da comunidade filogenética dentro e fora das manchas de vegetação os seguintes parâmetros serão calculados: diversidade filogenética de Faith (PD) (Faith, 1992), a distância média par a par (MPD), e a distância média do táxon mais próximo (MNTD) (Webb et al., 2002)

O MPD descreve toda a estrutura filogenética da comunidade, incluindo divisões evolutivas profundas, e o MNTD enfatiza os eventos evolutivos mais recentes. Além disso, calculamos os efeitos padronizados dos mesmos índices utilizando o pacote picante (sesPD, sesMPD e sesMNTD) (Kembel 2015). Os valores positivos dos índices transformados por ses indicam sobredispersão filogenética, enquanto os negativos representam a coexistência de árvores mais filogeneticamente relacionadas do que o esperado ao acaso, ou seja, agrupamento filogenético.

Para estudar o efeito do distúrbio nas regras da montagem da vegetação foi considerada a proximidade da parcela até a rodovia mais próxima como uma medida de distúrbio. Para calcular a distância, foram utilizadas as coordenadas geográficas de cada parcela e o mapa base de rodovias da Venezuela (<http://tapiquen-sig.jimdo.com>), com o programa QGIS para obter distância (QGIS Development Team, 2019). A distância foi transformada em uma variável categórica com 5 grupos entre 0 e 5000 m, separados por tipo de arranjo da comunidade (moitas e vegetação segregada), e as métricas de diversidade filogenética foram calculadas conforme descrito na seção anterior.

Para estudar as plantas enfermeiras e sua relação com a comunidade, a frequência relativa das plantas foi calculada para cada ponto de amostragem e para o número total de parcelas com o tipo de arranjo de moita, as espécies arbóreas com frequências superiores a 38% foram selecionadas (para um total de 5 espécies).

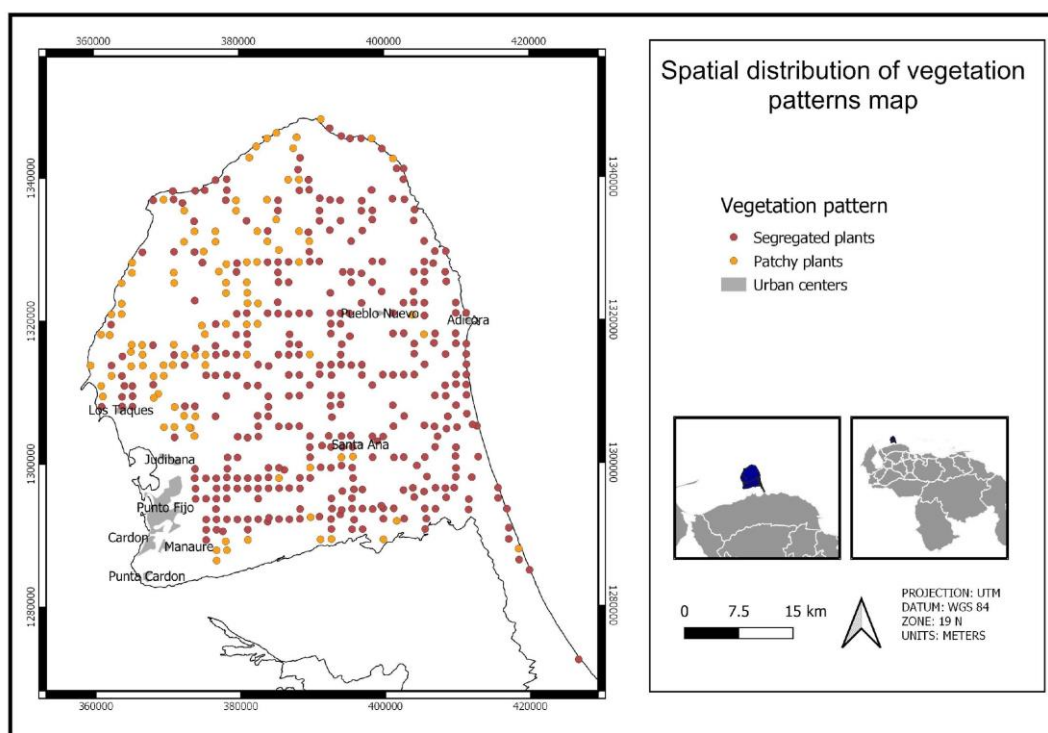
Posteriormente, a matriz de presença/ausência para todas as espécies foi usada para calcular a probabilidade de coocorrência entre cada par de espécies usando uma análise probabilística de coocorrência de espécies (Veech, 2013). O modelo probabilístico de coocorrência de espécies mede a coocorrência par a par em um conjunto de locais de amostragem, como o número de locais em que as duas espécies coocorrem; e então compara esta coocorrência observada com a coocorrência esperada se as duas espécies foram distribuídas independentemente uma da outra. A coocorrência esperada é calculada como o produto das probabilidades de ocorrência de cada uma das duas espécies multiplicado pelo número de locais (Griffith et al., 2016). Em outras palavras, este modelo calcula a probabilidade de duas espécies coocorrem em uma frequência menor ou maior que a frequência observada de coocorrência, embora não envolva randomização ou simulação. Além disso, o modelo probabilístico também é usado como um teste para a significância do padrão de coocorrência porque as somas da probabilidade de coocorrência em uma frequência menor ou maior que a frequência de coocorrência observada e a probabilidade de coocorrência em uma frequência igual à frequência observada pode ser usada como valores-P testando se as duas espécies coocorrem significativamente menos ou mais frequentemente, respectivamente, do que o esperado por acaso (Veech, 2013).

A partir da relação positiva ou negativa da análise de coocorrência, foi criada uma nova matriz de espécies onde as parcelas continham apenas as espécies de enfermeiras juntamente com as espécies com as quais apresentam algum tipo de relação estatisticamente significativa (positiva e negativa separadamente), espécies estatisticamente não relacionadas foram excluídas. Essa matriz foi usada para calcular a diversidade filogenética por grupos de relacionamento de coocorrência conforme descrito acima.

3.3. RESULTADOS

Das 445 parcelas estabelecidas, 101 parcelas correspondem ao tipo de arranjo em moitas e 344 a parcelas em arranjo segregado. O Mapa 1 mostra a distribuição espacial desses tipos de arranjos vegetais. 74,25% do total das parcelas estão localizadas na região noroeste da península (figura 3.4).

Figura 3.4. Distribuição espacial das parcelas segundo os padrões de arranjo da vegetação na Península de Paraguaná (amarelo=moitas, vermelho=segregadas).



Fonte: Elaboração Própria.

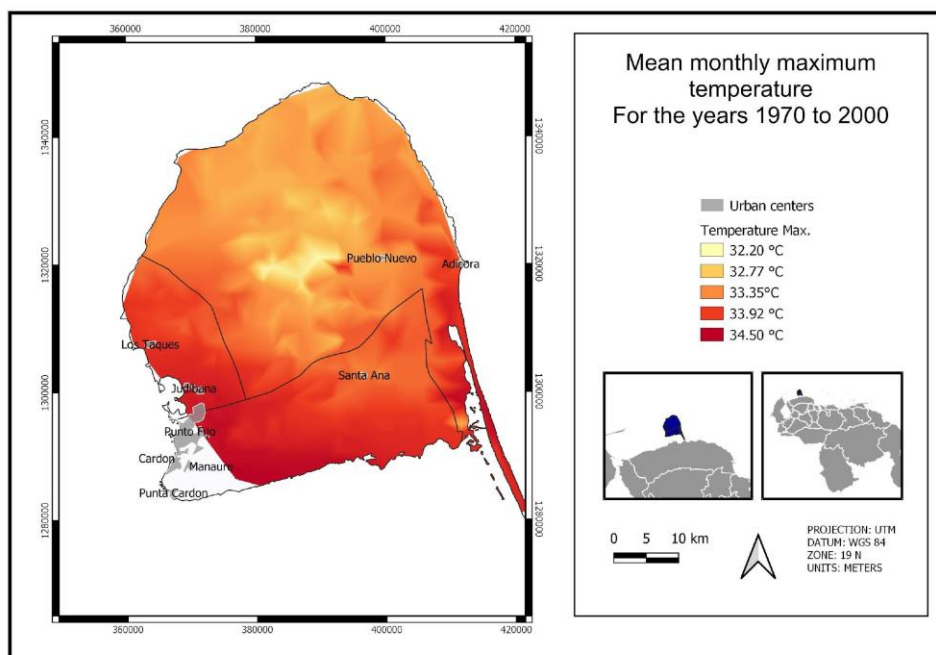
Quando observamos os fatores ambientais e edáficos para essas duas unidades, foi observado que, para a temperatura máxima em graus Celsius atingida é maior nas parcelas de vegetação segregada ($33,63 \pm 0,47$) em relação àquelas distribuídas em moitas ($33,50 \pm 0,50$) (tabela 3.1, figura 3.2, 3.4A). Por outro lado, a temperatura mínima atingida nas parcelas de vegetação segregada ($22,12 \pm 0,32$) é menor do que foi encontrado para moitas ($22,17 \pm 0,29$) (tabela 3.2, figura 3.3, 3.4B). A pedregosidade do solo é maior em porcentagem nas parcelas de arranjo de vegetação segregada ($13,4 \pm 20,8$) em comparação com as parcelas em moita ($8,85 \pm 16,5$) (tabela 3.1, figura 3.4C). As demais variáveis ambientais e edáficas consideradas não

apresentam diferenças estatisticamente significativas entre os dois tipos de arranjo (tabela 3.1).

