



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

BRUNO SOUSA DE MENEZES

**MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS AO LONGO DE UM GRADIENTE
DE SEVERIDADE AMBIENTAL**

FORTALEZA

2015

BRUNO SOUSA DE MENEZES

**MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS AO LONGO DE UM GRADIENTE
DE SEVERIDADE AMBIENTAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo/UFC

Co-orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins/UNICAMP

FORTALEZA

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M51m Menezes, Bruno Sousa de.

Montagem de comunidades vegetais ao longo de um gradiente de severidade ambiental / Bruno Sousa de Menezes. – 2015.
87 f. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2015.

Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araujo.
Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.

1. exclusão competitiva. 2. diversidade funcional. 3. filodiversidade. 4. filtragem abiótica. 5. regras de montagem. I. Título.

CDD 577

BRUNO SOUSA DE MENEZES

MONTAGEM DE COMUNIDADES VEGETAIS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE SEVERIDADE AMBIENTAL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, do Departamento de Biologia, da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 11/08/2015

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. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Prof^ª. Dra. Jullyana Cristina Magalhães Silva Moura Sobczak
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira (UNILAB)

Prof^ª. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli
Universidade Federal do Ceará (UFC)

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Ao Programa Nacional de Cooperação Acadêmica (Procad) da CAPES pelo auxílio-moradia durante o intercâmbio realizado na Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro aos projetos: *Efetividade de UCs Federais do estado do Ceará na conservação biológica do semiárido brasileiro* (# 551998/2011-3) e *Competição é a principal força estruturadora de comunidades vegetais tropicais sob clima sazonal?* (#474658/2012-0).

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), que administra o Parque Nacional de Ubajara e a Estação Ecológica de Aiuaba, e à Associação Caatinga, que administra a Reserva Natural Serra das Almas, pelo suporte logístico e autorização para coleta de dados.

À Profa. Francisca Soares de Araújo pela orientação, parceria e confiança. Tenho certeza que esses anos de trabalho conjunto ajudaram a consolidar o profissional que estou me tornando. Obrigado pela liberdade criativa e por apoiar minhas ideias.

Ao Prof. Fernando Roberto Martins pela co-orientação e paciência. Agradeço por suas sugestões que sempre me desafiaram a ir mais longe e sair da zona de conforto.

À todos os professores que aceitaram avaliar e contribuir com esse trabalho em diferentes momentos ao longo do doutorado: Profa. Maria Jesus Rodal, Prof. Everardo Sampaio, Profa. Jullyana Sobczak, Profa. Roberta Zandavalli, Prof. Rogério Parentoni Martins, Prof. Waldir Mantovani, Prof. Lorenzo Zanette e Prof. Rafael Costa.

Ao Prof. Teógenes Senna Oliveira pela auxílio na coleta, análise e interpretação dos dados de solos.

À Profa. Maria Iracema Bezerra Loiola e ao Dr. Luiz Wilson Lima-Verde pela identificação do material botânico.

Aos professores Igor Aurélio da Silva (*in memoriam*) e Marcus V. Cianciaruso pelas disciplinas ministradas no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da UFC que forneceram o suporte necessário para que fizesse as análises dessa tese.

Aos professores Rafael Silva Oliveira e Eliana R. Forni-Martins pela supervisão e apoio durante os estágios na UNICAMP.

À todos os secretários do PPGERN-UFC e do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UNICAMP pelo suporte nos trâmites administrativos.

À dois professores que não contribuíram diretamente para o meu doutorado, mas que influenciaram bastante minha formação: Profa. Lucinha Macedo por ter despertado meu interesse pela biologia e Prof. Oriel Bonilla por ter me iniciado nos estudos em ecologia.

Aos amigos que participaram da minha coleta de dados: Bruno Cruz; Ellen Carvalho; Luciana Cordeiro; Djane Azevedo; George Tabatinga e Luana Magalhães. A ajuda de vocês foi fundamental para que conseguisse concluir esse trabalho.

À Sâmia Oliveira e Daniel Oliveira pelo auxílio na identificação e classificação dos solos.

À uma amiga especial, Andréa Pereira, pelo apoio irrestrito em todos os momentos. Guardarei para sempre o carinho da nossa amizade, os conselhos, as risadas e os debates que terminavam com mais dúvidas do que conclusões.

Aos companheiros do Laboratório de Fitogeografia: Andreia Mont’Cristo, Camila Domingues, Clemir Oliveira, Dalva Zanina, Fabiann Pontes, Fernanda Silva, Fermín Garcia, Ingrid H’oara, Lilian Flores, Luiza Almeida, Sandara Brasil, Soraya Macêdo, Taysla Lima e Vaneicia Gomes. Obrigado pelas discussões, sugestões e momentos de descontração. Sem isso, essa jornada teria sido muito mais árdua.

À todos meus familiares, em especial, ao meus pais: Paulo Menezes e Catarina Menezes. Obrigado por terem priorizado investir na minha educação, pelo amor, carinho e apoio. Reconheço e sou eternamente grato pelo esforço que fizeram para que meu sonho se tornasse realidade. Amo vocês!

À minha esposa, Emanuely Lima Menezes, sem você não teria conseguido chegar até aqui. Não cito apenas o auxílio no processamento e tabulação dos dados, mas por ter “segurado a barra” em tantos momentos cruciais desse trabalho. Por ter sonhado e comemorado cada etapa dessa conquista junto comigo. Obrigado pela família maravilhosa que estamos formando e por essa benção que me deu (nossa pequena Maria Luiza). O seu suporte emocional me deu forças sempre que precisei.

Por fim, agradeço a todos que de alguma forma, direta ou indiretamente, contribuíram para que esse trabalho. Peço desculpas se, por ventura, não tenha citado nominalmente. O espaço dessa tese seria pouco para reconhecer toda ajuda que recebi.

Eu sou porque nós somos!

“Sempre me interessei por muitas coisas, e muitas coisas ao mesmo tempo, e sempre tentei explicá-las para mim. Eu faço muitas perguntas.” (Jared Diamond)

RESUMO

Os processos de montagem de comunidades podem ser explicados sob três perspectivas: 1) clássica (baseada na dualidade entre competição e filtragem abiótica); 2) alternativa (baseada em processos neutros) e 3) histórica (baseada em processos evolutivos e biogeográficos). Embora os estudos de montagem de comunidades tenham iniciado há quatro décadas, ainda existe muitos problemas conceituais acerca do assunto. Realizamos uma revisão sobre os principais avanços obtidos nesses estudos a fim de fornecer um panorama geral da teoria das regras de montagem. Evidenciamos que: a) os trabalhos publicados têm evoluído em seu caráter preditivo, geralmente associados a uma base de testes bem consolidada; b) o teste de hipótese por modelos nulos se fortaleceu como um método de análise de dados consistente, sendo empregado em vários estudos de organização de comunidades; e c) a teoria neutra tem sido uma alternativa à explicação para a coexistência por processos determinísticos. Diante disso, realizamos também um estudo de caso no semiárido brasileiro com o objetivo de identificar como diferentes processos atuam na montagem das comunidades vegetais ao longo de um gradiente de severidade. Sabe-se que a importância relativa desses processos varia em função do ambiente. Em geral, a filtragem abiótica é mais forte em ambientes com maior severidade, enquanto que a competição é mais intensa em ambientes mais amenos (hipótese da dominância de estresse). No entanto, a maioria dos trabalhos que confirmaram essa tendência foram realizados em gradientes de condições (tais como: temperatura e fogo). Hipotetizamos que, em gradientes de recursos (p.ex. água e nutrientes do solo), a competição aumenta na medida em que a filtragem abiótica torna-se mais forte. Testamos essa hipótese através da análise da estrutura filogenética e funcional (de traços alfa e beta) de comunidades vegetais sob fatores edafo-climáticos distintos. Encontramos sinal filogenético em 91% dos traços analisados. Os padrões filogenéticos e funcionais variaram de agregados a aleatórios ou dispersos na medida em que o ambiente tornou-se mais ameno. Interpretamos esses resultados como indícios da atuação conjunta de filtragem abiótica e hierarquia competitiva nos ambientes sob restrição (hídrica ou edáfica) e maior importância de processos estocásticos em ambientes mais amenos. Concluímos que a montagem de comunidades em gradientes de recursos é mais complexa do que em gradientes de condições, não corrobora a hipótese da dominância de estresse e deve ser analisada com o maior número de evidências possíveis.

Palavras-chave: exclusão competitiva; diversidade funcional; filodiversidade; filtragem abiótica; regras de montagem; sinal filogenético; teoria neutra

ABSTRACT

Community assembly processes can be explained from three perspectives: 1) classical (based on the duality between competition and abiotic filtering), 2) alternative (based on neutral processes), and 3) historical (based on evolutionary and biogeographical processes). Although studies on community assembly have been ongoing for four decades, there are still many conceptual issues surrounding the topic. We reviewed the main advances in these studies to provide an overview of assembly rules theory. We showed that: a) the published studies have improved their predictive aspect, usually associated with a well-consolidated test base; b) the hypothesis test by null models has been reinforced as a consistent data analysis method, being employed in several community organization studies; and c) the neutral theory has been an alternative to explaining coexistence by deterministic processes. In light of this, we also conducted a case study in the Brazilian semiarid region, intending to identify how different processes act in the assembly of plant communities along a severity gradient. It is known that the relative importance of these processes varies according to the environment. Abiotic filtering is generally stronger in more severe environments, while competition is more intense in milder environments (stress-dominance hypothesis). However, most studies that confirmed this tendency was carried out in gradients of conditions (e.g., temperature and fire). We hypothesize that under a resource gradient (e.g., water and soil nutrients), competition increases as abiotic filtering strengthens. We tested this hypothesis by analyzing the phylogenetic and functional structure (alpha and beta traits) of plant communities under different edapho-climatic factors. We found a phylogenetic signal in 91% of the analyzed traits. The phylogenetic and functional patterns ranged from clustered to random or dispersed as the environment became less stressful. We interpret these results as evidence of the joint action of abiotic filtering and competitive hierarchy in environments under any restriction of the resource (hydric or edaphic) and the greater importance of stochastic processes in favorable environments. We conclude that the assembly of communities on resource gradients is more complex than on gradients of conditions, which does not support the stress-dominance hypothesis and should be analyzed with as much evidence as possible.

Keywords: competitive exclusion; functional diversity; phylodiversity; abiotic filtering; assembly rules; phylogenetic signal; neutral theory

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1: MONTAGEM DE COMUNIDADES: CONCEITOS, DOMÍNIO E ESTRUTURA TEÓRICA

- Figura 1.** Número de trabalhos publicados por ano (1991 a set/2014) com base em pesquisa feita no Web of Science utilizando como palavras-chave “phylogenetics or phylogeny” e “community ecology”24
- Figura 2.** Modelo para inferência de regras de montagem com base em padrões filogenéticos, incluindo a influência das interações positivas (facilitação) e o grau de severidade do ambiente.....29
- Figura 3.** Arcabouço simplificado da teoria de montagem de comunidade de acordo com esquema sugerido por Krebs (2006) para o progresso do conhecimento ecológico38

CAPÍTULO 2: ASSEMBLY RULES IN A RESOURCE GRADIENT: COMPETITION AND ABIOTIC FILTERING DETERMINE THE STRUCTURING OF PLANT COMMUNITIES IN STRESSFUL ENVIRONMENTS

- Fig.1.** Hypothetical model of the variation in phylogenetic and phenotypic patterns along the abiotic gradients in limiting environments49
- Fig.2.** Digital Elevation Model of the *Meio Norte* sedimentary basin and adjacent areas (crystalline basement) with the location of study sites.....51
- Fig.3.** PCA biplot diagram ordering the subset of eight sites according to stress gradient. Site codes are presented in Table 1 60
- Fig.4.** Variation in phylogenetic (SES_{mpd}) and functional metrics (SES_{pw} , $SES_{pw-\alpha}$, and $SES_{pw-\beta}$) along stress gradients. 62

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: MONTAGEM DE COMUNIDADES: CONCEITOS, DOMÍNIO E ESTRUTURA TEÓRICA	
Tabela 1 - Padrões filogenéticos/funcionais preditos por diferentes regras de montagem quando os traços funcionais são influenciados de forma distinta por competição e filtros abióticos	27
CAPÍTULO 2: ASSEMBLY RULES IN A RESOURCE GRADIENT: COMPETITION AND ABIOTIC FILTERING DETERMINE THE STRUCTURING OF PLANT COMMUNITIES IN STRESSFUL ENVIRONMENTS	
Table 1 - Abiotic, physiognomic, and edaphic characteristics of different woody communities in the <i>Meio Norte</i> sedimentary basin and adjacent areas of the crystalline basement complex of the semi-arid region of northeastern Brazil	54
Table 2 - Phylogenetic signal of functional traits of woody species in abiotic gradients in the <i>Meio Norte</i> sedimentary basin and adjacent areas	61

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	12
CAPÍTULO 1: MONTAGEM DE COMUNIDADES: CONCEITOS, DOMÍNIO E ESTRUTURA TEÓRICA.....	
INTRODUÇÃO	19
<i>Evolução conceitual das regras de montagem de comunidades</i>	<i>20</i>
<i>Regras de montagem de Diamond: histórico, críticas e desenvolvimento de modelos nulos</i>	<i>22</i>
<i>Importância da informação filogenética e funcional para detecção dos processos de montagem de comunidades</i>	<i>24</i>
<i>Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo</i>	<i>29</i>
<i>Escala das regras de montagem: ecologia x biogeografia.....</i>	<i>32</i>
<i>Estruturação teórica da montagem de comunidades.....</i>	<i>33</i>
CONSIDERAÇÕES FINAIS	38
REFERÊNCIAS.....	40
CAPÍTULO 2: ASSEMBLY RULES IN A RESOURCE GRADIENT: COMPETITION AND ABIOTIC FILTERING DETERMINE THE STRUCTURING OF PLANT COMMUNITIES IN STRESSFUL ENVIRONMENTS.....	
Introduction.....	46
Materials and Methods.....	50
Results	59
Discussion.....	63
References	66
Supporting information	73
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	85
REFERÊNCIAS.....	86

INTRODUÇÃO GERAL

Comunidades vegetais podem ser descritas segundo atributos de forma (fisionomia e organização), conteúdo (composição florística) e função (funcionamento, dinâmica, distribuição espacial e evolução; MARTINS, 1990). A estrutura é um dos aspectos da organização da comunidade vegetal e refere-se à disposição, arranjo, ordem e relação das partes que constituem as comunidades (MARTINS, 1990). Juntamente com a composição florística, a organização é um dos atributos mais estudados em ecologia vegetal (MARTINS, 1990).

