



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

TAYSLA ROBERTA ALMEIDA DE LIMA

**ESTRUTURAÇÃO DE REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-PLANTA EM
GRADIENTES DE SEVERIDADE ABIÓTICO**

FORTALEZA

2021

TAYSLA ROBERTA ALMEIDA DE LIMA

ESTRUTURAÇÃO DE REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-PLANTA EM GRADIENTES
DE SEVERIDADE ABIÓTICO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof.^a Dra. Francisca Soares de Araújo.

Coorientadores: Prof.^a Dra. Andréa Pereira Silveira.

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.

FORTALEZA

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

L711e Lima, Taysla Roberta Almeida de.
Estruturação de redes de interação planta-planta em gradientes de severidade abiótico / Taysla Roberta Almeida de Lima. – 2021.
89 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2021.

Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.

Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.

1. Estruturação de comunidades. 2. Interações interespecífica planta-planta. 3. Hipótese do Gradiente de Estresse. 4. Redes de interações unipartidas. I. Título.

CDD 577

TAYSLA ROBERTA ALMEIDA DE LIMA

ESTRUTURAÇÃO DE REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-PLANTA EM GRADIENTES
DE SEVERIDADE ABIÓTICO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 28/09/2020

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Francisca Soares de Araújo (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof.^a Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

Prof. Dr. Marcelo Oliveira Teles de Menezes
Instituto Federal do Ceará (IFCE)

Dr. Bruno Souza de Menezes
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Aos meus pais Nilson (*in memoriam*) e Nazaré que dignamente me apresentaram o caminho da honestidade e persistência.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais – PPGERN da Universidade Federal do Ceará – UFC por proporcionar todas as condições necessárias para a realização do doutorado. A todos os professores do curso pela elevada qualidade do ensino oferecido.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pela concessão de bolsa de estudos ao longo do doutorado.

À minha orientadora Dra. Francisca Soares de Araújo, pela oportunidade da realização desse estudo, por toda dedicação, paciência e ensinamentos ao longo de todos esses anos.

Aos meus coorientadores, Dra. Ándrea Pereira Silveira, por toda dedicação e ensinamento, e ao Dr. Fernando Roberto Martins, por toda dedicação, ensinamentos, paciência, motivação e apoio nos momentos mais difíceis para a realização deste estudo.

À Dra. Flávia Maria Darcie Marquitti, pela colaboração, dedicação, atenção e ensinamentos.

À Dra. Júlia Caram Sfair, por toda a colaboração, dedicação, paciência, apoio e pelas valiosas contribuições dadas durante todo o processo. Obrigado por me manter motivada durante todo o processo.

Aos membros titulares da banca pela disponibilidade em avaliar o trabalho e por todas as sugestões: Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, Dr. Thiago Gonçalves Souza, Dr. Marcelo Oliveira Teles de Menezes, Dr. Bruno Sousa de Menezes e as suplentes Dra. Júlia Caram Sfair e Dra. Roberta Boscaini Zandavalli.

Aos amigos do Laboratório de Fitogeografia/UFC, em especial Bruno Menezes, Fermín Chamorro, Fernanda Silva, Rony Barroso, Bruno Cruz, Ellen Carvalho e Camila Domingues, que sempre estiveram dispostos a ajudar.

Às minhas amigas do Laboratório de Fitogeografia/UFC, Dalva Zanina, Vaneicia Gomes, Sandara Brasil e Soraya Macêdo, o núcleo feminino da Fitogeografia, pelo apoio incondicional de todas vocês, que sempre estiveram presentes em todos os momentos dessa caminhada.

Aos amigos Joemília Macedo, Augusto Queiroz, Alexandre Holanda e Fernanda Galvão pelas trocas de ideias e ajuda mútua. Juntos conseguimos avançar e ultrapassar todos os obstáculos.

Finalmente agradeço a toda minha família, em especial aos meus pais, Nilson Lima (*in memoriam*) e Nazaré Almeida por toda a compreensão, apoio e incentivo, e aos meus irmãos Talita Lima e Tiago Lima por sempre me apoiarem.

Ao meu companheiro Felipe Macedo, por todo o amor, paciência e apoio para a realização dos meus sonhos.

E meu maior agradecimento, à Deus, que me deu oportunidade, força de vontade e coragem para superar todos os desafios e chegar até o final dessa etapa da minha vida.

RESUMO

As interações ecológicas constituem mecanismos importantes na composição e na dinâmica de comunidades. Uma comunidade é composta por espécies que interagem entre si e pode ser representada de maneira gráfica como uma rede. Através das propriedades estruturais da rede: aninhamento, modularidade e conectância, é possível detectar padrões de organização de interações, assim como, verificar como se alteram em resposta às variações de fatores ambientais. Porém, tais métricas têm sido utilizadas principalmente para detectar padrões de estruturação de comunidades entre níveis tróficos diferentes. De acordo com a Hipótese do Gradiente de Estresse (Stress-Gradient Hypothesis: SGH), interações positivas predominam no extremo do gradiente de maior severidade, enquanto as interações negativas predominam no extremo do gradiente de menor severidade abiótica. Em ambientes com maior severidade, a facilitação é a interação positiva predominante, enquanto que em condições abióticas mais amena predomina a competição. Porém, há controvérsias sobre a generalização da SGH, mas tais controvérsias se devem principalmente ao tipo de gradiente analisado. Aplicamos métricas de redes unipartidas para verificar como variam os padrões de interações interespecíficas planta-planta em seis locais distribuídos ao longo de um gradiente altitudinal no domínio semiárido tropical brasileiro. Analisamos se as propriedades estruturais das redes de interação planta-planta: modularidade, aninhamento e conectância e a relação com variáveis climáticas e edáficas através de análises de regressão múltipla e escolha de modelo mínimo. Posteriormente, analisamos como variam as propriedades funcionais das espécies: grau, centralidade, conectividade dentro e entre módulos e *hubs* de módulo e de rede ao longo do gradiente. Nas áreas com menor índice de aridez (mais secos) a rede apresentou maior aninhamento, indicativo que a facilitação é o mecanismo predominante na estruturação da comunidade. Enquanto, nos locais com maior índice de aridez, mais úmidos, a estrutura da rede apresentou maior modularidade, indicativo do predomínio de interações competitivas. Aninhamento nos locais de maior estresse hídrico e modularidade em condições de maior disponibilidade hídrica confirma as previsões da SGH. Porém, se adicionarmos o componente de fertilidade do solo não confirmamos a SGH: carbono orgânico e soma de bases, nos locais mais úmido há maior teor de carbono orgânico, proporcionado pela decomposição da serapilheira devido à maior umidade, mas menor soma de bases devido à maior lixiviação do solo. Portanto, se usarmos o índice de aridez, a estruturação da rede de interações é explicada pela SGH, mas se analisarmos apenas com base nos dados de fertilidade do solo, refutamos a SGH. Baseado nisso,

confirmamos que as controvérsias na literatura sobre a SGH se deve ao tipo de gradiente analisado. Considerando que em clima tropical semiárido o principal filtro abiótico é a disponibilidade de água, inclusive para solubilizar os nutrientes do solo que são absorvidos pelas plantas, nossos resultados confirmam a SGH. Além disso, verificamos que a composição e as espécies dominantes em cada rede apresentam papéis funcionais distintos à medida que fatores climáticos e edáficos alteram-se. Nas áreas de menor disponibilidade hídrica, há menor riqueza e predominam espécies generalistas, e à medida que aumenta a disponibilidade hídrica a riqueza de espécies aumenta e as espécies tendem a ser periféricas, ou seja, com nichos mais estreitos. Baseado nesses resultados, podemos inferir que a crise climática antropogênica no semiárido brasileiro, cujas previsões são de aumento na temperatura e redução de 30% na precipitação até o final do século XXI, resultará na redução da diversidade de espécies periféricas e predomínio de espécies generalistas. Em gradientes muito severos, as pesquisas têm demonstrado que o mecanismo de competição predomina nos dois extremos, com baixa riqueza e predomínio de competição nos extremos de aridez e alta riqueza e predomínio de competição no extremo de maior oferta de recurso. Como não temos climas muito úmidos no semiárido brasileiro, potencialmente, as atuais áreas mais úmidas aonde predominam a facilitação perderão espécies, as comunidades passarão a ser estruturadas por competição, com predomínio de espécies periféricas. As atuais áreas mais úmidas e estruturadas por competição se tornarão mais secas, perderão as espécies periféricas e passarão a ser estruturadas por espécies generalista, aonde predominará o mecanismo de facilitação, com nichos mais largos. Pesquisas futuras sobre os recursos florais e frutíferos que potencialmente serão perdidos, indicarão os potenciais prejuízos para os visitantes florais e frugívoros/dispersores. A tese foi estruturada em 4 capítulos: 1) Introdução/revisão teórica sobre o tema da tese; 2) A hipótese do gradiente de estresse explica as redes de interação planta-planta em um gradiente edáfico-climático? 3) Variações na função ecológica das espécies em um gradiente de recurso e 4) Síntese e conclusões gerais da tese.

Palavras-chave: estruturação de comunidades; interações interespecífica planta-planta; hipótese do gradiente de estresse; redes de interações unipartidas.

ABSTRACT

Ecological interactions are important mechanisms in the composition and dynamics of communities. A community is composed of species that interact with each other and can be graphically represented as a network. Through the structural properties of the network: nesting, modularity, and connectivity, it is possible to detect patterns of organization of interactions, as well as verify how they change in response to variations in environmental factors. However, such metrics have been used mainly to detect patterns of community structuring between different trophic levels. According to the Stress-Gradient Hypothesis: SGH, positive interactions predominate in the extreme of the gradient of greater severity, while negative interactions predominate in the extreme of the gradient of lesser abiotic severity. In more severe environments, facilitation is the predominant positive interaction, while in milder abiotic conditions, competition predominates. However, there are some controversies on the generalization of GHS, especially those regarding the type of gradient analyzed. Therefore, we applied unipartite network metrics to verify how the patterns of interspecific plant-plant interactions vary in six locations distributed along an altitudinal gradient in the Brazilian tropical semi-arid domain. We analyzed the structural properties of plant-plant interaction networks: modularity, nesting, and connectivity and the relationship with climatic and edaphic variables through multiple regression analysis and minimal model choice. We then analyzed how the functional properties of species vary: degree, centrality, connectivity within and between modules, and module and network hubs along the gradient. In areas with a lower aridity index (drier), the net showed greater nesting, indicating that facilitation is the predominant mechanism in the structuring of the community. While in places with a higher aridity index (more humid), the network structure showed greater modularity, indicative of the predominance of competitive interactions. Nesting in places of greater water stress and modularity under conditions of greater water availability confirms SGH predictions. However, if we add the soil fertility component, we do not confirm the SGH: organic carbon and bases. There is a higher organic carbon content in the wetter places, provided by litter decomposition due to higher humidity, but a lower sum of bases due to greater soil leaching. Therefore, if we use the aridity index, the structure is explained by SGH, but if we analyze only based on soil fertility data, we refute SGH. Based on this, we confirm that the controversies in the literature about SGH are due to the type of gradient analyzed. Considering that in a semi-arid tropical climate, the primary abiotic filter is water availability, even to solubilize soil nutrients that

plants absorb, our results confirm the SGH. Furthermore, we verified that each network's composition and dominant species play distinct functional roles as climatic and edaphic factors change. In areas of lower water availability, there is lesser richness, and generalist species predominate. As water availability increases, species richness increases, and species tend to be peripheral, with narrower niches. Based on these results, we can infer that the anthropogenic climate crisis in the Brazilian semi-arid region, whose forecasts are for an increase in temperature and a 30% reduction in precipitation by the end of the 21st century, will result in a reduction in the diversity of peripheral species and a predominance of generalist species. In very severe gradients, research has shown that the competition mechanism prevails at both extremes, with low richness and a predominance of competition in the extremes of aridity and high richness and a predominance of competition in the extreme with the greatest supply of resources. As we do not have very humid climates in the Brazilian semi-arid region, potentially, the current wetter areas where facilitation predominates will lose species, and communities will be structured by competition, with a predominance of peripheral species. The current wetter areas and structured by competition will become drier, will lose peripheral species, and will start to be structured by generalist species, where the facilitation mechanism will predominate, with broader niches. Future research on the flower and fruit resources that will potentially be lost will indicate the potential harm to flower visitors and frugivores/dispersers. The thesis was structured in 4 chapters: 1) Introduction/theoretical review on the theme of the thesis; 2) Does the stress gradient hypothesis explain the plant-plant interaction networks in an edaphic-climatic gradient? 3) Variations in the ecological function of species in a resource gradient and 4) Summary and general conclusions of the thesis.

Keywords: community structuring; plant-plant interspecific interactions; stress gradient hypothesis; unipartite interaction networks.

LISTA DE FIGURAS

- Figure 1 - Map of South America with delimitation of Brazilian biomes and location of Serra de Baturité, Ceará in the Northeast Region. Location and altitude of the six collection areas in Serra de Baturité, Ceará, Brazil, as numbered in Table 1..... 29
- Figure 2 - Relationship between nestedness (UNODF) and modularity (M) of plant-plant networks of the Serra de Baturité mountain range, northeastern Brazil. S1 is tropical very dry forest; S2, S3, and S4 are tropical dry forests and S5 and S6 are tropical moist forests..... 36
- Figura 3 - Redes de interação planta-planta com suas respectivas espécies de maior importância para conectividade dentro do módulo (Z_i), ponto azul, e entre os módulos (C_i), ponto vermelho. Os números de cada rede, correspondem as áreas descritas na Tabela 1..... 62
- Figura 4 - Relação entre a conectividade dentro do módulo (Z_i) e a conectividade entre os módulos (C_i) de cada espécie por área. Os números de cada rede, correspondem as áreas descritas na Tabela 1..... 63

LISTA DE TABELAS

- Table 1 - Geographic location, altitude, and climatic variables of the six study sites and their corresponding weather stations in the Serra de Baturité mountain range, Ceará State, northeastern Brazil, with the respective climatic variables: average total annual rainfall (R, mm); average annual temperature (T, °C); humidity index (Ih); moisture index (Im); thermal efficiency index (Ie); aridity index (Ia); and respective physicochemical soil variables: sum of bases (SB, Cmolc/kg); cation exchange capacity (CEC, Cmolc/kg); base saturation (V, %); aluminum saturation (m, %); available phosphorus (P, mg/kg); total organic carbon (TOC, em g/kg); coarse sand (CS, 2-0.2 mm, g/kg); fine sand (FS, 0.2-0.05 mm, g/kg); silt (S, 0.05-0.002 mm, g/kg) and clay (Cl, <0.002 mm, g/kg)..... 30
- Table 2 - Network metrics. S_i : network size, L : number of links, C : connectance, \bar{k} : average degree of the network, UNODF: nestedness, $p1$ UNODF: null model 1 of nestedness, $p2$ UNODF: null model 2, M : modularity, $p1$ M : null model 1 of modularity, $p2$ M : null model 2, N_m : number of modules, $p1$ N_m : null model 1 and $p2$ N_m : null model 2..... 37
- Table 3 - Correlation coefficient between the variables network size (S_i); number of links (L); connectance (C); average degree of the network (\bar{k}); nestedness (UNODF); modularity (M); rainfall (R); temperature (T); humidity index (Ih); moisture index (Im); thermal efficiency index (Ie); aridity index (Ia); available phosphorus (P); total organic carbon (TOC); sum of bases (SB); cation exchange capacity (CEC); base saturation (V); aluminium saturation (m); coarse sand (CS); fine sand (FS); silt (S) and clay (Cl). **Bold** numbering indicates significant values with * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ***..... 38
- Table 4 - Multiple regression models considering the network structure as a response variable and non-collinear explanatory variables (aridity index (Ia), total organic carbon (TOC), available phosphorus (P) and sum of bases (SB) for the degree of nestedness (UNODF) and modularity (M). Number of explanatory variables in each model is indicated by n and AICc is the corrected Akaike information criterion. 39

Tabela 5 - Localização dos locais de coleta e suas respectivas altitudes (m); posto pluviométrico; altitude do posto pluviométrico; formações vegetais seguindo a classificação de Holdridge's; índice de aridez (Ia) e carbono orgânico total do solo (CO, em g/kg) na Serra de Baturité, Ceará, Brasil. *Dados de Oliveira et al. (2006)	57
Tabela 6 - Propriedades das redes e das espécies. Riqueza (S_i); espécie de maior contribuição para conectividade dentro do módulo (Z_i) e entre os módulos (C_i). Os números de cada rede correspondem as áreas descritas na Tabela 1.....	60

SUMÁRIO

1	CAPÍTULO I: INTRODUÇÃO/REVISÃO TEÓRICA SOBRE O TEMA DA TESE.....	17
1.1	Estruturação de Comunidades e a Hipótese do Gradiente de Estresse (SHG).....	17
1.2	Interações Interespecíficas e Métricas de Redes.....	18
1.3	Objetivos e Estrutura da Tese.....	21
2	CAPÍTULO II: A HIPÓTESE DO GRADIENTE DE ESTRESSE EXPLICA AS REDES DE INTERAÇÃO PLANTA-PLANTA EM UM GRADIENTE EDÁFICO-CLIMÁTICO?.....	22
2.1	Introduction.....	26
2.2	Materials and Methods.....	28
2.2.1	<i>Study area.....</i>	<i>28</i>
2.2.2	<i>Characterization of the abiotic gradients.....</i>	<i>31</i>
2.2.3	<i>Phytosociology data and construction of networks.....</i>	<i>31</i>
2.2.4	<i>Data analysis.....</i>	<i>32</i>
2.3	Results.....	35
2.4	Discussion.....	40
3	CAPÍTULO III: VARIAÇÕES NA FUNÇÃO ECOLÓGICA DAS ESPÉCIES EM UM GRADIENTE DE RECURSO.....	50
3.1	Introdução.....	54
3.2	Material e Métodos.....	56
3.2.1	<i>Área de estudo.....</i>	<i>56</i>
3.2.2	<i>Dados da vegetação e construção das redes.....</i>	<i>57</i>
3.2.3	<i>Análise de dados.....</i>	<i>58</i>
3.3	Resultados.....	60
3.4	Discussão.....	63
4	CONCLUSÕES GERAIS DA TESE.....	75
	REFERÊNCIAS.....	78
	APÊNDICE A - COEFICIENTE DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MÉTRICAS DAS ESPÉCIES POR ÁREA.....	82

**APÊNDICE B - LISTA DE ESPÉCIES E SUAS RESPECTIVAS
FAMÍLIAS POR ÁREA.....**

1 CAPÍTULO I

1 INTRODUÇÃO GERAL/REVISÃO TEÓRICA

1.1 Estruturação de Comunidades e a Hipótese do Gradiente de Estresse (SHG)

Compreender como as comunidades estão organizadas ainda é um paradigma na ecologia. No entanto, é bastante conhecido como as interações interespecíficas podem variar em gradientes de severidade ambiental (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; BROOKER; CALLAGHAN, 1998; MAESTRE et al., 2009; HOLMGREN; SCHEFFER, 2010). Em ambientes com maior severidade na disponibilidade de recursos, a facilitação é a interação predominante, enquanto em condições abióticas mais amenas a competição predomina (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; BROOKER; CALLAGHAN, 1998). As interações de competição e de facilitação são influenciadas pelas condições ambientais (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; BROOKER; CALLAGHAN, 1998). Diversos estudos foram realizados com essa abordagem, de demonstrar o predomínio da competição ou da facilitação ao longo de gradientes de severidade ambiental, alguns estudos corroborando (CALLAWAY et al., 2002; HOLZAPFEL et al., 2006; MAESTRE et al., 2009; BUTTERFIELD et al., 2016; ZANG et al., 2016). No entanto, há estudos que não encontram tais resultados, contestam tais resultados (MAESTRE; CORTINA 2004; BOWKER et al., 2010). Maestre e Cortina (2004) e Bowker et al. (2010) verificaram que em ambientes extremamente severos o balanço das interações é neutro ou negativo, indicando que a facilitação não deve ser crescente com o aumento da severidade abiótica ao longo de todo o gradiente ambiental.

As divergências levaram a um refinamento da hipótese do gradiente de estresse (MAESTRE et al., 2009; HOLMGREN; SCHEFFER, 2010; KIKVIDZE et al., 2011). Possivelmente, os resultados contraditórios ao SGH dependem da extensão do gradiente e do recorte do gradiente analisado. O estresse e o balanço das interações têm relação unimodal e o papel da facilitação tem se mostrado mais importante em ambientes moderadamente severos do que em ambientes de estresse extremo (MAESTRE et al., 2009; HOLMGREN; SCHEFFER, 2010; KIKVIDZE et al., 2011), pois nessas situações de externas condições e de escassez de recursos, o mecanismo de facilitação não seria suficiente para permitir a sobrevivência de muitas espécies facilitadoras e a entrada de uma nova espécie implicará em competição com a espécie potencialmente facilitadora, nestas situações sobreviverão as espécies com maior diferenciação de nicho e o mecanismo competição predominara na estruturação da comunidade (MAESTRE et al., 2009). Nesses casos, nos dois extremos do gradiente de recursos e condições,

o mecanismo predominante em ambos deverá ser a competição. Nos ambientes com abundância de recursos, ao longo da história evolutiva foram selecionadas espécies com nicho mais estreitos e isso possibilita a coexistência de mais espécie em um determinado espaço geográfico (hipótese da competição, PIANKA, 1966). No outro extremo do gradiente, também predomina a competição devido à restrição de recursos, coocorrerão poucas espécies que apresentem baixa sobreposição de nicho (PIANKA 1966; SCHOENER, 1974). Nessas situações extremas a SGH não se aplicaria, mas potencialmente pode ser aplicada a situações não muito extremas de severidade de condições e de recursos. Gradientes atuais poderão ser intensificado devido ao aquecimento climático em andamento e o que já se conhece sobre os mecanismos que atuam ao longo de um gradiente de estresse, potencialmente a intensificação da aridez poderá mudar a direção, a frequência e a intensidade das interações ecológicas das comunidades atuais (SACCONE et al., 2009; TRAILL et al., 2010; BLOIS et al., 2013). Entender melhor a influência das condições ambientais sobre as interações ecológicas ao longo de gradientes de estresse nos auxiliará a prevê quais serão os grupos ecológicos mais susceptíveis à extinção e podem ajudar a prever a persistência das espécies frente às mudanças climáticas e, conseqüentemente, a partir de dados espaciais, fazer previsões sobre a dinâmica temporal em longo prazo na estruturação e no funcionamento das comunidades (INGS et al., 2009; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017).