Tabela 3.1. Fatores climáticos e edáficos para as parcelas segundo o tipo de arranjo da vegetação. * valor de $p < 0,05$

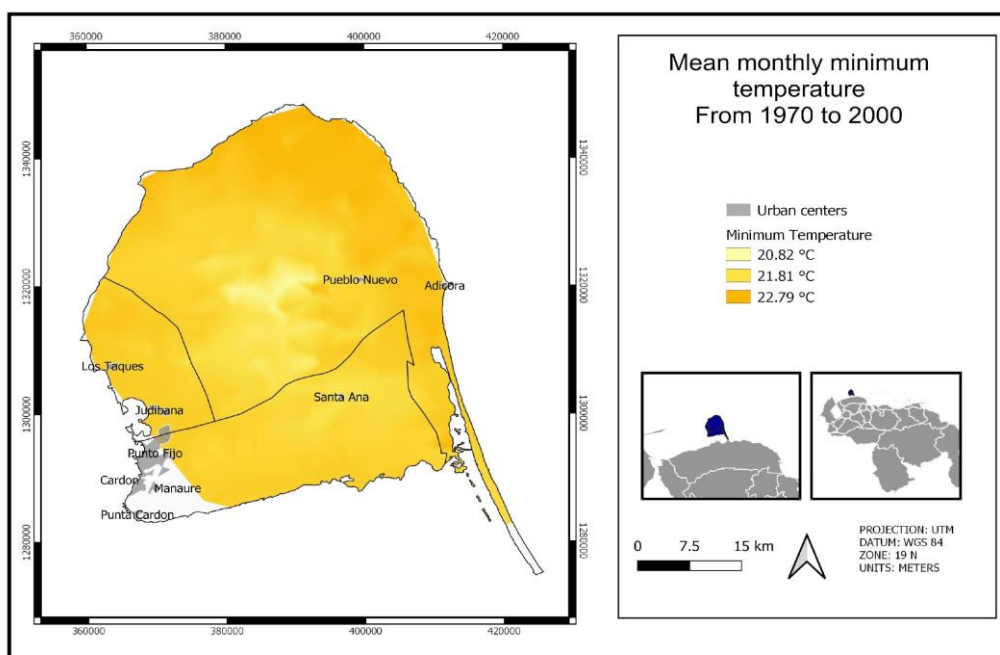
Variáveis	Moitas	Segregadas
Altitude (m s.n.m)	30.30±23.01	41.00±39.3
Carbono Orgânico do Solo (%)	1.26±1.14	1.22±0.96
Profundidade do solo (cm)	21.20±6.49	20.01±7.57
Pedregosidade do solo (%)	8.85±16.5*	13.4±20.8*
Porcentagem de Areia (%)	51.01±21.80	48.10±21.50
Condutividade elétrica (dS/m)	1.42±3.24	1.42±2.49
Temperatura média (°C)	27.64±0.33	27.68±0.33
Temperatura Máxima (°C)	33.50±0.50*	33.63±0.47*
Temperatura Mínima (°C)	22.17±0.29*	22.12±0.32*
Precipitação anual (mm)	440.00±52.3	441.00±57.00
Precipitação do mês mais chuvoso (mm)	89.50±6.28	89.70±7.14

Figura 3.2. Temperatura máxima média mensal na Península de Paraguaná - Venezuela



Fonte: Elaboração Própria.

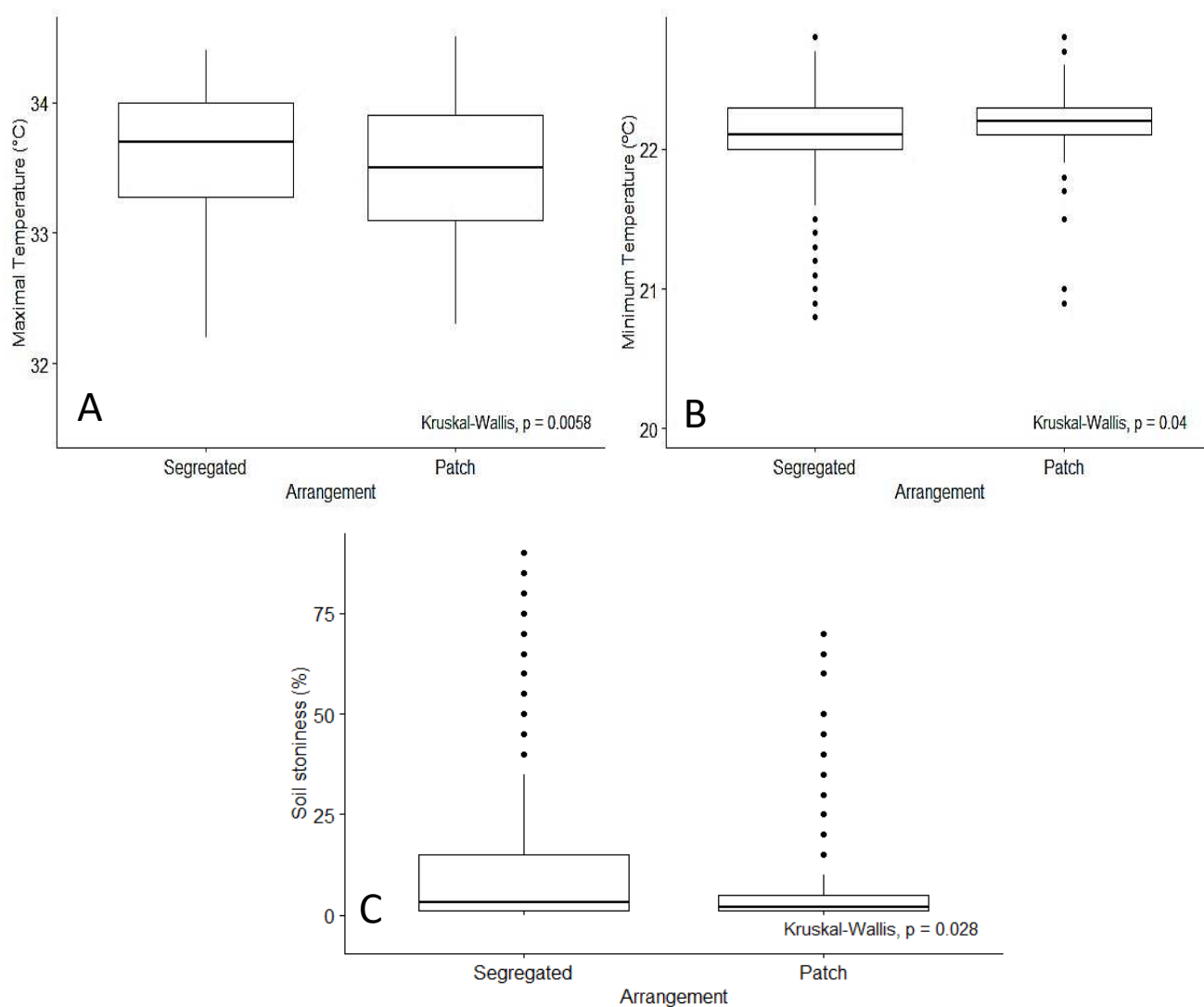
Figura 3.3. Temperatura mínima média mensal na Península de Paraguaná – Venezuela



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.4. Temperatura máxima (A) e mínima (B) (°C) e pedregosidade do solo (%) (C) por tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e Segregadas (Segregated).

P-valor indica o nível de significância.



Fonte: Elaboração Própria.

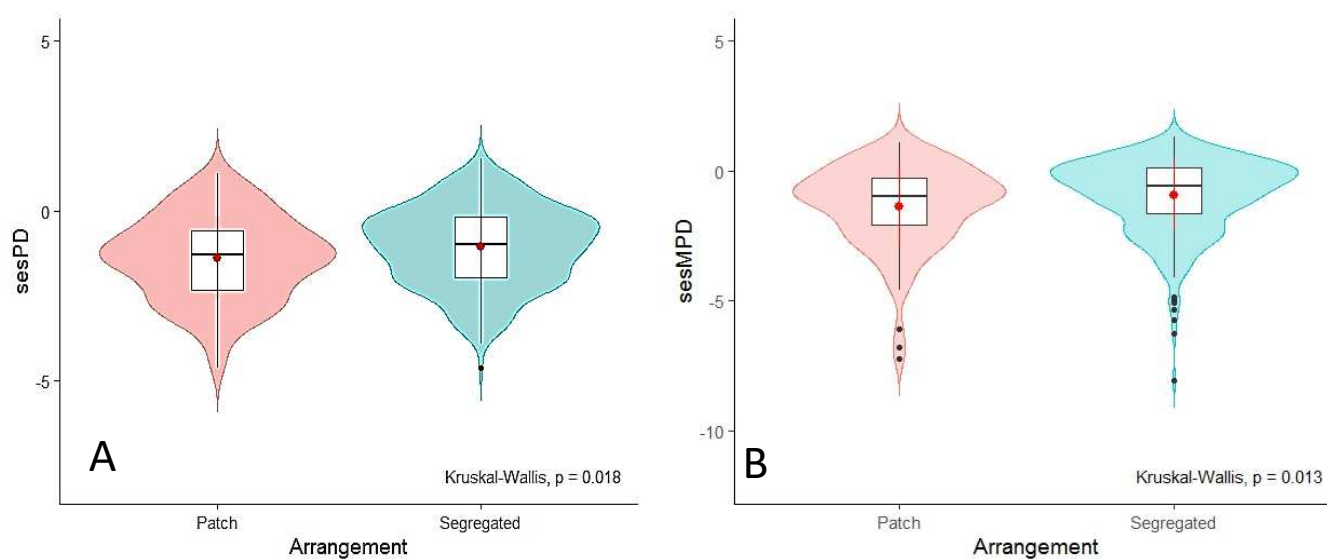
Quando estudamos a diversidade taxonômica e filogenética encontramos que o número de espécies entre os diferentes tipos de arranjo da vegetação não apresenta diferenças significativas ($12,02 \pm 15,11$ moitas, $11,26 \pm 5,06$ segregadas), o mesmo quando observamos as métricas de PD e sesMNTD. Quando olhamos para os valores padronizados (ses), para PD (figuras 3.5A) e MPD (figuras 3.5B), ambos apresentam valores negativos e estatisticamente diferentes entre os dois tipos (ses PD = $-1,39 \pm 1,23$ moita, $-1,05 \pm 1,18$ arranjo segregada) – (sesMPD = $-1,36 \pm 1,60$ moita, -

0,94±1,43 segregada) o que mostra agrupamento filogenético em ambos os casos (espécies mais próximas entre si do que o esperado por acaso) (tabela 3.2).