A estruturação (montagem das comunidades) é o processo através do qual espécies são selecionadas a partir de um banco regional para formar comunidades locais (KEDDY, 1992). Esse processo é complexo e resulta de um conjunto de mecanismos determinísticos: competição (DIAMOND, 1975) e filtragem abiótica (KEDDY, 1992); estocásticos: limitação a dispersão e estocasticidade demográfica (HUBBELL, 2001) e evolutivos: processos históricos e dispersão em larga escala (RICKLEFS, 1987; RICKLEFS; SCHLUTER, 1993). De acordo com Cavender-Bares *et al.* (2009) a explicação para a montagem de comunidades envolve três perspectivas distintas: 1) perspectiva clássica: as comunidades são montadas por processos relacionados as diferenças de nicho entre as espécies; 2) perspectiva alternativa: as comunidades são organizadas por processos neutros nos quais as espécies são ecologicamente similares; e 3) perspectiva histórica: as comunidades locais resultam de processos evolutivos e biogeográficos que atuam em escalas espaço-temporais maiores.

Em geral, quando a montagem das comunidades é associada à teoria de nicho enfatizam-se dois mecanismos: filtragem abiótica e competição (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Assim, a ocorrência de uma espécie em determinado local dependerá das tolerâncias fisiológicas dessa espécie às condições abióticas (KEDDY, 1992) e/ou da forma como essa espécie partilha os recursos com as demais espécies estabelecidas (DIAMOND, 1975). Em ambientes sob forte pressão de fatores abióticos, existe uma tendência à seleção de espécies com características ecológicas similares (atração fenotípica; WEIHER; KEDDY, 1995). Quando essas características são evolutivamente conservadas (conservação filogenética de nicho), espécies próximas filogeneticamente tendem a ser mais similares (PRINZING *et al.*, 2001). Logo, na montagem das comunidades locais serão selecionadas as espécies mais aparentadas no banco regional (agregação filogenética; WEBB *et al.*, 2002). Por outro lado, quando as

características ecológicas são convergentes, espécies distantes filogeneticamente serão mais similares. Assim, a comunidade será formada por linhagens menos aparentadas (dispersão filogenética; WEBB *et al.*, 2002).

À medida que as pressões abióticas se tornam menos restritivas, a competição pode passar a ser o mecanismo estruturador mais dominante na comunidade (WEIHER; KEDDY, 1995). A montagem de comunidade por competição está baseada no princípio da exclusão competitiva (HARDIN, 1960) e no limite à similaridade (MACARTHUR; LEVINS, 1967). De acordo com essas teorias/hipóteses, existe um limite máximo de similaridade de nicho entre espécies coocorrentes (limite à similaridade) e, quando esse limite é ultrapassado, uma espécie tenderá a excluir competitivamente a outra (exclusão competitiva). Como forma de evitar a sobreposição de nicho, espécies coocorrentes podem apresentar características ecológicas distintas (repulsão fenotípica; WEBB *et al.*, 2002). Quando as características ecológicas são conservadas, espera-se que dentro do banco regional sejam selecionadas espécies de linhagens distantes (dispersão filogenética), pois táxons aparentados tenderão a se excluir (WEBB *et al.*, 2002). Contudo, quando as características ecológicas são convergentes, as comunidades poderão ser formadas por espécies próximas ou distantes filogeneticamente, desde que apresentem características distintas. Assim, não há como diferenciar o padrão de parentesco das espécies dessa comunidade do esperado caso houvesse uma amostragem aleatória do banco regional (WEBB *et al.*, 2002).

Padrões aleatórios também são esperados quando a montagem das comunidades é associada à teoria de neutra (KEMBEL; HUBBELL, 2006). Segundo essa teoria, formulada por Hubbell (2001), as espécies são ecologicamente similares em relação à reprodução, migração e extinção. Todas as espécies presentes no banco regional têm, em tese, a mesma probabilidade de colonizar qualquer comunidade, independente da sobreposição de nicho. Para Hubbell (2001), as comunidades ecológicas são abertas e estão em constante mudança (de acordo com o princípio de soma zero: para que uma população aumente de tamanho outra tem que diminuir). O que limita a presença, ausência e abundância de uma espécie são processos aleatórios de extinção, especiação, limitação de dispersão e deriva ecológica. Como as diferenças de nicho não interferem no processo de seleção das espécies é impossível estabelecer qualquer relação entre parentesco das espécies coocorrentes e evolução das características ecológicas. Por fim, a atuação conjunta e balanceada da filtragem

abiótica e competição também pode levar a padrões aleatórios (KEMBEL; HUBBELL, 2006).

Como vários mecanismos podem ser inferidos pela detecção dos mesmos padrões, faz-se necessário diferenciar a participação de cada um na montagem das comunidades. A aplicação de ferramentas de análise filogenética e funcional pode contribuir significativamente para essa tarefa (CAVENDER-BARES *et al.* 2009). Embora sejam abordagens passivas de críticas (ver SWENSON, 2013), essas ferramentas têm possibilitado inferências mais robustas e com maior poder preditivo.

A contribuição real dos fatores regionais para montagem de comunidades locais tem sido outro ponto de debate em ecologia de comunidades e tem gerado divergência entre ecólogos e biogeógrafos (ver JENKINS; RICKLEFS, 2011). Para alguns autores, tais como Ricklefs (1987) e Ricklefs e Schluter (1993), a montagem de comunidades é mais dependente de processos históricos de especiação e dispersão em larga escala do que de processos locais. Processos em larga escala (espacial e temporal) são responsáveis por formar o banco regional e, portanto, limitam as possíveis combinações de espécies na escala local. Assim, é imprescindível que as informações históricas, sistemáticas e biogeográficas também devam ser incluídas na investigação sobre montagem de comunidades locais (RICKLEFS, 1987). Essas divergências entre a contribuição real de fatores regionais e locais na estruturação das comunidades levaram Ricklefs (2008) a sugerir a dissolução do conceito de comunidades locais. Para o autor, processos locais não podem promover o entendimento da distribuição ecogeográfica das espécies na região, nem podem ser usadas para testar hipóteses relacionadas à origem, manutenção e regulação da riqueza da comunidade. Além disso, em alguns casos, a abundância de uma população pode não ter relação com os processos locais e ser determinada por outras populações que não necessariamente coocorrem com essa população. Entretanto, essa perspectiva não é unânime dentro da ecologia. Cavender-Bares *et al.* (2009) afirmam que a relação entre processos regionais e locais na formação das comunidades é mútua. Tanto as comunidades locais são influenciadas por processos que ocorrem no banco regional, como processos locais de interação biótica podem influenciar padrões evolutivos em larga escala.

Diante da complexidade que envolve a montagem de comunidades, decidimos avaliar, conjuntamente, dados filogenéticos e funcionais de espécies coocorrentes, a fim de identificar como diferentes processos atuam na formação de comunidades vegetais ao longo de um gradiente de severidade ambiental no semiárido

brasileiro. A Zona Tropical Semiárida Brasileira ocupa aproximadamente 20% do país (REDDY, 1983). Apresenta grande heterogeneidade ambiental consequência do mosaico de associações entre clima, solo e relevo que influenciam diretamente o grau de aridez das áreas (ARAÚJO *et al.*, 2005). Em geral, as variações no grau de aridez dessa Zona estão associadas à maritimidade, altitude, geomorfologia, declividade, posição das vertentes em relação à direção dos ventos (sotavento e barlavento) e profundidade do solo (ARAÚJO *et al.*, 2005). O clima da região é semiárido quente (tipo BSh no sistema de Köppen-Geiger; ALVARES *et al.*, 2013), com déficit hídrico decorrente da alta evapotranspiração potencial anual (1500 a 2000 mm.ano⁻¹) e baixa precipitação (300 a 1000 mm.ano⁻¹; REDDY, 1983). A maior parte do semiárido brasileiro é caracterizada por baixa precipitação média anual (normalmente totais inferior a 750 mm; ARAÚJO *et al.*, 2005) e período chuvoso concentrado em 3 a 4 meses do ano (REDDY, 1983). Em função de chuvas orográficas, esses totais podem ser alterados, sendo superiores a 1000 mm no topo e vertente a barlavento das serras e chapadas (ARAÚJO *et al.*, 2005). As temperaturas são sempre elevadas e constantes (em torno de 26 °C) durante todo o ano (NIMER, 1989), com exceção no topo das serras onde devido à altitude são mais amenas.

No Estado do Ceará, os vários tipos de relevo da região estão agrupados em três domínios geológicos: 1) Domínio dos depósitos sedimentares cenozoicos: planícies e terraços fluviais, formas litorâneas e tabuleiros; 2) Domínio das bacias sedimentares paleo-mesozóicas: Chapada do Araripe, Chapada do Apodi e Planalto da Ibiapaba e 3) Domínio dos escudos e maciços antigos: planalto residuais e depressões sertanejas (SOUZA, 1988). O gradiente ambiental analisado no nosso trabalho está situado no Planalto da Ibiapaba. A unidade abrange toda a porção ocidental do Estado e dispõe-se de norte a sul através de um escarpamento contínuo, abrupto e bastante festonado (SOUZA, 1988). É formada pelo soerguimento da borda oriental da bacia sedimentar do Meio-Norte, cuja base se estende a depressão periférica ocidental do Ceará (SOUZA, 1988). Trata-se de uma cuesta dissimétrica, cujo *front* (barlavento) evidencia forte ruptura topográfica e contrasta com o reverso (sotavento) de caimento topográfico suave (SOUZA, 1988). Nessa unidade selecionamos áreas em diferentes altitudes que representam um gradiente de restrição hídrica: 1) embasamento cristalino da depressão sertaneja, situado em nível altimétrico inferior (aproximadamente 300 m a.n.m) apresenta condições hídricas mais restritivas: baixa pluviosidade, alta temperatura e evapotranspiração e solos rasos e pedregosos com baixa capacidade de retenção de

água; 2) reverso da bacia sedimentar do Meio-Norte, situado a 700 m a.n.m., apresenta condições hídricas intermediárias: a pluviosidade é mais elevada e as temperaturas mais amenas, em decorrência da maior altitude, porém o solo é bastante arenoso e também com baixa capacidade de retenção de água; 3) *front* da bacia sedimentar do Meio-Norte, situando entre 500 e 600 m a.n.m., apresenta condições hídricas menos restritivas: alta pluviosidade, menores temperaturas e solos, embora rasos, com maior teor de argila quando comparado as demais áreas, o que possibilita uma maior retenção hídrica.

Dividimos nosso trabalho em dois capítulos: uma revisão sobre a teoria de regras de montagem de comunidades e um estudo de caso sobre a atuação dos mecanismos estruturadores de comunidades vegetais ao longo de um gradiente de severidade abiótica. No primeiro capítulo avaliamos a evolução conceitual das regras de montagem desde o trabalho inicial de Diamond (DIAMOND, 1975) até os dias atuais com a introdução de novas ferramentas analíticas. Com isso, buscamos: 1) identificar quais componentes teóricos (generalizações, modelos, hipóteses) foram sendo incorporados ao longo dos anos; 2) esclarecer conceitos ainda duvidosos; e 3) fazer a organização estrutural dessa teoria. No segundo capítulo, testamos uma hipótese específica de estruturação de comunidades em gradientes: hipótese do gradiente de estresse. Nosso intuito foi entender se essa hipótese poderia explicar as variações na importância relativa dos mecanismos estruturadores de comunidades vegetais em um gradiente de restrição de recursos (água e nutrientes do solo). O modelo escolhido para desenvolver nosso estudo (semiárido brasileiro) possibilitou com que formulássemos novas hipóteses sobre a estruturação de comunidades vegetais em gradientes ambientais. De acordo com Qian, Hao e Zhang (2014), variações altitudinais proporcionam um excelente laboratório natural para investigar os efeitos da filtragem ambiental na montagem de comunidades locais. Além disso, a análise conjunta de dados filogenéticos e funcionais (particionado em efeitos específicos da filtragem abiótica: beta traços e da competição: alfa traços) foi fundamental para que tivéssemos uma melhor compreensão sobre a atuação de cada mecanismo estruturador. Confirmando as ideias apresentados por Gerhold *et al.* (2015), a abordagem filogenética se mostrou um bom descritor da história evolutiva das linhagens e de como as espécies podem ser selecionadas dentro do banco regional, enquanto que a abordagem funcional foi melhor descritor da partilha de nicho das espécies e de como o ambiente pode atuar na convergência funcional das comunidades.

CAPÍTULO 1: MONTAGEM DE COMUNIDADES: CONCEITOS, DOMÍNIO E ESTRUTURA TEÓRICA¹

Bruno Sousa Menezes^{1,}, Fernando Roberto Martins² & Francisca Soares Araújo¹*

¹ Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Fitogeografia. Av. Mister Hull, s/n, Campus do Pici, Bloco 906, Fortaleza, CE, Brasil. CEP: 60455-970.

² Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Laboratório de Ecologia. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil. CEP: 13083-970

E-mails: brunobioce@gmail.com, tchesca@ufc.br, fmartins@unicamp.br

RESUMO: Montagem de comunidades refere-se a qualquer processo ecológico que seleciona espécies de um banco regional para formar comunidades locais. Inicialmente, Diamond (1975) propôs a montagem de comunidades baseada em regras que descreviam padrões espaciais mutuamente excludentes (*checkerboard distributions*) de espécies de aves coocorrentes no arquipélago de Nova Guiné. Essas regras propunham a competição interespecífica como única explicação plausível para os padrões encontrados. Contudo, a carência de previsões testáveis, análises estatísticas inadequadas e, principalmente, a ausência de hipóteses alternativas representaram um entrave para o desenvolvimento do tema. Após o advento do uso da informação filogenética/funcional nos estudos de comunidade, tem-se notado um aumento significativo no número de trabalhos publicados sobre montagem de comunidades. A maior parte desse aumento pode ser associada ao desenvolvimento de modelos que propiciaram maior poder preditivo aos processos de montagem. Assim, decidimos realizar uma revisão crítica sobre os principais avanços conceituais obtidos nessa área nos últimos anos com o intuito de fornecer um panorama da teoria de montagem de comunidades. Evidenciamos que: a) os trabalhos publicados têm evoluído em seu caráter preditivo, geralmente associados a uma base de testes bem consolidada; b) o teste de hipótese por meio de modelos nulos se fortaleceu como um método de análise de dados consistente, sendo empregado em vários estudos de organização de comunidades; e c) a teoria neutra tem sido utilizada como hipótese alternativa à hipótese de coexistência por meio de processos determinísticos baseados em nicho. A teoria de

¹ Artigo escrito nas normas da revista *Oecologia Australis*

montagem de comunidades ainda não pode ser considerada madura, porém tem um grande potencial para desenvolver-se nos próximos anos, principalmente a partir da consolidação de sua base conceitual. Nossa revisão auxilia essa tarefa por meio do esclarecimento de alguns conceitos ainda duvidosos ou mal empregados e da sistematização dessa teoria.