1.2 Interações Interespecíficas e Métricas de Redes

Compreender qual o tipo de interação interespecífica que predomina na estruturação de uma comunidade é relevante para conhecer os mecanismos ecológicos que atuam na composição e na dinâmica de uma comunidade ecológica (MAESTRE *et al.*, 2005; CALLAWAY, 2007) e, conseqüentemente, diante do efeito combinado de distúrbios antropogênicos e aquecimento global, pensarmos em estratégias de manejo e conservação mais eficazes para a era antropocênica. No entanto, a maioria dos estudos empíricos de interações ecológicas se concentram em interações entre níveis tróficos diferentes (SAIZ; ALADOS, 2014) ou em experimentos de mesmo nível trófico com um número limitado de espécies de uma dada comunidade (BROOKER *et al.*, 2008). A aplicação de métricas de associação espacial é uma alternativa para se compreender quais mecanismos de interações melhor explicam o padrão estrutural de uma determinada comunidade (TIRADO; PUGNAIRE, 2005; CAVIERES *et al.*, 2002; CAVIERES *et al.*, 2006).

Através de análises espaciais de associações entre espécies vegetais podemos detectar padrões possíveis de serem explicados pelos efeitos combinados das interações bióticas e das variáveis abióticas (filtro abiótico) (PIANKA, 1973; CASPER, 1996; TIRADO; PUGNAIRE, 2005). Principalmente a partir dos últimos 20 anos, têm se utilizado análises baseadas na teoria de redes complexas para inferir sobre mecanismos estruturadores em uma dada comunidade (BASCOMPTE *et al.*, 2003; BASCOMPTE; JORDANO, 2007; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017) para inferir sobre quais interações entre as espécies estão predominando em determinadas condições abióticas.

Redes complexas podem ser definidas como nós que se conectam por linhas, os nós são as espécies e as linhas são as interações ecológicas (BASCOMPTE; JORDANO, 2007), de forma que, as redes podem ser analisadas pela sua estrutura - número de nós, *links*, grau médio, conectância (DUNNE *et al.*, 2002; DORMANN *et al.*, 2009), aninhamento e modularidade (LEWINSOHN *et al.*, 2006). A métrica utilizada para medir o tamanho da rede é o número de nós, que é determinado pelo número de espécies na rede os *links* são determinados pelo número de interações ocorrentes entre as espécies (DORMANN *et al.*, 2009). A partir do número de nós e de *links* mede-se o grau de cada espécie definido como o número de *links* que determinado nó possui, podendo-se ainda calcular o grau médio de uma rede através da média de *links* de todas as espécies da rede (DUNNE *et al.*, 2002; DORMANN *et al.*, 2009). A conectância representa a densidade de links de uma rede, e em estudos de comunidade, a conectância mede a proporção de interações possíveis que realmente são realizadas (DUNNE *et al.*, 2002; DORMANN *et al.*, 2009).

Através da análise de redes pode-se ainda determinar as propriedades emergentes tais como a modularidade (OLESEN *et al.*, 2007) e o aninhamento (BASCOMPTE *et al.*, 2003). O padrão estrutural de aninhamento ocorre quando as espécies de maior grau, também chamadas de generalistas interagem entre si e com espécies de menor grau, chamadas de especialistas, uma vez que as espécies de menor grau raramente interagem entre si (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; FORTUNA *et al.*, 2010; THÉBAULT; FONTAINE, 2010). Por outro lado, o padrão estrutural de modularidade, é resultado de uma rede dividida em agrupamentos ou módulos, onde as espécies são mais conectadas com espécies do módulos ao qual pertencem do que com espécies pertencentes a outros módulos (THÉBAULT; FONTAINE, 2010; TYLIANAKIS *et al.*, 2010). Diversos estudos têm demonstrado que os padrões estruturais das redes (aninhamento e modularidade), são a consequência dos processos ecológicos e evolutivos que moldam os padrões de interações entre

espécies (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; KRASNOV *et al.*, 2012; MARTÍN GONZÁLEZ *et al.*, 2012).

Propriedades estruturais, como aninhamento, modularidade e conectância, são métricas que descrevem padrões de interações da rede como um todo (BASCOMPTE *et al.*, 2003). Por meio das propriedades das espécies que compõem a rede é possível identificar o seu papel funcional, assim como, determinar quais espécies são fundamentais para a organização estrutural da rede. Por exemplo, o grau, definido como o número de interações que uma espécie estabelece na rede (DUNNE *et al.*, 2002; DORMANN *et al.*, 2009) pode ser usado para inferir sobre o nível de especialização de uma espécie. Espécies com baixo valor de grau são consideradas especialistas e espécies com alto valor de grau consideradas generalistas (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; FORTUNA *et al.*, 2010; THÉBAULT; FONTAINE, 2010). A centralidade determina se uma dada espécie atua como um conector entre diferentes partes da rede (MELLO *et al.*, 2015). A partir das métricas de conectividade as espécies podem ser classificadas em: *hubs* de módulos - generalistas e conectadas a muitas espécies dentro do seu próprio módulo; conectoras - ligam vários módulos; hubs de rede - generalistas atuando como conectoras e *hubs* de módulos, portanto, importantes para a coesão da rede e do seu próprio módulo; e periféricas - espécies especialistas, ou seja, estão ligadas quase que exclusivamente a espécies dentro de seu módulo (OLESEN *et al.*, 2007; MARTÍN GONZALEZ *et al.*, 2012).

Apesar da importância das métricas de redes de interações planta-planta para melhor entendermos os mecanismos de estruturação de comunidades vegetais, as métricas de redes têm sido aplicadas predominantemente para investigar interações entre diferentes níveis tróficos, como por exemplo, interações mutualísticas em redes de polinização e dispersão (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; VÁZQUEZ *et al.*, 2009; MAGLIANESI *et al.*, 2015), e interações antagonísticas em redes tróficas de parasitismo (GRAHAM *et al.*, 2009) e de herbivoria (THÉBAULT; FONTAINE, 2010; FONTAINE; THÉBAULT, 2015). Contudo, raramente é aplicada para investigar os efeitos de interações como competição e facilitação dentro do mesmo nível trófico: planta-planta (SAIZ; ALADOS, 2014).

Atualmente houve um aumento no interesse de como as redes mudam ao longo de gradientes ambientais, motivados pela necessidade de entender melhor quais mecanismos melhor explicam a estrutura das comunidades em diferentes condições ambientais. Entretanto, a influência de fatores abióticos sobre as interações entre espécies e as propriedades emergentes das redes anteriormente negligenciado, havendo poucos estudos sobre esse assunto (OLESEN; JORDANO, 2002), mais recentemente tem despertado o interesse de pesquisadores para a

utilização das métricas de redes ecológicas em diferentes ambientes (DUPONT *et al.*, 2009; RICO-GRAY *et al.*, 2012; TAKEMOTO *et al.*, 2014; TYLIANAKIS; MORRIS, 2017).

1.3 Objetivos e Estrutura da Tese

Visamos entender quais mecanismos melhor explicam as variações nos padrões de estruturação de comunidades vegetais e o papel funcional das espécies ao longo de um gradiente de estresse, através da análise de redes unipartidas de interação planta-planta, e se tais variações são explicadas pelos pressupostos teóricos da Hipótese do Gradiente de Estresse (SGH).

No primeiro capítulo analisamos as propriedades estruturais das redes de interação planta-planta e baseado nos padrões de aninhamento, de conectância e de modularidade testamos os pressupostos teóricos da Hipótese do Gradiente de Estresse (SGH). Investigamos os pressupostos de que as interações positivas e negativas interespecíficas planta-planta alteram-se ao longo de um gradiente de recurso edafo-climático alterando assim a estrutura das redes. Em ambientes com maior restrição de abiótica, a rede apresenta maior aninhamento, maior conectância e menor modularidade, uma vez que as interações positivas (facilitação) serão predominantes; e ambientes com menor restrição abiótica, a rede apresenta maior modularidade e menor aninhamento, uma vez que as interações negativas (competição) serão predominantes.

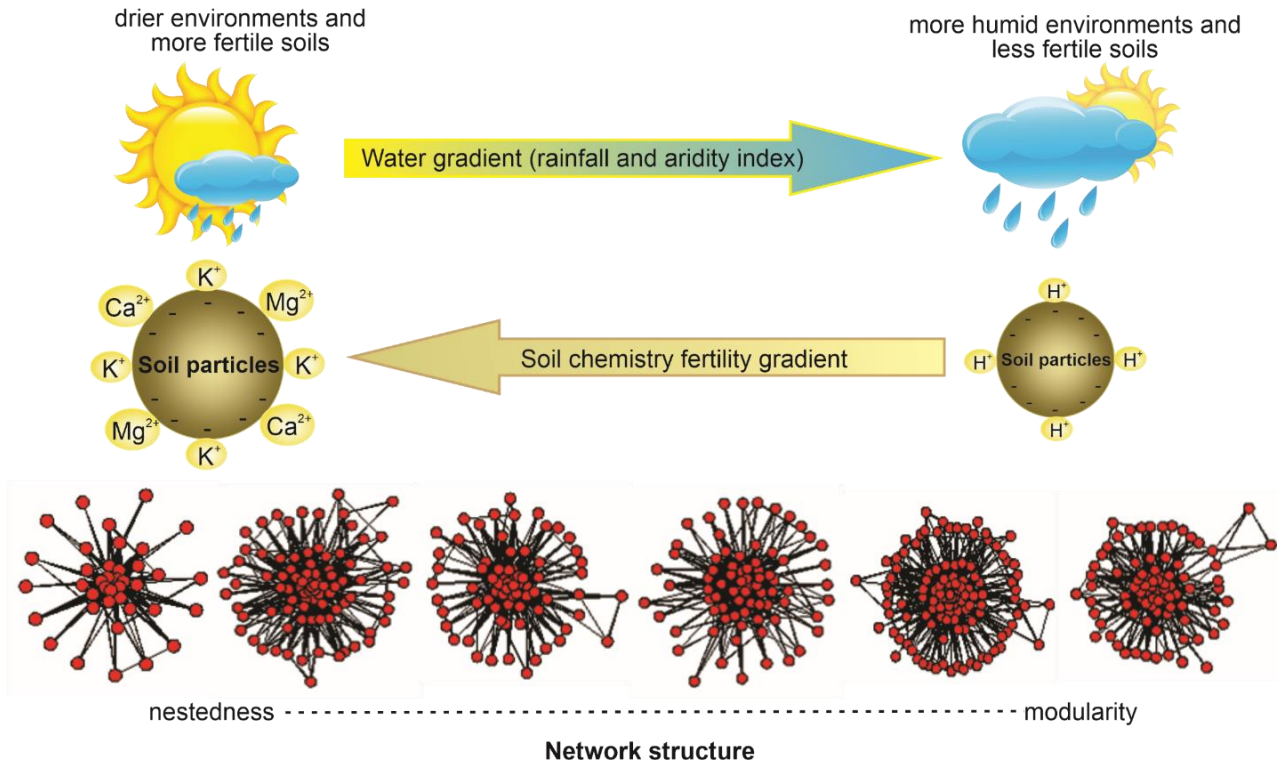
No segundo capítulo analisamos o papel funcional das espécies que compõem as redes de interação planta-planta ao longo do gradiente edafo-climático. Hipotetizamos que espécies com importantes papéis na estrutura das redes, alterem suas funções de acordo com o gradiente abiótico. Baseado nos resultados do grau, centralidade, conectividade dentro e entre módulos e *hubs* de módulo e de rede, podemos inferir se as espécies desempenham funções diferentes ao longo do gradiente de aridez. Se confirmarmos os pressupostos teóricos da SGH nos sítios de maior severidade abiótica predominam espécies generalistas, com nichos mais largos, e à medida que, diminuem a severidade, aumentará a proporção de espécies periféricas, especialistas, com nichos mais estreitos.

2 CAPÍTULO II

A HIPÓTESE DO GRADIENTE DE ESTRESSE EXPLICA AS REDE DE INTERAÇÃO PLANTA-PLANTA EM UM GRADIENTE EDÁFICO-CLIMÁTICO?

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas do periódico *Acta Oecologica* (ISSN: 1146-609X).

DOES THE STRESS GRADIENT HYPOTHESIS EXPLAIN PLANT-PLANT INTERACTION NETWORKS IN EDAPHO CLIMATIC GRADIENTS?



DOES THE STRESS GRADIENT HYPOTHESIS EXPLAIN PLANT-PLANT INTERACTION NETWORKS IN EDAPHO CLIMATIC GRADIENTS?

Taysla R. A. Lima^a, Fernando R. Martins^b, Flavia M. D. Marquitti^c, Julia C. Sfair^d, Bruno S. Menezes^d, Andréa P. Silveira^e, Francisca S. Araujo^{d,*}.

^a Graduate Course of Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Campus of Pici, Federal University of Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60440-900, Brazil.

^b Department of Plant Biology, Institute of Biology, P.O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

^c Department of Condensed Matter Physics, Institute of Physics Gleb Wataghin, University of Campinas, 13083-859 Campinas, SP, Brasil.

^d Department of Biology, Campus of Pici, Federal University of Ceará, Fortaleza - CE Zip Code 60440-900, Brazil.

^e Faculty of Education Itapipoca, State University of Ceará 62500-000 Itapipoca, CE, Brasil.

* Corresponding author.

E-mail address: taysla-bt@hotmail.com (T.R.A. Lima), fmartins@unicamp.br (F.R. Martins), flamarquitti@gmail.com (F.M.D. Marquitti), juliacaram@gmail.com (J.C. Sfair), bruno.menezes@ufc.br (B.S. Menezes), andrea.silveira@uece.br (A.P. Silveira), tchesca@ufc.br (F.S. Araujo).

Highlights

- Network metrics allows to infer more consistently the communities mechanisms
- Nestedness was higher in drier sites whereas modularity dominated in more humid sites
- SGH application depends on the gradient (climate or soil) considered

ABSTRACT

The stress gradient hypothesis (SGH) predicts a shift from facilitation to competition in communities as the environment turns from severe to favorable. Although considered a paradigm in ecology to explain community assembly, different authors have achieved conflicting results when applying the SGH. To investigate whether the SGH explains community assembly mechanisms across environmental gradients, we the joint analysis of network metrics can allow us to infer more consistently the mechanisms that best explain not only the species spatial pattern in a given community but also the variation of interspecific interactions across gradients. We considered the structural properties of plant-plant networks, in which interspecific interactions are represented by straight lines linking nodes, which represent species. Nestedness occurs when many interconnected species interact with a set of other species with a low number of links, indicating facilitation. Modularity shows strongly intraconnected modules, in which only compatible species can associate, indicating competition as the main driver of community structure. We analyzed six plant-plant interaction networks in gradients of climate and soil variables in the semiarid domain of northeastern Brazil to investigate how network metrics (size, number of links, connectance, average degree, nestedness, modularity, and number of modules) vary along the gradients. We used correlation analysis between each pair of climate, soil, and network variables, and multiple linear regressions of nestedness and modularity with climate and soil variables. When considering the variables that most limit plant biomass in dry environments, water (rainfall and aridity index) and soil organic matter, the SGH was corroborated, with higher nestedness (facilitation) in drier sites and higher modularity in more humid sites. But when considering soil chemical fertility, nestedness was higher in more fertile soils, whereas modularity was higher in less fertile soils, a result opposite to that expected by the SGH. We conclude that conflicting findings in the literature of SGH application depends on the gradient (climate or soil) considered.

Keywords: Nestedness; Ecological networks; Community assembly; Facilitation; Competition.

1 INTRODUCTION

According to the stress gradient hypothesis (SGH), there is a balance between positive and negative plant interactions and their relationships with environmental gradients (Bertness and Callaway, 1994; Brooker and Callaghan, 1998). Depending on the environmental severity (disturbance and/or stress conditions), positive interactions (*i.e.* facilitation or mutualism) should prevail in harsh environments, whereas negative interactions (*i.e.* competition) are more important under benign conditions (Bertness and Callaway, 1994; Brooker and Callaghan, 1998). Although the SGH has been considered a paradigm to explain the community assembly mechanisms related to the intensity of the stress gradient, contradictory results have been obtained by different authors (Liancourt et al., 2017). According to He and Bertness (2014), exceptions to the SGH are often related to peculiarities of the gradients analyzed, such as, the intensity of the stress gradient.

In a meta-analysis of plant-plant interactions in arid and semiarid environments, Maestre et al. (2005, 2006) found that the relative importance of facilitation did not increase under abiotic stress conditions. Other authors have shown that facilitation should prevail in mild environments (Holmgren and Scheffer, 2010; Soliveres et al., 2012). The collapse of facilitation at the harsh gradient extreme can be due to the effect of abiotic limitation on the benefactor species or the increased competition between benefactor and beneficiary species induced by the limitation in resource availability (Michalet et al., 2014). Indeed, Menezes et al. (2020) found that competition is one of the main community structuring mechanisms in harsh environments, but, due to the limitations of the method they used, the importance of positive interactions in community structuring was not addressed.

To investigate whether the SGH can explain the assembly mechanisms across a stress gradient we considered the patterns with which tree species occur in space. Spatial co-occurrence of species in a community is considered to result from positive interactions, whereas species repulsion in space results from segregation by competitive interactions (Tirado and Pugnaire 2005; Cavieres et al., 2006). Delalandre and Montesinos-Navarro (2018) found that the structure of a complex network was a good indicator of the spatial interactions among species in plant communities.

In a network, the interspecific interactions are graphically represented as straight lines that link nodes representing species (Bascompte and Jordano, 2007). Interaction networks can be analyzed by their structure, such as network size (number of species in the network), links (number of interactions between species), average degree (average number of links among

species), connectance (density of links in a network), nestedness and modularity (Dunne et al., 2002; Lewinsohn et al., 2006; Dormann et al., 2009). Among all these network metrics, nestedness and modularity are more robust for inferring the community assembly mechanisms, although other metrics have been more traditionally used (Thébault and Fontaine, 2010). The nested pattern occurs when a set of species with a high number of links interacts both with each other and with a set of other species with a low number of links, which rarely interact with each other (Bascompte and Jordano, 2007; Fortuna et al., 2010; Thébault and Fontaine, 2010). The modular pattern is the result of a network divided into modules or clusters within which species interact with each other (Thébault and Fontaine, 2010; Tylianakis et al., 2010).

The nested pattern reflects the coexistence of a high number of species that interact with each other due to a small effect of interspecific competition (Bastolla et al., 2009; Thébault and Fontaine, 2010; Allesina and Tang, 2012). This pattern is more frequent in mutualistic (Bascompte et al., 2003; Thébault and Fontaine, 2010) and facilitation networks (Verdú and Valiente-Banuet, 2008), although it has also been found in antagonistic networks, such as, parasitism (Graham et al., 2009) for example, between lianas and phorophytes (Sfair et al., 2010). However, Graham et al. (2009) and Sfair et al. (2010) analyzed interactions between different life forms whose co-occurrence is obligatory, such as host-parasite and phorophyte-liana, respectively. The modular pattern is often found in antagonistic networks (Thébault and Fontaine, 2010), indicating that competition, for example, restricts the sharing of interactions and propagates negative effects across the network, resulting in low connectance and high modularity (Thébault and Fontaine, 2010; Trøjelsgaard and Olesen, 2013).

The joint analysis of network metrics (network size, number of links, average degree, connectance, nestedness, and modularity) can allow us to infer more consistently the mechanisms that best explain not only the species spatial pattern in a given community but also the variation of interspecific interactions across gradients of abiotic factors and, consequently, to test the stress gradient hypothesis. Our objective was to investigate the hypothesis that interspecific plant-plant interactions change along gradients of climatic and edaphic factors in the tropical semiarid domain. If this happened, we expected the plant-plant networks to change their structure across the gradients according to the stress gradient hypothesis. Specifically, we expected that: (1) in environments with higher stress (higher restriction of water and soil nutrients), the network should have higher nestedness and connectance and less modularity, since positive interactions (facilitation) would predominate; and (2) in environments with higher availability of water and soil nutrients, the network should have higher modularity and less nestedness, since negative interactions (competition) would predominate.

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 Study Area

Our study area is located in the semiarid region of northeastern Brazil, known as the Caatinga Domain (Andrade-Lima 1981) or the *Polígono das secas* (drought polygon). The Caatinga Domain encompasses an area of approximately 982,563 km² (SUDENE 2017), with a Köppen-Geiger Bsh climate (Peel et al., 2007), that is, semiarid with summer and autumn rains and dry winter. According to Olson et al. (2001), the Caatinga (Northern South America: Northeastern Brazil) is an ecoregion of the world biome of Deserts and Xeric Shrublands. The Caatinga relief is constituted by a large depressed area whose altitudes vary between 20 and 500 m above sea level with some elevated tablelands of 700-1000 m a.s.l. (Moro et al., 2016). The semiarid climate predominates in the depressed areas but there are variations in the climatic conditions due to the distance from the sea and relief exposure whose windward sides can receive mountain rain. (Ab'Sáber, 1974; Nimer, 1989). For instance, total average annual rainfall is less than 750 mm in most of the Caatinga ecoregion, but windward exposures with 700-1000 m altitude can receive 1100-1700 mm (Nimer, 1989; FUNCEME 2005) leading to a Köppen-Geiger Aw climate. Therefore, the variation in altitude in the Caatinga ecoregion represents a good model for investigating how the structure of the network of interspecific plant-plant interactions changes along gradients of abiotic factors (Choler et al., 2001; Ramos-Jiliberto et al., 2009; Armas et al., 2011; Liancourt et al., 2017).

Global biodiversity patterns can be understood from regional analyzes of altitudinal variation in the tropics (Malhi et al., 2010). When such altitudinal variation is situated in a semiarid climate, the increasing altitude leads to temperature decrease and rainfall increase on windward slopes, thus diminishing the potential evapotranspiration rate and, consequently, generating a decrease in the restriction of abiotic resources. To test our hypothesis, we developed our research across an altitudinal variation from 550 to 940 m that covers the windward and leeward slopes of the Serra de Baturité mountain range (Fig. 1), located between 38°57'47'' W - 4°08'21'' S and 39°02'32'' W - 4°27'10'' S, in the state of Ceará, northeastern Brazil (Silveira et al. 2020). The average total annual rainfall and temperature vary from 607 mm and 27°C at the lowest altitudes to 1575 mm and 21°C at the highest altitudes (Table 1).