Tabela 3.2. De acordo com o tipo de arranjo vegetal (moita e segregada), Riqueza de Espécies (SR), Diversidade Filogenética (PD), Distância Média Pareada (MPD), Distância Média do táxon mais próximo (MNTD) e tamanhos de efeito padrão dos índices (ses) (* representa diferenças estatisticamente significativas $p < 0,05$)

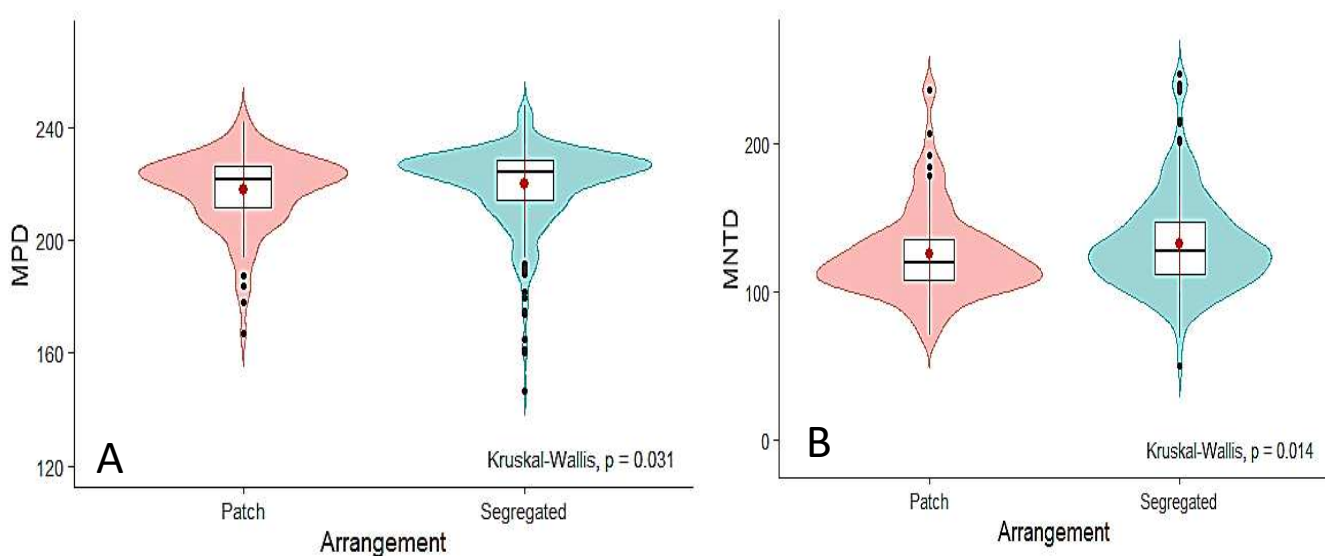
Variáveis	Moitas	Segregada
SR	12.02±15.11	11.26±5.06
PD	973.18±368.44	948.04±373.98
sesPD	-1.39±1.23*	-1.05±1.18*
MPD	217.76±13.33*	219.92±13.97*
sesMPD	-1.36±1.60*	-0.94±1.43*
MNTD	125.31±30.31*	132.75±32.73*
sesMNTD	-1.11±1.02	-0.91±1.05

Figura 3.5. Tamanhos de efeito padrão da diversidade filogenética de Faith (sesPD) e distância par a par média (sesMPD) segundo o tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). P-valor indica o nível de significância



Fonte: Elaboração Própria.

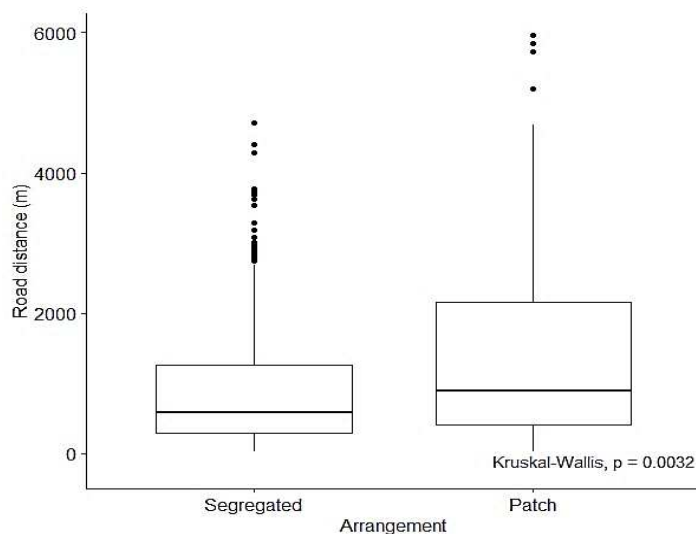
Figura 3.6. Distância Média Pareada (MPD) (A) e Distância Média do táxon mais próximo (MNTD) (B), segundo o tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). P-valor indica o nível de significância.



Fonte: Elaboração Própria.

Ao observar o efeito do distúrbio sobre a diversidade taxonômica e filogenética da vegetação usando a distância da estrada até as parcelas como fator de distúrbio por tipo de arranjo, em primeiro lugar, mostra-se que as parcelas onde a vegetação ocorre em moitas estão localizadas mais afastadas das estradas em relação àquelas que correspondem a segregadas ($p < 0,0032$) (figura 3.7).

Figura 3.7. Distância da Estrada Segundo o tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). P-valor indica o nível de significância



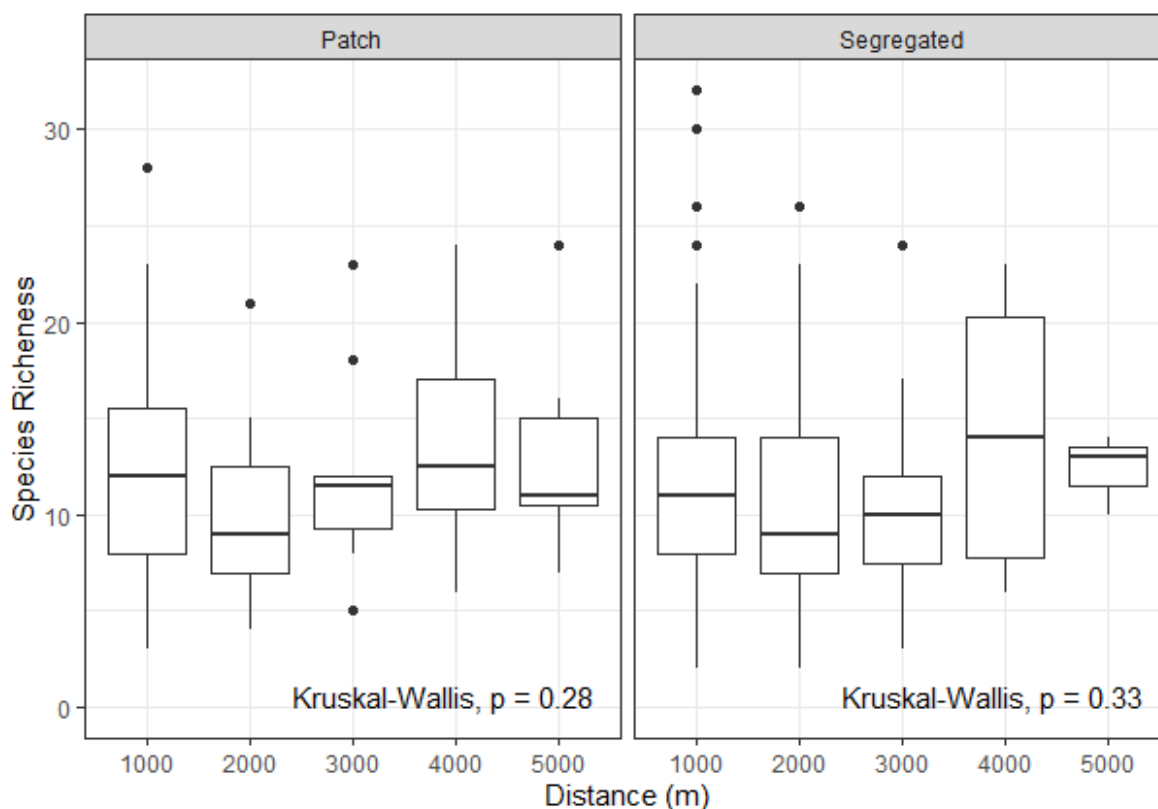
Fonte: Elaboração Própria.

Para observar o efeito da distância na diversidade taxonômica e filogenética das comunidades vegetais de acordo com o tipo de arranjo, verificou-se que no caso da riqueza de espécies do arranjo moita varia entre $13,28 \pm 5,52$ e $9,84 \pm 4,29$ espécies; para segregada, a riqueza varia entre $13,9 \pm 6,36$ e $10,2 \pm 4,26$ espécies, sem apresentar diferenças estatisticamente significativas entre os grupos de distância da estrada (tabela 3.3, figura 3.8).

Tabela 3.3. De acordo com o tipo de arranjo vegetal (moita e segregada) efeito da distância da estrada na Riqueza de espécies (SR).

	Distância da estrada (m)	SR
Moitas	0-1000	12.32±5.15
	1001-2000	9.84±4.29
	2001-3000	12.00±5.12
	3001-4000	13.7±5.71
	4001-5000	13.28±5.52
Segregadas	0-1000	11.44±5.10
	1001-2000	10.76±4.97
	2001-3000	10.2±4.26
	3001-4000	13.9±6.36
	4001-5000	12.33±1.69

Figura 3.8. Efeito da distância da estrada (m) na riqueza de espécies por tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). P-valor indica o nível de significância.



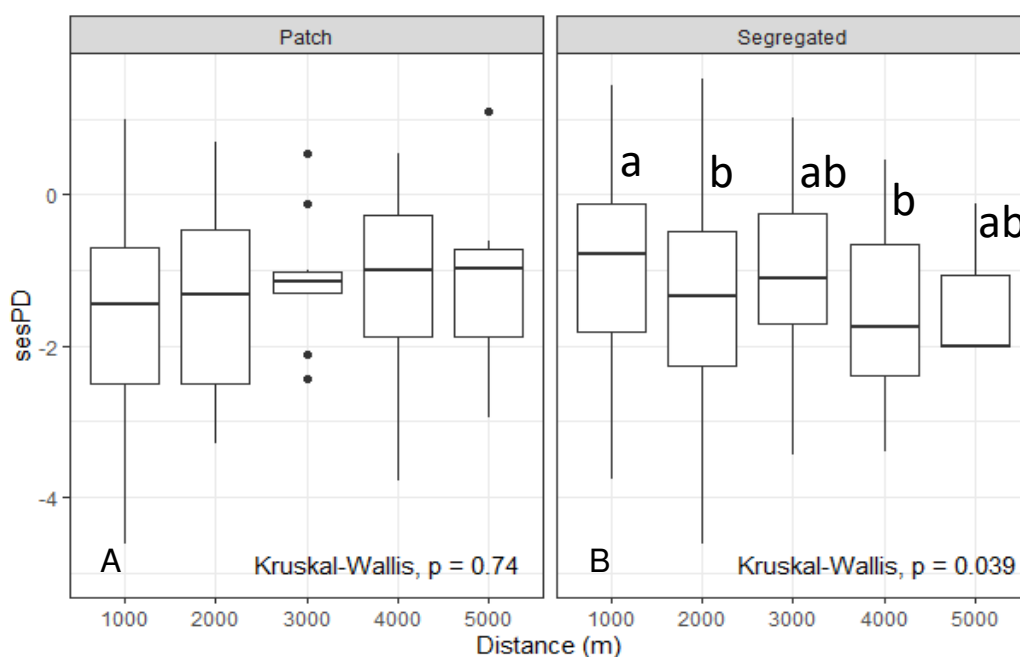
Fonte: Elaboração Própria.