Palavras-chave: ecologia teórica; exclusão competitiva; filtragem abiótica; regras de montagem; teoria neutra.

ABSTRACT - COMMUNITY ASSEMBLY: CONCEPTS, DOMAIN AND THEORETICAL STRUCTURE. Community assembly refers to any ecological process that operates to select species from a regional pool and put them together in local communities. Initially, Diamond (1975) proposed a community assembly model based on rules explaining the checkerboard distribution of co-occurring bird species in New Guinea archipelago. By that time, the assembly rules proposed interspecific competition as the only plausible explanation for the patterns observed. However, the lack of testable predictions, inappropriate statistical analyses and, mainly, the absence of alternative hypotheses have represented an obstacle for the theory development. With the introduction of phylogenetic/functional analyses in community studies, a meaningful increase of published papers on community assembly has been noticed, mainly due to the development of models providing more predictive power to assembly processes. Hence, we decided to elaborate a critical review about the conceptual progress in the community assembly theory. We point out that: a) the community assembly theory has enhanced its predictive power when it became to be associated with solid statistics; b) the hypothesis test by null models has been reinforced as a consistent data analysis method applied in many studies; and c) the neutral theory has been used as a satisfactory alternative to the coexistence hypothesis by deterministic niche-based processes. However, the community assembly theory is not fully mature yet but has a high potential of near-future development, mainly through the consolidation of its conceptual base. We hope that our review can help in this development by systematizing the community assembly theory and clarifying some misunderstood and/or so-far poorly applied concepts.

Keywords: abiotic filter; assembly rules; competitive exclusion; ecological theory; neutral theory

INTRODUÇÃO

A ecologia é definida como ciência a partir da introdução de métodos matemáticos e experimentais no estudo da relação entre organismo e ambiente (Kingsland 1991). A ênfase dada à experimentação e ao teste de hipóteses diferencia a ecologia da história natural. Contudo, muitos autores acreditam que a ecologia está voltada apenas à descrição de padrões específicos e tem desenvolvido poucas generalizações e leis com maior poder preditivo (Lawton 1999). Essa limitação se deve, muitas vezes, a deficiências no processo de construção do conhecimento científico. Carência de previsões testáveis, análises estatísticas inadequadas e hipóteses vagas ou sem alternativa são apontadas por Krebs (2006) como alguns dos problemas que dificultam o desenvolvimento científico da ecologia.

A teoria de montagem de comunidades (em inglês “*communities assembly theory*”) pode ser utilizada para entender a mudança de paradigmas na ecologia em busca de uma ciência mais preditiva. Embora no início, com Diamond (1975), a montagem de comunidades tenha sido focada em regras que, conforme Keddy (1992), apenas descreviam padrões específicos de coexistência, nos últimos anos essa teoria tem aumentado seu poder preditivo, principalmente após a inserção da informação filogenética e funcional. Conhecendo-se a evolução dos caracteres ecológicos das espécies e os padrões filogenéticos e funcionais das comunidades é possível prever a atuação de diferentes processos na montagem das comunidades (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2009, Vamosi *et al.* 2009). Embora a relação direta entre padrão e processo tenha recebido muitas críticas (ver seção *Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo*) é inegável que os trabalhos recentes de montagem de comunidades não estão resumidos apenas à descrição de padrões, mas apresentam valiosas inferências sobre a atuação dos processos na coexistência das espécies.

De acordo com Cavender-Bares *et al.* (2009), a maioria das inferências teóricas sobre a montagem de comunidades está baseada em duas teorias conflitantes: a teoria de nicho (competição e filtros abióticos) e a teoria neutra. Ressaltamos que a teoria de nicho é mais complexa do que a dualidade entre competição e filtros abióticos. Contudo, nesse estudo focamos somente nesses processos porque são os mais discutidos nos trabalhos recentes de montagem de comunidades. Epistemologicamente, a ecologia parece avançar a partir da dicotomia entre ideias conflitantes (Nuñez & Nuñez 2006). Em muitos casos, o potencial para debates é mais benéfico ao crescimento dessa ciência

do que a obtenção de sínteses (Kingsolver & Paine 1991). Assim, é mais interessante saber quando, onde e por que alguns processos prevalecem frente a outros do que apontarmos um único processo como solução definitiva (Pickett *et al.* 2007).

Diferente de outras teorias que surgem com base teórica consolidada, a teoria de montagem de comunidades vem incorporando conceitos ao longo dos anos (ver Weiher *et al.* 2011). Em consequência disso, ainda existem muitas questões que necessitam serem revistas inclusive em relação ao próprio termo “regras de montagem” (Belyea & Lancaster 1999). De acordo com Pickett *et al.* (2007), uma teoria madura deve ser completa com os componentes individuais bem desenvolvidos e integrados. Esses componentes devem interagir entre si de forma a oferecer uma explicação causal para os fenômenos observados dentro de um domínio teórico específico (Pickett *et al.* 2007). Assim, a precisão em reconhecer os componentes de uma teoria, além de importante para diagnosticar o estado de maturidade da teoria, desempenha um papel fundamental na compreensão do desenvolvimento da ciência (Pickett *et al.* 2007).

Nesse sentido, decidimos fazer uma revisão sobre a teoria de montagem de comunidades enfatizando o desenvolvimento de conceitos, modelos teóricos, métodos de análises de dados e estrutura dessa teoria. Como a literatura sobre os processos de coexistência é vasta focamos nossa revisão em trabalhos que debatem somente a montagem de comunidades e cujo impacto é reconhecido dentro da ecologia. Mensuramos esse impacto pelo número de vezes em que o trabalho foi citado. Nesse caso, enfatizamos artigos com mais de 100 citações. Trabalhos mais recentes foram incluídos para atualizar as informações que estão sendo publicadas. Embora existam revisões interessantes sobre o tema (p.ex: Gotzenberger *et al.* 2012, Weiher *et al.* 2011), pretendemos com nosso trabalho compilar parte das informações ainda dispersas e integrá-las na tentativa de consolidar o arcabouço teórico da teoria de montagem de comunidades.

Evolução conceitual das regras de montagem de comunidades

Embora “regras de montagem” (em inglês: *assembly rules*) seja um conceito antigo em ecologia, ainda existe muita confusão e ambiguidade acerca da utilização do termo (Belyea & Lancaster 1999). Inicialmente, as regras de montagem foram sugeridas por Diamond (1975) e estavam relacionadas a um conjunto de normas que descreviam limitações no arranjo de comunidades de aves no arquipélago de Nova Guiné. Contudo,

essas regras eram apenas descrições dos padrões observados de coexistência das espécies das quais não seria possível extrair previsões testáveis (Keddy 1992). Nesse sentido, o termo “regra” foi utilizado de forma errônea, pois segundo Belyea & Lancaster (1999), esse termo deve caracterizar um princípio fundamental que pode ser aplicado a diferentes situações.

Acreditamos que a maior parte da confusão conceitual sobre as regras de montagem seja devida à ausência de definição clara no trabalho de Diamond (1975). Como nesse trabalho todas as regras estavam ligadas à restrição por competição interespecífica aceitou-se inicialmente que as regras de montagem deveriam referir-se apenas a restrições bióticas (Weiher *et al.* 2011). Contudo, Keddy (1992) afirmou que a competição é somente um dos filtros pelo qual o banco regional de espécies deve passar para constituir as comunidades locais. Antes de a competição começar a agir, há outras restrições relacionadas a fatores abióticos que podem influenciar a montagem das comunidades. Portanto, segundo Keddy (1992), as regras de montagem deveriam incluir também os filtros abióticos e referir-se a qualquer restrição imposta a um conjunto de espécies de um banco regional. Esse debate sobre a abrangência dos processos que poderiam ser entendidos como regras de montagem enfraqueceu a consolidação desse conceito (Booth & Larson 1999).

As regras de montagem estão incluídas dentro de uma perspectiva clássica, na qual a montagem das comunidades é associada a processos determinísticos relacionados com o nicho e referem-se a restrições impostas por filtragem abiótica ou competição interespecífica (Cavender-Bares *et al.* 2009). Entretanto, a incorporação da estocasticidade como um dos processos atuantes na montagem de comunidades propiciou uma perspectiva alternativa (Cavender-Bares *et al.* 2009). Nesse caso, a montagem das comunidades não está baseada apenas na diferenciação ecológica das espécies, mas também em processos estocásticos de dispersão, extinção e especiação, frente aos quais todos os indivíduos são considerados ecologicamente equivalentes (Hubbell 2001). Assim, percebe-se mudança na utilização do termo “regras de montagem”, onde a palavra “regra” raramente é mencionada e o termo tem sido substituído por “montagem de comunidades” (em inglês: *community assembly*; Weiher *et al.* 2011). Contudo, mais recentemente autores como Gotzenberger *et al.* (2012) utilizaram o conceito de regras de montagem de forma mais ampla ao referirem-se a qualquer restrição na coexistência de espécies mediada por limitações na dispersão, condições abióticas ou interação biótica.

Regras de montagem de Diamond: histórico, críticas e desenvolvimento de modelos nulos

O objetivo de Diamond (1975) era mostrar como espécies selecionadas a partir de um banco regional se ajustavam entre si, formando comunidades resistentes à invasão. Assim, seria possível explicar a existência de diferenças na composição de espécies entre habitats adjacentes, mesmo não havendo barreiras físicas impedindo o deslocamento de espécies. Para Diamond (1975) na ausência de barreiras era esperado que as comunidades se tornassem mais semelhantes ao longo dos anos. O único fator que evitaria esse efeito seria a presença de processos que impossibilitassem a colonização por espécies vindas de outros locais. Portanto, as espécies de um mesmo habitat deveriam ter seus nichos ajustados entre si de forma a coexistir sem competir (combinações permissivas) e não disponibilizariam recursos suficientes para que outras espécies pudessem vir a invadir o local.

A análise de combinações de espécies em diferentes situações levou Diamond (1975) a definir as seguintes regras:

- a. Considerando todas as combinações possíveis formadas por um grupo de espécies relacionadas, somente algumas dessas combinações ocorrem na natureza;
- b. Combinações permissivas resistem a invasores que poderiam transformar essas combinações em proibitivas;
- c. Combinações estáveis em uma ilha grande ou rica podem ser instáveis em ilhas pequenas e pobres;
- d. Em uma ilha pequena e pobre, uma combinação pode resistir a invasores que poderiam ser incorporados em ilhas grandes ou mais ricas;
- e. Alguns pares de espécies nunca coexistem, seja por eles mesmos ou como parte de uma combinação maior;
- f. Alguns pares de espécies que formam combinações instáveis entre si podem fazer parte de uma combinação estável maior;
- g. Inversamente, algumas combinações instáveis podem ser compostas de subcombinações estáveis.

As principais críticas às regras de montagem foram feitas por Connor & Simberloff (1979), segundo os quais seriam regras tautológicas, triviais ou produzidas

pelo acaso. Das regras propostas por Diamond (1975), três (regras b, c e d) eram consequências tautológicas das definições usadas para ilhas ricas e pobres, sendo “d” uma regra composta por “b” e “c”; logo, além de tautológica, é trivial. A regra “f” não poderia ser testada porque tratava de pares de espécies e não existia nenhuma ilha com somente duas espécies. As três regras restantes (a, e, g) foram testadas por simulações que encontraram que os mesmos padrões poderiam ser obtidos aleatoriamente. Portanto, não deveriam ser atribuídas ao efeito da exclusão competitiva. A partir do artigo de Connor & Simberloff (1979), vários trabalhos foram publicados focados especificamente em críticas metodológicas (ver Nuñez & Nuñez 2006). Nessa discussão, os avanços teóricos foram limitados, principalmente, pela ausência de hipóteses biológicas capazes de explicar a ocorrência dos padrões aleatórios (Nuñez & Nuñez 2006).

Diante das críticas feitas às análises de Connor & Simberloff (1979) e da série de debates metodológicos que surgiu em torno da utilização dos modelos nulos, Gotelli (2000) fez uma revisão sobre a utilização dos modelos nulos na detecção dos padrões de coocorrência e sugeriu várias alternativas para a construção desses modelos. Mediante a manutenção do somatório dos totais marginais (fixos, ou equiprováveis, ou proporcionais) da presença das espécies em diferentes amostras, Gotelli (2000) apresentou nove algoritmos de construção de modelos nulos. Assim, dependendo do objetivo da pesquisa, seria possível escolher o algoritmo mais adequado (detalhes em Gotelli 2000). O algoritmo usado por Connor & Simberloff (1979), que mantinha constante tanto o número de espécies em cada ilha quanto o número de ilhas ocupadas por espécie (fixo-fixo), limitou as possibilidades de aleatorizações e tornou as matrizes aleatórias muito similares à matriz real dos dados (Gotelli 2000). Logo, a ausência de efeito estaria mais relacionada a um artefato do método do que a participação do acaso.

Esse debate sobre se os padrões de comunidades poderiam ou não ser associados à estocasticidade foi fundamental para consolidar estratégias metodológicas, sobretudo em relação à aplicabilidade dos modelos nulos, cuja construção deve ser isenta do fator a ser investigado. Assim, a escolha do modelo nulo não é meramente uma decisão técnica, mas deve determinar quais processos ecológicos são permitidos no modelo (Gotzenberger *et al.* 2012). Somente os processos excluídos serão capazes de gerar diferenciação do padrão em relação à expectativa nula (Gotzenberger *et al.* 2012). Recentemente, os modelos nulos têm sido utilizados em ecologia de comunidades para

detectar padrões funcionais, filogenéticos, de coocorrência de espécies e de evolução filogenética dos traços (Pausas & Verdú 2010).