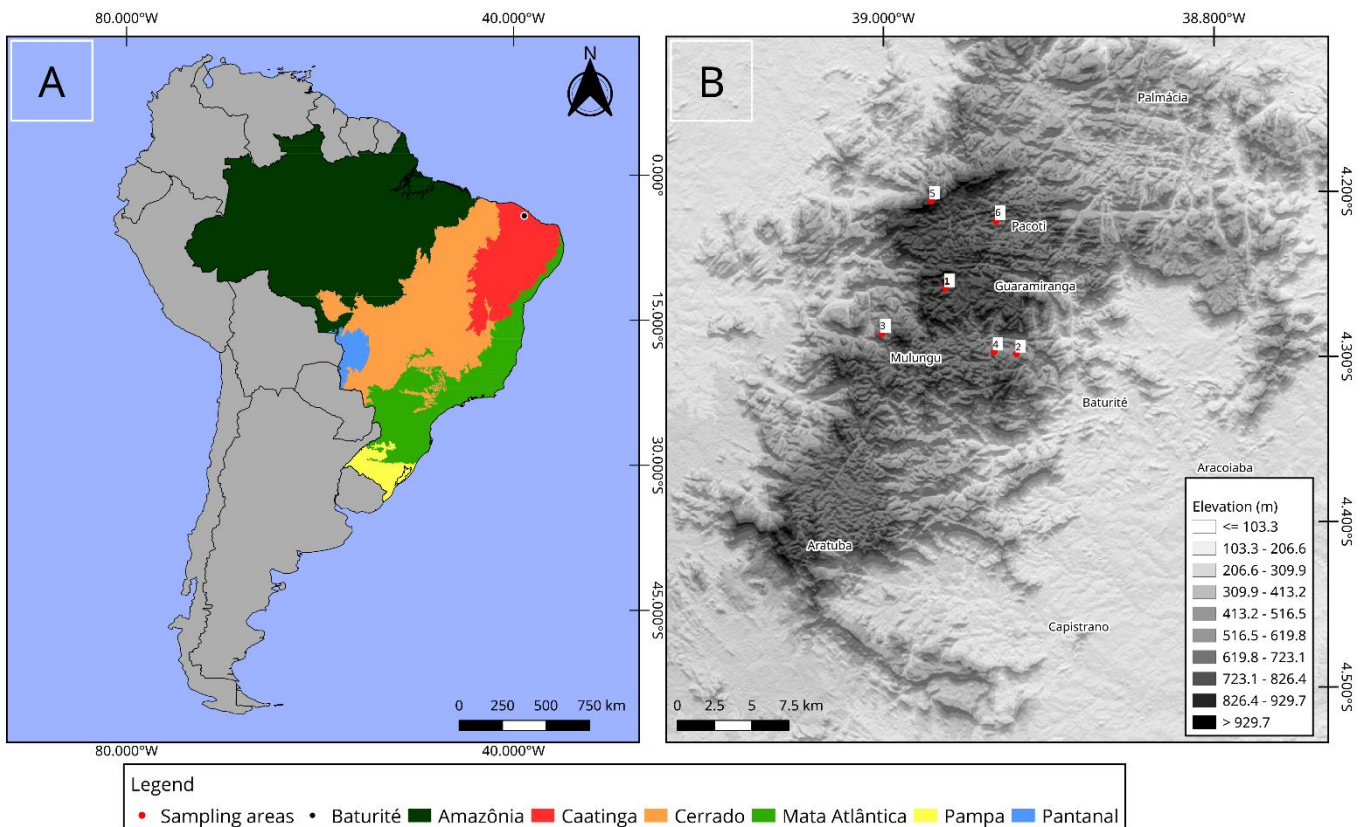


Figure 1. Map of South America with delimitation of Brazilian biomes and location of Serra de Baturité, Ceará in the Northeast Region. Location and altitude of the six collection areas in Serra de Baturité, Ceará, Brazil, as numbered in Table 1.

At altitudes lower than 600 m on the leeward slope of Serra de Baturité, the predominant vegetation is Basal Very Dry Tropical Forest (Holdridge, 1967) in which the potential evapotranspiration is 2-4 times higher than rainfall. The trees are deciduous and thorny, with the Euphorbiaceae and Fabaceae families predominating (Araújo et al., 2006; Silveira et al., 2020). Premontane Dry Tropical Forest occurs at altitudes between 600 - 800 m. At altitudes higher than 800 m, Premontane Moist Tropical Forest occurs, in which potential evapotranspiration is equal to or lower than rainfall. In both premontane dry and moist forests, the families Fabaceae, Myrtaceae, and Euphorbiaceae predominate. On the windward slope, Premontane Moist Tropical Forest occurs at altitudes higher than 600 m, with the Myrtaceae, Fabaceae, and Rubiaceae families predominating (Araújo et al., 2006; Silveira et al., 2020), whereas Basal Dry Tropical Forest is the predominant vegetation at altitudes equal to or lower than 600 m (Table 1).

Table 1. Geographic location, altitude, and climatic variables of the six study sites and their corresponding weather stations in the Serra de Baturité mountain range, Ceará State, northeastern Brazil, with the respective climatic variables: average total annual rainfall (R, mm); average annual temperature (T, °C); humidity index (Ih); moisture index (Im); thermal efficiency index (Ie); aridity index (Ia); and respective physicochemical soil variables: sum of bases (SB, Cmolc/kg); cation exchange capacity (CEC, Cmolc/kg); base saturation (V, %); aluminum saturation (m, %); available phosphorus (P, mg/kg); total organic carbon (TOC, em g/kg); coarse sand (CS, 2-0.2 mm, g/kg); fine sand (FS, 0.2-0.05 mm, g/kg); silt (S, 0.05-0.002 mm, g/kg) and clay (Cl, <0.002 mm, g/kg).

Mountain Range						
Site	1	2	3	4	5	6
Site/Municipality	Site Salva- vidas/Guaramiranga	Site Taveiras/Baturité	Site Jardim/Mulungu	Site Sinimbu/Guaramiranga	Site Lagoa/Guaramiranga	Site Arvoredo/Guaramiranga
	4° 15' 32" S 38° 58,1' 51.3" W	4° 17' 54.3" S 38° 55' 10.4" W	4° 17' 10.7" S 39° 00' 3.8" W	4° 17' 49,8" S 38° 55' 59" W	4° 12' 21.7" S 38° 58' 16.2" W	4° 13' 5" S 38° 55' 54.5" W
Slope	Leeward	Windward	Leeward	Windward	Leeward	Windward
Altitude (Site)	550 m	600 m	760 m	695 m	940 m	935 m
Climate Station	Canindé	Baturité	Mulungu	Pacoti	Aratuba	Guaramiranga
	4° 20' 60" S 39° 17' 60" W	4° 19' 58.8" S 38° 52' 0.098" W	4° 18' 20.59" S 38° 59' 49.89" W	4° 13' 1.2" S 38° 55' 0.098" W	4° 25' 0.99" S 39° 2' 49.6" W	4° 16' 1.2" S 38° 55' 59.89" W
Altitude (Station)	155 m	175 m	784 m	736 m	830 m	871 m
Plant formations	Basal very dry tropical forest	Basal dry tropical forest	Premontane dry tropical forest	Premontane dry tropical forest	Premontane moist tropical forest	Premontane moist tropical forest
R¹	606.7	1030.5	1077	1431.5	1129	1575.4
T²	26.7	26.7	21.5	21.3	21.5	20.7
Ih	0.1	5.6	35.5	63.7	39.8	81.5
Im	-37.7	-20.8	19.3	52.8	25.4	73.2
Ie	1665.8	1661.1	992.3	984.1	975.2	939.8
Ia	0.37	0.62	1.09	1.46	1.17	1.68
SB³	6.8	1.2	4.6	1.7	0.7	1.6
CEC³	9.2	6.3	9.1	5.6	16.3	7.4
V³	74	19	50	30	4	22
m³	10	68	27	53	80	65
P³	1	1	2	1	2	1
TOC³	0.2	0.49	0.43	0.34	2.5	0.96
CS³	220	300	180	170	610	270
FS³	110	220	130	120	70	120
S³	270	210	190	130	140	140
Cl³	400	270	500	580	180	470

¹Data obtained from FUNCEME (<http://www.funceme.br>) and INMET (<http://www.inmet.gov.br/portal/>) in the period of 1986 - 2016.

²Data from WorldClim 1.4 database

³Data from Oliveira *et al.* (2006).

2.2 Characterization of the abiotic gradients

We analyzed average total annual rainfall and monthly precipitation data provided by the Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME) and the Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) for a 30-year interval from six weather stations located close to six study sites, which were situated at three different altitudes (Table 1). The average annual and monthly temperatures for each weather station were obtained from the WorldClim 1.4 database (Hijmans et al., 2005) using the software DIVA-GIZ 7.5.0. We calculated the climatological water balance (CWB) at each station using the method of Thornthwaite and Mather (1955). We calculated the humidity, moisture and thermal efficiency indices according to Thornthwaite (1941, 1948) and the aridity index according to UNEP (1991):

- humidity index (Ih) = $100(\text{EXC}/\text{ETP})$
- moisture index (Im) = $(\text{EXC} - 0,6. \text{DEF})/\text{ETP}$
- thermal efficiency index (Ie) = ETP
- aridity index (Ia) = R/ETP

where: EXC is the annual water surplus, ETP is the annual potential evapotranspiration, DEF is the annual water deficit, and R is the average total annual rainfall (Table 1). The humidity index expresses the percentage relation between the water excess (EXC) and the water needed (ETP); it varies between 0 and 100, and the higher it is, the higher the water surplus is in relation to the water needed. The aridity index expresses how much water the soil gets (R) in relation to the water needed (ETP); so, the higher it is, the more water the plants get. The aridity index (Ia) is classified according to its amplitude in hyper-arid (<0.05); arid (0.05-0.20); semiarid (0.21-0.50); dry sub-humid (0.51-0.65) and sub-humid and humid conditions (>0.65; UNEP, 1991). The moisture index associates both humidity and aridity indices and expresses the difference between the water surplus and deficit in relation to the water needed.

The physicochemical analysis of soils was carried out by Oliveira et al. (2006) at each of the six study sites. These authors followed the analytical methods proposed by EMBRAPA (1997) and measured the following variables: coarse sand (CS), fine sand (FS), silt (S), clay (Cl), sum of bases (SB), cation exchange capacity (CEC), base saturation (V), aluminum saturation (m), available phosphorus (P), and total organic carbon (TOC; Table 1).

2.3 Phytosociology data and construction of networks

We used the phytosociological database of the tree flora produced by Araújo et al. (2006) who applied the point-quarter method, according to Cottam and Curtis (1956) to sample 200 points at each one of the six study areas: three on the windward slope and three on the leeward slope (Table 1). These sites are the same ones at which Oliveira et al. (2006) performed the soil analyses (Table 1). Four parallel transects of 200 m were defined at each site, from low to high altitude, with a distance of 30 to 50 m between transects. In each 200 m transect, 50 point drops were made, excluding points whose minimum distance overlapped plants sampled in the previous point. The point-quarter method provides data on the distance between individuals and the point and allows the number of individuals per unit area to be calculated (Krebs, 1999). The average distance (\pm standard error) between individuals and the point was $2.79 \text{ m} \pm 0.44$. Only individuals with a trunk diameter at the ground level equal to or greater than 3 cm and a height greater than or equal to 1 m were sampled (Rodal et al., 1992).

We used the spatial association analysis method (Cavieres et al., 2002; Tirado and Pugnaire, 2005; Cavieres et al., 2006) to investigate how the structure of the plant-plant interaction networks varied along the altitude gradient. We built six complex unipartite networks, one for each site across the altitudinal variation. We used a point as a sampling unit and assumed that individuals present at the same point were associated and consequently interacted with each other. For this assumption, we considered Uriarte et al. (2004), who found that trees co-occurring in 20×20 m plots interact competitively, influencing growth and survival at an average distance of 13 m. We constructed each network as an adjacency matrix $\mathbf{A}_{N \times N}$, in which N is the number of species in the system. In this matrix, each cell a_{ij} was filled with 1 if species in the row i and column j interacted (co-occurred) and least once; or filled with zero if there was no interaction between i and j . For our network analysis, we used the binary version of the community adjacency matrix \mathbf{A} . To characterize the structure of the networks, we performed calculations in two steps: First, we calculated the nestedness and the theoretical model for each one of the six observed networks. Then, in the same observed networks we calculated the modularity and the number of modules, and the respective theoretical models. This way, we could test whether the structure of each network was nested and modular. We also calculated the network size, number of links, connectance, and average degree.

2.4 Data analysis

The network size is the number of species sampled in each site (S_i). The number of links (L) is the total number of interactions between species. Connectance (C) is the ratio between the observed number of links (L) and the number of possible links: $C = L/N^2$, where N is the number of species in the observed network. The average degree (\bar{k}) is the mean of the numbers of links (L) of all species in the observed network (Dunne et al., 2002; Dormann et al., 2009).

To measure nestedness we used the UNODF (Unipartite Nestedness based on Overlap and Decreasing Fill) metric (Lee et al., 2012; Cantor et al., 2017):

$$UNODF = \frac{2}{N(N-1)} \sum_i^N \sum_{j,i < j}^N \frac{\sum_{l \neq i,j}^N (1 - \delta_{ki,kj}) a_{il} a_{jl}}{\min(k_i, k_j)}$$

Where $\delta_{ki,kj}$ (Kronecker delta), $\delta_{ki,kj} = 1$ if $k_i = k_j$, and $\delta_{ki,kj} = 0$ for the alternative case. Nestedness estimates the overlap of the interactions of the most specialized species relative to the most generalist ones. The UNODF value ranges from 0 in a non-nested network to 1 in a perfectly nested network.

To measure the degree of modularity we used the modularity index (M) proposed by Newman and Girvan (2004), using the following formula:

$$M = \sum_{i=1}^{N_M} \left[\frac{L_i}{L} - \left(\frac{K_i}{2L} \right)^2 \right]$$

Where N_M is defined as the total number of modules in the network, L_i is the total number of interactions in the module i , and K_i is the sum of the interactions of each species belonging to the module i . Therefore, $\frac{L_i}{L}$ is the fraction of interactions within the module i and $\left(\frac{K_i}{2L} \right)^2$ is the approximation of the fraction of interactions that could be expected to occur within the module i by chance. The value of M varies from 1 (network with maximum modularity), it is 0 when the number of links between different modules is the same inside the module, and the M value tends to -1/2 when the links are exclusively connecting nodes of different modules (non-modular network). We also calculated the number of modules (N_m) for each network. To perform the modularity analysis, we opted for using the Louvain optimization algorithm, which is one of the fastest and efficient methods for searching communities (modules) in networks. This algorithm arranges nodes in groups (modules), optimizing the objective function M . In a

first step all nodes are considered modules, and by merging modules and rearranging nodes between the different modules, according to the maximization of the function M , the algorithm is sequentially repeated until no increment in the M value is observed. Therefore we look for the combinations of nodes in modules which maximizes the modularity index.

To test the significance of the nestedness, modularity and number of modules, we compared the calculated values for each network with values of the theoretical null model of networks proposed by Erdős and Rényi (1959), known in ecological networks as the null model 1. This model generates random theoretical networks of the same size and connectance as the observed network, but with the connections distributed randomly between nodes. We also used the theoretical model proposed by Bascompte et al. (2003) – known as null model 2 – which takes into account the heterogeneity of interactions and generates networks in which the richness, connectance, and degree distribution are similar to the observed networks. We generated 100 randomized networks and calculated nestedness, modularity, and number of modules for each of the theoretical networks. The network was considered to be significantly nested or modular whenever the observed network value was outside the 95% confidence interval of the reference distribution.

After calculating the metrics for each network, we tested whether there were correlations among the network metrics themselves and between them and the climate and soil variables. First, we tested the normality of the data with the Shapiro-Wilk test. Then, we tested the existence of collinearity between the variables by constructing a correlation matrix with the metrics of the networks (S_i , L , C , \bar{k} , UNODF and M) and the climate (R, T, I_h, I_m, I_e and I_a) and soil variables (P, TOC, SB, CEC, V, m, CS, FS, S and CI). For the correlations, we used the Pearson coefficient when the variables had a normal distribution or the Spearman coefficient when they did not. To eliminate the collinear variables, we removed one variable from each pair with $r \geq 0.7$ and $p \leq 0.05$ (Dormann et al., 2013).

Finally, we used two multiple linear regression analyzes with the non-collinear variables (explanatory variables) to investigate the potential effect on the structure of the network. The response variables were nestedness (UNODF) and modularity (M), respectively, in each one of these regressions. The non-collinear explanatory variables were I_a (aridity index), TOC (total organic carbon), SB (sum of bases), and P (available phosphorus). After selecting the complete model, we applied the *backward* procedure to select the minimum model, based on the AIC value. We tested the normality of the residuals using the Shapiro test, and homoscedasticity using the Fligner-Killeen test. All statistical analyzes were performed in the R environment (R Development Core Team, 2011) considering $p < 0.05$ as the significance level.

3 RESULTS

The six plant-plant interaction networks showed significant nestedness (UNODF), relative to both theoretical models 1 and 2 ($p=0$). Of the six networks analyzed only sites 2, 4, and 6 showed significant modularity (M) relative to the theoretical model 2 ($p < 0.05$), with the greatest modularity (0.26) found at site 6. The number of modules (N_m) per network varied along the altitude, but only site 5, with 10 modules, showed significance ($p < 0.05$) in relation to the theoretical models 1 and 2.

Both abiotic variables and network metrics varied along the altitude. Humidity and aridity indices varied accordingly, being lowest (0.1 and 0.37, respectively) in the basal very dry forest (site 1) and highest (81.5 and 1.68, respectively) in the premontane moist forest (site 6, Table 1). The sum of bases showed a 9.7-fold variation, from 0.7 Cmol.kg⁻¹ in the premontane moist forest (site 5) to 6.8 Cmol.kg⁻¹ in the basal very dry forest (site 1), accompanying the variation of total organic carbon from 0.2 g.kg⁻¹ to 2.5 g.kg⁻¹ (Table 1). This variation occurred inversely with the phosphorus content, which varied from 1 mg.kg⁻¹ in the basal very dry forest (site 1) to 2 mg.kg⁻¹ in the premontane moist forest (site 5, Table 1). These results show that each abiotic variable acted as an idiosyncratic gradient and varied towards different directions across the same variation in altitude (Table 1).

The structural properties of the plant-plant interaction networks varied along the abiotic gradients (Fig. 2). Nestedness and modularity varied inversely across the sites, nestedness being lowest in the moist forests and highest in the dry and very dry forests, whereas modularity was highest in the moist forest and lowest in the dry and very dry forests (Fig. 2).

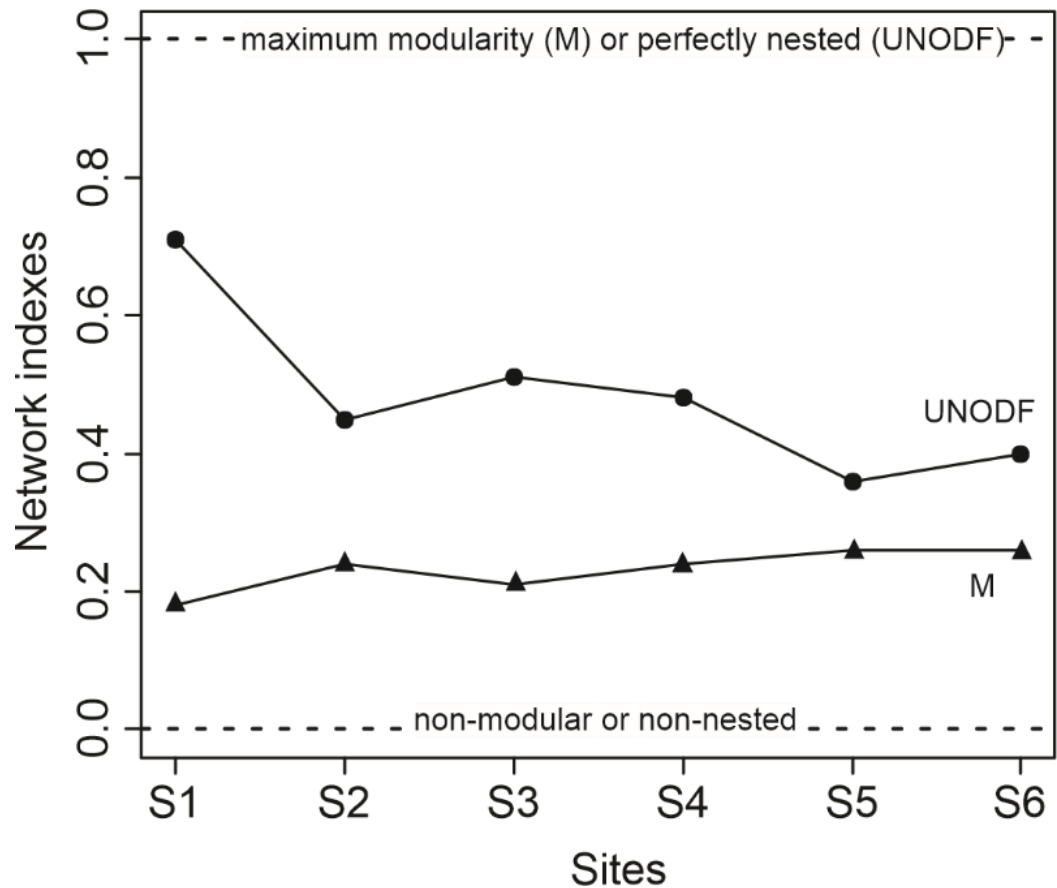


Figure 2. Relationship between nestedness (UNODF) and modularity (M) of plant-plant networks of the Serra de Baturité mountain range, northeastern Brazil. S1 is tropical very dry forest; S2, S3, and S4 are tropical dry forests and S5 and S6 are tropical moist forests.

Nestedness (UNODF) varied from 0.36 in the premontane moist forest (site 5) to 0.71 in the basal very dry forest (site 1), whereas modularity ranged from 0.18 in the basal very dry forest (site 1) to 0.26 in the premontane moist forest (sites 5 and 6) (Tables 1 and 2). The network size (S_i) varied 2.7 times, from 44 species in the basal very dry forest (site 1) to 117 species in the premontane moist forest (site 5). The number of links (L) varied 2.2 times, ranging from 274 links in the basal very dry forest (site 1) to 605 links in the basal dry forest (site 2) (Tables 1 and 2). Connectance (C) varied 3.5 times, from 0.04 in the premontane moist forest (site 5) to 0.14 in the basal very dry forest (site 1) (Tables 1 and 2). The average degree (\bar{k}) of the networks was lowest in the premontane moist forest (site 5) and highest in the basal dry forest (site 2) (Tables 1 and 2).