Para ambos os tipos de arranjo, a estrutura filogenética apresenta comunidades filogeneticamente aglomeradas para todas as classes de distância. Quando observamos separadamente o efeito da distância da estrada no caso das comunidades dispostas em moitas, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas para as métricas de estrutura filogenética (tabela 3.4, figuras 3.9A, 3.10A, 3.11A). No caso de comunidades com arranjos do tipo segregado, PD, MNTD e sesMNTD não apresentam diferenças estatísticas entre os grupos de distância. Porém, sesPD, MPD e sesMPD apesar de apresentarem diferenças estatisticamente significativas para as classes de distância, um padrão pouco claro é observado, onde parcelas localizadas mais próximas da estrada (entre 0-1000 m) têm valores médios iguais aos localizados mais afastados (entre 0-1000 m) (tabela 3.4, figuras 3.9B, 3.10B, 3.11B).

Tabela 3.4. Efeito da distância da estrada sobre diversidade filogenética de Faith (PD), Distância Média Pareada (MPD), Distância Média do táxon mais próximo (MNTD) e índices de efeito padrão (ses) segundo o tipo de arranjo da vegetação (moita e segregada). Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.

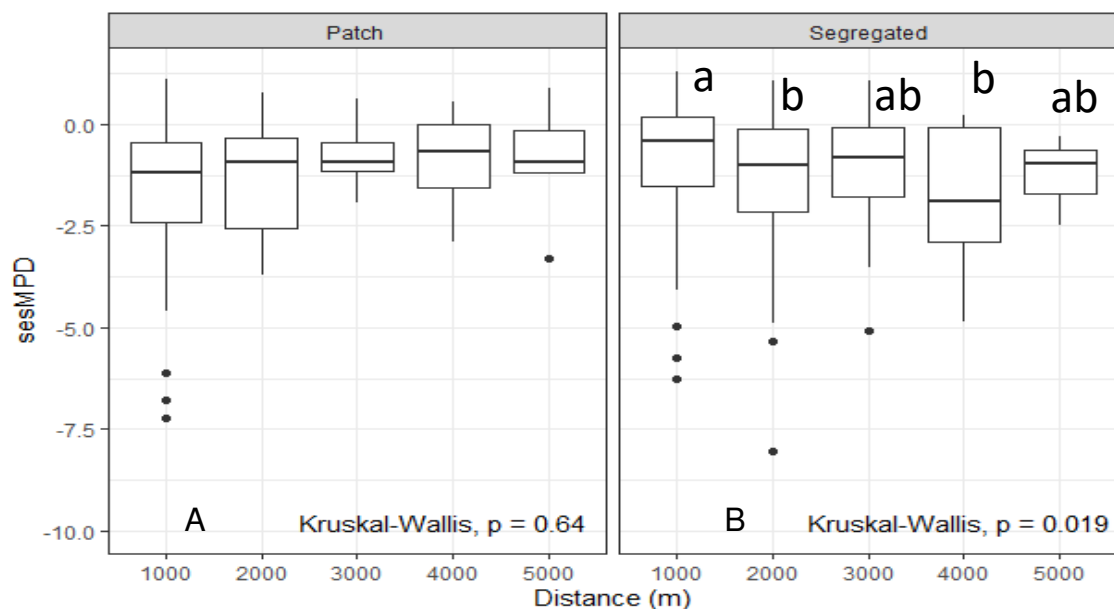
	Distância (m)	PD	sesPD	MPD	sesMPD	MNTD	sesMNTD
Moitas	0-1000	982.44±382.38	-1.54±1.29	216.03±15.22	-1.61±1.83	121.48±31.24	-1.22±1.04
	1001-2000	835.70±339.34	-1.31±1.18	215.80±12.58	-1.31±1.34	130.69±26.60	-1.10±1.03
	2001-3000	989.47±332.80	-1.10±0.85	223.02±6.39	-0.78±0.73	131.45±31.99	-0.93±0.76
	3001-4000	1093.88±352.11	-1.13±1.26	222.74±7.02	-0.94±1.23	129.05±31.68	-0.83±1.07
	4001-5000	1077.79±355.62	-1.14±1.2	222.04±8.93	-0.85±1.31	126.65±31.17	-0.88±1.14
Segregadas	0-1000	969.68±379.02	-0.93±1.15a	221.25±13.77a	-0.76±1.33a	134.51±33.49	-0.83±1.03
	1001-2000	887.48±368.54	-1.39±1.24b	216.34±15.56b	-1.36±1.63b	126.52±30.96	-1.18±1.09
	2001-3000	877.68±323.07	-1.03±1.04ab	218.91±12.17ab	-1.00±1.31ab	136.89±30.59	-0.84±1.02
	3001-4000	1069.64±447.58	-1.58±1.17b	215.73±11.06b	-1.83±1.74b	121.24±30.06	-1.12±0.95
	4001-5000	1002.53±43.85	-1.37±0.89ab	220.53±4.96ab	-1.25±0.90ab	122.54±24.50	-1.17±0.83

Figura 3.9. Efeito da distância da estrada (m) no índice de efeito padrão da Diversidade filogenética (sesPD) por tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



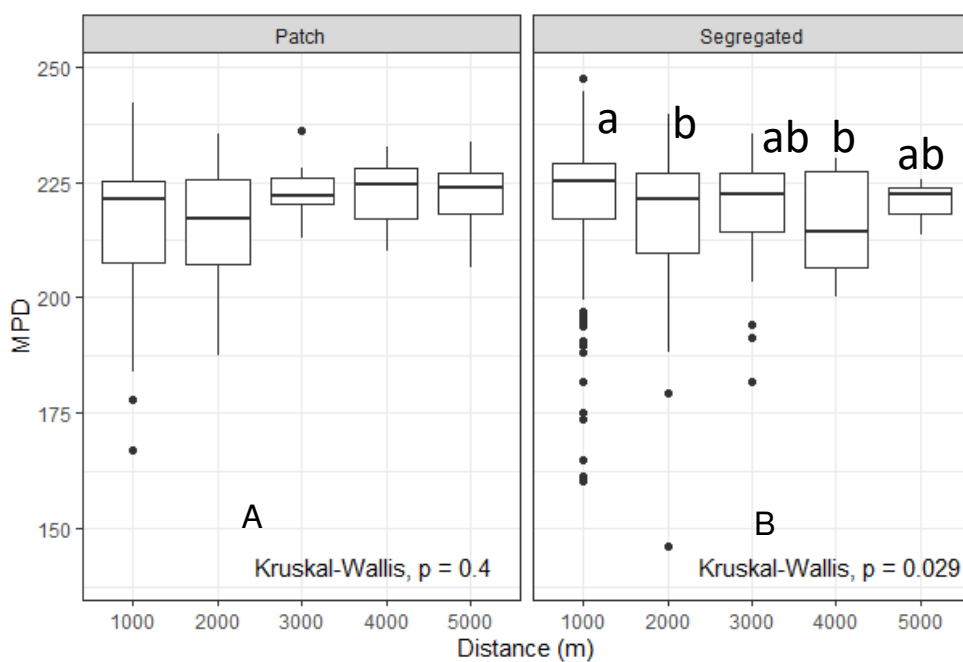
Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.10. Efeito da distância da estrada (m) no índice de efeito padrão da Distância Média Pareada (sesMPD), por tipo de arranjo da vegetação em Moitas (Patch) e segregadas (Segregated). Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.11. Efeito da distância da estrada (m) na Distância Média Pareada (MPD), por tipo de arranjo da vegetação. Diferentes letras indicam diferenças estatisticamente significativas entre os grupos.



Fonte: Elaboração Própria.

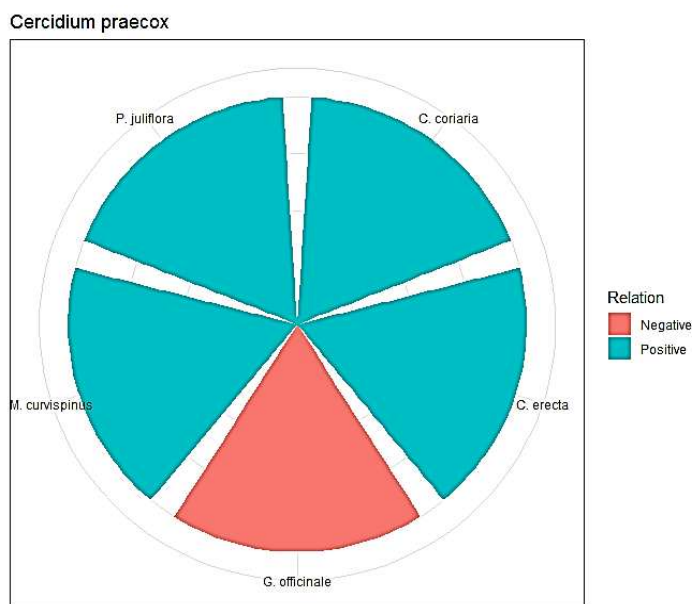
Ao estudar as plantas consideradas enfermeiras nas parcelas do tipo de arranjo moita e baseado na frequência relativa das espécies arbóreas, 5 espécies foram selecionadas, 60% correspondem à família Fabaceae juntamente com 1 espécie da família Capparaceae e 1 espécie da família Primulaceae (tabela 3.5).