Importância da informação filogenética e funcional para detecção dos processos de montagem de comunidades

Embora Diamond (1975) tenha baseado suas regras de montagem de comunidades em grupos de espécies próximas filogeneticamente, durante anos o parentesco filogenético foi pouco explorado nos estudos de coocorrência de espécies. Apesar de trabalhos anteriores terem discutido a influência da filogenia nos estudos de comunidades (ver Losos 1996), somente a partir de Webb *et al.* (2002) essa relação passou a ter maior importância. De acordo com Mouquet *et al.* (2012), o artigo de Webb *et al.* (2002) representou um ponto de inflexão, a partir do qual houve grande aumento no número trabalhos publicados sobre montagem de comunidades (Figura 1).

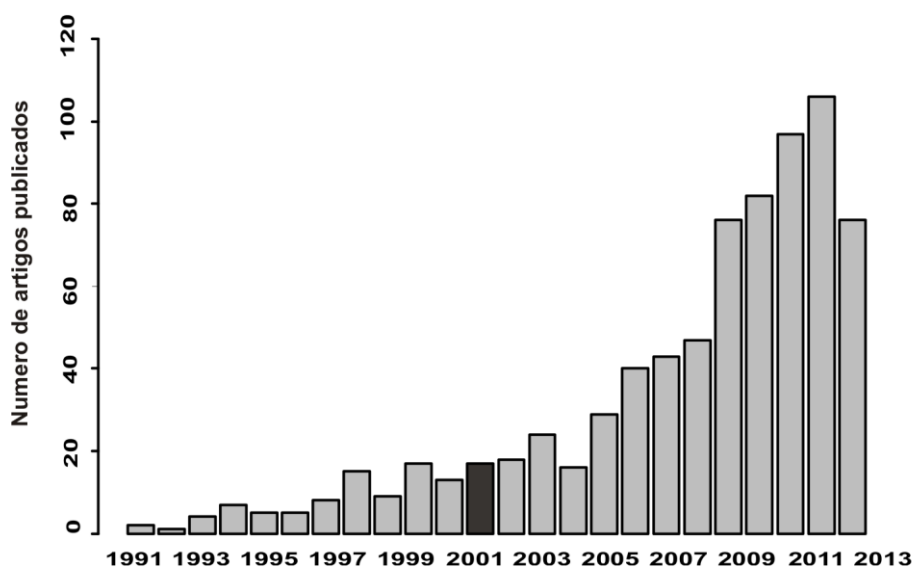


Figura 1. Número de trabalhos publicados por ano (1991 a set/2014) com base em pesquisa feita no Web of Science utilizando como palavras-chave “phylogenetics or phylogeny” e “community ecology”. A barra escura representa o ano de publicação do trabalho de Webb *et al.* 2002 (baseado em Mouquet *et al.* 2012).

Figure 1. Number of published papers per year (1991 to Sep / 2014) based on research realized in the ISI Web of Science using the keywords ‘phylogenetics or phylogeny’ and ‘community ecology’. The dark bar represents the publication year of the article from Webb *et al.* 2002 (based on Mouquet *et al.* 2012).

Além de apresentar métricas que relacionam a biologia evolutiva e a ecologia de comunidades, Webb *et al.* (2002) propuseram um modelo heurístico capaz de evidenciar o efeito de processos distintos (filtros abióticos e competição interespecífica) na montagem das comunidades (Tabela 1). Para distinguir entre filtro abiótico e competição interespecífica, o modelo propõe analisar o padrão filogenético e o padrão fenotípico (ou funcional) da comunidade. O padrão filogenético pode ser aleatório, agregado, ou disperso, se as distâncias filogenéticas entre as espécies da comunidade são respectivamente similares, menores, ou maiores que as esperadas pelo modelo nulo. Da mesma maneira, o padrão fenotípico pode ser aleatório, agregado ou disperso, se as distâncias morfológicas entre as espécies da comunidade são respectivamente similares, menores (atração fenotípica) ou maiores (repulsão fenotípica) que as esperadas pelo modelo nulo. A atração fenotípica indica semelhança funcional entre as espécies e pode decorrer de conservantismo de nicho ecológico (os caracteres têm sinal filogenético, isto é, espécies próximas filogeneticamente são mais semelhantes) ou de convergência de nicho (sinal filogenético ausente dos caracteres, espécies distantes filogeneticamente são mais semelhantes). Assim, a presença de conservantismo (ou convergência) é fundamental para determinar se a estrutura filogenética será agregada ou dispersa. Segundo Webb *et al.* (2002), quando os caracteres das espécies são filogeneticamente conservados (há conservantismo de nicho), as comunidades podem ser formadas por dois processos: (a) filtragem abiótica, na qual são selecionados táxons próximos filogeneticamente (o padrão filogenético é agregado em relação à expectativa nula – cenário 1; Tabela 1); ou (b) exclusão competitiva, na qual táxons próximos são eliminados competitivamente, pois sua coocorrência é limitada pela semelhança na ecologia das espécies (o padrão filogenético é disperso em relação à expectativa nula – cenário 2; Tabela 1). Por outro lado, quando não há conservantismo de nicho, os padrões se invertem: os filtros abióticos atuam na seleção de táxons mais distantes (padrão filogenético disperso – cenário 3; Tabela 1), e a exclusão competitiva pode ser evitada mediante várias combinações de espécies: pode haver tanto seleção de linhagens próximas (agregação filogenética) quanto combinação aleatória de linhagens próximas e/ou distantes (o padrão filogenético não difere da expectativa nula – cenário 4; Tabela 1). Padrões aleatórios também podem estar associados a outros fatores, tais como: interação neutra entre espécies (Hubbell 2001), atuação fraca ou equilibrada de forças opostas (filtros abióticos e competição) ou aleatoriedade na distribuição filogenética dos traços (Kembel & Hubbell 2006). Além

disso, quando há hierarquia competitiva, a competição pode levar a padrões filogenéticos agregados mesmo com os traços sendo filogeneticamente conservados (ver Mayfield & Levine 2010). Assim, a relação entre padrão e processo, conforme sugerida por Webb *et al.* (2002), muitas vezes é difícil de ser definida (ver seção *Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo*). Contudo, embora o modelo desses autores seja uma abordagem simplista e apresente limitações (Swenson 2013), representa uma das tentativas pioneiras de propor trabalhos mais preditivos sobre montagem de comunidades. A partir desse modelo, outros vêm surgindo com abordagens mais complexas.

Pavoine & Bonsall (2011) apresentaram uma versão melhorada do modelo de Webb *et al.* (2002), no qual os traços foram divididos em dois grupos: α e β . Traços β são selecionados quando predominam filtros abióticos e traços α são selecionados quando a competição é a força predominante. A vantagem desse modelo em relação ao de Webb *et al.* (2002) é que, além de incluir uma possível atuação conjunta de filtros abióticos e competição, cada conjunto de traços pode apresentar evolução diferenciada (um conjunto pode ser conservado enquanto outro não) e ser selecionado em condições diferentes. Quando os conjuntos de traços são ambos conservados ou ambos não conservados, o modelo não difere do proposto por Webb *et al.* (2002), mas quando diferem em relação ao conservantismo filogenético, outras situações podem ocorrer. Quando os traços α não são conservados e os β apresentam conservação, os filtros abióticos podem levar ao padrão filogenético e funcional agregado. Nesse caso, mesmo um conjunto de traços (traços α) não sendo filogeneticamente conservado, é possível haver agregação filogenética, pois o conjunto de traços a ser selecionado (traços β) apresenta conservação filogenética (Tabela 1). Por outro lado, quando a competição é mais atuante a seleção será sob os traços α . Logo, o padrão funcional será disperso, pois espécies funcionalmente semelhantes se excluem e o padrão filogenético será aleatório ou agregado, pois o conjunto de traços selecionado não é filogeneticamente conservado (Tabela 1). Quando ambos os processos atuam de forma equilibrada os padrões tanto funcional quanto filogenético serão aleatórios, pois haverá seleção conjunta entre traços α e β (Tabela 1). Assim, é possível a filtragem abiótica levar ao padrão funcional agregado, mesmo um conjunto de traços não apresentando conservação, e a competição levar a dispersão, mesmo um conjunto de traços sendo conservado, o que nos ajuda a entender como espécies próximas funcionalmente podem coexistir sem que uma exclua competitivamente a outra.

Tabela 1 – Padrões filogenéticos/funcionais preditos por diferentes regras de montagem quando os traços funcionais são influenciados de forma distinta por competição e filtros abióticos. Traços β são selecionados quando os filtros abióticos atuam mais decisivamente e traços α são selecionados por competição interespecífica (adaptado de Pavoine & Bonsall 2011).

Table 1 – Phylogenetic/functional patterns predicted by different assembly rules when the functional traits are influenced in a different way through competition and abiotic filters. β traits are selected when the abiotic filters act more decisively and α traits are selected by interspecific competition (adapted from Pavoine & Bonsall 2011).

Hipótese	Previsões					
	Traços α e β conservados		Traços α não conservados e β conservados		Traços α e β não conservados	
Regras de montagem	Padrão filogenético	Padrão funcional	Padrão filogenético	Padrão funcional	Padrão filogenético	Padrão funcional
Filtros abióticos	Agregado (Cenário 1 – Webb et al. 2002)	Agregado	Agregado	Agregado	Disperso (Cenário 3 – Webb et al. 2002)	Agregado
Exclusão competitiva	Disperso (Cenário 2 – Webb et al. 2002)	Disperso	Aleatório/agregado	Disperso	Aleatório/agregado (Cenário 4 – Webb et al. 2002)	Disperso
Balanço entre os filtros (abiótico + competição)	Aleatório	Aleatório	Aleatório/agregado	Aleatório	Aleatório	Aleatório

Destacamos também o modelo de Soliveres *et al.* (2012). Enquanto a maioria dos modelos tem focado na dicotomia clássica entre filtragem abiótica e interação competitiva (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2009, Vamosi *et al.* 2009), Soliveres *et al.* (2012) introduziram a interação positiva (facilitação) como um dos processos de montagem de comunidades (Figura 2). Os autores demonstraram como os processos de montagem podem ser modificados em função da severidade do ambiente. Segundo a hipótese do gradiente de estresse, as interações positivas predominam em condições ambientais mais severas, ao passo que a competição é mais intensa em locais com recursos mais abundantes (Brooker *et al.* 2008). Entretanto, se o nível de estresse é elevado, a facilitação não é suficiente para permitir que a espécie intolerante ao estresse sobreviva (Maestre *et al.* 2009). Assim, segundo o modelo de Soliveres *et al.* (2012), em ambientes extremamente severos predominam filtragem abiótica na seleção do conjunto de espécies próximas filogeneticamente (agregação filogenética) com traços funcionais conservados que lhes permitem sobreviver sob essas condições. Em condições intermediárias, a facilitação pode predominar nos processos de montagem da comunidade que passa a ter um padrão filogenético disperso, pois linhagens que antes não poderiam se estabelecer passam a consegui-lo devido à presença de outras linhagens que facilitam seu estabelecimento. Conforme Valiente-Banuet & Verdú (2007), as interações positivas em geral ocasionam aumento na diversidade filogenética, porque a facilitação ocorre entre espécies distantes filogeneticamente e com características ecológicas distintas. Contudo, quando o ambiente é menos restritivo o padrão filogenético também pode ser disperso em consequência da maior atuação da competição.

A principal restrição ao modelo de Soliveres *et al.* (2012) é que só pode ser aplicado em situações de conservantismo filogenético de nicho. Isso influencia a qualidade do modelo, pois, de acordo com Pausas & Verdú (2010), para poder testar os processos de montagem, além do padrão filogenético, também deve ser avaliada a evolução dos traços. Esses modelos que apresentamos não são os únicos a incorporarem a informação filogenética nos estudos de montagem das comunidades. Contudo, consideramos que são bons exemplos para entender com maior clareza a relação entre a detecção de padrões e a inferência de processos de montagem, além de possibilitarem a construção de previsões estatisticamente testáveis.

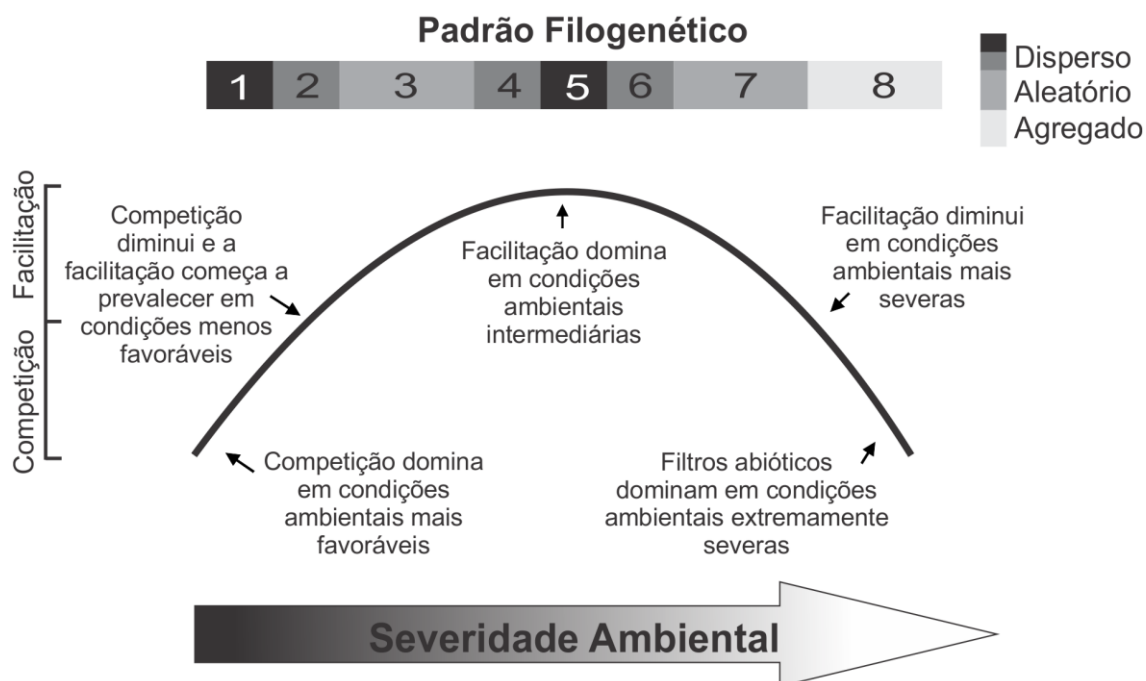


Figura 2. Modelo para inferência de regras de montagem com base em padrões filogenéticos, incluindo a influência das interações positivas (facilitação) e o grau de severidade do ambiente (adaptado de Soliveres *et al.* 2012, pág 21. Copyright © 2016 por John Wiley & Sons, Inc. Todos os direitos reservados. Adaptado com permissão).