Table 2. Network metrics. S_i : network size, L : number of links, C : connectance, \bar{k} : average degree of the network, UNODF: nestedness, $p1$ UNODF: null model 1 of nestedness, $p2$ UNODF: null model 2, M : modularity, $p1$ M : null model 1 of modularity, $p2$ M : null model 2, N_m : number of modules, $p1$ N_m : null model 1 and $p2$ N_m : null model 2.

Site	S_i	L	C	\bar{k}	UNODF	$p1$ UNODF	$p2$ UNODF	M	$p1$ M	$p2$ M	N_m	$p1N_m$	$p2$ N_m
1	44	274	0.14	12.04	0.71	0	0	0.18	1	0.99	5	0.86	0.86
2	87	605	0.08	13.57	0.45	0	0	0.24	0.04	0	7	0.63	0.55
3	75	498	0.09	12.95	0.51	0	0	0.21	0.87	0.38	6	0.88	0.88
4	79	495	0.08	12.18	0.48	0	0	0.24	0.29	0.02	5	0.99	1
5	117	573	0.04	9.54	0.36	0	0	0.26	0.99	0.94	10	0.01	0.03
6	90	544	0.07	11.72	0.40	0	0	0.26	0.14	0	5	1	1

Nestedness (UNODF) was negatively correlated with modularity ($r = -0.96$, $p = 0.01$), meaning that these two metrics varied inversely along altitude (Fig. 1, Table 3). Nestedness was positively correlated with connectance (C) and negatively correlated with network size (S_i) and the number of links (L), meaning that the lower the species number (S_i), the higher their connections. Also, nestedness was negatively correlated with annual rainfall (R) and soil aluminum saturation (m) but positively correlated with the soil sum of bases (SB), base saturation (V), and silt content (S) (Table 3). As connectance and nestedness were positively correlated (Table 3), they varied accordingly: they were higher in sites with higher soil sum of bases, base saturation, and silt content, and lower in sites with higher soil aluminum saturation. Modularity varied inversely from nestedness: it was positively correlated with rainfall and soil aluminum saturation and negatively correlated with soil sum of bases, soil base saturation, and silt content. These results mean that each network metric varied differently with the variation of different abiotic variables.

Table 3. Correlation coefficient between the variables network size (S_i); number of links (L); connectance (C); average degree of the network (\bar{k}); nestedness (UNODF); modularity (M); rainfall (R); temperature (T); humidity index (Ih); moisture index (Im); thermal efficiency index (Ie); aridity index (Ia); available phosphorus (P); total organic carbon (TOC); sum of bases (SB); cation exchange capacity (CEC); base saturation (V); aluminium saturation (m); coarse sand (CS); fine sand (FS); silt (S) and clay (Cl). **Bold** numbering indicates significant values with * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ***

	S_i	L	C	\bar{k}	UNODF	M	R	T	Ih	Im	Ie	Ia	P	TOC	SB	CEC	V	m	CS	FS	S
S_i																					
L	0.862*																				
C	-0.988***	-0.879*																			
\bar{k}	-0.544	-0.048	0.502																		
UNODF	-0.957**	-0.932**	0.978***	0.364																	
M	0.903*	0.862*	-0.927**	-0.397	-0.962**																
R	0.556	0.631	-0.660	-0.126	-0.744*	0.801*															
T	-0.528	-0.388	0.625	0.438	0.609	-0.565	-0.785*														
Ih	0.433	0.379	-0.540	-0.304	-0.591	0.653	0.935**	-0.896*													
Im	0.501	0.455	-0.608	-0.306	-0.653	0.695	0.949**	-0.919**	0.995***												
Ie	-0.549	-0.396	0.641	0.459	0.615	-0.560	-0.759	0.998***	-0.870*	-0.897*											
Ia	0.522	0.463	-0.628	-0.332	-0.665	0.701	0.943**	-0.932**	0.991***	0.999***	-0.913**										
P	0.457	0.246	-0.435	-0.424	-0.315	0.083	-0.088	-0.429	-0.001	0.067	-0.476	0.103									
TOC	0.841*	0.468	-0.779*	-0.869*	-0.675	0.633	0.201	-0.406	0.233	0.276	-0.435	0.303	0.579								
SB	-0.885*	-0.902*	0.904*	0.281	0.930**	-0.964**	-0.710*	0.411	-0.495	-0.549	0.414	-0.558	-0.038	-0.562							
CEC	0.504	0.066	-0.416	-0.834*	-0.260	0.162	-0.242	-0.199	-0.105	-0.072	-0.241	-0.039	0.745	0.864*	-0.094						
V	-0.956**	-0.905*	0.953**	0.403	0.957**	-0.961**	-0.630	0.418	-0.441	-0.500	0.428	-0.513	-0.191	-0.706*	0.979***	-0.281					
m	0.923**	0.876*	-0.912*	-0.393	-0.927**	0.960**	0.614	-0.348	0.418	0.469	-0.353	0.478	0.087	0.683	-0.977***	0.243	-0.992***				
CS	0.765	0.416	-0.670	-0.791	-0.562	0.530	-0.015	-0.124	-0.029	0.013	-0.157	0.039	0.488	0.956**	-0.513	0.860*	-0.662	0.658			
FS	-0.160	0.315	0.165	0.845*	0.025	-0.037	-0.069	0.556	-0.376	-0.355	0.570	-0.378	-0.443	-0.537	-0.127	-0.663	-0.032	0.067	-0.381		
S	-0.761	-0.675	0.844*	0.428	0.841*	-0.859*	-0.905*	0.865*	-0.869*	-0.906*	0.863*	-0.920**	-0.214	-0.505	0.791	-0.114	0.762	-0.719	-0.294	0.312	
Cl	-0.507	-0.314	0.371	0.429	0.301	-0.256	0.367	-0.362	0.471	0.431	-0.330	0.415	-0.310	-0.684	0.315	-0.679	0.457	-0.480	-0.860*	-0.027	-0.145

Considering only the non-collinear variables and according to variance inflation factor - VIF (aridity index Ia (1.48), sum of bases SB (2.38), soil available phosphorus P (1.88), and soil total organic carbon TOC (2.72), and taking nestedness as a response variable, the minimum model generated by the analysis maintained: UNODF = -0.121 Ia -0.096 TOC + 0.131 SB, with $r^2 = 0.91$, $P < 0.05$, $F = 18.53$, $AIC = -40.64$ (Table 4). This model predicts that nestedness is higher in drier sites with lower soil total organic carbon and a higher sum of bases.

Table 4. Multiple regression models considering the network structure as a response variable and non-collinear explanatory variables (aridity index (Ia), total organic carbon (TOC), available phosphorus (P) and sum of bases (SB) for the degree of nestedness (UNODF) and modularity (M). Number of explanatory variables in each model is indicated by n and AICc is the corrected Akaike information criterion.

Variables – UNODF	n	r^2	F	$AICc$	p-value
Ia + TOC + SB	3	0.91	18.53	-40.64	<0.05
Ia + TOC + SB + P	4	0.82	7.042	-38.72	>0.05
Ia + P + SB	3	0.87	12.26	-38.27	>0.05
Ia + SB	2	0.87	17.75	-37.8	<0.05
TOC + SB	2	0.84	14.57	-36.71	<0.05
Ia + TOC	2	0.81	11.55	-35.46	<0.05
P + SB	2	0.79	10.23	-34.83	<0.05
SB	1	0.78	18.36	-34.81	<0.01
Ia + P + TOC	3	0.77	6.566	-34.79	>0.05
P + TOC + SB	3	0.77	6.507	-34.74	>0.05
TOC	1	0.76	17.27	-34.51	<0.01
P + TOC	2	0.73	7.86	-33.47	>0.05
Ia	1	0.39	4.176	-28.77	>0.05
Ia + P	2	0.23	1.74	-27.1	>0.05
P	1	-0.11	0.485	-25.17	>0.05
Variables – M					
Ia + SB	2	0.94	41.89	-48.64	<0.001
Ia + P + SB	3	0.93	24.53	-48.25	<0.05
Ia + TOC + SB + P	4	0.89	11.08	-47.33	>0.05
Ia + TOC + SB	3	0.91	18.78	-46.69	<0.05
SB	1	0.81	22.33	-41.76	<0.001
TOC + SB	2	0.76	8.866	-40.05	<0.05
P + SB	2	0.75	8.388	-39.77	>0.05
Ia + P + TOC	3	0.73	5.418	-39.72	>0.05
P + TOC + SB	3	0.67	4.373	-38.59	>0.05
P + TOC	2	0.61	4.865	-37.13	>0.05
Ia + TOC	2	0.60	4.861	-37.12	>0.05
TOC	1	0.53	6.588	-36.29	>0.05
Ia	1	0.44	4.945	-35.28	>0.05
Ia + P	2	0.27	1.916	-33.39	>0.05
P	1	-0.24	0.033	-30.5	>0.05

For the modularity, the minimum model maintained only: $M = 0.102 \text{ Ia} - 0.123 \text{ SB}$, with $r^2 = 0.94$, $P < 0.01$, $F = 41.89$, $AIC = -48.64$ (Table 4), predicting that modularity is higher in more humid sites with lower soil sum of bases.

4 DISCUSSION

The change in the patterns of plant-plant interaction networks along the abiotic gradients indicates that variations of both climate and soil influence the community structuring mechanisms. However, each set of abiotic variables affected the metrics of each network differently, with soil variables generally having the opposite effect to rainfall variables. Nestedness was higher in sites that received lower rainfall and whose soils had lower aluminum saturation and higher sum of bases, base saturation, and silt content. Nestedness was inversely correlated with modularity. Also, nestedness was directly correlated with connectance, which was higher in soils with less total organic carbon and aluminum saturation and higher sum of bases, base saturation, and silt content. A high sum of bases and base saturation along with lower aluminum saturation are indicative of good nutrient availability in the soil, and high silt content provides a large specific surface that enhances cation exchange and field capacity (Weil and Brady, 2017), that is, good soils for plants. Besides, we found a negative correlation between rainfall and soil sum of bases, indicating that soil was more fertile in sites with lower rainfall. Indicative of facilitation as the main community structuring mechanism, both nestedness and connectance were higher in more fertile soils that received lower rainfall. On the other hand, modularity, as indicative of the predominance of competition, was higher in less fertile soils that received higher rainfall.

Do the changes in the relative importance of community structuring mechanisms that we found along the gradient confirm the predictions of the stress gradient hypothesis (SGH)? As previously demonstrated by Bertness and Callaway (1994) and Brooker and Callaghan (1998) in extensive review studies, positive interactions tend to predominate in conditions of high environmental severity, while negative interactions tend to predominate in conditions of low severity. According to the SGH, we should have found higher nestedness (facilitation) and lower modularity (competition) in sites with less fertile soils and lower rainfall. However, we found discrepant results. Considering rainfall, our results corroborate the SGH: nestedness was higher in sites with lower rainfall, whereas modularity was higher in sites with higher rainfall.

Considering the soil variables, our results contradict the SGH: nestedness and connectance (both indicative of facilitation) were higher in more fertile soils, whereas modularity (indicative of competition) was higher in soils with lower fertility.

Our inferences about the performance of community structuring mechanisms along the gradient are supported by consistency in the results for the different network metrics. We found strong correlations among network size (S_i), number of links (L), connectance (C), nestedness (UNODF), and modularity (M). According to Thebault and Fontaine (2010), networks with higher modularity and larger size tend to have lower connectance and consequently, a predominance of negative interactions. This analysis of the relationships among the metrics is important because the results do not always provide overlapping or redundant information (Fortuna et al., 2010). In cases of antagonistic interactions, the increase in modularity can also cause greater connectance (Fortuna et al., 2010). However, in these cases, the increase in connectance will occur only within each module. Thus, the relationship between modularity and connectance depends on the type of network analyzed.

The antagonism that we found between nestedness and modularity is a recurring result in studies of networks with mutualistic interactions (Thébaud and Fontaine, 2010; Fortuna et al., 2010). Although Morris et al. (2014) considered the relationship between nestedness and modularity to be little elucidative of the community structuring mechanisms, the joint results of negative correlation of the metrics and association of each of them with different abiotic conditions, as we found in our study, provide more robust arguments for inferring community structuring mechanisms as environmental conditions vary. We found that nestedness and modularity were not only negatively correlated with each other, but also correlated with rainfall and soil fertility variables. We observed that nestedness was higher and modularity was lower in the sites with lower rainfall and higher soil fertility, indicating the predominance of positive interactions in these sites, whereas nestedness was lower and modularity was higher in the sites with higher rainfall and lower soil fertility, indicating the prevalence of negative interactions. These results show that climate and soil fertility can differently affect plant-plant network metrics. In nested interaction networks, it is assumed that there is greater tolerance because the benefits of facilitative interactions favoring establishment, growth, and development (Choler et al., 2001; Callaway et al., 2002) lead to greater connectance and a greater number of interactions per individual species. Bastolla et al. (2009) claimed that an increase in species diversity can lead to nested networks as a result of the lower effect of interspecific competition and increased facilitation. However, our results showed the opposite: nestedness was negatively correlated

with the network size (Table 3), which was larger in less fertile soils (negative correlation of Si with SB and V, and positive correlation with m in Table 3).

Some applications of the SGH model predict that under harsher conditions, facilitation starts to collapse, and only environmental filters are important for community assemblage (Soliveres et al., 2012). Additionally, studies have shown that facilitation should prevail in moderately stressful conditions, or even return to competition in very severe environments (Michalet et al., 2006; Holmgren and Scheffer, 2010). This concurs with Lance et al. (2017) who found that in extremely severe abiotic conditions the interaction networks showed a random pattern of degree distribution and nestedness. However, our networks did not show random patterns, and we did not find environments that could be considered restrictive in all aspects, since sites with lower rainfall had higher soil fertility, and vice-versa. In general, the Brazilian semiarid region has an average total annual rainfall between 500 and 750 mm, but 11% of the region receives less than 500 mm.year⁻¹ (Nogueira et al. 1992; Sampaio, 1995). These locations must be the most extreme points of water scarcity in the region, but they are outside of our study area. The absence of extremes in the gradient is considered one of the main obstacles to the generalization of the SGH. Therefore, it would be expected that the stress gradient hypothesis could adequately explain water stress gradients that do not include very extreme conditions, as is the case of our study, but our results were conflicting. Conflicting results in competition experiments have been explained by the application of game theory to the density and proliferation of roots (Cabal et al., 2020). In our investigation, we considered only the aboveground stems and applied interaction network metrics. We tried to explain the variations of the network metrics by relating them to climate and soil variables, and an application of game theory to these variations is still lacking.

After all, does the stress-gradient hypothesis (SGH) explain plant-plant interaction networks in edapho-climatic gradients? We think the short answer is given by the final models of the multiple regressions. If we accept that rainfall is the variable that most limits plant biomass in dry environments (Maza-Villalobos et al., 2013), and considering that it is directly correlated to the aridity index (Table 3), then the SGH holds, since nestedness (facilitation) was correlated with drier sites, whereas modularity (competition) was correlated with more humid sites. However, if we consider soil fertility as represented by the sum of bases (SB), then our results contradict the SGH, since nestedness (facilitation) occurred in more fertile soils, whereas modularity (competition) was observed in soils with lower SB. We conclude that conflicts in the literature of SGH application depends on the gradient (climate or soil) considered.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was financed in part by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.

REFERENCES

- Ab'Saber, A.N., 1974. O domínio morfoclimático Semi-Árido das caatingas brasileiras. Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, São Paulo.
- Allesina, S., Tang, S., 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*. 483, 205–208.
- Andrade-lima, D., 1981. The Caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo.
- Araújo, F.S., Santos, V.G., Silveira, A.P., Figueiredo, M.A., Oliveira, R.F., Bruno, M. M.A., Lima-Verde, L.W., Silva, E.F., 2006. Efeito da variação topoclimática na fisionomia e estrutura da vegetação da Serra de Baturité, Ceará, in: Oliveira, T.S., Araújo, F.S. (Eds.), *Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará*. UFC/COELCE, Fortaleza, pp. 74–136.
- Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S., Pugnaire, F.I., 2011. A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*. 22, 818–827. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01301.x>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of National Academy of Science*. 100, 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., 2007. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J., 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. 458, 1018–1021.
- Bertness, M., Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Brooker, R.W., Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*. 81, 196–207.

- Cabal, C., Martínez-García, R., Aguilar, A.C., Valladares, F., Pacala, S.W., 2020. The exploitative segregation of plant roots. *Science*. 370, 1197-1199.
<https://doi.org/10.1126/science.aba9877>
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 417, 844–848.
- Cantor, M., Pires, M.M., Marquitti, F.M., Raimundo, R.L., Sebastián-González, E., Coltri, P.P., Perez, I., Barneche, D.R., Brandt, D.Y.C., Nunes, K., Daura-Jorge, F.G., Floeter, S.R., Guimarães Jr., P.R., 2017. Nestedness across biological scales. *Plos One*. 12, e0171691.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171691>
- Cavieres, L., Arroyo, M.T., Peñaloza, A., Molina-Montenegro, M., A., Torres, C., 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*. 13, 547–554.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02081.x>
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S., Molina-Montenegro, M.A., 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*. 169, 59–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01573.x>
- Choler, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*. 82.12, 3295-3308. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3295:FACOGI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3295:FACOGI]2.0.CO;2)
- Cottam, G., Curtis, J.T., 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*. 37, 451-460.
- Delalandre, L., Montesinos-Navarro A., 2018. Can co-occurrence networks predict plant-plant interactions in a semi-arid gypsum community? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 31, 36-43. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.01.001>
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>

- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, graphs and null models: analysing bipartite ecological networks. *Open ecology journal*. 2, 7–24. [DOI: 10.2174/1874213000902010007]
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*. 5, 558–67. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- EMBRAPA. 1997. Manual de métodos e análises de solo. 2 ed. Centro Nacional de Pesquisas de Solos, Rio de Janeiro (EMBRAPA- CNPS. Documento,1).
- Erdős, P., Rényi, A., 1959. On random graphs, I. *Publicationes Mathematicae*. 6, 290-297.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R., Bascompte, J., 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*. 78, 811–817.
- FUNCEME. 2005. Relatório de pluviometria por faixa de anos – estado do Ceará. Departamento de Apoio Tecnológico (DETEC), Fortaleza (on-line). <http://www.funceme.br/DEPAM/index.htm> (accessed 10 April 2018).
- FUNCEME. Dados meteorológicos, Fortaleza. <http://www.funceme.br> (accessed 05 April 2018).
- Graham, S.P., Hassan, H.K., Burkett-Cadena, N.D., Guyer, C., Unnasch, T.R., 2009. Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. *Plos One*. 4, e787. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007873>
- He, Q., Bertness M.D., 2014. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. *Ecology*. 95, 1437–1443. <https://doi.org/10.1890/13-2226.1>
- Holdridge, L.R., 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José.
- Holmgren, M., Scheffer, M., 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*. 98, 1269–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01709.x>
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol*. 25, 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- INMET. Dados meteorológicos, Fortaleza. <https://portal.inmet.gov.br/> (accessed 20 April 2018).

- Krebs, C.J., 1999. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, two ed. Benjamin/Cummings, California.
- Lance, R.F., Bailey, P., Lindsay, D.L., Cobb, N.S., 2017. Precipitation and the robustness of a plant and flower-visiting insect network in a xeric ecosystem. *Journal of Arid Environments*. 144, 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.03.015>
- Lee, D.S., Maeng, S.E., Lee, J.W., 2012. Scaling of nestedness in complex networks. *Journal of the Korean Physical Society*. 60, 648-656.
- Lewinsohn, T.M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., Olesen, J.M., 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*. 113, 174-184. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x>
- Liancourt, P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Rixen, C., Dolezal, J., 2017. SGH: stress or strain gradient hypothesis? Insights from an elevation gradient on the roof of the world. *Annals of botany*. 120, 29-38. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx037>
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F., 2005. Is the change of plant – plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *J. Ecol.* 93, 748–757. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01017.x>
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F., 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant – plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *J. Ecol.* 94, 17–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01089.x>
- Malhi, Y., Silman, M., Salinas, N., Bush, M., Meir, P., Saatchi, S., 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*. 16, 3171-3175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>
- Maza-Villalobos, S., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., 2013. Effects of ENSO and temporal rainfall variation on the dynamics of successional communities in old-field succession of a tropical dry forest. *Plos One*. 8, 1-12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082040>
- Menezes, B.S, Martins, F.R, Dantas Carvalho, E.C, Souza, B.C, Silveira, A.P, Loiola, M.I.B., Araujo, F.S., 2020. Assembly rules in a resource gradient: Competition and abiotic filtering determine the structuring of plant communities in stressful environments. *Plos One*. 15, e0230097. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230097>
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A., Callaway, R.M., 2006. Do biotic interactions shape both sides of the

- humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*. 9, 767–773.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00935.x>
- Michalet, R., Le Bagousse-Pinguet, Y., Maalouf, J.P., Lortie, C.J., 2014. Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science*. 25, 609–613.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12123>
- Moro, M.F., Araújo, F.S., Martins, F.R., 2016. A phytogeographical metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Botanical Reviews*. 82,91-148.
- Morris, R.J., Gripenberg, S., Lewis, O.T., Roslin, T., 2014. Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology Letters*. 17, 340–49
<https://doi.org/10.1111/ele.12235>
- Newman, M., Girvan, M., 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical review E*. 69, 26113. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.69.026113>
- Nimer, E., 1989. *Climatologia do Brasil*, two ed. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Nogueira, M.J, Oliveria, J.G.B, Lins, R.C., Jatobá, I., 1992. Condições geoambientais do semi-árido brasileiro. *Ciência e Tropic*. 20, 173-198.
- Oliveira, T.S., Figueiredo, M.A., Nogueira, R.S., Sousa, S.C., Souza, S.S.G., Romero, R.E., Tavares, R.C. 2006. Histórico dos impactos antrópicos e aspectos geoambientais da serra de Baturité, Ceará, in: Oliveira, T.S. Araújo, F. S. (Eds.), *Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará*. UFC/COELCE, Fortaleza, pp. 19-70.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K. R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*. 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 11, 1633-1644.
- Ramos-Jiliberto, R., Domínguez, D., Espinoza, C., Lopez, G., Valdovinos, F.S., Bustamante, R.O., Medel, R., 2009. Topological change of Andean plant-pollinator networks along an

altitudinal gradient. *Ecological Complexity*. 1, 86–90.