Tabela 3.5. Espécies de plantas enfermeiras para comunidades de arranjo em moita com frequência relativa e família botânica.

Espécies	Frequência relativa (%)	Família
<i>Prosopis juliflora</i>	79.8	Fabaceae
<i>Libidibia coriaria</i>	53.5	Fabaceae
<i>Jacquinia frutescens</i>	49.5	Primulaceae
<i>Capparis odoratissima</i>	44.4	Caparaceae
<i>Cercidium praecox</i>	38.4	Fabaceae

Foram observadas relações de coexistência para cada planta enfermeira. Para as espécies da família Fabaceae, a espécie menos frequente é *Cercidium praecox*, foram encontradas 4 relações positivas estatisticamente significativas entre pares de espécies, sendo estas *Ceasalpinia coriaria* e *Prosopis juliflora* (espécie arbórea da família Fabaceae), *Castela erecta* (arbusto de família Simaroubaceae) e *Melocactus cuvispinus* (cacto globoso da família Cactaceae). *Guaiacum officinale* (árvore da família Zygophyllaceae) é encontrada com menos frequência do que o esperado quando *Cercidium praecox* está presente, portanto sua relação de coexistência é negativa (figura 3.12).

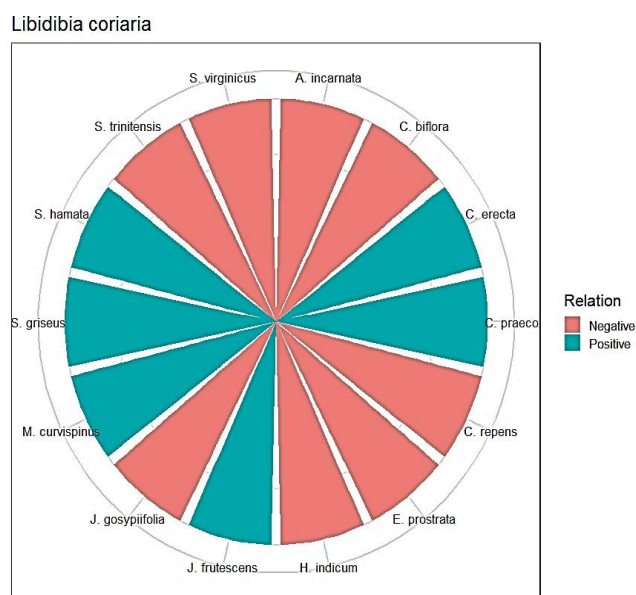
Figura 3.12. Relação de coexistência entre as espécies com a planta enfermeira *Cercidium praecox*. Positivo (vermelho), negativo (azul).



Fonte: Elaboração Própria.

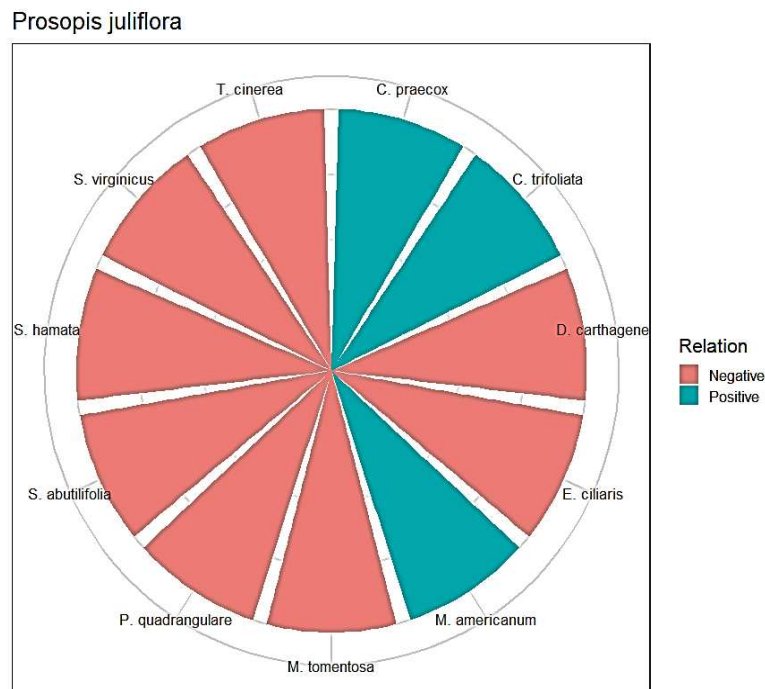
Para *Libidibia coriaria* e *Prosopis juliflora*, o número de espécies com as quais têm relações positivas ou negativas de coexistência é maior (14 e 11 espécies respectivamente), ambas as espécies têm relações negativas com *Sporobolus virginicus* e *Eragrostis ciliaris*, espécies de família Poaceae (figura 3.13 e 3.14).

Figura 3.13. Relação de coexistência entre as espécies com a planta enfermeira *Libidibia coriaria*. Positivo (vermelho), negativo (azul).



Fonte: Elaboração Própria.

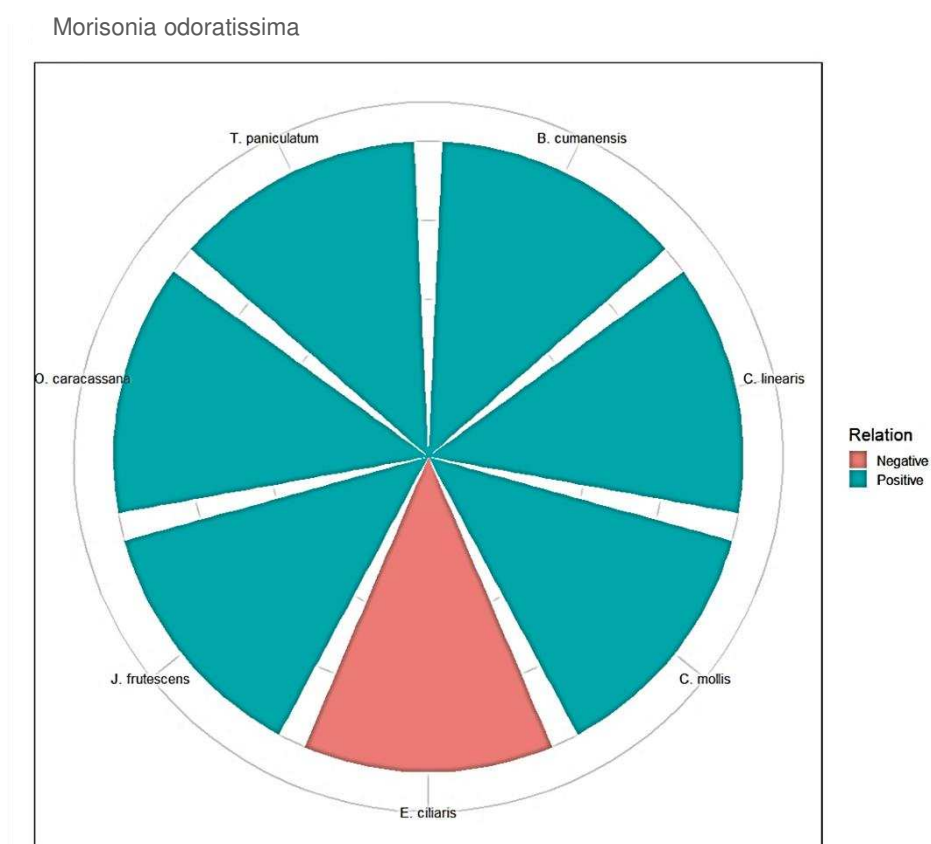
Figura 3.14. Relação de coexistência entre as espécies com a planta enfermeira *Prosopis juliflora*. Positivo (vermelho), negativo (azul).



Fonte: Elaboração Própria.

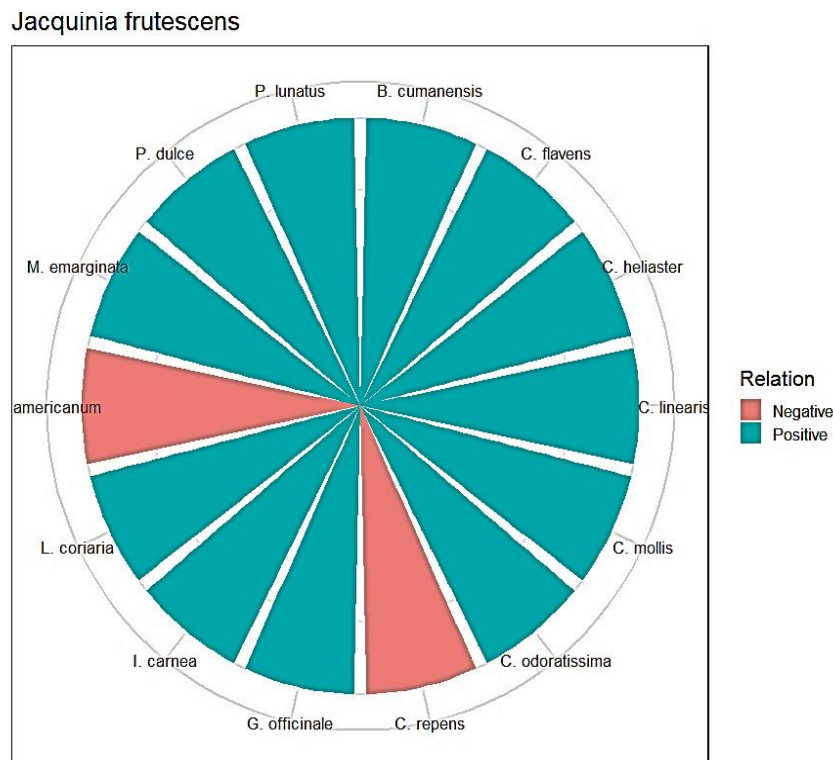
Para *Morisonia odoratissima* (espécie arbórea da família Capparaceae) e *Jacquinia frutescens* (árvore da família Primulaceae), apresentaram 7 e 14 relações de coexistência estatisticamente significativas com outras espécies, respectivamente, destacando relações negativas com *E. ciliaris* (Poaceae) para *M. odoratissima* e com *Malvastrum americanum* (Malvaceae) e *Callisia repens* (Commelinaceae) para *J. frutescens* (figura 3.15 e 3.16).