Figure 2. Model for inference of assembly rules based on phylogenetic patterns, including the influence of positive interactions (facilitation) and the degree of environmental severity (adapted from Soliveres *et al.* 2012, page 21. Copyright © 2016 by John Wiley & Sons, Inc. All rights reserved. Adapted with permission).

Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo

Desde Watt (1947), os trabalhos em ecologia vegetal procuram estabelecer associação entre padrão e processos. Atualmente, o número de trabalhos que associam os padrões filogenéticos e funcionais aos processos atuantes na montagem de comunidades tem crescido, porém a relação entre padrão e processo nem sempre é clara (Gerhold *et al.* 2015). A associação sugerida por Webb *et al.* (2002) vem recebendo muitas críticas nos últimos anos (Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al.* 2012). Considera-se que mesmo associações com grande número de evidências, tais como entre agregação filogenético-funcional e filtros abióticos, não devem ser tão determinísticas (ver Kraft *et al.* 2015). A simples detecção de padrões agregados pode ser insuficiente para garantir a atuação dos filtros abióticos na seleção de espécies da comunidade (Kraft *et al.* 2015). É necessária mais cautela na interpretação dos padrões

filogenéticos e funcionais e maior número de evidências para que se possa inferir sobre a participação dos filtros abióticos na montagem de comunidades (Kraft *et al.* 2015).

Além disso, o efeito da competição na montagem de comunidades tem sido revisto sob a ótica da teoria moderna de coexistência (HilleRisLambers *et al.* 2012). Segundo Chesson (2000), os mecanismos de coexistência devem ser divididos em estabilizadores e equalizadores. Os mecanismos estabilizadores atuam no aumento da diferença de nicho entre as espécies (diminuem a sobreposição de nichos). Neste caso, cada espécie está associada a um conjunto de recursos específicos e a limitação ocasionada pela competição intraespecífica é maior do que a ocasionada pela competição interespecífica (cada espécie limita mais seu próprio crescimento do que o de outra espécie). Logo, os competidores inferiores conseguem permanecer na comunidade sem serem excluídos devido à baixa estabilidade resultante do autocontrole populacional dos competidores superiores (Chesson 2000, Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al.* 2012). Por outro lado, os mecanismos equalizadores atuam diminuindo grandes desigualdades de habilidade competitiva entre as espécies. Diferenças de habilidade competitiva levam a uma hierarquia, na qual as espécies de menor competitividade são excluídas. Neste caso, a limitação interespecífica é maior do que a intraespecífica. Logo, para que os competidores inferiores se mantenham na comunidade é necessária a equalização dessa competição tornando-a menos assimétrica (Chesson 2000, Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al.* 2012).

Com isso, a noção de que a exclusão competitiva é maior entre espécies filogeneticamente e/ou funcionalmente próximas tem sido considerada incompleta (Kraft & Ackerly 2014) e, por vezes, contestada (Mayfield & Levine 2010). Quando predominam diferenças de habilidade competitiva e há conservantismo filogenético nos traços, a competição pode excluir espécies que são funcionalmente e filogeneticamente distantes levando a uma agregação filogenética (Mayfield & Levine 2010). Neste caso, deve haver hierarquia competitiva e pouca diferença entre nichos para estabilizar a coexistência e as espécies dominantes tendem a excluir espécies funcionalmente mais dissimilares a elas (Mayfield & Levine 2010). Portanto, sob a ótica da teoria moderna de coexistência, é difícil distinguir entre efeitos da filtragem abiótica e da competição apenas com dados observacionais, pois ambos os processos podem promover padrões filogenéticos e funcionais semelhantes (Mayfield & Levine 2010). A competição pode resultar em dispersão filogenético-funcional somente quando as diferenças de nicho prevalecerem sobre diferenças de habilidade competitiva (Mayfield & Levine 2010).

Neste caso, como as diferenças de habilidade competitiva são pequenas não há hierarquia competitiva e a exclusão deve ocorrer entre espécies com nichos mais semelhantes (Mayfield & Levine 2010). Assim, o resultado da competição sobre a estrutura da comunidade depende da força relativa de cada um desses dois processos de interação competitiva (Mayfield & Levine 2010). Para que a coexistência entre espécies seja possível é necessário que o aumento da diferença de habilidade competitiva seja acompanhado de aumento da diferença de nicho (Mayfield & Levine 2010).

Outra crítica em relação a inferências feitas, principalmente, a partir da análise do padrão filogenético é a noção de que espécies filogeneticamente mais próximas são funcionalmente mais similares (Gerhold *et al.* 2015). Em alguns casos, é possível que, mesmo em comunidades com traços funcionais conservados, o padrão filogenético não seja agregado (Swenson 2013). Não é necessário que espécies aparentadas funcionem de modo semelhante numa comunidade local, mesmo que possam funcionar similarmente em escala regional (Gerhold *et al.* 2015). Dentro de uma linhagem podem existir grupos mais semelhantes e outros mais dissimilares e é possível que na formação das comunidades locais sejam selecionados táxons menos semelhantes (Gerhold *et al.* 2015). Assim, o sinal filogenético pode continuar sendo mantido, porém a estrutura funcional não necessariamente está relacionada com a filogenética. Além disso, dentro de uma linhagem existe grande quantidade de caracteres que não são fortemente preditos pelo parentesco filogenético (Swenson 2013).

De certa forma, as críticas feitas à utilização da informação filogenética tendem a limitar o uso desses dados para entender a montagem de comunidades locais (Gerhold *et al.* 2015). Contudo, informações sobre o padrão filogenético de comunidades não devem ser desprezadas, pois são importantes principalmente quando se pretende analisar comunidades com um grande número de espécies e se dispõe de um baixo número de traços funcionais (Swenson 2013). Além disso, nos casos em que há clara relação entre a severidade do ambiente e a ocorrência de padrões filogenético e funcionais agregados é razoável concluir que filtros abióticos são importantes para a montagem das comunidades (HilleRisLambers *et al.* 2012). A escolha de traços que possam refletir a ação de “filtragem” do ambiente tanto abiótico (traços do tipo β) quanto biótico (traços do tipo α) e a análise individual desses traços podem melhorar consideravelmente as inferências sobre a atuação dos processos de montagem de comunidades. Outro desafio é incorporar a teoria moderna de coexistência dentro dos estudos de comunidades e identificar quais traços podem estar envolvidos com os

distintos processos de interação competitiva, principalmente a diferenciação de nicho (Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al.* 2012; Kraft & Ackerly 2014).

Escala da montagem de comunidades: Ecologia x Biogeografia

As escalas do espaço e da filogenia afetam diretamente a percepção sobre as regras de montagem (Weiher *et al.* 2011). É inegável que, mesmo existindo conceitos comuns entre ecólogos e biogeógrafos (Jenkins & Ricklefs 2011), o foco desses dois grupos quanto à montagem de comunidades é distinto (Weiher *et al.* 2011). Enquanto ecólogos procuram explicar a montagem de comunidades locais com base nos traços funcionais das espécies e nas possíveis consequências das interações interespecíficas, os biogeógrafos estão interessados na formação do banco regional, que se origina por processos históricos e dispersão em larga escala (Weiher *et al.* 2011).

Contudo, há uma área de transição no estudo da organização de comunidades locais e regionais que possibilita a interação entre a ecologia e a biogeografia (ver Jenkins & Ricklefs 2011). A confluência entre essas duas áreas é uma tendência cada vez mais comum (Jenkins & Ricklefs 2011), mas deve ser analisada com cautela. Há quem defenda que processos regionais e históricos influenciam fortemente a montagem de comunidades locais (Ricklefs 1987), a ponto de sugerir a dissolução do conceito de comunidades nesse nível (Ricklefs 2008). Por outro lado, estudos têm demonstrado que a interação de espécies no nível local pode influenciar a disponibilidade dessas espécies no banco regional (Cavender-Bares *et al.* 2009). Esse debate sobre qual processo, se local ou se regional, tem maior importância é improdutivo e impede o progresso em direção a uma melhor compreensão da montagem de comunidades (Weiher *et al.* 2011).

Nosso interesse não é discutir qual seria a melhor escala para avaliar as regras de montagem, nem quais processos teriam maior influência. Simplesmente, destacamos que o entendimento dos processos que atuam na montagem das comunidades deve estar relacionado à escala em que se pretende avaliar os dados. Grande parte dos estudos de montagem de comunidades que discutimos nesse artigo foi baseada na definição de Keddy (1992), segundo a qual comunidades são subconjuntos de espécies selecionadas a partir de um conjunto maior que detém todas as espécies. Nesse sentido, a maioria dos métodos filogenéticos desenvolvidos para inferir sobre processos de montagem de comunidades está ligada a essa definição (ver Webb *et al.*

2002, Vamosi *et al.* 2009, Pausas & Verdú 2010). Isso não impede que trabalhos nessa área sejam desenvolvidos em escalas espaciais maiores (p.ex. González-Caro *et al.* 2014, Qian *et al.* 2014). Contudo, o foco desses trabalhos deve ser biogeográfico procurando identificar quais barreiras ambientais (pluviosidade, temperatura, etc.) atuariam mais decisivamente na distribuição espacial das espécies.

Estruturação teórica da montagem de comunidades

A análise da estrutura de teorias é uma das ferramentas importantes em ecologia, pois permite verificar a relação entre a base conceitual e a explicação dos fenômenos observáveis (Pickett *et al.* 2007). Por essa análise entendemos quais são os limites, domínios e aplicabilidade de uma teoria. A teoria é formada por bases conceituais (noções pré-teóricas, pressupostos, conceitos e definições), conteúdo empírico (fatos e generalizações confirmadas), conceitos derivados (leis, modelos, teoremas, modos de translação e hipóteses) e limites e estrutura (arcabouço e domínio; Pickett *et al.* 2007). A presença desses componentes e a forma como interagem definem o grau de maturidade da teoria (Pickett *et al.* 2007).

Sobre a teoria de montagem de comunidades identificamos os seguintes componentes:

Noções pré-teóricas: não constituem parte direta da teoria, são metáforas, analogias, figuras visuais ou intuições pessoais sobre a natureza e/ou seu funcionamento (Pickett *et al.* 2007). Em geral, as teorias surgem da necessidade de explicações para essas noções pré-teóricas. Considerando as noções pré-teóricas como conhecimentos prévios que ajudam a iniciar o desenvolvimento de uma teoria (Nascimento *et al.* 2012), identificamos para as regras de montagem de comunidades:

a. Biogeografia de ilhas: Diamond (1975) considerou que, após MacArthur & Wilson (1967) demonstrarem como comunidades (ilhas) podem se manter em equilíbrio ao longo dos anos, seria necessário entender como as espécies se ajustam umas às outras nessas comunidades (ilhas) a fim de preservar essa estabilidade.

b. Padrões de pares excludentes: antes de Diamond (1975) propor as combinações proibitivas, já havia evidências de distribuição espacial excludente entre pares de espécies similares (ver MacArthur *et al.* 1972). A

questão era delimitar em quais situações esses pares excludentes eram formados.

c. Espécies próximas taxonomicamente são mais similares: desde Darwin (1859) tem-se a noção de que espécies próximas taxonomicamente deveriam ser ecologicamente similares e, conseqüentemente, a competição entre elas tenderia a ser maior (Webb *et al.* 2002). Embora Diamond (1975) não tenha explicitamente citado Darwin, essa ideia está presente em suas observações.

Pressupostos: são declarações explícitas sobre a natureza dos sistemas a serem estudados, referem-se a fatos que podem ser aceitos dentro das teorias e às condições iniciais para os sistemas existirem (Pickett *et al.* 2007).

a. Natureza das comunidades: para entendermos a montagem de comunidades é necessário definir qual conceito de comunidade está sendo utilizado. Para tanto se deve retornar a um debate antigo sobre a previsibilidade da relação entre espécies (Cavender-Bares *et al.* 2009). Nesse sentido, há duas visões antagônicas: (1) as comunidades são constituídas de modo orgânico por espécies intimamente ligadas que funcionam como um super-organismo (Clements 1916); e (2) as comunidades são associações fortuitas de indivíduos de espécies diferentes que se agrupam no mesmo ambiente por similaridades fisiológicas (Gleason 1926). Acreditamos que, do ponto de vista das regras de montagem, a definição de comunidade está em uma posição intermediária entre essas duas visões: há uma relação de associação entre espécies que coexistem de forma a maximizarem a utilização dos recursos, porém não há necessidade de interdependência nessa associação.

b. Primazia da competição e exclusão competitiva: a competição era vista por Diamond (1975) como o principal fator de formação dos pares excludentes e, embora essa interação pudesse promover outros efeitos na comunidade, a exclusão era considerada o resultado mais provável.