<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.06.001>

Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B., Figueiredo, M.A., 1992. Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico: ecossistema caatinga, Sociedade Botânica do Brasil, Brasília.

Sampaio, E.V.S.B., 1995. Overview of the Brazilian Caatinga, in: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35-63.

Sfair, J.C., Rochelle, A.L.C., Rezende, A.A., Van Melis, J., Lara Weiser, V., Martins, F.R., 2010. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 12, 277-281.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.001>

Silveira, A.P., Loiola, M.I.B., Gomes, V.D.S., Lima-Verde, L.W., Oliveira, T.S., Silva, E.F., Otutumi, A.T., Ribeiro, K.A., Xavier, F.A.S., Bruno, M.M.A., Souza, S.S.G., Araujo, F.S., 2020. Flora de Baturité - Ceará: a wet island in the brazilian semiarid. *Floresta e Ambiente*, 27(4). <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.032018>

Soliveres, S., Eldridge, D.J., Hemmings, F., Maestre, F.T., 2012. Nurse plant effects on plant species richness in drylands: the role of grazing, rainfall and species specificity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 14, 402–410.

<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.09.003>

SUDENE. Resolução Nº 115. 23 Nov 2017. Recife, 2017.

<http://www.sudene.gov.br/images/arquivos/semiarido/arquivos/resolucao115-23112017-delimitacaodosemiarido-DOU.pdf> (accessed 30 May 2018).

Thébault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*. 329, 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>

Thornthwaite, C.W., 1941. Atlas of climatic types in the United States 1900-1939. U.S. D.A.

Thornthwaite, C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*. 38, 55-94.

Thornthwaite, C.W., Mather, J.R., 1955. The water balance. *Publ. Climatol. Lab. Climatol. Drexel Inst. Technol.* 8, 1-104.

Tirado, R., Pugnaire, F., 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*. 111, 437–444. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.14094.x>

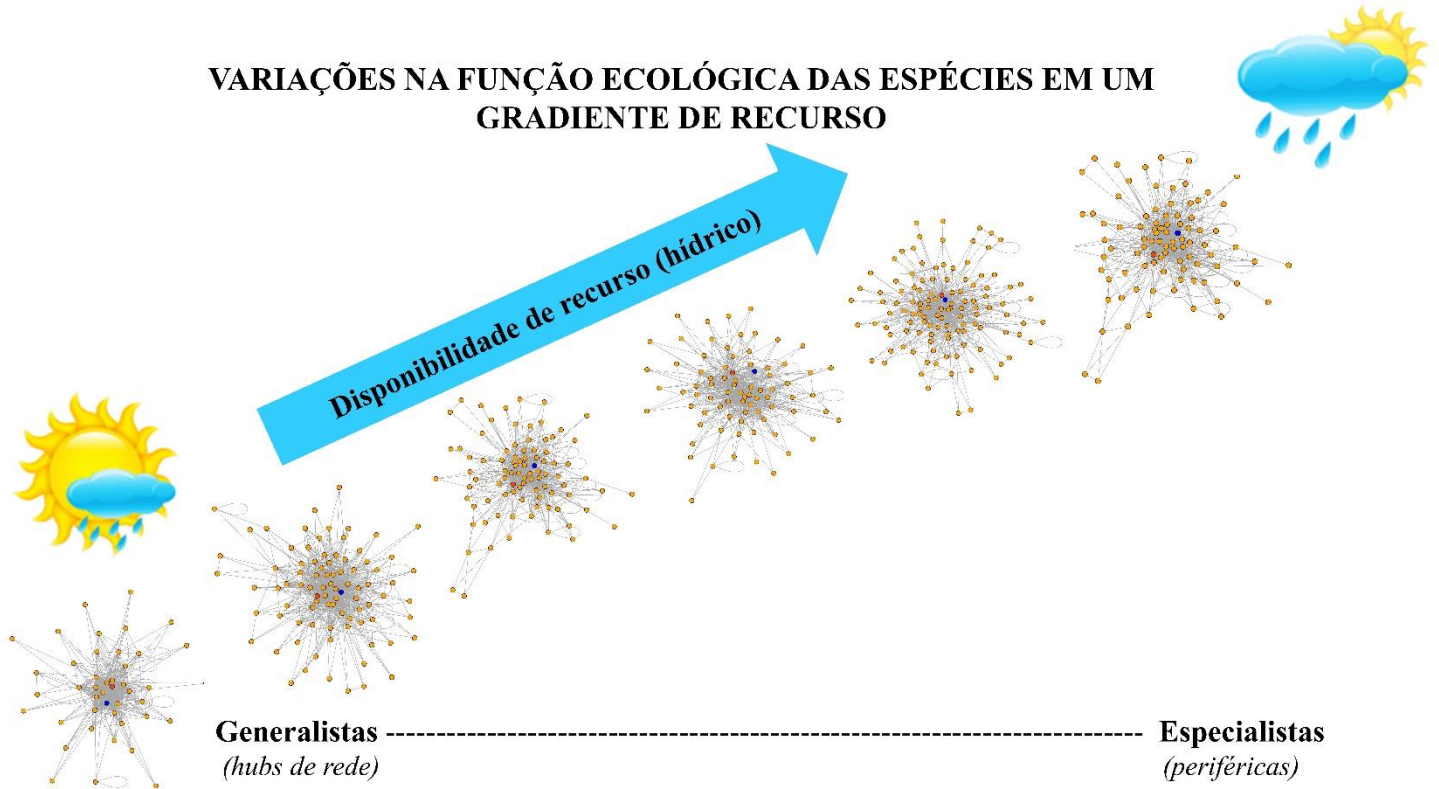
- Trøjelsgaard, K., Olesen, J.M., 2013. Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*. 22, 149-162. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00777.x>
- Tylianakis, J. M. Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J., 2010. Conservation of species interactions networks. *Biological Conservation*. 143, 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- UNEP. 1991. Status of desertification and implementation of the United Nations Plan of Action to Combat Desertification. United Nations Environment Programme, Nairobi.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K., 2004. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*. 74, 591-614. <https://doi.org/10.1890/03-4031>
- Verdú, M., Valiente-Banuet, A., 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist*. 172, 751-760. <https://doi.org/10.1086/593003>
- Weil, R.R., Brady, N.C., 2017. *The nature and properties of soils*, five ed. Pearson Education Limited, Harlow.

3 CAPÍTULO III

VARIAÇÕES NA FUNÇÃO ECOLÓGICA DAS ESPÉCIES EM UM GRADIENTE DE RECURSO

Capítulo apresentado na forma de artigo segundo as normas do periódico *Biotropica* (ISSN: 1744-7429).

VARIAÇÕES NA FUNÇÃO ECOLÓGICA DAS ESPÉCIES EM UM GRADIENTE DE RECURSO



VARIAÇÕES NA FUNÇÃO ECOLÓGICA DAS ESPÉCIES EM UM GRADIENTE DE RECURSO

Taysla R. A. Lima¹, Fernando R. Martins², Julia C. Sfair³, Bruno S. Menezes³, Flavia M. D. Marquitti⁴, Andréa P. Silveira⁵, Francisca S. Araújo³.

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, 60440-900, Fortaleza, CE, Brazil.
2. Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, P.O. Box 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.
3. Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, 60440-900 Fortaleza, CE, Brasil.
4. Departamento de Física da Matéria Condensada, Instituto de Física Gleb Wataghin, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil.
5. Faculdade de Educação de Itapipoca, Universidade Estadual do Ceará 62500-000 Itapipoca, CE, Brasil.

*Autor de correspondência: E-mail: taysla-bt@hotmail.com

RESUMO

Os efeitos da disponibilidade de recursos na estruturação das redes de interação entre diferentes níveis tróficos já estão bem consolidados. No entanto, análises no mesmo nível trófico que visem compreender os efeitos da variação de disponibilidade de recursos na função ecológica das espécies ainda são insipientes. Tais informações são importantes para o manejo sustentável de uma comunidade vegetal, assim como, inferir sobre os potenciais efeitos das mudanças climáticas e planejar de forma mais eficaz a restauração de áreas degradadas. A partir de análises das propriedades das espécies das redes de interação planta-planta, podemos inferir sobre o papel que cada espécie desempenha em uma comunidade. Visando entender como as funções ecológicas se alteram ao longo do gradiente de estresse, investigamos seis redes de interação planta-planta, a partir das análises de variáveis como: o tamanho da rede (S_i); a abundância das espécies (A_b); o grau relativo (K_r); a centralidade (b_c); a contribuição para maior conectividade dentro do módulo (Z_i) e entre os módulos (C_i) ao longo de um gradiente climático (índice de aridez: Ia) e de fertilidade do solo (carbono orgânico: CO). As funções ecológicas das espécies mudaram à medida que varia a disponibilidade de recursos, principalmente a disponibilidade hídrica. Em áreas com maior estresse hídrico e menor CO predominam espécies generalistas, enquanto nas áreas com maior disponibilidade hídrica e de CO predominam espécies periféricas, especialistas. Tais resultados podem ser explicados pela hipótese de exclusão competitiva, a maior riqueza em ambientes com maior disponibilidade de recursos se deve ao fato das espécies apresentarem nichos mais estreitos, domínio de especialista. Enquanto, em ambientes com maior restrição de recursos, há menor riqueza devido a nichos mais largos, com espécies generalistas. Baseado nesses resultados, inferimos que o aumento da aridez ocasionada pelo aquecimento global devido à crise climática do antropoceno poderá levar a uma maior mortalidade de espécies com nichos mais estreitos e, conseqüentemente, resultar em comunidades estruturadas por espécies generalistas. Portanto, visando a restauração da vegetação em cenários de mudanças climáticas é recomendável priorizar o plantio de espécies generalistas e para isso a aplicação das métricas de redes de interações facilitará conhecer a função ecológica das espécies em uma comunidade. No nosso estudo de caso, as espécies da família Myrtaceae tendem a apresentar alto número de conexões e serem *hubs* da rede e de módulos em áreas com maior disponibilidade hídrica e de CO. Dentre elas, destacamos *Myrcia splendens* por ser a espécie de maior grau, centralidade e conectividade dentro do módulo; e *Protium heptaphyllum*, que contribui para a coesão da rede e a conectividade dentro e entre os módulos da rede.

Palavras-chave: coocorrência planta-planta; gradiente de recursos; estrutura de interações; redes unipartidas.

3.1 INTRODUÇÃO

A riqueza e manutenção de espécies de uma determinada comunidade constitui um dos temas centrais da Ecologia (Ricklefs & Schluter, 1993). Compreender como as espécies coexistem localmente é uma questão fundamental na Ecologia de Comunidades (HilleRisLambers et al., 2012). A coexistência entre espécies de uma comunidade é mediada por diversos fatores, como fatores ligados a características ecológicas das espécies e do ambiente (HilleRisLambers et al., 2012). A variação na disponibilidade de recursos influencia diretamente em quais mecanismos terão maior peso na estruturação das comunidades (Walsh & Reznick, 2009; Miller et al., 2014; Siebenkäs et al., 2016; Gilbert et al., 2017). Em ambientes sob climas tropicais sazonalmente secos, a disponibilidade de água é o principal recurso limitante, e tem efeitos direto nas interações ecológicas (Schwinning & Sala, 2004; Keddy, 2007). A composição e a dinâmica das comunidades refletem os mecanismos de interações entre as espécies predominantes (Callaway, 2007). Isso se reflete nos modelos de organização das comunidades, como os modelos baseados nos mecanismos de competição e facilitação (Bertness & Callaway, 1994; Brooker & Callaghan, 1998; Maestre et al., 2009; Holmgren & Scheffer, 2010).

Análises de métricas de redes complexas estão entre as ferramentas estatísticas que possibilitam inferir sobre quais mecanismos têm maior efeito na composição e na estrutura de uma determinada comunidade (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007; Verdu & Valiente-Banuet, 2008; Welti & Joern, 2015; Delalandre & Montesinos-Navarro, 2018; Lima et al., 2021, capítulo 1). Dessa maneira, investigações para entender como as redes se alteram ao longo de gradientes de estresse possibilita inferir se alterações na disponibilidade de recursos e de condições molda as interações entre espécies (Pellissier et al., 2018). Em redes bipartidas de interação mutualística entre animais e plantas, a análise indireta da oferta de recursos, baseado na disponibilidade hídrica, tem demonstrado que em áreas com maior disponibilidade hídrica tende a diminuir o aninhamento e aumentar a modularidade (Trøjelsgaard & Olesen, 2013).

Inferências sobre os efeitos da disponibilidade de recursos na estruturação de redes entre animais e plantas já estão bem documentadas na literatura (Dalsgaard et al., 2011; Welti & Joern, 2015; Lance et al., 2017; Tylianakis & Morris, 2017; Pellissier et al., 2018). Com aplicações ainda insipientes na literatura, é possível utilizarmos também essas métricas em análises no mesmo nível trófico com redes unipartidas, com o objetivo de entender quais são as

espécies ecologicamente mais importantes na estruturação da comunidade, assim como, verificar como essas espécies importantes atuam à medida que a disponibilidade de recurso varia.

Propriedades estruturais, como aninhamento, modularidade e conectância, são métricas que descrevem padrões de interações da rede (Bascompte et al., 2003). Ao partir da escala de rede para a escala de espécies é possível identificar os possíveis papéis funcionais de cada espécie e inferir sobre quais são fundamentais para a organização estrutural da rede. A partir do número de interações é possível inferir sobre a especialização da espécie no uso de recurso (Dunne et al., 2002; Bascompte & Jordano, 2007, Dormann et al., 2009; Fortuna et al., 2010; Thébault & Fontaine, 2010). A especialização das espécies está relacionada a variações nas condições ambientais e conseqüentemente a disponibilidade de recursos (Srivastava & Lawton, 1998; Schemske, 2002). A medida que aumenta a precipitação e a temperatura, aumenta a produtividade primária do ecossistema e, conseqüentemente, a especialização das espécies (Srivastava & Lawton, 1998; Schemske, 2002). Uma vez que, a maior disponibilidade de recursos aumenta o processo de exclusão competitiva que resulta em nichos mais estreitos e maior diversidade de espécie (Pianka, 1996), ou seja, a competição pode levar a coexistência através da mediação da utilização de porções diferentes nos eixos do nicho que representam fatores limitantes (Schoener, 1974). Por outro, lado ambientes com menor disponibilidade de recursos as espécies apresentam nichos mais largos e conseqüentemente, menor diversidade de espécies (Pianka, 1996). Trabalhos realizados com redes mutualísticas bipartidas demonstram a relação entre o aumento na disponibilidade de recursos e aumento no número de espécies especialistas (Abrahamczyk & Kessler, 2010; Dalsgaard et al., 2011). Baseado na métrica de conectividade podemos classificar as espécies em: periféricas que são espécies especialistas, ou seja, estão ligadas quase que exclusivamente a espécies dentro de seu módulo; conectoras que ligam vários módulos; *hubs* de módulos e conectadas a muitas espécies dentro do seu próprio módulo e *hubs* de rede que são generalistas atuando como conectoras e *hubs* de módulos, portanto, importantes para a coesão da rede como um todo e do seu próprio módulo (Olesen et al., 2007; Liang et al., 2016).

Desse modo, aplicamos o modelo de redes unipartidas para investigar como o papel funcional das espécies se alteram na estruturação das redes de interação planta-planta ao longo de um gradiente de estresse. Esperamos que: (1) os táxons apresentem diferentes funções na estruturação de redes de interação no gradiente de recurso; (2) à medida que a disponibilidade de recursos (água e nutriente do solo) aumenta, há um aumento do número de espécies periféricas (especialistas) na rede.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O semiárido Brasileiro é regionalmente conhecido como Domínio das Caatingas (Andrade-Lima, 1981) ou Polígono das secas (Oliveira et al., 1992). Devido à predominância do clima semiárido na região (BSh, Sistema de Koppen, Alvares et al. 2014), o Domínio das Caatingas é uma ecorregião do bioma mundial de desertos e arbustos xéricos (Olson et al., 2001). Na ecorregião da Caatinga, a maioria das altitudes variam entre 20 e 500 m acima do nível do mar (Moro et al., 2016) e a precipitação média anual total está entre 400-800 mm, sob um clima Köppen-Geiger Bsh semiárido quente (Peel et al., 2007; Souza et al., 1992). Entretanto, as condições climáticas variam de acordo com a distância do mar, a altitude e a face de exposição do relevo aos ventos mais úmidos provenientes do oceano, as chuvas orográficas (Ab'Saber, 1974; Nimer, 1989).

O estudo foi realizado na Serra de Baturité, localizada entre as coordenadas 38°57'47'' W - 4°08'21'' S e 39°02'32'' W - 4°27'10'' S, na região semiárida do estado do Ceará, distante cerca de 100 km da zona costeira. Essa região possui clima Aw (tropical com estação seca de inverno) de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007), com uma variação altitudinal de 200 a 1.014m, com precipitação média entre 1.100 a 1.700 mm e temperaturas médias entre 26-28 °C (Souza et al. 1988; Nimer, 1989; FUNCEME, 2005).

Ao longo do gradiente de variação altitudinal da Serra de Baturité, e, conseqüentemente, gradiente de aridez, a vegetação varia em altura, em composição de espécies e em deciduidade foliar (ver Araújo et al., 2006; Silveira et al., 2020). Nas altitudes abaixo de 600 m da vertente a sotavento a zona de vida predominante, segundo classificação de Holdridge's (1967) é a *Basal Very Dry Tropical Forest*, sob uma evapotranspiração potencial 2-4 vezes maior que a precipitação. As árvores são decíduas e espinesscentes, com a predominância em riqueza de espécies das famílias Euphorbiaceae e Fabaceae (Araújo et al., 2006; Silveira et al., 2020). Entre 600 e 800 m de altitude, ocorre a *Premontane Dry Tropical Forest* e acima de 800 m ocorre a *Premontane Moist Tropical Forest* no qual a evapotranspiração potencial é igual ou menor que a precipitação. Em florestas *premontane dry* e *moist forests*, as famílias Fabaceae, Myrtaceae e Euphorbiaceae predominaram. Na vertente a barlavento com altitudes superiores a 600 m ocorre a vegetação *Premontane Moist Tropical Forest*, com as famílias Myrtaceae, Fabaceae e Rubiaceae predominando (Araújo et al., 2006; Silveira et al., 2020), e a *Basal Dry Tropical*

Forest em altitudes abaixo de 600 m. O índice de aridez e a fertilidade do solo variam à medida que aumenta a altitude, caracterizando assim, um gradiente abiótico de variações climáticas-edáficas.

Para o gradiente climático utilizamos o índice de aridez (Ia), onde em cada área o índice foi calculado de acordo com a UNEP (1991):

$$(Ia) = P / ETP$$

onde: ETP é a evapotranspiração potencial anual e P é a precipitação média anual total (Tabela 1). O índice de aridez expressa a quantidade de água que o solo obtém (P) em relação à água necessária (ETP). Portanto, quanto mais alto, mais água as plantas recebem. O índice de aridez (Ia) é classificado de acordo com sua amplitude em hiperárido (<0,05); árido (0,05-0,20); semiárido (0,21-0,50); subúmido seco (0,51-0,65) e subúmido e úmido (> 0,65; UNEP, 1991). Para o gradiente edáfico utilizamos o carbono orgânico total do solo (CO, em g/kg) de cada área que foi realizado por Oliveira et al. (2006), esses autores seguiram os métodos analíticos propostos pela EMBRAPA (1997).

3.2.2 Dados da vegetação e construção das redes

Para a construção das redes de interação planta-planta, utilizamos o banco de dados fitossociológico da flora lenhosa de seis áreas distribuídas na Serra de Baturité (Tabela 5), construído por Araújo et al. (2006). Essas áreas são as mesmas em que Oliveira et al. (2006) realizaram as análises de carbono orgânico do solo (CO) (Tabela 5). O método utilizado no levantamento fitossociológico foi o de pontos-quadrantes que nos fornece dados de distância entre plantas e o ponto (Cottam & Curtis, 1956). A partir das distâncias médias entre as plantas e cada ponto e do número de indivíduos de cada espécie foram calculados o número de indivíduos por unidade de área (Krebs, 1999). A distância média (\pm erro padrão) entre os indivíduos e o ponto foi de 2,79 m \pm 0,44.

Tabela 5. Localização dos locais de coleta e suas respectivas altitudes (m); posto pluviométrico; altitude do posto pluviométrico; formações vegetais seguindo a classificação de Holdridge's; índice de aridez (Ia) e carbono orgânico total do solo (CO, em g/kg) na Serra de Baturité, Ceará, Brasil. *Dados de Oliveira et al. (2006).

Serra						
Área	1	2	3	4	5	6
Município	Sítio Salvas/Guaramiranga	Sítio Taveiras/Baturité	Sítio Jardim/Mulungu	Sítio Sinimbu/Guaramiranga	Sítio Lagoa/Guaramiranga	Sítio Arvoredo/Guaramiranga

	4° 15' 32" S 38° 58,1' 51.3" W	4° 17' 54.3" S 38° 55' 10.4" W	4° 17' 10.7" S 39° 00' 3.8" W	4° 17' 49,8" S 38° 55' 59" W	4° 12' 21.7" S 38° 58' 16.2" W	4° 13' 5" S 38° 55' 54.5" W
Vertente	Sotavento	Barlavento	Sotavento	Barlavento	Sotavento	Barlavento
Altitude (Sítio)	550 m	600 m	760 m	695 m	940 m	935 m
Estação Climática	Canindé 4° 20' 60" S 39° 17' 60" W	Baturité 4° 19' 58.8" S 38° 52' 0.098" W	Mulungu 4° 18' 20.59" S 38° 59' 49.89" W	Pacoti 4° 13' 1.2" S 38° 55' 0.098" W	Aratuba 4° 25' 0.99" S 39° 2' 49.6" W	Guaramiranga 4° 16' 1.2" S 38° 55' 59.89" W
Altitude (Estação)	155 m	175 m	784 m	736 m	830 m	871 m
Formações Vegetais	<i>Basal very dry tropical forest</i>	<i>Basal dry tropical forest</i>	<i>Premontane dry tropical forest</i>	<i>Premontane dry tropical forest</i>	<i>Premontane moist tropical forest</i>	<i>Premontane moist tropical forest</i>
Ia	0.37	0.62	1.09	1.46	1.17	1.68
TOC³	0.2	0.49	0.43	0.34	2.5	0.96

Foram amostrados apenas os indivíduos adultos lenhosos, com diâmetro ao nível no solo igual ou maior a 3 cm e a altura igual ou maior a 1 m (Rodal et al., 1992). Em cada uma das seis áreas foram distribuídos quatro transectos de 200 m de comprimento, paralelos entre si e no sentido da variação altitudinal. A equidistância entre cada transecto de uma mesma área variou de 30 a 50 m. Em cada transecto foram sorteados 50 pontos-quadrante ao longo dos 200 m de comprimento, excluindo-se os pontos cuja distância mínima se sobrepôs às plantas já amostradas no ponto anterior, totalizando 800 indivíduos por área.