Figura 3.15. Relação de coexistência entre as espécies com a planta enfermeira *Morisonia odoratissima*. Positivo (vermelho), negativo (azul).



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.16. Relação de coexistência entre as espécies com a planta enfermeira *Jacquinia frutescens*. Positivo (vermelho), negativo (azul).



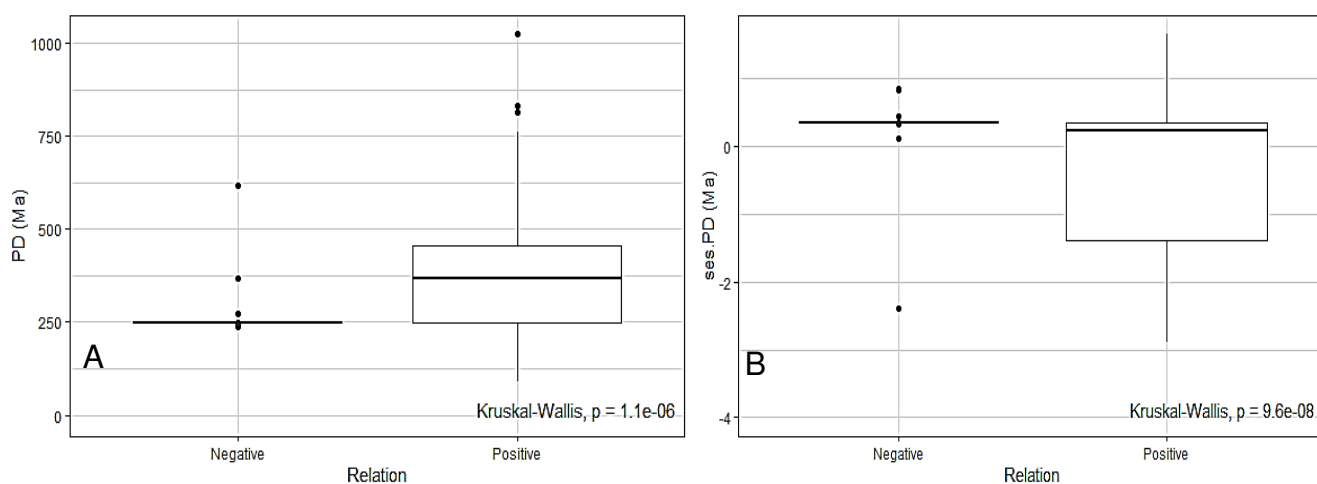
Fonte: Elaboração Própria.

Ao observar a diversidade e estrutura filogenética das comunidades com relação às relações de coexistência, sejam elas positivas ou negativas, observa-se que as comunidades com relações de coexistência positivas apresentam aglomeração filogenética (sesPD, sesMPD, sesMNTD valores <0), caso contrário ocorre para comunidades com relações de convivência negativas onde os valores de sesPD, sesMPD, sesMNTD são positivos ($p > 0$) (tabla 3.6, figura 3.18-3.19).

Tabela 3.6. De acordo com as relações de coexistência (positivas e negativas), Diversidade Filogenética (PD), Distância Média Pareada (MPD), Distância Média do Taxon Mais Próximo (MNTD) e índices de efeito padrão (ses) (* representa diferenças estatisticamente significativas $p < 0,05$)

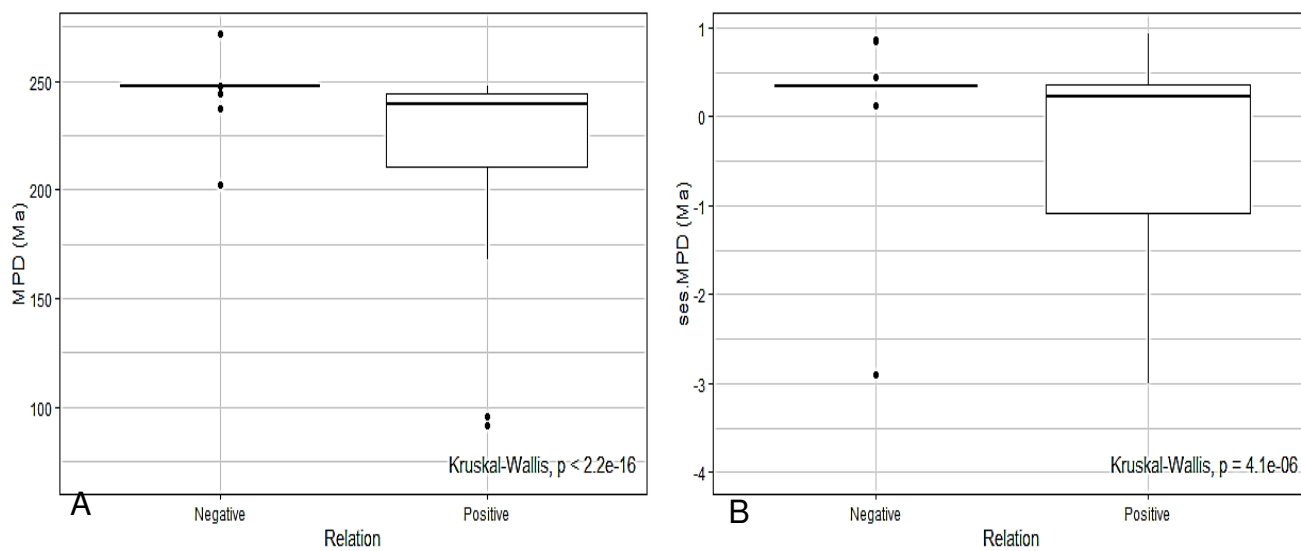
	Interação Negativa	Interação Positiva
PD	262.50±53.13*	370.29±146.13*
sesPD	0.34±0.36*	-0.30±1.01*
MPD	247.85±8.75*	225.02±31.51*
sesMPD	0.33±0.41*	-0.28±0.96*
MNTD	246.21±18.56*	197.09±54.76*
sesMNTD	0.35±0.30*	-0.31±1.13*

Figura 3.18. Diversidade filogenética (PD) (A) e índice de efeito padrão da Diversidade filogenética (sesPD) (B) de acordo com as relações de coexistência (positivas e negativas). P-valor indica o nível de significância.



Fonte: Elaboração Própria.

Figura 3.19. Distância Média Pareada (MPD) (A) e índice de efeito padrão da Distância Média Pareada (sesMPD) (B), por tipo de arranjo da vegetação. P-valor indica o nível de significância.



Fonte: Elaboração Própria.

3.4. DISCUSSÃO

Uma comunidade biológica pode conter um conjunto aleatório de espécies ou ser estruturada por certas regras (relação positiva ou negativa) (Vinarski et al., 2020). As interações planta-planta em comunidades afetam fortemente a estrutura e dinâmica da comunidade e, portanto, podem determinar quais espécies podem coexistir (Padilla e Pugnaire, 2006). Tais interações podem ser positivas (facilitativas), negativas (competitivas) ou neutras (Lu et al., 2018).

De acordo com a hipótese do gradiente de estresse (SGH), espera-se que as interações positivas sejam mais frequentes e intensas em habitats mais severos (Soliveres & Maestre, 2014), resultando em um maior impacto em espécies e comunidades individuais em ambientes estressantes (Gouws et al., 2021). A principal característica das terras áridas da Península Paraguana é a escassez de água, onde as chuvas não são apenas escassas, mas geralmente erráticas, além de altas temperaturas, sendo um ambiente altamente estressante para o desenvolvimento das plantas. Portanto, é lógico esperar encontrar vegetação em moitas.

As moitas de vegetação apresentam temperaturas máximas mais baixas e temperaturas mínimas mais altas, o que parece mostrar uma menor amplitude na variação. Moitas produzem uma melhoria de habitat onde organismos sésseis protegem o ambiente estressante para si e para outros localmente (Kéfi, 2008).

Não foram encontradas evidências de que o arranjo em moitas promova à facilitação como regra de montagem da comunidade, a riqueza taxonômica não apresenta diferenças significativas entre os dois tipos, além disso, agrupamento filogenético é apresentado em ambos os casos, este resultado contraria o que foi encontrado por outros autores (Carrión et al., 2017).

À medida que as condições ambientais se tornam mais estressantes, prevê-se que a importância relativa da facilitação aumente linearmente (Bertness & Callaway, 1994) ou atinja o pico sob condições de estresse intermediário (Michalet et al., 2006; Maestre et al., 2009). Sob condições altamente estressantes, o efeito de aumento de facilitadores em espécies facilitadas pode se tornar insuficiente e o efeito líquido de interações positivas e negativas mudar de facilitação para competição (Holmgren & Scheffer, 2010). Portanto, este caso pode ser devido a condições muito estressantes em que os efeitos esperados da facilitação não são observados.

É amplamente aceito que as estradas são ameaças à biodiversidade local porque aceleram a invasão de espécies exóticas e a sobrevivência de espécies nativas especializadas (Forman & Alexander, 1998; Gelbard & Belnap, 2003). Quando se observou o efeito causado pela distância da estrada à comunidade como agente perturbador, as comunidades que ocorrem em moitas estão significativamente mais distantes das estradas, pelo que não teve qualquer efeito na riqueza taxonômica ou na diversidade filogenética. Embora as estradas também sejam fontes importantes de distúrbios antrópicos crônicos porque promovem o acesso a áreas anteriormente remotas (Laurance, Goosem & Laurance, 2009) parecem estar distantes o suficiente para não causar nenhum efeito nas características estudadas.

O que se observa ao estudar comunidades vegetais segregadas, embora a riqueza de espécies não apresentar diferenças estatisticamente significativas entre as categorias de distância, a diversidade filogenética é afetada, mas não em um padrão claro, em todos os casos observa-se agrupamento filogenético, mas comunidades que estão localizadas mais próximas da estrada não diferem de parcelas mais distantes.

Verificou-se que 60% das plantas consideradas neste estudo como enfermeiras são da família Fabaceae. Esta família é reconhecida como um grupo importante para a produtividade e estabilidade do ecossistema (Spehn et al., 2002; Temperton et al., 2007; Marquard et al., 2009). Adaptações a solos erodidos facilitam seu estabelecimento em ambientes restritivos (Crews, 1999). Também, devido à sua capacidade de fixação de nitrogênio por nodulação, podem auxiliar no estabelecimento de outras espécies (Sprent, 2007; Meira-Neto et al., 2017). A contribuição desta família para a disponibilidade de nutrientes, absorção e crescimento de espécies vizinhas é de fato bem descrita em toda a literatura científica (Spehn et al., 2002; Marquard et al., 2009; Küchenmeister et al., 2012; Roscher et al., 2012).