Conceitos e definições: são representações (símbolos) utilizadas para caracterizar objetos dentro da teoria (Pickett *et al.* 2007). É importante destacar a relação entre os conceitos e o domínio da teoria. Na montagem de comunidades, muitas vezes encontramos o mesmo termo sendo utilizado por ecólogos e biogeógrafos (ver

Jenkins & Ricklefs 2011). Contudo, é importante definir o que o termo representa em cada situação, pois são campos teóricos que abordam domínios distintos. Identificamos como principais conceitos aqueles ligados aos processos e padrões detectados nos estudos de organização das comunidades:

a. Banco regional: refere-se ao conjunto de espécies ocorrentes em uma região que são potencialmente capazes de colonizar qualquer comunidade local (Pärtel *et al.* 1996);

b. Limite de similaridade: mecanismo determinístico pelo qual há um limite máximo possível de similaridade entre os nichos de espécies coocorrentes de forma a evitar os efeitos deletérios (exclusão) da competição (MacArthur & Levins 1967). É um mecanismo que atua no sentido de diminuir a sobreposição de nichos (MacArthur & Levins 1967).

c. Exclusão competitiva: mecanismo ou princípio determinístico em que uma espécie com maior habilidade competitiva (no trabalho original espécie com maior crescimento populacional) exclui competitivamente outras espécies que desempenham precisamente a mesma função e ocorrem na mesma área geográfica (Hardin 1960);

d. Filtros abióticos: mecanismo determinístico de seleção de espécies com características ecológicas que permitem seu estabelecimento sob condições abióticas específicas (Keddy 1992). Por vezes, esse mecanismo é chamado de filtro ambiental ou filtro de habitat. Sem aprofundar o debate sobre a utilização desses termos adotamos a expressão filtros abióticos, pois entendermos que o componente biótico também faz parte do ambiente (detalhes em Kraft *et al.* 2015).

e. Modelo neutro: conjunto dos processos estocásticos baseados, principalmente, em restrições à dispersão dos indivíduos (Hubbell 2001). O modelo neutro fundamenta-se em dois pressupostos: (1) equivalência ecológica entre as espécies – todos os indivíduos são funcionalmente similares; e (2) modelo de soma zero – as comunidades locais são saturadas, de forma que a saída de um indivíduo deve ser substituída por outro pertencente a qualquer outra espécie funcionalmente semelhante (Maurer & McGill 2004). A equivalência funcional sugerida por Hubbell (2001) diz respeito à similaridade nas probabilidades de recrutamento, mortalidade e dispersão das espécies. Nesse modelo, as diferenças de nicho não são o fator

primordial e a montagem da comunidade pode ser explicada por processos estocásticos de dispersão e demografia.

f. Estrutura dispersa: também chamada de segregada, uniforme, sobredispersa ou divergente (Pausas & Verdú 2010), refere-se ao padrão estatístico no qual os valores observados são superiores à média dos valores simulados. Pode representar repulsão espacial entre espécies (padrão de pares excludentes), padrão filogenético disperso ou repulsão fenotípica. Em geral, é associada ao mecanismo de competição interespecífica, porém pode também ser consequência de interações positivas (ver Valiente-Banuet & Verdú 2007);

g. Estrutura agregada: também chamada de aglomerada, subdispersa, contagiosa ou irregular (Pausas & Verdú 2010), refere-se ao padrão estatístico no qual os valores observados são inferiores à média dos valores simulados. Pode representar atração espacial entre espécies, padrão filogenético agregado ou atração fenotípica. Geralmente, é associada à seleção por preferência de habitats ou, em alguns casos, pode também ser associada à influência de interações negativas (ver Mayfield & Levine 2010).

Fatos e generalizações confirmadas: são registros confirmados de fenômenos que constituem a base factual da teoria. Quando condensados, esses fatos passam a constituir generalizações (Pickett *et al.* 2007). Em conjunto com a base conceitual, contribuem para gerar os componentes derivados da teoria (leis e modelos). Nas regras de montagem de comunidades, as primeiras generalizações referiam-se à distribuição de pares excludente de aves do arquipélago de Nova Guiné (Diamond 1975). Contudo, outras generalizações mais recentes podem ser confirmadas a partir do estudo do padrão filogenético de comunidades.

a. Prevalência de estrutura filogenética agregada: de acordo com a revisão feita por Vamosi *et al.* (2009) a agregação é o resultado mais comumente encontrado em estudos de padrões filogenéticos.

b. Predomínio de filtros abióticos em condições mais severas: a restrição ambiental geralmente leva à agregação filogenética das espécies da comunidade e o padrão filogenético agregado tem sido observado independentemente do tipo do filtro de seleção: fogo (Verdú & Pausas

2007), temperatura (González-Caro *et al.* 2014) ou distúrbios antrópicos (Feng *et al.* 2014).

c. Padrões filogenéticos variando com a escala espacial: a agregação filogenética é esperada em escalas espaciais maiores em decorrência da atuação de filtros abióticos na seleção de grupos de espécies em habitats específicos. Em escalas espaciais menores, a dispersão filogenética é esperada em consequência da maior competição que limita a ocorrência de espécies filogeneticamente próximas em habitats similares (Weiher & Keddy 1995).

d. Padrões filogenéticos variando com a ontogenia: é esperado que a dispersão filogenética aumente ao longo da ontogenia, pois a exclusão competitiva tende a ser maior nos estádios iniciais da ontogenia em que todos os indivíduos estão espacialmente muito próximos (Swenson *et al.* 2007).

Modelos, hipóteses e predições: fazem parte do conteúdo conceitual derivado de uma teoria. Os modelos são construções conceituais que representam e simplificam a realidade. Podem ser verbais, quantitativos, gráficos ou físicos (Pickett *et al.* 2007). Hipóteses têm a função de fazer a relação entre a parte conceitual e a observação real dos fatos sendo consideradas como explicações de um determinado fenômeno a partir de uma base conceitual explícita. São afirmações das quais podemos extrair predições testáveis (Nascimento *et al.* 2012). Identificamos esses componentes da teoria das regras de montagem de comunidades na seção *Importância da informação filogenética e funcional para a detecção dos processos de montagem de comunidades* (Tabela 1; Figura 2).

Domínio: delimita os limites espaciais e temporais e o nível de organização em que a teoria pode ser aplicada (Pickett *et al.* 2007). Nas regras de montagem, o domínio varia desde escalas muito restritas (no nível de indivíduos vizinhos) até escalas biogeográficas (ver seção *Escala da montagem de comunidades*).

Arcabouço: é o esqueleto da teoria, é o componente que define como as partes da teoria estão articuladas (Figura 3).

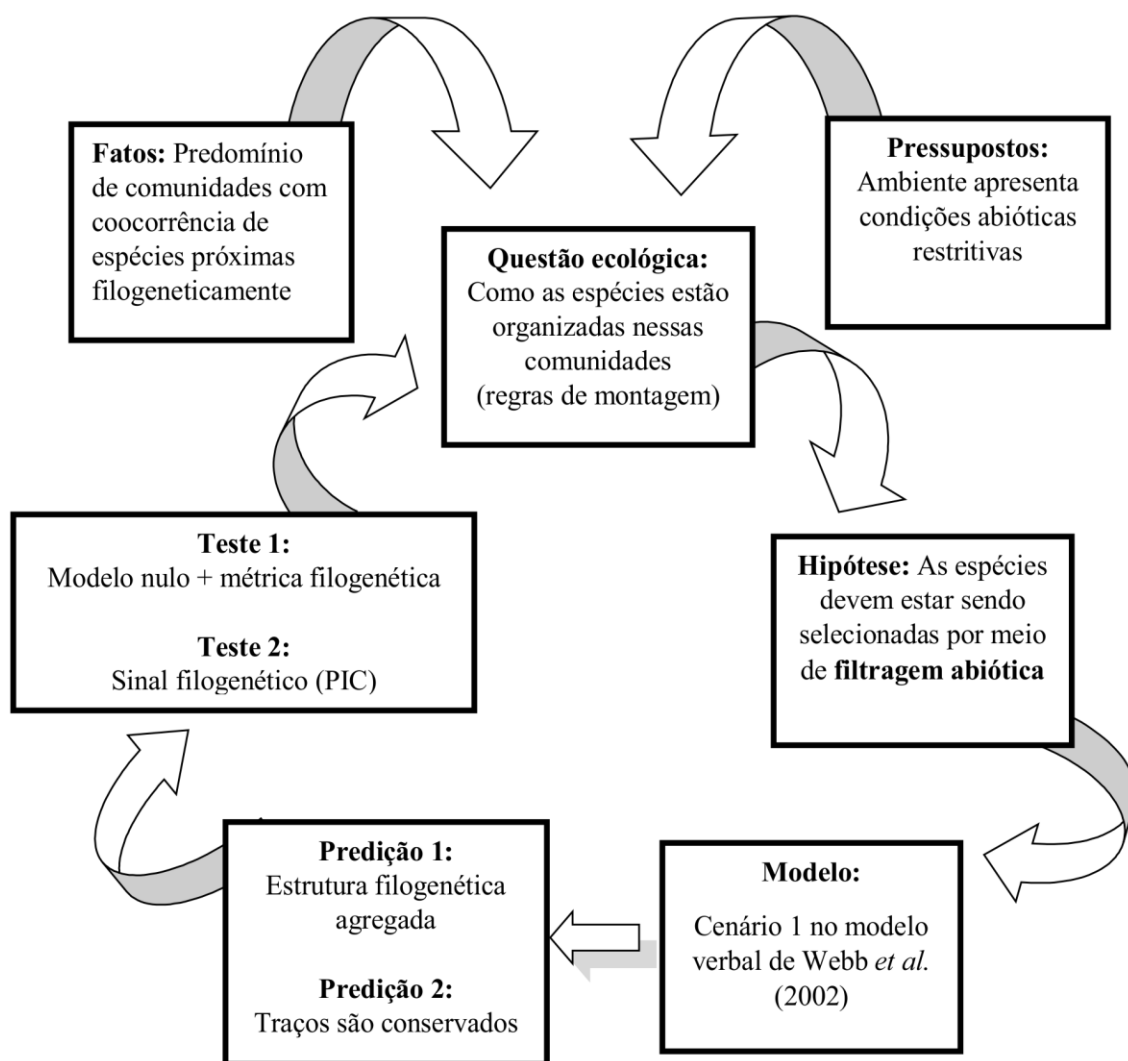


Figura 3. Arcabouço simplificado da teoria de montagem de comunidade de acordo com esquema sugerido por Krebs (2006) para o progresso do conhecimento ecológico.

Figure 3. Simplified framework of the community assembly theory according to the scheme proposed by Krebs (2006) for the progress of ecological knowledge.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora a relação entre padrões e processos não seja evidente e direta em certas situações, conseguimos identificar que há avanço de qualidade nos estudos teóricos sobre regras de montagem de comunidades. Essas regras têm evoluído de simples descrições de padrões a modelos preditivos com uma base de teste bem consolidada. O teste de hipótese por meio de modelos nulos se fortaleceu como um método de análise de dados consistente sendo empregado em muitos estudos de montagem de comunidades. A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001) tem sido utilizada como hipótese alternativa plausível à

coexistência por meio de processos determinísticos baseados em nicho. Contudo, tal quais os demais processos de coexistência, deve ter sua aplicabilidade avaliada com bastante critério. Nem sempre o padrão aleatório dos dados pode ser atribuído a essa teoria e alguns de seus pressupostos devem ainda ser comprovados para que se possa generalizar sua aplicação. Nesse sentido, a equivalência funcional das espécies deve ser, na medida do possível, associada à semelhança das probabilidades de recrutamento, mortalidade e dispersão. Em síntese, concluímos que a teoria das regras de montagem de comunidades não pode ser considerada madura, porém tem grande potencial para evoluir nos próximos anos, principalmente, a partir da consolidação de sua base teórica. Esperamos que nossa revisão auxilie no esclarecimento de alguns conceitos ainda confusos ou mal empregados.

Acreditamos que no futuro devam surgir mais trabalhos voltados a testar empiricamente a participação dos processos de coexistência mediante simulações de montagem de comunidades. Além disso, estudos que visem a avaliar a atuação desses processos ao longo do tempo devem ser priorizados. A síntese de dados de coocorrência, padrão filogenético-funcional e dinâmica pode propiciar uma visão muito mais completa sobre os processos de montagem de comunidades ecológicas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Rogério Parentoni Martins (UFC) pela ajuda na discussão e estruturação teórica desse manuscrito; aos revisores anônimos pelas sugestões e contribuições; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida a B.S. Menezes e pelo suporte financeiro ao projeto PROCAD/CAPES para a realização do doutorado sanduíche na UNICAMP (processo no. 23038.014449/2008-99); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade concedidas a F.S. Araujo e F.R. Martins e pelo suporte financeiro nos projetos: Casadinho/CNPq (processo no. 620045/2008-6) e Edital Universal (processo no. 474658/2012-0).

MATERIAL E MÉTODOS

Realizamos essa revisão com base em artigos e capítulos de livros publicados entre 1975 (ano de publicação do trabalho pioneiro de Diamond (1975)) e

2014 sobre o tema: regras de montagem (em inglês: *assembly rules*). Para pesquisa dos artigos utilizamos o banco de dados do *ISI Web of Science* (<http://www.webofknowledge.com>). Diante do grande número de publicações optamos por restringir nossa análise a artigos de revisão com mais de 100 citações. Trabalhos mais recentes também foram incluídos para atualizar as informações publicadas sobre o tema. Além disso, utilizamos trabalhos sobre mecanismos de coexistência como complemento a teoria de montagem de comunidades. Todas as informações foram compiladas e integradas para consolidar o arcabouço teórico da teoria de montagem de comunidades apresentado nessa revisão.

REFERÊNCIAS

- Belyea, L. R., & Lancaster, J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402-416. DOI: 10.2307/3546646
- Booth, B. D. & Larson, D.W. 1999. Impact of language, history and choice of system on the study of assembly rules. In: E. Weiher & P. Keddy (editors), *Ecological assembly rules: perspectives, advances and retreats*. pp. 206-229. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., ... Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18-34. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x
- Cavender-Bares, J., Kozac, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343
- Clements, F. E. 1916. *Plant Succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington Publ. No. 242: p. 512.
- Connor, E. F., & Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140. DOI: 10.2307/1936961
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray: p. 502.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: M. L. Cody & J. Diamond (editors), *Ecology and evolution of communities*. pp. 342-444. Cambridge: Harvard University Press.