De acordo com Uriarte et al. (2004) indivíduos arbóreos co-ocorrentes em parcelas de 20 x 20 m influenciam no crescimento e na sobrevivência entre si. Com base nesses autores, assumimos que indivíduos presentes no mesmo ponto-quadrante interagem entre si. A partir dos dados de campo do levantamento fitossociológico realizados por Araújo et al. (2006), construímos uma matriz de adjacência $A_{N \times N}$, em que N o número de espécies do sistema. Cada célula da matriz a_{ij} foi preenchida com 1, se a espécie da coluna j co-ocorre com a espécie da linha i do mesmo ponto quadrante, e preenchido com zero caso contrário. A partir dessa matriz de dados, construímos uma rede complexa unipartida para cada área, totalizando seis redes ao longo do gradiente abiótico.

3.2.3 Análise de dados

A riqueza foi definida pelo número de espécies amostradas em cada área (S_i). O grau relativo (K_r) de cada espécie foi definido como a proporção de interações em que uma espécie estabelece em relação ao total de interações possíveis na rede (Dunne et al., 2002; Dormann et al., 2009). A abundância da cada espécie foi definida pelo número de ocorrência em cada área

(Ab). A centralidade (b_c), determinada se a espécie atua como um conector entre diferentes partes da rede (Mello et al., 2015). A caracterização da posição da espécie i em relação aos módulos, foi realizada a partir das medidas de grau de padronização dentro do módulo (Z_i) e a conectividade entre os módulos (C_i) (Guimerà & Amaral, 2005). O grau padronizado dentro do módulo (Z_i) foi definido como:

$$Z_i = \frac{K_{i,s} - K_s}{\sigma_{K_s}}$$

Onde, $K_{i,s}$ é o número de interações de espécie i dentro do seu módulo s , K_s e σ_{K_s} é a média e o desvio padrão do número de interações que as espécies do módulo s estabelecem dentro do próprio módulo. A conectividade entre os módulos de uma espécie i (C_i) foi definida como:

$$C_i = 1 - \sum_{t=1}^{N_M} \left(\frac{K_{i,t}}{K_i} \right)^2$$

Onde N_M é o número de todos os módulos da rede, $K_{i,t}$ é o número de interações da espécie i com as espécies dos módulos t , com $t \in [1, N_M]$, e K_i é o número de interações da espécie i na rede.

Classificamos o papel funcional que cada espécie desempenha na estrutura da rede a partir da conectividade dentro do módulo (Z_i) e a conectividade entre os módulos (C_i) em: periféricas ($Z_i \leq 2.5$, $C_i \leq 0.62$), as espécies que apresentam poucos *links* dentro de seus módulos; conectores ($Z_i \leq 2.5$, $C_i > 0.62$), as espécies que são vinculadas a vários módulos; *hubs* de módulo ($Z_i > 2.5$, $C_i \leq 0.62$), altamente conectados em seus próprios módulos; e *hubs* de rede ($Z_i > 2.5$, $C_i > 0.62$), altamente conectados tanto em seus próprios módulos quanto em outros módulos (Olesen et al., 2007; Liang et al., 2016).

Posteriormente, construímos uma matriz de correlação com todas as métricas por espécies em cada área (K_r , b_c , Z_i , C_i e Ab), testamos a normalidade dos dados com o teste de Shapiro-Wilk. Usamos o coeficiente de *Pearson* quando as variáveis apresentaram distribuição normal ou o coeficiente de *Spearman* quando não apresentaram distribuição normal. Para eliminar as variáveis colineares, retiramos uma variável de cada par com $r \geq 0,7$ e $p \leq 0,05$ (Dormann et al., 2013) Apêndice A (Material Suplementar). Finalmente, realizamos duas análises de regressão múltipla linear e selecionamos o índice de aridez (Ia) e o carbono orgânico do solo (CO) como variáveis explicativas e as variáveis não-colineares, grau relativo (K_r) e

conectividade entre os módulos (C_i) médio das espécies como variáveis resposta. Testamos a normalidade dos resíduos através do teste de Shapiro e homocedasticidade através do teste de Fligner-Killeen. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2011) considerando $p < 0,05$ como nível significativo.

3.4 RESULTADOS

O total de 249 espécies, distribuídas em 59 famílias compuseram as seis redes de interação planta-planta, das quais as famílias de maior representatividade foram Myrtaceae com 43 espécies e Fabaceae com 27 espécies (Apêndice B; Material Suplementar). A maior riqueza de espécies (S_i) foi registrada nas áreas situadas nas altitudes acima de 800 m, com maior disponibilidade hídrica e de carbono orgânico do solo, ao passo que, a menor riqueza, ocorreu na área de menor altitude da vertente a sotavento: menor disponibilidade hídrica e de carbono orgânico. As espécies das famílias Myrtaceae e Fabaceae desempenham importantes funções na estruturação das redes. Nas áreas do gradiente de maior disponibilidade de recurso espécies da família Myrtaceae contribuem para conectividade da rede e são *hubs* de rede e de módulo, com função generalista. A medida que, diminui a disponibilidade dos recursos no gradiente representantes da família Fabaceae passam a ser funcionalmente as mais importantes para a estruturação das redes, como por exemplo, *hubs* de rede e módulo, conectoras de diferentes partes da rede.

As espécies de maior abundância foram *Myrcia splendens* (Myrtaceae) ($Ab = 138$) na área 6 e *Neea obovata* (Nyctaginaceae) ($Ab = 132$) na área 5 (Tabela 6). Essas espécies também apresentaram maior grau relativo e centralidade dentre as seis redes de interação (*Myrcia splendens*: $K_r = 0.66$; $b_c = 0.20$ e *Neea obovata*: $K_r = 0.66$; $b_c = 0.26$). Apesar de *Neea obovata* ocorrer em todas as seis áreas, apenas na área 5 (maior disponibilidade de recurso) a espécie apresentou características de generalista e desempenha o papel de conectar diferentes partes da rede.

Tabela 6. Propriedades das redes e das espécies. Riqueza (S_i); espécie de maior contribuição para conectividade dentro do módulo (Z_i) e entre os módulos (C_i). Os números de cada rede correspondem as áreas descritas na tabela 1.

Área	S_i	Ab	Z_i	C_i
1	44	<i>Cordia glazioviana</i>	<i>Aspidosperma ulei</i>	<i>Croton argyrophylloides</i>
		(113)	(2.99)	(0.78)
2	87	<i>Protium heptaphyllum</i>	<i>Ziziphus undulata</i>	<i>Protium heptaphyllum</i>
		(64)	(3.51)	(0.82)

3	75	<i>Pilocarpus spicatus</i> (97)	<i>Sebastiania macrocarpa</i> (4.01)	<i>Platymiscium floribundum</i> (0.81)
4	79	<i>Byrsonima sericea</i> (69)	<i>Thyrsodium spruceanum</i> (3.59)	<i>Talisia longifolia</i> (0.77)
5	117	<i>Neea obovata</i> (132)	<i>Myrcia splendens</i> (3.84)	<i>Brunfelsia uniflora</i> (0.81)
6	90	<i>Myrcia splendens</i> (138)	<i>Ilex sapotifolia</i> (3.82)	<i>Protium heptaphyllum</i> (0.77)

Nas áreas de maior disponibilidade hídrica e de carbono orgânico (área 5 e 6, nas maiores altitudes) as espécies que mais contribuíram para a conectividade dentro dos módulos da rede (Z_i) e desempenham a função de *hubs* de redes foram *Myrcia splendens* ($Z_i = 3.84$) e *Ilex sapotifolia* ($Z_i = 3.82$) respectivamente. A maior contribuição para a conectividade entre os módulos da rede (C_i) nessas mesmas áreas foram *Brunfelsia uniflora* ($C_i = 0.81$) e *Protium heptaphyllum* ($C_i = 0.77$) que desempenham a função de conectores de redes (Figura 3). Nas áreas de menor disponibilidade de recurso (áreas 1 e 2, nas menores altitudes) as espécies que contribuíram para a conectividade dentro dos módulos da rede foram *Aspidosperma ulei* ($Z_i = 2.99$) e *Ziziphus undulata* ($Z_i = 3.51$) e entre os módulos *Croton argyrophylloides* ($C_i = 0.78$) e *Protium heptaphyllum* ($C_i = 0.82$) (Figura 3).

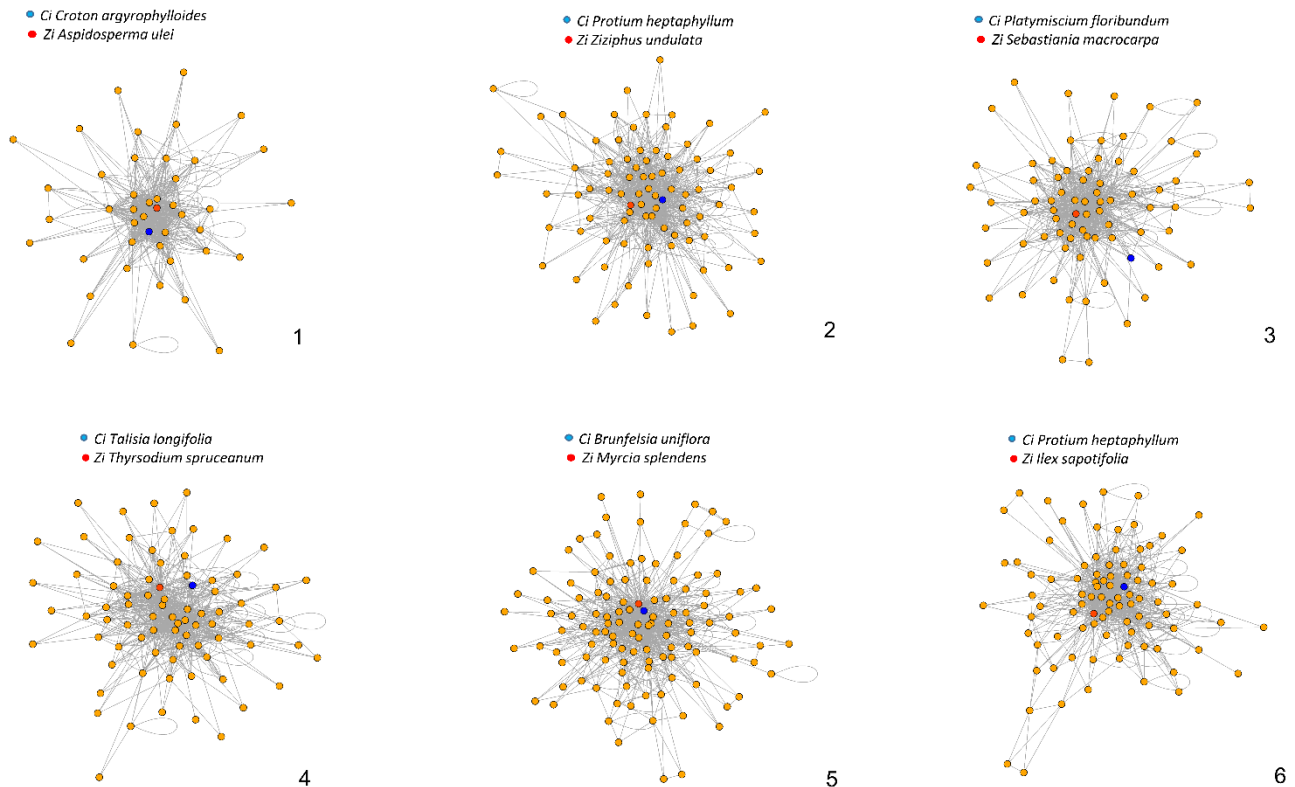


Figura 3. Redes de interação planta-planta com suas respectivas espécies de maior importância para conectividade dentro do módulo (Z_i), ponto azul, e entre os módulos (C_i), ponto vermelho. Os números de cada rede, correspondem as áreas descritas na tabela 1.

Nas seis redes analisadas, cerca de 51% das espécies são consideradas periféricas. Enquanto, 45% são consideradas conectoras, 0,8% *hubs* no módulo e 3% *hubs* de rede (Figura 4). As espécies *Myrcia splendens* e *Ilex sapotifolia* desempenham a função de *hubs* de redes estando altamente conectadas tanto em seus próprios módulos quanto em outros módulos da rede nas áreas (5 e 6) de maior disponibilidade hídrica e de carbono orgânico no solo. Nessas áreas cerca de 63% e 52% das espécies são periféricas e 33% e 44% são conectoras. Nas áreas de altitude intermediária grande parte das espécies são periféricas com 67% das espécies na área 3 e 46% das espécies na área 4. Ao passo que, nas áreas de baixa altitude 39% das espécies são periféricas na área 1 e apenas 27% na área 2.

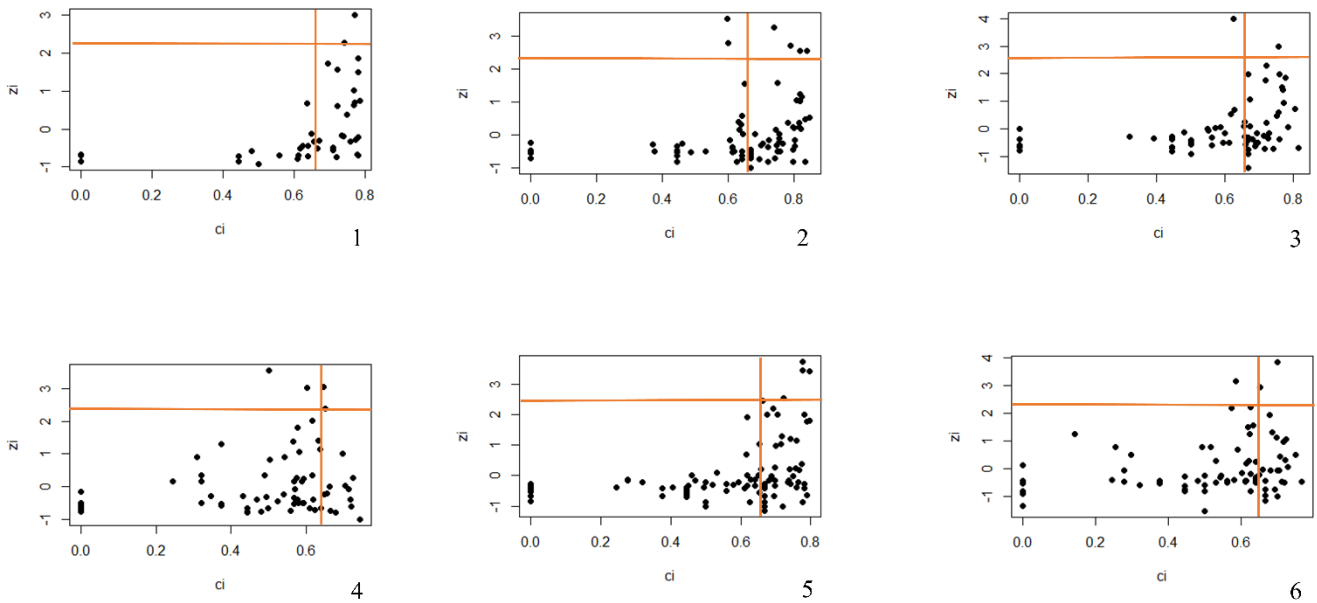


Figura 4. Relação entre a conectividade dentro do módulo (Z_i) e a conectividade entre os módulos (C_i) de cada espécie por área. Os números de cada rede, correspondem as áreas descritas na tabela 1.

Ao longo do gradiente, nas áreas de maior disponibilidade de recurso as espécies que se destacaram como *hubs* de rede foram *Ilex sapotifolia*, *Myrcia splendens*, *Neea obovata* e *Talisia longifolia* que conectam outras espécies tanto em seus próprios módulos quanto em outros módulos da rede. Nas áreas com disponibilidade intermediária de recurso, os *hubs* de redes foram *Ilex sapotifolia*, *Protium heptaphyllum*, *Stryphnodendron guianense* e *Pilocarpus spicatus*. Nas áreas de baixa disponibilidade de recurso *Byrsonima sericea*, *Aspidosperma ulei* e novamente *Myrcia splendens* e *Protium heptaphyllum* são *hubs* de redes, alterando assim o papel de *hubs* de rede à medida ocorrem variações na disponibilidade de recurso.

Na análise de regressão múltipla considerando o grau médio das espécies (K_r) como variável resposta em função do Ia e CO com $K_r = -0.038 \text{ Ia} - 0.124 \text{ CO}$, $r^2 = 0.77$, $P < 0.05$, $F = 9.796$. Para a conectividade entre o módulo (C_i) em função do Ia e CO com $C_i = -0.117 \text{ Ia} - 0.002 \text{ CO}$, $r^2 = 0.88$, $P < 0.01$, $F = 1.10$.

3.5 DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram que as propriedades a nível de espécie das redes de interação planta-planta são influenciadas pelo gradiente de recurso hídrico e de fertilidade. As espécies da família Myrtaceae desempenham importantes funções para a estrutura das redes de

interação nas áreas de maior disponibilidade de recursos (água e carbono orgânico). Essas espécies apresentam importante contribuição para a conectividade da rede e são *hubs* de rede e de módulo. Entretanto, à medida que diminui a disponibilidade dos recursos (água e carbono orgânico) as espécies de Myrtaceae funcionam como periféricas. Nessas áreas com maiores restrições de recursos, as espécies das famílias Fabaceae, Euphorbiaceae e Burseraceae são funcionalmente as mais importantes para a estruturação das redes, como por exemplo, *hubs* de rede e módulo, conectoras de diferentes partes da rede.

No Nordeste Brasileiro, a família Myrtaceae está entre as de maior riqueza e abundância nas áreas mais úmidas e de solos ácidos (Gentry, 1988; Araujo et al., 1998; Araujo & Martins, 1999; Araujo et al., 1999; Rodal et al., 2005; Lima et al., 2009; Silveira et al., 2020). A família Fabaceae é melhor representada nas áreas mais secas do semiárido brasileiro (Moro et al., 2014; Silveira et al., 2020). A maior riqueza de espécies de Fabaceae em áreas mais secas, ocorre devido às inúmeras adaptações para condições de estresse hídrico (Lavin et al., 2004; Schrire et al., 2005), como estratégia de tolerância à seca realizando ajustes na condutividade hidráulica, aumento da resistência à cavitação, alteração das trocas gasosas e sobrevivência celular em baixos níveis (Tyree et al., 2003; Oliveira et al., 2015; Lima et al., 2018). Portanto, são espécies bastante importantes para as redes de interação planta-planta em condições de baixa disponibilidade hídrica. Em nosso estudo nas áreas com baixa disponibilidade hídrica e de baixa fertilidade, as principais espécies que contribuíram para a estrutura das redes foram *Platymiscium floribundum* (Fabaceae), *Sebastiania macrocarpa* (Euphorbiaceae), *Croton argyrophylloides* (Euphorbiaceae) e *Protium heptaphyllum* (Burseraceae), espécies típicas de ambientes secos (Araújo et al., 2006; Moro et al., 2014).

Estudos indicam que as espécies que estabelecem muitas interações são mais importantes para manutenção de todo o sistema da rede (Memmott et al., 2004; Bezerra et al., 2009). Com base nisso, *Myrcia splendens* (Myrtaceae) e *Neea obovata* (Nyctaginaceae), por terem apresentado maior abundância e o maior número de interações nas áreas de maior altitude, podem ser consideradas espécies importantes na manutenção da estrutura das redes e devem ser priorizadas em ações de conservação e manutenção da diversidade de espécies. A abundância das espécies está fortemente correlacionada com as propriedades das espécies, pois influencia diretamente na organização das redes de interações ecológicas (Canard et al., 2014). Espécies de maior abundância tendem a ser generalistas e são mais propensas a encontrar parceiros de interação dentro da rede (Fort et al., 2016) e serem *hubs* (Hackett et al., 2019). De fato, espécies mais abundantes nas redes tendem a desempenhar importantes funções, como *hubs* de redes (Dupont et al., 2003; Vázquez & Aizen 2003; Fort et al., 2016), conforme

encontramos em nossos resultados, uma vez que, as propriedades das espécies de conectividade dentro do módulo, grau relativo e centralidade são fortemente correlacionadas com a abundância. Entretanto, a conectividade entre os módulos não é influenciada pela abundância de determinada espécie, ou seja, a função de conectar diferentes módulos da rede, não necessariamente é realizada pelas espécies de maior ocorrência na rede.

Poucas espécies desempenharam um papel significativo na estrutura das redes (*hubs* de rede e *hubs* de módulo), padrão semelhante ao encontrado em outros estudos (Olesen et al., 2007; Bosch et al., 2009; Liang et al., 2016). Entretanto, a maioria das espécies foram conectoras ou periféricas. Nas áreas de maior disponibilidade de recursos, mais que 50% das espécies foram periféricas, ou seja, são espécies especialistas. Espécies com essas características, conforme Olesen et al. (2007) e Martín González et al. (2012) possuem poucas ligações e quando apresentam interação, estão ligadas quase que exclusivamente a espécies dentro de seu próprio módulo (Olesen et al., 2007; Martín González et al., 2012). A maior disponibilidade de recursos, está relacionada com a especialização biótica (Srivastava & Lawton, 1998; Schemske, 2002; Câmara et al., 2018). A maior disponibilidade de recursos resulta em nichos mais estreitos e conseqüentemente, maior diversidade de espécie (Pianka, 1996), ou seja, uma mediação da utilização de porções diferentes nos eixos do nicho que representam fatores limitantes (Schoener, 1974). Por outro, lado ambientes com menor disponibilidade de recursos as espécies apresentam nichos mais largos e conseqüentemente, menor diversidade de espécies (Pianka, 1996).