As relações positivas de concorrência com espécies da família das cactáceas estão documentadas. López et al. (2007) apontam que o padrão de distribuição das Cactaceae observado em seu estudo sugere tanto a existência de associações de enfermeiras quanto certo recrutamento a céu aberto. É geralmente aceito que os cactos colunares geralmente precisam de uma enfermeira para recrutá-los (Larrea-Alcázar & Soriano 2006).

No caso de relações de competição negativa com *Sporobolus virginicus* da família Poaceae, pode-se inferir que devido às suas características ecofisiológicas, ambientes sombreados não permitem seu desenvolvimento adequado. Esta espécie tem como características a resistência à salinidade e à seca com metabolismo fotossintético C4 (Medina et al., 1976), pelo que requer habitats mais expostos à luz.

A comunidade com espécies que apresentam relações de coexistência positivas apresenta agrupamento filogenético em contraste com aquelas que apresentam relações de coexistência negativas que são sobredispersas. Embora esta relação negativa esteja filogeneticamente presente, não se poderia falar em exclusão por competição, pois, assumindo que a distância filogenética reflete similaridade ecológica, seria de se esperar que probabilidade de exclusão competitiva fosse maior entre espécies estreitamente relacionadas (Elliott & Davies, 2017).

3.5. CONCLUSÕES

- Verificou-se que as parcelas de vegetação segregada apresentam temperaturas máximas mais altas e temperaturas mínimas mais baixas em comparação com as parcelas de moitas. Além disso, a pedregosidade do solo é maior nas parcelas de vegetação segregada.
- A diversidade taxonômica e filogenética das comunidades vegetais não apresentou diferenças significativas entre os dois tipos de arranjo. No entanto, ambas configurações apresentam comunidades filogeneticamente agrupadas.
- Quando a distância da estrada foi considerada como um fator de distúrbio, as parcelas de vegetação em moitas estavam significativamente mais afastadas das estradas em comparação com as parcelas segregadas.
- Não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas na riqueza de espécies ou diversidade filogenética em relação à distância da estrada, independentemente do tipo de arranjo.
- Comunidades vegetais com relações de coexistência positivas mostraram agrupamento filogenético, enquanto aquelas com relações de coexistência negativas exibiram sobreposição filogenética.

3.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALCÁNTARA, J. M. et al. Phylogenetic conservatism in plant-soil feedback and successional trajectory in Mediterranean ecosystems. *Frontiers in Plant Science*, v. 10, 2019. DOI: 10.3389/fpls.2019.00236.

ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of beta diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, v. 14, n. 1, p. 19-28. 2011.

ARMAS, C. et al. Plant functional trait composition and light modify the effect of facilitation on primary production. *PLoS ONE*, v. 6, n. 12, e28703. 2011. DOI: 10.1371/journal.pone.0028703.

ARNAN, X. et al. Individual and interactive effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on taxonomic, functional, and phylogenetic composition and diversity of extrafloral nectary-bearing plants in Brazilian Caatinga. *Oecologia*, v. 198, p. 267–277. 2022. DOI: 10.1007/s00442-021-05074-8.

BADANO, E. I.; CAVIERES, L. A. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography*, v. 33, p. 304–313. 2006.

BADANO, E. I. et al. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, v. 62, p. 93–108. 2005.

BASHIRZADEH, F. et al. Nurse plants and environmental gradients influence facilitation and competition effects across semi-arid ecosystems. *Oecologia*, v. 198, n. 1, p. 41-52. 2022. DOI: 10.1007/s00442-021-04952-9.

BELL, C. D.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany*, v. 97, p. 1296-1303. 2010. DOI: 10.3732/ajb.0900346.

BERDUGO, M. et al. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, v. 367, n. 6479, p. 787-790. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>.

BERTNESS, M. D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 9, n. 5, p. 191-193. 1994.

BHATTI, U. A. et al. Evaluating the impact of roads on the diversity pattern and density of trees to improve the conservation of species. *Environmental Science and Pollution Research*, v. 29, p. 14780–14790. 2022. DOI: 10.1007/s11356-021-16627-y.

BOUYOUCOS, G. J. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal*, v. 54, p. 464–465. 1962. DOI: 10.2134/agronj1962.00021962005400050028x.

BRESHEARS, D. D. et al. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Sciences*, v. 159, p. 1010–1017. 1998. DOI: 10.1086/314086.

BROOKER, R. W.; CALLAGHAN, T. V. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos*, v. 81, n. 1, p. 196-207. 1998. DOI: 10.2307/3546942.

- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 1, p. 18–34. 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x.
- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 1, p. 18–34. 2006. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x.
- BURNS, J. H.; STRAUSS, S. Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, v. 108, p. 5302–5307. 2011. DOI: 10.1073/pnas.1013003108.
- BUTTERFIELD, B. J.; BRIGGS, J. M. Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia*, v. 165, p. 477–487. 2011. DOI: 10.1007/s00442-010-1680-y.
- BUTTERFIELD, B. J. et al. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters*, v. 16, p. 478–486. 2013. DOI: 10.1111/ele.12057.
- CALBI, V. et al. Anthropogenic disturbance as a driver of biodiversity loss in Neotropical forests. *Journal of Applied Ecology*, v. 58, n. 11, p. 2402–2413, 2021.
- CARRIÓN, J. F. et al. Facilitation as a driver of plant assemblages in Caatinga. *Journal of Arid Environments*, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.03.006>.
- CAVIERES, L. A.; BADANO, E. I. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, v. 97, p. 1181–1191, 2009.
- CAVIERES, L. A. et al. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters*, v. 17, p. 193–202, 2014.
- CAVIERES, L. A. et al. Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Functional Ecology*, v. 30, p. 52–59, 2016.
- CAVIERES, L. A. et al. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, v. 39, p. 229–236, 2007.
- CREWS, T. E. The presence of nitrogen-fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. In: Townsend, A. R. (Ed.). *New Perspectives on Nitrogen Cycling in the Temperate and Tropical Americas*. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 1999. p. 233–246.
- DELLAVALLE, N. B. Determination of specific conductance in supernatant 1:2 soil: water solution. In: *Handbook on reference methods for soil analysis*. Soil and Plant Analysis Council, Inc., 1992. p. 44–50.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, 1975. p. 342–444.
- DREZNER, T. D. Nurse tree canopy shape, the subcanopy distribution of cacti, and facilitation in the Sonoran Desert. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2010. DOI: <https://doi.org/10.3159/12-RA-014.1>.

DUARTE, M. et al. Plant–plant facilitation increases with reduced phylogenetic relatedness along an elevation gradient. Dryad Digital Repository, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.ns1rn8pr7>.

ELLIOTT, T. L.; DAVIES, T. J. Jointly modeling niche width and phylogenetic distance to explain species co-occurrence. *Ecosphere*, v. 8, p. e01891, 2017.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34, p. 487–515, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.010703.110359>.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, v. 61, p. 1–10, 1992.

FAITH, D. P.; BAKER, A. M. Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: Some bioinformatics challenges. *Evolutionary Bioinformatics*, v. 2, p. 121–128, 2006.

FARZAM, M.; EJTEHADI, H. Effects of drought and slope aspect on canopy facilitation in a mountainous rangeland. *Journal of Plant Ecology*, v. 10, p. 626–633, 2017.

FICK, S. E. et al. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.

FORMAN, R. T. T., & ALEXANDER, L. E. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29:1998, 207–231. 1998. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>

FORMAN, R. T. et al. Road ecology: science and solutions. Island Press, Washington DC, 2003.

FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R.; REES, M. Measuring the importance of competition in plant communities. *Journal of Ecology*, v. 97, p. 379–384, 2009.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. *Brazilian Journal of Biology*, v. 76, p. 619–628, 2016.

GELBARD, J. L.; BELNAP, J. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, v. 17, n. 2, p. 420–432, 2003.

GOMBERT, S. et al. The use of autecological and environmental parameters for establishing the status of lichen vegetation in a baseline study for a long-term monitoring survey. *Environmental Pollution*, v. 135, n. 3, p. 501–514, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.01.022>.

GÓMEZ-APARICIO, L. et al. Canopy vs soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, v. 16, p. 191–198, 2005.

GOUWS, C.; HAUSSMANN, N.; LE ROUX, P. C. Seed trapping or a nurse effect? Disentangling the drivers of fine-scale plant species association patterns in a windy environment. *Polar Biology*, v. 44, p. 1619–1628, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02898-1>.

GRIFFITH, D. M.; VEECH, J. A.; MARSH, C. J. Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*, v. 69, p. 1–17, 2016.

- GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.
- GUTIÉRREZ, J. R. et al. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia*, v. 95, n. 3, p. 347–352, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00320987>.
- HERTZOG, L. R. et al. Forest fragmentation modulates effects of tree species richness and composition on ecosystem multifunctionality. *Ecology*, v. 100, n. 4, e02653, 2019.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 25, p. 1965–1978, 2005. DOI: 10.1002/joc.1276.
- HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 1967.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, v. 98, p. 1269-1275, 2010.
- HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, 2001.
- JOHNSTON, F. M.; PICKERING, C. M. Alien plants in the Australian Alps. *Mountain Research and Development*, v. 21, p. 284–291, 2001.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KÉFI, S.; BAILEN, M. V.; RIETKERK, M.; LOREAU, M. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, v. 172, p. E1-E17, 2008.
- KEMBEL, S. W. Package 'picante.' <https://cran.r-project.org/web/packages/picante/picante.pdf>, 2015. Accessed 12 Aug 2016.
- KLEINHESSELINK, A. R. et al. Shrubs as ecosystem engineers across an environmental gradient: effects on species richness and exotic plant invasion. *Oecologia*, v. 175, p. 1277–1290, 2014.
- KOOREM, K.; MOORA, M. Positive association between understory species richness and a dominant shrub species (*Corylus avellana*) in a boreonemoral spruce forest. *Forest Ecology and Management*, v. 260, p. 1407–1413, 2010.
- KÖSTER, N. et al. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology*, v. 23, n. 4, p. 911–919, 2009. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2008.01164.x.
- KÜCHENMEISTER, F. et al. Yield and yield stability in mixtures of productive grassland species: does species number or functional group composition matter? *Grassland Science*, v. 58, p. 94-100, 2012.
- LARREA-ALCÁZAR, D. M.; SORIANO, P. Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semi-arid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, v. 186, p. 137–149, 2006.
- LAURANCE, W. F. et al. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 24, n. 12, p. 659-669, 2009.