- Feng, G., Svenning, J., Mi, X., ... Ma, K. 2014. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 313, 188-198. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.10.047
- Gerhold, P., Cahill Jr., J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600-614. DOI: 10.1111/1365-2435.12425
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7-26. DOI: 10.2307/2479933
- González-Caro, S., Umaña, M. N., Álvarez, E., Stevenson, P. R., & Swenson, N. G. 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7, 145-153. DOI: doi: 10.1093/jpe/rtt076
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606-2621. DO 10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2 I:
- Gotzenberger, L., Bello, F., Brathen, K. A., ... Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111-127. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292-1297. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292
- 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. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press: p. 389.
- Jenkins, D. G., & Ricklefs R E. 2011 *Biogeography and ecology: two views of one world*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2331-2335. DOI: 10.1098/rstb.2011.0064
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164. DOI: 10.2307/3235676
- Kembel, S. W., & Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86-S99. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[86:TPSOAN]2.0.CO;2

- Kingsland, S. E. 1991. Defining Ecology as a Science. In: L. A. Real & J. H. Brown (editors), *Foundations of Ecology: classic papers with commentaries*. pp. 1-13. Chicago: University of Chicago Press.
- Kingsolver, J. G., & Paine, R. T. 1991. Conversational Biology and Ecology Debate. In: L. A. Real & J. H. Brown (editors), *Foundations of Ecology: classic papers with commentaries*. pp. 309-317. Chicago: University of Chicago Press.
- Kraft, N., & Ackerly, D. D. 2014. The assembly of plant communities. In: R. Monson (editor). *The Plant Sciences - ecology and the environment*. pp. 67-88. Berlin: Springer-Verlag.
- Kraft, N., Adler, P., Godoy, O., James, E., Fuller, S., & Levine, J. M.. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592-599. DOI: 10.1111/1365-2435.12345
- Krebs, C. J. 2006. Ecology after 100 years: progress and pseudoprogress. *New Zealand Journal of Ecology*, 30, 3-11.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177-192. DOI: 10.2307/3546712
- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77, 1344-1354. DOI: 10.2307/2265532
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press: p. 224.
- MacArthur, R. H., Diamond, J. M. & Karr, J. R. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53, 300-342. DOI: 10.2307/1934090
- MacArthur, R. H., & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377-385.
- 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. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x
- Maurer, B. A., & McGill, B. J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5, 413-422. DOI: doi:10.1016/j.baae.2004.08.006
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085-1093. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x

- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N. ... Thuiller, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, 87, 769-785. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x
- Nascimento, A. T. A., Neves, A. C. O., Martins, R. P., & Coutinho, F. A. 2012. Conservação da biodiversidade e dinâmica ecológica espacial: evolução da teoria. *Oecologia Australis*, 16, 156-164.
- Núñez, P.G., & Núñez, M. A. 2006. Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. *A Parte Rei: revista de filosofía*, 47, 1-15.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., & van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 75, 111–117. DOI: 10.2307/3546327
- Pausas, J.G., & Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60, 614-625. DOI: 10.1525/bio.2010.60.8.7
- Pavoine, S., & Bonsall, M. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792-812. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., & Jones, C. G. 2007. *Ecological understanding: the nature of the theory and the theory of nature*. 2nd ed. San Diego: Academic Press: p. 206.
- Qian, H., Hao, Z. & Zhang, J. 2014. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 7, 1-12. DOI: 10.1093/jpe/rtt072
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171. DOI: 10.1126/science.235.4785.167
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, 172, 741-750. DOI: 10.1086/593002
- Soliveres, S., Torices, R., & Maestre, F. T. 2012. Environmental conditions and biotic interactions acting together promote phylogenetic randomness in semiarid plant communities: new methods help to avoid misleading conclusions. *Journal of Vegetation Science*, 23, 822-836. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2012.01410.x
- Swenson, N. G. 2013. Assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264-276. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.00121.x

- Swenson, N .G., Enquist, B. J., Thompson, J. & Zimmerman, J. K. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770-1780. DOI: 10.1890/06-1499.1
- Valiente-Banuet, A., and Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10, 1029-1036. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x
- Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572-592. 10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01300.x
- Verdú, M., & Pausas, J. G. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, 95, 1316-1323. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01300.x
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22. DOI: 10.2307/2256497
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., Mcpeek, M. A., & Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Weiher, E., & Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159-164. DOI: 10.2307/3545686
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 2403-2413. DOI: 10.1098/rstb.2011.0056

CAPÍTULO 2: ASSEMBLY RULES IN A RESOURCE GRADIENT: COMPETITION AND ABIOTIC FILTERING DETERMINE THE STRUCTURING OF PLANT COMMUNITIES IN STRESSFUL ENVIRONMENTS ²

Bruno Sousa Menezes ^{1}, Fernando Roberto Martins ², Ellen Cristina Dantas Carvalho¹, Bruno Cruz Souza¹, Andrea Pereira Silveira³, Maria Iracema Bezerra Loiola¹, Francisca Soares Araújo ^{1*}*

¹ Graduate course in Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Science Centre, Federal University of Ceará - UFC, Fortaleza, CE, Brazil;

² Department of Plant Biology, Institute of Biology, University of Campinas - UNICAMP, Campinas, SP, Brazil;

³ Itapipoca Faculty of Education, Ceará State University - UECE, Itapipoca, CE, Brazil.

*** Corresponding author:**

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

Phone: +55 85 3366 9805

Fax: +55 85 3366 9806

E-mail: bruno.menezes@ufc.br (BSM)

tchesca@ufc.br (FSA)

Abstract

The relative importance of different community assembly mechanisms varies depending on the environment. According to the stress-dominance hypothesis (SDH), assembly mechanisms range from strong abiotic filtering to competition as the environment becomes more favourable. Most evidence for the SDH comes from studies in gradients of conditions (i.e. abiotic environmental factors that influence the functioning of organisms but are not consumed by them). However, we hypothesized that in resource gradients, competition increases as abiotic filtering becomes stronger. To test our hypothesis, we set up eight plots at different sites along an abiotic severity gradient in the Brazilian semi-arid region (BSAR). In each plot, we identified and measured each woody plant species found, and we recorded 11 functional traits of the main species, dividing the traits into alpha (competition effects) and beta (abiotic filtering effects). We investigated the presence of phylogenetic signal in the traits, the community

² Artigo escrito nas normas da revista *PlosOne*

phylogenetic and phenotypic patterns, and associated the variation in these patterns with the availability of water and soil nutrients. We found phylogenetic signal for most (91%) of the traits analysed. The phylogenetic patterns varied from clustered in stressful sites to random or overdispersed in favourable sites, and we concluded that these phylogenetic patterns were the result of historical processes influencing community assembly in different environments in the BSAR. In general, the phenotypic patterns varied from clustered at the most stressful end to random at less stressful sites. Our results show that in resource gradients, any restriction of the resource (hydric or edaphic) intensifies abiotic filtering and, at the same time, increases the competitive hierarchy among species. On the other hand, stochastic processes seem to have a stronger influence under more favourable abiotic conditions, where abiotic filtering and competition are weaker. Thus, we conclude that the SDH is not supported in resource gradients.

Keywords: abiotic stress; competitive hierarchy; functional traits; niche-related processes; stress-dominance hypothesis

Introduction

Community structure refers to the arrangement, order, and relationships among species that form a community [1]. Thus, to know the community structure is important because by it we can infer how species coexist sharing available resources in the environment. The way species are selected in the regional pool and fit together to coexist in local communities is defined by assembly rules [2]. Three different perspectives are often used to explain community assembly rules: historical, niche-related, and neutral [3].

From a historical perspective, species distributions can be determined largely by biogeographical processes that involve evolutionary forces and large-scale dispersal [3,4]. The evolutionary relatedness among lineages of the regional pool and the dispersal limitation can alter patterns of community assembly established through ecological sorting processes [3]. Thus, the biogeographic filters can prevent at least some species from reaching some sites. In turn, not all species that arrive at a site can withstand the site-specific abiotic factors: according to the niche-related perspective, the environment can act as a selective force (abiotic filtering mechanism), enabling only species with similar functional traits to establish under those abiotic factors [5].

Additionally, not every species that arrives and establishes at a site can persist as a population. According to niche-related biotic filtering, ecologically similar species tend to be excluded by interspecific competition [6]. Finally, the neutral perspective proposes an alternative to niche-related perspective, in which all species in a community are functionally equivalent and compete equally for resources [7]. So any species, functionally similar or not, that arrives at a site can establish and persist regardless of biotic and abiotic factors [7].

Since Webb *et al.* [8], community assembly mechanisms have often been inferred from phylogenetic patterns, seldom combined with phenotypic patterns and presence of phylogenetic signal. When there is phylogenetic conservatism, closely related species tend to have more similar functional traits than distantly related ones [9]. In this case, the abiotic filtering leads to clustering of both phylogenetic and phenotypic patterns [8]. If competition prevails, the phylogenetic and phenotypic patterns are both expected to be overdispersed [8]. However, in some cases when there is a competitive hierarchy, competition (asymmetric competition) can also generate clustered patterns even if the traits are conserved [10]. In asymmetric competition, competitively superior species tend to exclude inferior (functionally distinct species), that are phylogenetically more distant, due to phylogenetic conservatism [10]. On the other hand, when there is no phylogenetic conservatism, the interpretation of the patterns changes. Abiotic filtering generates overdispersion because species of distinct clades with similar traits (phenotypic attraction) are selected for the same environment and competition (symmetric or asymmetric) creates clustered or random patterns because the competitive exclusion of functionally similar species (phenotypic repulsion) may occur on a phylogenetically close clade or not [8]. When stochastic processes prevail on community structure, both the phylogenetic and phenotypic patterns should be random, independent of the evolutionary history of the traits, due to the species functional equivalence [11]. The balance between competition and abiotic filtering can also generate phylogenetic patterns indistinguishable from random, but in this case, the phenotypic patterns should indicate attraction or repulsion [11].

Most studies on community assembly have inferred the role of different mechanisms by taking into account only phylogenetic patterns, thus leading to inconsistent conclusions [12]. Due to the complexity involved in detecting community assembly mechanisms, Lopez *et al.* [13] recently proposed dividing phenotypic patterns into alpha- and beta-traits to represent competition effects and abiotic filtering,

respectively. Separating alpha- and beta-traits in the analysis of phenotypic patterns, prevents competition and environmental filtering masking one another, and also reduces the likelihood that these two processes will be confused when unexpected or ambiguous patterns are generated [13]. When abiotic filtering is strong and competition is weak, alpha-trait patterns are always random, regardless of phylogenetic conservatism, because competition has little influence on the community; whereas beta-traits are expected to be clustered if there is phylogenetic conservatism, or overdispersed if there is no phylogenetic conservatism [13]. If competition is strong and abiotic filtering weak, alpha-traits should be overdispersed when there is phylogenetic conservatism, and clustered or random when there is no phylogenetic conservatism; whereas beta-traits are always random [13]. The phylogenetic patterns in each situation depend on the conservatism of the traits. If both beta- and alpha-traits are conserved, phylogenetic patterns vary from clustered to overdispersed as environmental conditions become less stressful. If beta-traits are conserved, but alpha-traits are not, only the beta-traits will influence the phylogenetic patterns, which should follow the same variation as the beta-traits along the stress gradient (from clustered in stress situations to random in favourable situations). If alpha-traits are conserved, but beta-traits are not, the phylogenetic patterns will follow the pattern of the alpha-trait (vary from random in stress situations to overdispersed in favourable situations). If neither alpha- nor beta-traits are conserved, the phylogenetic patterns should be random, no matter how stressful the environment [13].

Abiotic filtering, competition, and neutral processes are thought to act together in community assembly, with the relative importance of each one of them varying as the environment varies. Weiher and Keddy [14] have stated that abiotic filtering predominates in stressful environments and weakens in favourable environments, while competition acts conversely: its role is weak in high stress situations but becomes increasingly important as the environment become more benign. This model, recently cited in the literature as the stress-dominance hypothesis – SDH [15], has been tested in different types of environmental gradients [15-26]. Studies have provided support for the SDH when considering the variation in the relative importance of the community assembly mechanisms in relation to gradients of abiotic conditions, such as decreasing temperature [17-20, 22, 26] or increasing fire intensity [16]. However, Coyle *et al.* [15] showed that the SDH did not explain the variation of the community assembly mechanisms in relation to resource gradients, such as availability

of water and soil nutrients. Thus, it is possible that the SDH holds only for gradients of conditions (e.g. temperature, fire).

In this study, our goal was to investigate the variation in community assembly mechanisms across strong gradients of water and soil nutrient restriction, within the context of the SDH. As the type of gradient analysed is driven by resources instead of a condition, we hypothesize that competition can increase as abiotic filtering becomes stronger. To address this hypothesis, we assumed phylogenetic conservatism and investigated both phylogenetic and phenotypic (alpha- and beta-trait) patterns in tree communities across a gradient of water and soil nutrients. If the SDH holds, that is, if abiotic filtering increases and competition decreases across a gradient of increasing severity, we expect that: a) phylogenetic patterns range from clustered in stressful sites to overdispersed in less stressful sites; b) phenotypic patterns of beta-traits vary from clustered to random along the gradient; and c) phenotypic patterns of alpha-traits range from random in stressful sites to overdispersed in less stressful sites (Fig. 1A). However, if both competition and abiotic filtering increase as the environment becomes more stressful, we expect that: a) phylogenetic patterns are random and do not vary along the gradient (in stressful sites the pattern is random due to balance between abiotic filtering and competition and in the more favourable sites the randomness is a consequence of stochastic processes); b) phenotypic patterns of beta-traits vary from clustered to random across the gradient; and c) phenotypic patterns of alpha-traits range from overdispersed (or clustered if the competition is asymmetric) in stressful sites to random in less stressful sites (Fig.1B,C).

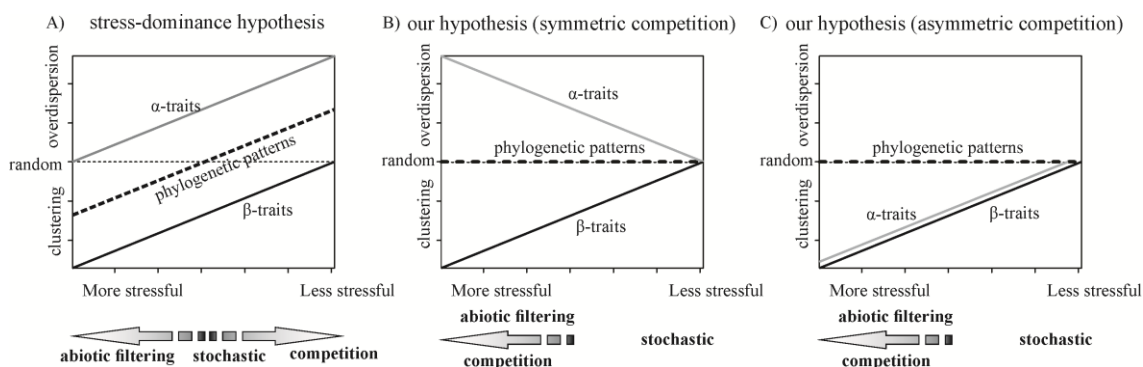


Fig.1. Hypothetical model of the variation in phylogenetic and phenotypic patterns along the abiotic gradients in limiting environments. A – Model expected by stress-dominance hypothesis, when the gradient is driven by an abiotic condition. B, C – Our proposed model, when the gradient is driven by a disputed resource (B – expectation for symmetric competition and C - expectation for asymmetric competition).