Para as redes de interação planta-planta ocorrentes ao longo do gradiente de disponibilidade de recurso, duas espécies se destacaram e são de suma importância para a organização e configuração das redes. *Myrcia splendens* que possui ampla distribuição geográfica no Brasil, e ocorre em diferentes fitofisionomias (Legrand & Klein, 1969). De acordo com os estudos realizados por Amorim e Melo Júnior (2016) é uma espécie de alta plasticidade fenotípica, ocorrendo em diferentes condições ambientais. *Myrcia splendens* desempenha importantes funções nas redes de interação das áreas de maior disponibilidade de recurso sendo a espécie de maior número de interações, maior contribuição para a conexão da rede e para a conectividade dentro dos módulos. Entretanto, apesar de ocorrer em áreas de menor altitude, apresentar ampla ocorrência e alta plasticidade, a espécie não desempenha funções importantes para a estrutura das redes nessas áreas de baixa altitude provavelmente as restrições abióticas limitam seu papel na estrutura das redes nessas áreas. Outra espécie importante é *Protium heptaphyllum* que é uma espécie de ampla distribuição, ocorrendo em diferentes fitofisionomias do Brasil (Daly, 2007). Apresenta baixa taxa de mortalidade, alta

resistência e bem adaptável a condições adversas, apresentando também alta plasticidade fenotípica (Silva-Neto et al., 2015). *Protium heptaphyllum* é uma espécie generalista que ocorre apenas nas áreas 2, 4 e 6 (vertente a barlavento), entretanto, nessas áreas a espécie é de suma importância para a organização das interações na rede, contribuindo para a coesão da rede e a conectividade dentro e entre os módulos da rede. A espécie apesar de não ocorrer ao longo do gradiente, mantém seu papel funcional nas redes nas áreas de sua ocorrência. Possivelmente por que nas áreas de sua ocorrência, as mudanças de fatores abióticos são mais amenas em relação as áreas 1, 3 e 5, fazendo com que a espécie mantenha seu papel.

Portanto, de acordo com nossos resultados fatores climáticos e edáficos influenciam nas propriedades das espécies. De forma geral, espécies periféricas tendem a ser mais comuns em locais com maior disponibilidade de recurso, provavelmente porque ocorrem espécies com nichos ecológicos mais estreitos, possibilitando assim uma maior riqueza de espécies em relação às áreas com menor disponibilidade de recurso que apresenta baixa riqueza de espécies. Esse resultado é importante, porque em locais com maior aridez e menor fertilidade de solo, determinadas espécies podem ser muito importantes na organização e configuração das interações e, portanto, serem importantes na estrutura da comunidade e no manejo sustentável da vegetação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 pelo apoio e bolsa de doutorado concedida à primeira autora; ao estágio na universidade Estadual de Campinas (UNICAMP) sob a supervisão do prof. Dr. Fernando Roberto Martins; à Carlos Eduardo Carvalho pela elaboração do mapa de localização da área de estudo.

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. N. (1974). O domínio morfoclimático Semi-Árido das caatingas brasileiras. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia.
- Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2010). Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology*. 151, 615– 625.

Amorim, M. W., & de Melo Júnior, J. C. F. (2016). Plasticidade morfológica de *Myrcia splendens* (Sw) CD. (Myrtaceae) ocorrente em Mata Atlântica e Cerrado. *Iheringia. Série Botânica*. 71(3), 261-268.

Andrade-lima, D. (1981). The Caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botanica*, São Paulo, 4, pp. 149-153.

Araújo, F. S. D., & Martins, F. R. (1999). Physiognomy and organization of the " carrasco" vegetation on the Ibiapaba plateau, Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 13(1), 01-13.

Araujo, F. S. D., Sampaio, E. V., Figueiredo, M. A., Rodal, M. J. N., & Fernandes, A. G. (1998). Composição florística da vegetação de carrasco, Novo Oriente, CE. *Brazilian Journal of Botany*. 21(2), 105-116.

Araújo, F. S., Martins, F. R., & Shepherd, G. J. (1999). Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(4), 663-678.

Araújo, F. S., Santos, V. G., Silveira, A. P., Figueiredo, M. A., Oliveira, R. F., Bruno, M. M. A., Lima-Verde, L. W., & Silva, E. F. (2006). Efeito da variação topoclimática na fisionomia e estrutura da vegetação da Serra de Baturité, Ceará. In: Oliveira, T. S., Araújo, F.S. (Ed.). *Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará* (pp.137–162). Fortaleza: UFC/COELCE.

Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 567–593.

Bascompte, J., Jordan, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of National Academy of Science USA*. 100, 9383–9387.

Bertness, M., & Callaway, R. M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193.

Bezerra, E. L. S., Machado, I. C. S., & Mello M. A. R. (2009). Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*. 78, 1096-1101.

- Bosch, J., Martín González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology Letters*. 12, 409–419.
- Brooker, R. W., & Callaghan, T. V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*. 81, 196–207.
- Callaway, R. M. (2007). Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer Science & Business Media.
- Câmara, T., Leal, I. R., Blüthgen, N., Oliveira, F. M., Queiroz, R. T. D., & Arnan, X. (2018). Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *Journal of Animal Ecology*. 87(4), 1022-1033.
- Canard, E. F., Mouquet, N., Mouillot, D., Stanko, M., Miklisova, D., & Gravel, D. (2014). Empirical evaluation of neutral interactions in host-parasite networks. *The American Naturalist*. 183(4), 468-479.
- Cottam, G., & Curtis, J. T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*. 37, 451-460.
- Dalsgaard, B., Magård, E., Fjeldså, J., Martín González, A. M., Rahbek, C., Olesen, J. M., Ollerton, J., Alarcón, R., Cardoso Araujo, A., Cotton, P. A., Lara, C., Machado, C. G., Sazima, I., Sazima, M., Timmermann, A., Watts, S., et al. (2011). Specialization in plant–hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE*. 6, e25891.
- Daly, D. C. 2007. A new section of *Protium* from the neotropics. *Studies of neotropical Burseraceae XIII. Brittonia*. 59: 1-24
- Delalandre, L., & Montesinos-Navarro, A. (2018). Can co-occurrence networks predict plant–plant interactions in a semi-arid gypsum community? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 31, 36-43.
- Dormann, C. F., et al. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 36, 027-046.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>

- Dormann, C. F., Fründ, F., Blüthgen, N., & Gruber, B. 2009. Indices, graphs and null models: analysing bipartite ecological networks. *Open Ecol. J.* 2, 7–24.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–67.
- Dupont, Y. L., Hansen, D. M., & Olesen, J. M. (2003). Structure of a plant–flower–visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography.* 26, 301–310.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) Centro Nacional de Pesquisa de Solos. (1997). Manual de métodos e análises de solo. 2 ed. Rio de Janeiro – RJ, 212p. (EMBRAPA- CNPS. Documento,1).
- Fort, H., Vázquez, D. P., & Lan, B. L. (2016). Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecol. Lett.* 19, 4– 11.
- Fortuna M. A. et al. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *J. Anim. Ecol.* 78, 811–817.
- Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME). (2005). Relatório de pluviometria por faixa de anos – estado do Ceará. Departamento de Apoio Tecnológico (DETEC), Fortaleza (on-line). <http://www.funceme.br/DEPAM/index.htm> (accessed 10 April 2018).
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 75,1-34.
- Gibert, J. P., Allen, R. L., Hruska III, R. J., & DeLong, J. P. (2017). The ecological consequences of environmentally induced phenotypic changes. *Ecology letters.* 20(8), 997-1003.
- Guimerà, R., & Amaral, L. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature.* 433(7028), 895–900.
- Hackett, T. D., Sauve, A. M., Davies, N., Montoya, D., Tylianakis, J. M., & Memmott, J. (2019). Reshaping our understanding of species' roles in landscape-scale networks. *Ecology letters.* 22(9), 1367-1377.

- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 43, 227- 248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San José: Tropical Science Center, 124 p.
- Holmgren, M., & Scheffer, M. (2010). Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*. 98, 1269–1275.
- Keddy, P. A. (2007). *Plants and Vegetation Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, New York.
- Krebs, C.J., (1999). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, two ed. Benjamin/Cummings, California.
- Krebs, C.J. (1999). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 2nd edition, Editora Benjamin/Cummings. Universiade da Califonia, pp. 620.
- Lance, R. F., Bailey, P., Lindsay, D. L., & Cobb, N. S. (2017). Precipitation and the robustness of a plant and flower-visiting insect network in a xeric ecosystem. *Journal of Arid Environments*. 144, 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.03.015>
- Lavin, M., Schrire, B. D., Lewis, G. P., Pennington, R. T., Delgado-Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C. E., Beyra-Matos, A., & Wojciechowski, M. F. (2004). Metacommunity processes rather than continental tectonic history better explain geographically structured phylogenies in legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Series* 359. 1450, 1509–1522.
- Legrand, C. D., & Klein, R. M. (1969). *Myrcia DC. (Fasc. Mirt.)*. In: R. Reitz (Ed.). *Flora Ilustrada Catarinense* (pp. 219-330).
- Liang, Y., Zhao, H., Deng, Y., Zhou, J., Li, G., & Sun, B. (2016). Long-term oil contamination alters the molecular ecological networks of soil microbial functional genes. *Frontiers in microbiology*. 7, 60.
- Lima, J. R., et al. (2009). Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 23(3), 756-763.

- Lima, T. R. A., et al. (2018). Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytologist*. 219(4), 1252-1262.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*. 97, 199–205.
- Martín González, A. M., Allesina, S., Rodrigo, A., & Bosch, L. (2012). Drivers of compartmentalization in a Mediterranean pollination network. *Oikos*. 121, 2001–2013.
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, F., Kissling, D. W., Sekercioğlu, H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*. 124, 1031–1039.
- Memmott, J., Waser N. M., & Price M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of Royal Society of London*. 271, 2605-2611.
- Miller, L. P., Matassa, C. M., & Trussell, G. C. (2014). Climate change enhances the negative effects of predation risk on an intermediate consumer. *Glob. Chang. Biol*. 20, 3834– 3844.
- Moro, M. F., NicLughadha, E., Filer, D. L., Araújo, F. S., & Martins, F. R. (2014). A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa*. 160, 1-118.
- Moro, M.F., Araújo, F.S., & Martins, F.R. (2016). A phytogeographical metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Botanical Reviews*. 82,91-148.
- Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. 2. ed. -Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 104, 19891–19896.
- Oliveira, C. C.; Zandavalli, R. B., Lima, A. L. A., & Rodal, M. J. N. (2015). Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. *Austral Ecology*. 40, 40–49.
- Oliveira, T. S., Figueiredo, M. A., Nogueira, R. S., Sousa, S. C., Souza, S. S. G., Romero, R. E., & Tavares, R. C. (2006). Histórico dos impactos antrópicos e aspectos geoambientais da

serra de Baturité, Ceará, in: Oliveira, T. S., & Araújo, F. S. (Ed.). *Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará* (pp. 19-70). UFC/COELCE, Fortaleza.

Olson, D. M., et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*. 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)

Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 11(5), 1633-1644.

Pellissier, L., et al. (2018). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*. 93(2), 785-800.

Pianka, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: A re-view of concepts. *The American Naturalist*, 100, 33–46. <https://doi.org/10.1086/282398>

Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (1993). *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. Chicago: The University of Chicago Press.

Rodal, M. J. N., Sales, M. F., Silva, M. J. D., & Silva, A. G. D. (2005). Flora de um Brejo de Altitude na escarpa oriental do planalto da Borborema, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 19(4), 843-858.

Rodal, M. J. N., Sampaio, E. V. S. B., & Figueiredo, M. A. (1992). *Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico: ecossistema caatinga*. Brasília: Sociedade Botânica do Brasil.

Schemske, D. W. (2002). Ecological and evolutionary perspectives on the origins of tropical diversity. In R. I. Chazdon, & T. C. Whitmore (Eds.), *Foundations of tropical forest biology* (pp. 163– 173). Chicago, IL: University Chicago Press.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, Washington, 185: 27-39.

Schrire, B. D., Lavin, M., Lewis, G. P. (2005). Biogeography of the Leguminosae. In: Lewis, G., Schrire, B. D., Mackinder, B., & Lock, M. (Ed.) (pp. 21–54). *Legumes of the world*. Richmond: Royal Botanic Gardens Kew.

- Schwinning, S., & Sala, O. E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*. 141, 211-220.
- Siebenkäs, A., et al. (2016). Resource availability alters biodiversity effects in experimental grass-forb mixtures. *PLoS ONE*. 11, e0158110.
- Silva-neto, C. M., Venturoli, F., Goncalves, B. B., & Ferreira, G. A. (2015). Incremento diamétrico de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand em Floresta estacional semidecídua sob manejo, em Pirenópolis, Goiás. *Interciência*. 40, 564-569.
- Silveira, A.P., et al. (2020). Flora de Baturité - Ceará: a wet island in the brazilian semiarid. *Floresta e Ambiente*. 27(4). <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.032018>
- Souza, M.J.N., 1988. Contribuição ao estudo das unidades morfoestruturais do estado do Ceará. *Revista de Geologia* 1: 73–91.
- Srivastava, D. S., & Lawton, J. H. (1998). Why more sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*. 152, 510–529.
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*. 329, 853–856.
- Tyree, M.T, Engelbrecht, B.M.J, Vargas, G., & Kursar, T.A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama: relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*. doi: 10.1104/pp.102.018937
- Trøjelsgaard, K., & Olesen, J. M. (2013). Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*. 22, 149-162. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00777.x>
- Tylianakis, J. M., & Morris, R. J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 48.
- UNEP. (1991). Status of desertification and implementation of the United Nations Plan of Action to Combat Desertification. Nairobi.
- Uriarte, M., Canham, C. D., Thompson, J., & Zimmerman, J. K. (2004). A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*. 74(4), 591-614. <https://doi.org/10.1890/03-4031>

Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2003). Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*. 84, 2493– 2501.

Verdú, M., & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist*. 172, 751-760.

Walsh, M. R., & Reznick, D. N. (2009). Phenotypic diversification across an environmental gradient: a role for predators and resource availability on the evolution of life histories. *Evolution*. 63, 3201– 3213.

Welti, E. A. R., & Joern, A. (2015). Structure of trophic and mutualistic networks across broad environmental gradients. *Ecology and Evolution*. 5(2), 326–334.

4 CONCLUSÕES GERAIS DA TESE

No capítulo II, analisamos as propriedades estruturais das redes de interação planta-planta: modularidade, aninhamento e conectância e a relação com variáveis climáticas e edáficas através de análises de regressão múltipla e escolha de modelo mínimo. Nas áreas com menor índice de aridez (mais secos), a rede apresentou maior aninhamento, indicativo que a facilitação é o mecanismo predominante na estruturação da comunidade. Enquanto, nas áreas com maior índice de aridez, mais úmidos, a estrutura da rede apresentou maior modularidade, indicativo do predomínio de interações competitivas. Aninhamento nos locais de maior estresse hídrico e competição em condições de maior umidade confirma as previsões da SGH. Porém, se adicionarmos o componente de fertilidade do solo não confirmamos a SGH: carbono orgânico e soma de bases, nos locais mais úmido há maior teor de carbono orgânico, proporcionado pela decomposição da serapilheira devido à maior umidade, mas menor soma de bases devido à maior lixiviação do solo. Portanto, se usarmos o índice de aridez, a estruturação da rede de interações é explicada pela SGH, mas se analisarmos apenas com base nos dados de fertilidade do solo, refutamos a SGH. Baseado nisso, confirmamos que as controvérsias na literatura sobre a SGH se deve ao tipo de gradiente analisado. Considerando que em clima tropical semiárido o principal filtro abiótico é a disponibilidade de água, inclusive para solubilizar os nutrientes do solo que são absorvidos pelas plantas, nossos resultados confirmam a SGH.

No Capítulo III, investigamos seis redes de interação planta-planta, a partir das análises de variáveis como: o tamanho da rede (S_i); a abundância das espécies (Ab); o grau relativo (K_r); a centralidade (b_c); a contribuição para maior conectividade dentro do módulo (Z_i) e entre os módulos (C_i) ao longo de um gradiente climático (índice de aridez: Ia) e de fertilidade do solo (carbono orgânico: CO). Análises no mesmo nível trófico que visem compreender os efeitos da variação de disponibilidade de recursos na função ecológica das espécies são importantes para o manejo sustentável de uma comunidade vegetal, assim como, inferir sobre os potenciais efeitos das mudanças climáticas e planejar de forma mais eficaz a restauração de áreas degradadas. As funções ecológicas das espécies mudaram à medida que varia a disponibilidade de recursos, principalmente a disponibilidade hídrica. Em áreas com maior estresse hídrico e menor CO predominam espécies generalistas, enquanto nas áreas com maior disponibilidade hídrica e de CO predominam espécies periféricas, especialistas. Tais resultados podem ser explicados pela hipótese de exclusão competitiva, a maior riqueza em ambientes com maior disponibilidade de recursos se deve ao fato das espécies apresentarem

nichos mais estreitos, predomínio de especialista. Enquanto, em ambientes com maior restrição de recursos, há menor riqueza devido a nichos mais largos, com espécies generalistas.

Baseado nesses resultados, podemos inferir que a crise climática antropogênica no semiárido brasileiro, cujas previsões são de aumento na temperatura e redução de 30% na precipitação até do final do século XXI, resultará em na redução da diversidade de espécies periféricas e aumentará o domínio de espécies generalistas. Em gradientes muito severos, pesquisas têm demonstrado que o mecanismo competição predomina nos dois extremos, com baixa riqueza e predomínio de competição nos extremos de aridez e alta riqueza e predomínio de competição no extremo de maior oferta de recurso. Como não temos climas muito úmidos no domínio semiárido brasileiro, potencialmente haverá perda de diversidade em todos os ambientes ao longo do gradiente. As atuais áreas aonde as comunidades estão estruturadas pelo predomínio da facilitação, passarão a ser estruturadas espécies periféricas e desaparecerão as generalistas. Nas comunidades de ambientes atuais mais úmidos perderão as espécies periféricas e passarão a ser estruturadas por espécies generalista, predominará o mecanismo de facilitação, com nichos mais largos.

Em síntese, ao longo do gradiente de recurso analisado, verificamos maior aninhamento (facilitação) em locais mais secos e com menor teor de carbono orgânico, e maior modularidade em locais mais úmidos e maior teor de carbono orgânico confirmando os pressupostos da Hipótese do Gradiente de Estresse (SGH). Porém, ao se considerar a fertilidade química do solo isoladamente, o aninhamento foi maior em solos mais férteis, enquanto a modularidade foi maior em solos menos férteis, resultado oposto ao esperado pelo SGH. Entretanto, em climas mais secos a água é o principal fator limitante na estruturação das comunidades.

O papel funcional das espécies que compõem as redes de interação planta-planta é influenciado pela disponibilidade de recurso, principalmente a disponibilidade hídrica. Em áreas com maior estresse hídrico predominam espécies generalistas, enquanto nas áreas com maior disponibilidade hídrica predominam espécies periféricas, especialistas e maior riqueza de espécies. A maior riqueza em ambientes com maior disponibilidade de recursos se deve ao fato das espécies apresentarem nichos mais estreitos, predomínio de especialista. Enquanto, em ambientes com maior restrição de recursos, há menor riqueza devido a nichos mais largos, com espécies generalistas.

Inferimos que o aumento da aridez ocasionada pelo aquecimento global devido à crise climática do antropoceno poderá levar a uma maior mortalidade de espécies com nichos mais estreitos e, conseqüentemente, resultar em comunidades estruturadas por espécies

generalistas. Portanto, a restauração da vegetação para ser sustentável em cenários de mudanças climáticas é recomendável priorizar o plantio de espécies generalistas e para isso a aplicação das métricas de redes de interações facilitará conhecer a função ecológica das espécies em uma comunidade. No caso específico da Serra de Baturité, as espécies da família Myrtaceae tendem a apresentar alto número de conexões e serem *hubs* da rede e de módulos em áreas com maior disponibilidade hídrica e de CO₂. Dentre elas, destacamos *Myrcia splendens* por ser a espécie de maior grau, centralidade e conectividade dentro do módulo; e *Protium heptaphyllum*, que contribui para a coesão da rede e a conectividade dentro e entre os módulos da rede.

Desse modo, demonstramos que as redes de interação planta-planta refletem os efeitos do gradiente de estresse de recurso, alterando assim, propriedades da estrutura da rede como um todo, assim como, as propriedades das espécies que compõem as redes de interação. Demonstramos que os resultados de análises conjuntas de condições abióticas e métricas de redes complexas forneceram argumentos mais robustos para inferir sobre os mecanismos estruturadores da comunidade conforme as condições ambientais variam.

REFERÊNCIAS

- BASCOMPTE, J.; JORDAN, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of National Academy of Science USA**, v. 100, p. 9383–9387, 2003.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 38, p. 567–593, 2007.
- BERTNESS, M.; CALLAWAY, R. M. Positive interactions in communities. **Trends Ecol. Evol.**, v. 9, p. 191–193, 1994.
- BLOIS, J. L., ZARNETSKE, P. L., FITZPATRICK, M. C.; FINNEGAN, S. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. **Science**, v. 341, p. 499-504, 2013.
- BOWKER M. A.; SOLIVERES S.; MAESTRE F. T. Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crust. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 551-560, 2010.
- 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, p. 196–207, 1998.
- BROOKER, R.W. *et al.* acilitation in plant communities: the past, the present and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 18–24, 2008.
- BUTTERFIELD, B. J.; BRADFORD, J. B.; ARMAS, C.; PRIETO, I; PUGNAIRE, F. I. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. **Funct. Ecol.**, v. 30, p. 10–19, 2016.
- CALLAWAY, R. M. **Positive interactions and interdependence in plant communities.** Springer Science & Business Media, 2007.
- CALLAWAY, R. M. *et al.* Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v. 417, p. 844–848, 2002.
- CASPER, B. B. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *cryptantha flava*: Effects of density, associations with shrubs, and plant size. **Oecologia**, v. 106, p. 144–152, 1996.
- CAVIERES, L. A. *et al.* Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. **Journal of Vegetation Science**, v. 13, p. 547–554, 2002.
- CAVIERES, L. A. *et al.* Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. **New Phytologist**, v. 169, p. 59–69, 2006.