- LAURANCE, W. F. et al. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 103, n. 50, p. 19010–19014, 2006. DOI: 10.1073/pnas.0609048103.
- LÓPEZ, R. P. et al. The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia*, v. 152, p. 779-790, 2007.
- LU, R. et al. Nurse effects of patch-canopy microhabitats promote herbs community establishment in sandy land. *Ecological Engineering*, v. 118, p. 126-33, 2018. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2018.04.019.
- MADRIGAL-GONZÁLEZ, J. et al. Shrub–ephemeral plants interactions in semiarid north-central Chile: is the nurse plant syndrome manifested at the community level? *Journal of Arid Environments*, v. 126, p. 47–53, 2016.
- MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Do positive interactions increase with abiotic stress? - A test from a semi-arid steppe. DOI: 10.1098/rsbl.2004.0181.
- MAESTRE, F. T. et al. Positive interactions help to maintain plant diversity in Mediterranean shrublands. *Ecology*, v. 90, n. 10, p. 2627-2639, 2009.
- MAHER, E. L. et al. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine tree-line ecotone. *Canadian Journal of Forest Research*, v. 35, p. 567–574, 2005.
- MANISH, K. Unplanned road development causes recurring disturbances and impacts biodiversity in the landscape. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 9, p. 779709, 2021.
- MARAZZI, B. et al. The relative importance of competition and habitat in the assembly of ant communities in a longleaf pine ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, v. 22, n. 4, p. 991-1008, 2013.
- MARQUARD, E. et al. Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment. *Ecology*, v. 90, p. 3290-3302, 2009.
- MASON, N. W. H. et al. What is the form of productivity-diversity relationships along a gradient of environmental harshness? *Ecology*, v. 92, n. 2, p. 577-585, 2011.
- MATTEUCCI, S. D. The Vegetation of Falcón State, Venezuela. *Vegetatio*, v. 70, p. 67–91, 1987.
- MAYFIELD, M.; LEVINE, J. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, v. 13, p. 1085–1093, 2010.
- MEDINA, E.; DE BIFANO, T.; DELGADO, M. Diferenciación fotosintética en plantas superiores. *Interciencia*, v. 1, n. 2, p. 96-103, 1976.
- MEIRA-NETO, J. A. A. et al. Functional antagonism between nitrogen-fixing leguminous trees and calcicoledrought-tolerant trees in the Cerrado. *Acta Botanica Brasilica*, v. 31, p. 11-18, 2017.
- MELO, F. P. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 461-468, 2013. DOI: 10.1016/j.tree.2013.01.001.
- MICHALET, R. et al. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, v. 9, p. 767-773, 2006.

- MOGOLLÓN, J. et al. Calidad del Suelo Como Indicador de Desertificación en la Península de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Croizatia*, n. 161–2, p. 7–24, 2015.
- MONTESINOS-NAVARRO, A. et al. Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, v. 196, p. 835–844, 2012.
- MOSTACEDO, B. et al. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal (Vol. 87). Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), Santa Cruz, Bolivia, 2000.
- MÜLLEROVÁ, J.; VÍTKOVÁ, M.; VÍTEK, O. The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. *Science of the Total Environment*, v. 409, p. 3839–3849, 2011.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 853–858, 2000.
- NATURAL RESOURCES CONSERVATION. Claves para la Taxonomía de Suelos. In Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, 2014.
- NAVARRO-CANO, J. A. et al. Edge influence on diversity of orchids in Andean cloud forests. *Forests*, v. 7, n. 3, p. 63, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3390/f7030063>.
- NAZARENO, A.G. et al. Serious new threat to Brazilian forests. *Conserv Biol* 26:5–6. 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01798.x>
- PADILLA, F.M.; PUGNAIRE, F.I. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front Ecol Environ*.44:196-202. 2006. DOI: [https://doi.org/10.1890/1540-92952006004\[0196:TRONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-92952006004[0196:TRONPI]2.0.CO;2).
- PARRA SÁNCHEZ, E.; ARMENTERAS, D.; & RETANA, J. Edge influence on diversity of orchids in Andean cloud forests. *Forests*, 7(3), 63. 2016. DOI:<https://doi.org/10.3390/f7030063>
- PISTÓN, N. et al. Phylogenetic distance among beneficiary species in a cushion plant species explains interaction outcome. *Oikos*, v. 124, p. 1354–1359, 2015.
- PISTÓN, N. et al. Contribution of co-occurring shrub species to community richness and phylogenetic diversity along an environmental gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 19, p. 30–39, 2016.
- POTEF. Plan de ordenamiento territorial del Estado Falcón. 2015.
- PUGNAIRE, F.; HAASE, P.; PUIGDEFÁBREGAS, J. Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment. *Ecology*, v. 77, p. 1420–1426, 1996. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265539>.
- QGIS Development Team, A.E. QGIS geographic information system. Open source geospatial foundation project, pp.504-507, 2019.
- RAFFAELE, E.; VELEN, T. T. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, v. 9, p. 693–698, 1998.

- RIBEIRO, E. M. S. et al. Functional diversity and composition of Caatinga woody flora are negatively impacted by chronic anthropogenic disturbance. *Journal of Ecology*, 107, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13177>.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology*, 97, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1890/15-1122.1>.
- ROSCHER, C. et al. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLOS ONE*, v. 7, p. e36760, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0036760.
- SALA, O. E. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, v. 287, p. 1770–1774, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.
- SCHARGEL, R. Los fragmentos de roca en la taxonomía y cartografía de suelos. In: R. López & F. Delgado (Eds.), *Suelos Pedregosos*, 1999, p. 71-82. SVCS, CIDIAT.
- SOLIVERES, S.; MAESTRE, F. T. Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 16, p. 154-163, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.001>.
- SOLIVERES, S. et al. Nurse plant effects on plant species richness in drylands: the role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 14, p. 402–410, 2012a.
- SOLIVERES, S. et al. Evolutionary relationships can be more important than abiotic conditions in predicting the outcome of plant–plant interactions. *Oikos*, v. 121, p. 1638–1648, 2012b.
- SORTIBRÁN, L. et al. Nurses experience reciprocal fitness benefits from their distantly related facilitated plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 16, p. 228–235.
- SPEHN, E. M. et al. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos*, v. 98, p. 205-218, 2002.
- SPRENT, J. I. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. *New Phytologist*, v. 174, p. 11-25, 2007.
- STAAB, M. et al. Tree phylogenetic diversity structures multitrophic communities. *Functional Ecology*, v. 35, n. 2, p. 521–534, 2021.
- TEMPERTON, V. M. et al. Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighboring species in a biodiversity experiment. *Oecologia*, v. 151, p. 190-205, 2007.
- THORNTHWAITE, C. W. An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review*, v. 38, n. 1, p. 55–94, 1948. DOI: <https://doi.org/10.2307/210739>.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, v. 10, p. 1029–1036, 2007.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, v. 10, p. 1029–1036, 2006.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 3, p. 489-494, 2008.

- VEECH, J. A. A probabilistic model for analyzing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, v. 22, n. 2, p. 252-260, 2013.
- VEGA-ÁLVAREZ, J. et al. Facilitation beyond species richness. *Journal of Ecology*, v. 107, p. 722–734, 2019.
- VELLEND, M. et al. Measuring phylogenetic biodiversity. In *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, 194–207, 2011.
- VERDÚ, M. et al. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology*, v. 97, p. 1171–1180, 2009.
- VINARSKI, M. V. et al. Species associations and trait dissimilarity in communities of ectoparasitic arthropods harbored by small mammals at three hierarchical scales. *Ecological Entomology*, v. 45, p. 321-332, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/een.12800>.
- WALKLEY, A.; BLACK, I. A. An examination of the method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, v. 37, p. 29–38, 1934.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p. 475-505, 2002.
- WERNER, F. A.; GRADSTEIN, S. R. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, v. 20, n. 1, p. 59–68, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05286.x>.
- WHITE, P. A.; PICKETT, S. T. A. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, FL, US, 1985.
- XU, C. et al. Can we infer plant facilitation from remote sensing? A test across global drylands. *Ecological Applications*, v. 25, n. 6, p. 1456-1462, 2015.
- ZABINSKI, C. A. et al. Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of *Centaurea maculosa* in the presence of native grassland species. *Funct. Ecol.* 16: 758–765. 2002.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- A flora da área de estudo é composta por 248 espécies pertencentes a 59 famílias. A família Fabaceae é a mais representada. As comunidades podem ser divididas em 5 tipos que dependem de sua composição e de fatores climáticos como pluviosidade: matagales, matas dominadas por *L. coriaria* e *M. odoratissima*, matagal de *C. erecta*, cardonal e comunidade mista cardonal-matagal. Foram encontradas espécies características para cada tipo.
- Os traços funcionais das comunidades respondem principalmente a um gradiente hídrico e a alguns casos termais. Nesta escala, as variáveis de solo não apresentaram correlação significativa com algumas exceções. As síndromes de dispersão das comunidades respondem a esses mesmos gradientes e no caso da zoocoria à altitude.
- Nenhuma evidência de facilitação foi encontrada na vegetação da Península com arranjo em moitas, elas são observadas como comunidades filogeneticamente agrupadas. A distância da rodovia até a comunidade considerada como distúrbio não apresentou efeito nas comunidades em moitas (elas estão mais afastadas da rodovia), porém pode-se notar um efeito na estrutura filogenética das comunidades segregadas sem apresentar um claro padrão. Isso pode ser devido a condições climáticas altamente estressantes.
- As relações de coocorrência entre as plantas consideradas enfermeiras se expressam em relações positivas e negativas com outras espécies (aparição em pares mais ou menos frequente do que o esperado do que por acaso). As características ecofisiológicas podem ser um determinante importante para essas relações.
- Variações das variáveis climáticas das zonas áridas na Península de Paraguaná, estado de Falcón-Venezuela, causam diferenças nas composições de espécies e perfis funcionais das comunidades vegetais.