- DORMANN, C. F.; FRÜND, F.; BLÜTHGEN, N.; GRUBER, B. Indices, graphs and null models: analysing bipartite ecological networks. **Open Ecol. J.**, v. 2, p. 7–24, 2009.
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecol. Let.**, v. 5, p. 558–67, 2002.
- DUPONT, Y. L. *et al.* Spatio temporal variation in the structure of pollination networks. **Oikos**, v. 118, p. 1261–1269, 2009.
- FONTAINE, C.; THÉBAULT, E. Comparing the conservatism of ecological interactions in plant–pollinator and plant–herbivore networks. **Popul Ecol.**, v. 57, p. 29–36, 2015.
- FORTUNA, M. A. *et al.* Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 811–817, 2010.
- GRAHAM, S. P.; HASSAN, H. K.; BURKETT-CADENA, N. D.; GUYER, C.; UNNASCH, T. R. Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. **PLoS ONE**, v. 4, p. e787, 2009.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 1269–1275, 2010.
- HOLZAPFEL, C.; TIELBÖRGER, K.; PARAG, H.A.; KIGEL, J.; STERNBERG, M. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. **Basic and Applied Ecology**, v. 7, p. 268–279, 2006.
- INGS, T. *et al.* Ecological networks – beyond food webs. **J. Anim. Ecol.**, v. 78, p. 253–269, 2009.
- KIKVIDZE, Z. *et al.* Climatic drivers of plant-plant interactions and diversity in alpine communities. **Alpine Botany**, v. 121, p. 63–70, 2011.
- KRASNOV, B. R.; FORTUNA, M. A.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I. S.; SHENBROT, G. I.; POULIN, P. Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host–parasite networks. **Am. Nat.**, v. 179, p. 501–511, 2012.
- LEWINSOHN, T. M.; PRADO, P. A.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, p. 174–184, 2006.
- MAESTRE, F. T.; CALLAWAY, R. M.; VALLADARES, F.; LORTIE, C. J. 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. **Proceedings of the Royal Society of London B Supplement**, v. 271, p. S331–S333, 2004.
- MAESTRE, F. T.; RODRÍGUEZ, F.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J.; BELLOT, J. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semi-arid steppe: a multivariate geostatistics approach. **Plant Ecol.**, v. 179, p. 133–147, 2005.

MAGLIANESI, M. A.; BLÜTHGEN, N.; BÖHNING-GAESE, K.; SCHLEUNING, M. Functional structure and specialization in three tropical plant–hummingbird interaction networks across an elevational gradient in Costa Rica. **Ecography**, v. 38, p. 1119–1128, 2015.

MARTÍN GONZÁLEZ, A. M.; ALLESINA, S.; RODRIGO, A.; BOSCH, L. Drivers of compartmentalization in a Mediterranean pollination network. **Oikos**, v. 121, p. 2001–2013, 2012.

MELLO, M. A. R.; RODRIGUES, F. A.; COSTA, L. F.; KISSLING, D. W.; SEKERCIOĞLU, H.; MARQUITTI, F. M. D.; KALKO, E. K. V. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. **Oikos**, v. 124, p. 1031–1039, 2015.

OLESEN, J. M.; JORDANO, P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. **Ecology**, v. 83, p. 2416–2424, 2002.

OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L.; JORDANO, P. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 104, p. 19891–19896, 2007.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 4, p. 53-74, 1973.

RICO-GRAY, V. *et al.* Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant–plant network. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 6, p. 289-295, 2012.

SACCONI, P.; PAGÈS, J. P.; DELZON, S.; BRUN, J. J.; MICHALET, R. The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, p. 403–414, 2009.

SAIZ H.; ALADOS, C. L. Effect of livestock grazing in the partitions of a semiarid plant–plant spatial signed network. **Acta Oecologica**, v. 59, p. 18-25, 2014.

SCHOENER, T. W. Resource Partitioning in Ecological Communities. **Science**, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974.

TAKEMOTO, K. *et al.* Climatic seasonality may affect ecological network structure: Food webs and mutualistic networks. **Biosystems**, v. 121, p. 29-37, 2014.

THÉBAULT, E.; FONTAINE, C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. **Science**, v. 329, p. 853–856, 2010.

TIRADO, R.; PUGNAIRE, F. Community structure and positive interactions in constraining environments. **Oikos**, v. 111, p. 437–444, 2005.

TRAILL, L. W. *et al.* Mechanisms driving change: altered species interactions and ecosystem function through global warming. **J. Anim. Ecol.**, v. 79, p. 937–947, 2010.

TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 25-48, 2017.

TYLIANAKIS, J. M. *et al.* Conservation of species interactions networks. **Biological Conservation**, v. 143, p. 2270–2279, 2010.

VÁZQUEZ, D. P.; BLÜTHGEN, N.; CAGNOLO, L.; CHACOFF, N. P. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, v. 103, p. 1445-1457, 2009.

ZHANG, L.; MI, X.; SHAO, H. Phylogenetic relatedness influences plant interspecific interactions across stress levels in coastal ecosystems: a meta-analysis. **Estuaries and Coasts**, v. 39(6), p. 1669-1678, 2016.

**APÊNCICE A - COEFICIENTE DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MÉTRICAS DAS
ESPÉCIES POR ÁREA**

Área 1	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.4166			
K_r	0.8970	0.5285		
b_c	0.8419	0.3396	0.9000	
Ab	0.9401	0.3731	0.9054	0.9319

Área 2	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.3208			
K_r	0.8611	0.5183		
b_c	0.8732	0.3677	0.8985	
Ab	0.8772	0.3996	0.9370	0.9522

Área 3	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.3411			
K_r	0.8627	0.5190		
b_c	0.8309	0.3361	0.8670	
Ab	0.8804	0.3366	0.8724	0.8792

Área 4	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.3216			
K_r	0.9020	0.4832		
b_c	0.8557	0.3059	0.8919	
Ab	0.8705	0.3617	0.9103	0.8524

Área 5	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.3769			
K_r	0.8429	0.4537		
b_c	0.6695	0.2219	0.8875	
Ab	0.7361	0.2850	0.9431	0.9719

Área 6	Z_i	C_i	K_r	b_c
Z_i				
C_i	0.2846			
K_r	0.8149	0.4337		
b_c	0.6817	0.2048	0.8284	
Ab	0.6352	0.2339	0.8531	0.9593

**APÊNDICE B - LISTA DE ESPÉCIES E SUAS RESPECTIVAS FAMÍLIAS POR
ÁREA**

Espécies	Família	Área					
		1	2	3	4	5	6
<i>Abarema jupunba</i>	Fabaceae		x				
<i>Abarema jupunba var. trapezifolia</i>	Fabaceae		x	x	x	x	x
<i>Acanthocladus dichromus</i>	Polygalaceae			x			
<i>Actinostemon concolor</i>	Euphorbiaceae					x	
<i>Actinostemon klotzschii</i>	Euphorbiaceae			x			
<i>Actinostemon verticillatus</i>	Euphorbiaceae			x			
<i>Albizia polycephala</i>	Fabaceae		x	x	x		x
<i>Alchornea glandulosa subsp. iricurana</i>	Euphorbiaceae				x		
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae					x	
<i>Alseis floribunda</i>	Rubiaceae	x	x	x			
<i>Amaioua intermedia</i>	Rubiaceae		x		x	x	x
<i>Aparisthium cordatum</i>	Euphorbiaceae						x
<i>Apeiba tibourbou</i>	Rubiaceae		x		x	x	x
<i>Aspidosperma multiflorum</i>	Apocynaceae	x		x			
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	Apocynaceae	x					
<i>Aspidosperma ulei</i>	Apocynaceae	x					
<i>Banara guianensis</i>	Salicaceae		x	x	x		x
<i>Basiloxylon brasiliensis</i>	Malvaceae		x				
<i>Bauhinia cheilantha</i>	Fabaceae	x					
<i>Bauhinia sp. 1</i>	Fabaceae		x	x			
<i>Bernardia tamanduana</i>	Euphorbiaceae					x	
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	Moraceae		x		x	x	
<i>Brunfelsia uniflora</i>	Solaneceae					x	
<i>Buchenavia tetraphylla</i>	Combretaceae			x	x	x	x
<i>Bunchosia acuminata</i>	Malpighiaceae				x	x	x
<i>Bunchosia sp. 1</i>	Malpighiaceae					x	

<i>Byrsonima aff. sessifolia</i>	Malpighiaceae					x	
<i>Byrsonima crispa</i>	Malpighiaceae						x
<i>Byrsonima sericea</i>	Malpighiaceae		x	x	x	x	x
<i>Byrsonima sericea var. eglandulosa</i>	Malpighiaceae						x
<i>Byrsonima sp. 1</i>	Malpighiaceae			x		x	
<i>Byrsonima sp. 2</i>	Malpighiaceae			x			
<i>Calycolpus sp. 1</i>	Myrtaceae			x			
<i>Campomanesia aromatica</i>	Myrtaceae		x		x	x	x
<i>Campomanesia sp. 1</i>	Myrtaceae				x	x	x
<i>Campomanesia sp. 2</i>	Myrtaceae					x	
<i>Casearia commersoniana</i>	Salicaceae					x	
<i>Casearia sp. 1</i>	Salicaceae					x	
<i>Casearia sp. 2</i>	Salicaceae		x				
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae		x		x	x	x
<i>Cecropia palmata</i>	Urticaceae		x		x		x
<i>Ceiba glaziovii</i>	Malvaceae	x		x			
<i>Cereus jamacaru</i>	Cactaceae	x		x			
<i>Cestrum schlechtendalii</i>	Solanaceae						x
<i>Chamaecrista zygophylloides</i>	Fabaceae			x			
<i>Chloroleucon dumosum</i>	Fabaceae	x		x			
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Sapotaceae		x				
<i>Chrysophyllum sp. 1</i>	Sapotaceae					x	
<i>Chrysophyllum sp. 2</i>	Sapotaceae		x				
<i>Cinnamomum triplinerve</i>	Lauraceae					x	x
<i>Clidemia hirta</i>	Melastomataceae						x
<i>Clusia nemorosa</i>	Clusiaceae		x		x	x	x
<i>Coccoloba polystachia</i>	Polygonaceae		x				
<i>Coccoloba sp. 1</i>	Polygonaceae	x					
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Bixaceae	x		x		x	
<i>Colubrina glandulosa</i>	Rhamnaceae		x		x		
<i>Commiphora leptophloeos</i>	Burseraceae	x		x			

<i>Copaifera langsdorffii</i>	Fabaceae	x		x	x	x
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae		x			
<i>Cordia anabaptista</i>	Boraginaceae				x	
<i>Cordia glazioviana</i>	Boraginaceae	x				
<i>Cordia rufescens</i>	Boraginaceae				x	
<i>Cordia trichotoma</i>	Boraginaceae	x	x		x	x
<i>Coussarea contracta</i>	Rubiaceae	x				
<i>Coutarea hexandra</i>	Rubiaceae				x	
<i>Croton argyrophyloides</i>	Euphorbiaceae	x	x			
<i>Croton blanchetianus</i>	Euphorbiaceae	x	x			
<i>Croton floribundus</i>	Euphorbiaceae			x		x
<i>Croton sp. 1</i>	Euphorbiaceae	x		x		x
<i>Cupania racemosa</i>	Sapindaceae					x
<i>Cynophalla flexuosa</i>	Capparaceae	x	x			
<i>Daphnopsis racemosa</i>	Thymelaeaceae	x		x	x	x
<i>Duguetia riedeliana</i>	Annonaceae		x			
<i>Endlicheria sp. 1</i>	Lauraceae					x
<i>Erythroxylum affine</i>	Erythroxylaceae	x				
<i>Erythroxylum flaccidum</i>	Erythroxylaceae		x			
<i>Erythroxylum macrochaetum</i>	Erythroxylaceae		x			
<i>Erythroxylum mucronatum</i>	Erythroxylaceae			x	x	x
<i>Erythroxylum squamatum</i>	Erythroxylaceae			x		x
<i>Erythroxylum subrotundum</i>	Erythroxylaceae		x			
<i>Erythroxylum tenue</i>	Erythroxylaceae				x	
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	Rutaceae	x		x	x	x
<i>Eugenia acutata</i>	Myrtaceae		x			
<i>Eugenia cachoeirensis</i>	Myrtaceae	x		x	x	x
<i>Eugenia egensis</i>	Myrtaceae		x			
<i>Eugenia flavescens</i>	Myrtaceae		x			
<i>Eugenia florida</i>	Myrtaceae				x	
<i>Eugenia ligustrina</i>	Myrtaceae		x		x	x

<i>Eugenia moschata</i>	Myrtaceae	x		x		x	
<i>Eugenia schottiana</i>	Myrtaceae		x	x			
<i>Eugenia sp. 1</i>	Myrtaceae				x	x	
<i>Eugenia sp. 2</i>	Myrtaceae			x			
<i>Eugenia sp. 3</i>	Myrtaceae					x	x
<i>Faramea hyacinthina</i>	Rubiaceae		x		x	x	x
<i>Faramea sp. x</i>	Rubiaceae		x			x	
<i>Faramea sp. 2</i>	Rubiaceae		x			x	x
<i>Ficus americana subsp. guianensis</i>	Moraceae	x	x	x	x	x	x
<i>Garcinia gardneriana</i>	Clusiaceae		x		x	x	x
<i>Gomidesia sp. 1</i>	Myrtaceae			x			
<i>Guapira laxa</i>	Nyctaginaceae			x			
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae					x	
<i>Guettarda angelica</i>	Rubiaceae		x	x		x	x
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	Bignoniaceae			x	x	x	
<i>Handroanthus serratifolius</i>	Bignoniaceae		x		x	x	
<i>Heisteria blanchetiana</i>	Olacaceae		x				
<i>Heisteria perianthomega</i>	Olacaceae		x			x	
<i>Helicteres baruensis</i>	Malvaceae	x					
<i>Helicteres sp. 1</i>	Malvaceae	x					
<i>Helicteres velutina</i>	Malvaceae	x		x			
<i>Hyeronima oblonga</i>	Phyllanthaceae				x		x
<i>Hymenaea eriogyne</i>	Fabaceae		x			x	
<i>Ilex sapotifolia</i>	Aquifoliaceae		x		x	x	x
<i>Inga bollandii</i>	Fabaceae		x		x	x	
<i>Inga ingoides</i>	Fabaceae		x		x	x	x
<i>Inga laurina</i>	Fabaceae					x	
<i>Jacaranda brasiliana</i>	Bignoniaceae		x		x	x	x
<i>Jacaratia spinosa</i>	Caricaceae		x			x	
<i>Jatropha mollissima</i>	Euphorbiaceae	x		x			
<i>Justicia sp. 1</i>	Acanthaceae	x					

<i>Lafoensia pacari</i>	Lythraceae								x
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	x							
<i>Lantana radula</i>	Verbenaceae	x							
<i>Libidibia ferrea</i>	Fabaceae								x
<i>Licaria sp. 1</i>	Lauraceae								x
<i>Machaerium hirtum</i>	Fabaceae		x						x
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae		x						
<i>Manihot carthagenensis</i>	Euphorbiaceae	x	x	x				x	x
<i>Manilkara rufula</i>	Sapotaceae		x	x	x			x	x
<i>Marlierea sp. 1</i>	Myrtaceae						x		x
<i>Marleria sp. 2</i>	Myrtaceae							x	
<i>Maytenus erythroxyla</i>	Celastraceae		x	x	x			x	
<i>Maytenus gonoclada</i>	Celastraceae				x				
<i>Maytenus obtusifolia</i>	Celastraceae				x			x	x
<i>Maytenus schumanniana</i>	Celastraceae								x
<i>Maytenus sp. 1</i>	Celastraceae		x					x	
<i>Maytenus sp. 2</i>	Celastraceae		x	x	x			x	x
<i>Maytenus sp. 3</i>	Celastraceae		x			x		x	
<i>Miconia affinis</i>	Melastomataceae		x			x		x	x
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae		x			x			
<i>Miconia amacurensis</i>	Melastomataceae								x
<i>Miconia benthamiana</i>	Melastomataceae								x
<i>Miconia prasina</i>	Melastomataceae		x			x		x	x
<i>Micropholis guyanensis</i>	Sapotaceae								x
<i>Micropholis sp. 1</i>	Sapotaceae								x
<i>Mimosa arenosa</i>	Fabaceae	x						x	
<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	Fabaceae	x	x					x	
<i>Mimosa sp. 1</i>	Fabaceae	x						x	
<i>Mimosa sp. 2</i>	Fabaceae	x							
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	Anacardiaceae	x							
<i>Myrcia sp. 1</i>	Myrtaceae		x					x	x

<i>Myrcia sp. 2</i>	Myrtaceae		x		x	x	x
<i>Myrcia sp. 3</i>	Myrtaceae						x
<i>Myrcia sp. 4</i>	Myrtaceae						x
<i>Myrcia sp. 5</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrcia sp. 6</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrcia splendens</i>	Myrtaceae		x		x	x	x
<i>Myrcia sylvatica</i>	Myrtaceae				x	x	x
<i>Myrcia tomentosa</i>	Myrtaceae						x
<i>Myrciaria sp. 1</i>	Myrtaceae		x			x	x
<i>Myrciaria sp. 2</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrciaria sp. 3</i>	Myrtaceae				x		
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Fabaceae				x		
<i>Myrsine guianensis</i>	Primulaceae				x	x	
<i>Myrsine umbellata</i>	Primulaceae		x		x	x	x
<i>Myrtaceae 1</i>	Myrtaceae		x				x
<i>Myrtaceae 10</i>	Myrtaceae		x		x	x	x
<i>Myrtaceae 11</i>	Myrtaceae		x		x		
<i>Myrtaceae 12</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrtaceae 13</i>	Myrtaceae				x	x	
<i>Myrtaceae 2</i>	Myrtaceae				x	x	x
<i>Myrtaceae 3</i>	Myrtaceae				x		
<i>Myrtaceae 4</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrtaceae 5</i>	Myrtaceae					x	
<i>Myrtaceae 6</i>	Myrtaceae				x		
<i>Myrtaceae 7</i>	Myrtaceae					x	x
<i>Myrtaceae 8</i>	Myrtaceae					x	x
<i>Myrtaceae 9</i>	Myrtaceae		x		x	x	
<i>Nectandra cuspidata</i>	Lauraceae		x				x
<i>Neea obovata</i>	Nyctaginaceae		x	x	x	x	x
<i>Ocotea daphnifolia</i>	Lauraceae					x	
<i>Ocotea glomerata</i>	Lauraceae		x			x	x

<i>Ocotea longifolia</i>	Lauraceae			x	x	x
<i>Ocotea opifera</i>	Lauraceae			x		
<i>Ocotea sp. 1</i>	Lauraceae				x	x
<i>Ocotea sp. 2</i>	Lauraceae				x	
<i>Oreopanax capitatus</i>	Araliaceae	x				
<i>Ormosia sp. 1</i>	Fabaceae			x	x	x
<i>Ouratea hexasperma</i>	Ochnaceae			x	x	x
<i>Ouratea polygyna</i>	Ochnaceae					x
<i>Palicourea guianensis</i>	Rubiaceae			x	x	x
<i>Parkia pendula</i>	Fabaceae			x		
<i>Pera glabrata</i>	Peraceae			x	x	x
<i>Picramnia gardneri</i>	Picramniaceae				x	
<i>Picramnia glazioviana</i>	Picramniaceae				x	
<i>Pilocarpus spicatus</i>	Rutaceae			x		
<i>Pilosocereus catingicola</i>	Cactaceae	x				
<i>Piptadenia stipulacea</i>	Fabaceae				x	
<i>Platymiscium floribundum</i>	Fabaceae		x	x		
<i>Podocarpus sellowii</i>	Podocarpaceae					x
<i>Poincianella pyramidalis</i>	Fabaceae	x			x	
<i>Pouteria bangii</i>	Sapotaceae					x
<i>Pouteria gardneri</i>	Sapotaceae					x
<i>Prockia crucis</i>	Salicaceae				x	
<i>Protium heptaphyllum</i>	Burseraceae		x		x	x
<i>Protium warmingianum</i>	Burseraceae				x	
<i>Prunus myrtifolia</i>	Rosaceae		x		x	x
<i>Pseudobombax marginatum</i>	Malvaceae	x	x			
<i>Psidium sartorianum</i>	Myrtaceae					x
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Rubiaceae		x		x	x
<i>Randia armata</i>	Rubiaceae	x	x	x		x
<i>Roupala cearaensis</i>	Proteaceae					x
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae				x	

<i>Sapium obovatum</i>	Euphorbiaceae			x			x
<i>Sarcogottis sp. 1</i>	Orchidaceae					x	
<i>Sarcogottis sp. 2</i>	Orchidaceae					x	
<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	x				x	x
<i>Schoepfia brasiliensis</i>	Schoepfiaceae					x	x
<i>Sebastiania jacobinensis</i>	Euphorbiaceae					x	
<i>Sebastiania macrocarpa</i>	Euphorbiaceae	x	x			x	
<i>Senegalia polyphylla</i>	Fabaceae	x				x	
<i>Senegalia riparia</i>	Fabaceae	x					
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae		x			x	x
<i>Siparuna guianensis</i>	Siparunacea						x
<i>Sloanea garckeana</i>	Elaeocarpaceae					x	
<i>Solanaceae sp. x</i>	Solanaceae						x
<i>Solanum caavurana</i>	Solanaceae					x	x
<i>Sp. 1</i>				x			
<i>Sp. 2</i>							x
<i>Sp. 3</i>		x					
<i>Stryphnodendron guianense</i>	Fabaceae		x			x	x
<i>Syagrus comosa</i>	Arecaceae	x				x	
<i>Symplocos nitens</i>	Symplocaceae						x
<i>Talisia longifolia</i>	Sapindaceae		x			x	x
<i>Thyrsodium spruceanum</i>	Anacardiaceae		x			x	x
<i>Trichilia emarginata</i>	Meliaceae					x	
<i>Trichilia ramalhoi</i>	Meliaceae						x
<i>Urera baccifera</i>	Urticaceae		x				
<i>Vismia guianensis</i>	Hypericaceae		x			x	x
<i>Vitex sp. 1</i>	Lamiaceae		x				x
<i>Vitex triflora</i>	Lamiaceae					x	
<i>Wedelia calycina</i>	Asteraceae	x					
<i>Ximenia americana</i>	Olacaceae					x	
<i>Xylopia frutescens</i>	Annonaceae						x

<i>Xylopiya sericea</i>	Annonaceae	x	x	
<i>Xylosma ciliatifolia</i>	Salicaceae	x		x
<i>Zanthoxylum petiolare</i>	Rutaceae	x	x	x
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae			x
<i>Ziziphus undulata</i>	Rhamnaceae	x		
<i>Zizyphus joazeiro</i>	Rhamnaceae	x		