Materials and Methods

Study area

The Brazilian semi-arid region (BSAR) occupies 1,128,697 Km² in northeastern Brazil [27]. The predominate climate is hot and dry, with high temperatures throughout the year (around 26 °C), which result in high annual potential evapotranspiration (1,500 to 2,000 mm.year⁻¹) [28,29]. The high evapotranspiration together with low rainfall (between 500 and 750 mm.year⁻¹; [29]) results in high water deficits. Rainfall is seasonal (concentrated in 3 to 4 months), and erratic, with an irregular distribution even during the rainy season [28]. The main geologic units in the region are the Proterozoic crystalline basement (most of the semiarid area) and the Paleozoic and Mesozoic sedimentary basins [29]. Soils on the crystalline basement tend to be shallow, clayey and rocky, usually classified (according to the Brazilian Soil Classification System) as lithic neosoils (leptosols in WRB/FAO; lithic endoaquents in USDA Soil Taxonomy), regolithic neosoils (regosols; psamments) and luvisols (luvisols; alfisols) [29]. Soils on sedimentary material tend to be deep and sandy, usually classified as latosols (ferralsols; oxisols), luvisols (luvisols; aridisols) and quartzarenic neosoils (arenosols; quartzipsamments) [29]. There are edapho-climatic gradients of humidity of several scales, which are generally associated with distance from the coast, soil depth, altitude, and relief dissection, slope and aspect (leeward or windward) [30]. The proximity of the coast and the increase in altitude reduce temperature and augment precipitation and consequently enhance water availability. The interactions between climate, distance to coast, soil, and relief generate very different environments leading to different vegetation formations. Considering Holdridge's life zones [31,32], the BSAR is the most heterogeneous region in Brazil, with 24 life zones, of which 16 are ecotones [33]. The modal life zones are Basal Moist Tropical Forest, Premontane Moist Tropical Forest, Basal Moist Subtropical Forest, Basal Dry Tropical Forest, Premontane Dry Tropical Forest, Basal Dry Subtropical Forest, Basal Very Dry Tropical Forest, and Thorn Premontane Tropical Woodland [33]. Among these life zones, the Basal Very Dry Tropical Forest is predominant.

We analysed abiotic gradients in the Ibiapaba Plateau; the western *cuesta* of the *Meio Norte* sedimentary basin; and in adjacent areas of the crystalline basement complex, in the semi-arid region of northeastern Brazil (Fig. 2). The *Meio Norte* sedimentary basin covers the entire western part of the state of Ceará, from north to

south, through a continuous, abrupt, and quite scalloped escarpment [34]. It is an asymmetric cuesta formed by the lifting of the eastern border of the *Meio Norte* sedimentary basin, whose front (windward) is elevated to the east and contrasts with the flattened reverse (leeward) to the west, toward the Poti river, at the border of Piauí state. At the eastern front of the cuesta lies the flattened, highly eroded peripheral depression, constituted by the crystalline basement complex [34].

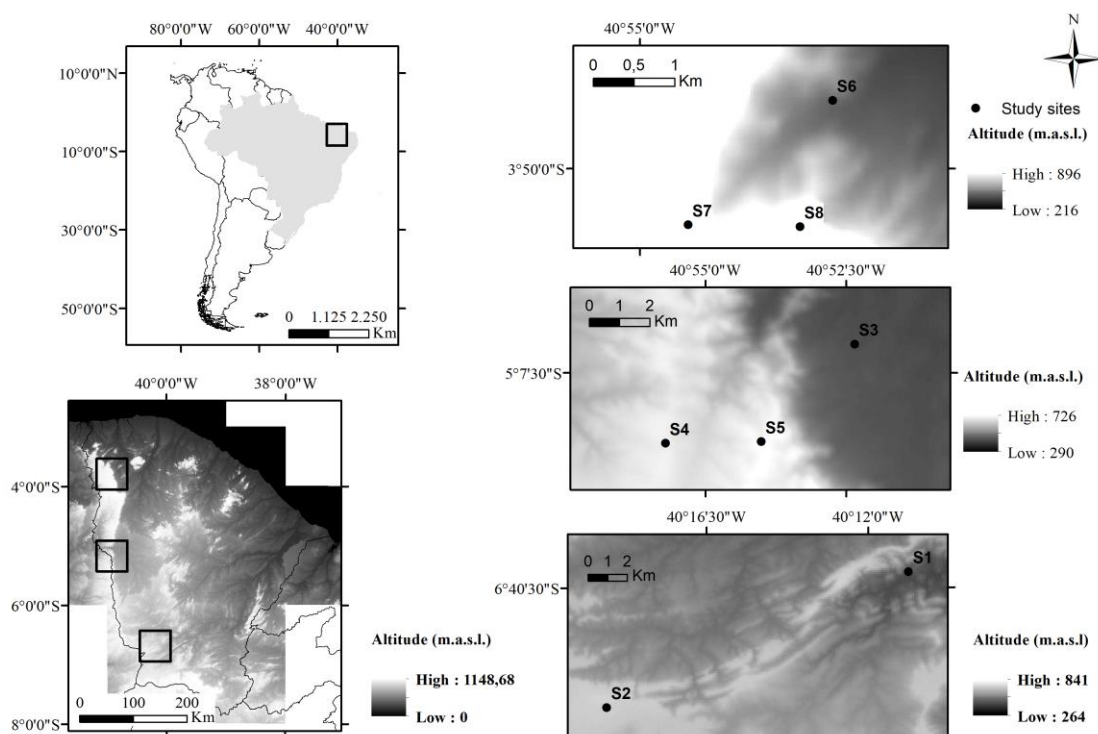


Fig.2. Digital Elevation Model of the *Meio Norte* sedimentary basin and adjacent areas (crystalline basement) with the location of study sites.

The crystalline basement complex represents the driest extreme of the gradient we analysed, with a BSh (Köppen-Geiger system) climate [35], average total annual rainfall of 450-900 mm, average total annual evapotranspiration about 1,500 mm, and altitudes between 300 and 450 m.a.s.l (Table 1). The predominant soils have a loam and sandy loam texture, are in general fertile, shallow and stony (Table 1, details in S1 Table). In the crystalline basement, the vegetation varies from Basal Very Dry Tropical Forest (300-450 m.a.s.l) to Basal Dry Tropical Forest (about 450 m.a.s.l). The Basal Very Dry Tropical Forest, locally called *caatinga*, is constituted by mostly spinescent and deciduous trees, forming only one woody layer 5-6 m high, with an open

canopy and scattered emergent trees (Table 1). The Basal Dry Tropical Forest has deciduous trees that constitute two layers, a 6-m understory and a > 9-m closed canopy.

On the Ibiapaba cuesta, the climate is As (Köppen-Geiger system; [35]), with high rainfall (530-1,400 mm) and a lower temperature than the crystalline basement due to increased altitude. The altitude varies from 650 m to 850 m at the ridge. The soil, in general, is poor in nutrients, acid, highly leached, and has low water retention capacity (Table 1, details in S1 Table). From north to south, the vegetation varies from Premontane Moist Tropical Forest (850 m.a.s.l) to Premontane Dry Tropical Forest (about 700 m.a.s.l) on the windward side, and Premontane Dry Tropical Forest or Premontane Very Dry Tropical Forest (650-700 m.a.s.l) on the leeward side. Premontane Dry Tropical Forest has deciduous trees and two vegetation layers: a 5-m understory and a > 8-m closed canopy (Table 1). The Premontane Moist Tropical Forest, has non-spinescent trees constituting two woody layers: a 10-m understory and a >15-m canopy (Table 1). The vegetation on the leeward side of Ibiapaba is a Premontane Dry Tropical Forest or Premontane Very Dry Tropical Forest (depending on ratio between rainfall and evapotranspiration), locally called *carrasco*, and is composed of high density, 3-4 m tall, deciduous, non-spinescent shrub forming a single layer.

Field sampling

We sampled eight sites covering altitudinal (from 300 m to 845 m a.s.l) and continentality (from north to south) gradients in the Ibiapaba Plateau and adjacent areas. The sites were located within three different conservation units (Aiuaba Ecological Station, Serra das Almas Natural Reserve, and Ubajara National Park) in order to minimize anthropogenic effects on the results (Fig. 2). We set up 0.3-ha (30 m x 100 m) plots at each site. We identified all woody species present within these plots and recorded plant height and perimeter. In the Basal Very Dry Tropical Forest, Basal Dry Tropical Forest, Premontane Dry Tropical Forest, and Premontane Very Dry Tropical Forest we measured plants with a stem ≥ 9 cm at ground level (PGL ≥ 9 cm), because the trees had fine, multiple stems at ground level. In Premontane Moist Tropical Forest, we sampled plants with a perimeter ≥ 15 cm at breast height (PBH) because the trees were taller. We transformed perimeters into diameters to calculate individual biomass.

We recorded plants with multiple stems as a single diameter by pooling all individual stems together.

We considered average annual temperature and average total annual rainfall as climate variables and soil physicochemical descriptors as soil variables. Climate variables were obtained from the *Climate-data.org* database from the closest locations to the study sites. We used these data to calculate the climatic water balance at the sites (S2 Table), following Thornthwaite and Mather [36]. In exceptional cases, when the annual value of the sum of rainfall (R) - potential evapotranspiration (PET) was negative (i.e., $\Sigma[R-PET] < 0$) and water holding capacity (WHC) was higher than the sum of positive values of R-PET ($\Sigma[R-PET]^+$), we calculated the water balance from a simplified method suggested by Pereira [37]. We opened trenches and made the morphological description of soils at each site following Santos *et al.* [38]. We also collected samples in each horizon for physicochemical analyses at the Laboratory for Analysis of Soil, Water, and Fertilisers at the Federal University of Ceará.

We analysed granulometry data (sand, silt, and clay content), available water content, bulk density, pH, electric conductivity, soil adsorption complex (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Al^{3+}), potential acidity ($H^+ + Al^{3+}$), cation exchange capacity, sum of basic cations, assimilable phosphorus, nitrogen, carbon, and organic matter (S1 Table). We used the total dispersion method for granulometry. We obtained the available water content through the difference between water content at field capacity (0.033MPa) and permanent wilting point (1.5MPa), measured with a Richards extractor. We determined the cation exchange using Mehlich-1 extraction by K^+ , Na^+ , and P, KCl extraction by Ca^{2+} , Mg^{2+} , and Al^{3+} , and ammonium acetate by potential acidity ($H^+ + Al^{3+}$). We used the Kjeldahl method for nitrogen determination. We carried out all soil physicochemical analyses following protocols established by Embrapa [39].

Table 1 – Abiotic, physiognomic, and edaphic characteristics of different woody communities in the *Meio Norte* sedimentary basin and adjacent areas of the crystalline basement complex of the semi-arid region of northeastern Brazil.

Sites (cod)	Locality Municipality	Latitude Longitude	Substrate	Altitude (m asl)	Rainfall and Evapotranspiration (mm.year ⁻¹)	Plant formation	Density (ind.ha ⁻¹) and Basal area (m ² .ha ⁻¹)	Soil Depth (cm)	Textural Class	Potential acidity (cmolc.kg ⁻¹)	pH	available water content (g.kg ⁻¹)
S1	Aiuaba Aiuaba, CE	-6.6678 -40.181	crystalline	460	474 1,398	Basal Very Dry Tropical Forest	3,190 34.68	187	Loam	3.05	4.6	7.24
S2	Monte Castelo Aiuaba, CE	-6.7304 -40.321	sedimentary	675	529 1,230	Premontane Very Dry Tropical Forest	3,656.7 16.65	+200	Clay loam and Sandy clay loam	4.95	4.2	5.91
S3	Poti Crateus, CE	-5.1162 -40.872	crystalline	300	761 1,551	Basal Very Dry Tropical Forest	1,960 31.19	34	Sandy loam and Loamy sand	3.47	5.3	6.25
S4	Buriti dos Montes Buriti dos Montes, PI	-5.1458 -40.929	sedimentary	645	898 1,230	Premontane Dry Tropical Forest	6,096.7 20.17	+200	Sand and Loamy sand	3.96	4.6	1.40
S5	Tucuns Crateus, CE	-5.1414 -40.901	sedimentary	685	945 1,159	Premontane Dry Tropical Forest	5,860 47.50	+200	Loamy sand and Sandy loam	5.45	4.3	2.41
S6	Araticum Ubajara, CE	-3.8258 -40.895	crystalline	450	1,131 1,496	Basal Dry Tropical Forest	3,023.3 41.28	70	Sandy loam and Loam	7.51	5.3	7.62
S7	Ubajara Ubajara, CE*	-3.8395 -40.911	sedimentary	825	1,205 1,029	Premontane Moist Tropical Forest	1,173.3 28.47	+200	Sandy loam	5.61	4.5	7.70
S8	Ubajara Ubajara, CE	-3.8397 -40.899	sedimentary	845	1,383 1,017	Premontane Moist Tropical Forest	1,533.3 39.10	+200	Sandy loam	5.61	4.5	7.70

* Rainfall and temperature data of this site was collected from Jaburuna, Ubajara, CE because it was the closest locality to the sample unit with a similar altitude.

Trait measurements

We recorded 11 functional traits (maximum height, mean biomass, specific leaf area, leaf size, leaf nitrogen concentration, leaf phenology, leaf type, wood density, potential hydraulic conductivity, dispersal mode, and dispersule size) of each species present at the study sites with at least five individuals (total = 142 species), following Cornelissen *et al.* [40] and Pérez-Harguindeguy *et al.* [41]. Species that occurred in more than one site were considered as different species. We excluded lianas and small shrubs due to the impossibility of collecting branches for the analysis of stem traits. We chose these traits because they are related to competitive ability and drought response (S3 Table).

We selected three individuals per species and collected five leaves and three branches per individual. We measured height with a 15.24 m telescopic pole and calculated the mean height of each species by sampling five individuals at random. We estimated the plant biomass of the Basal Very Dry Tropical Forest, Premontane Very Dry Tropical Forest, Basal Dry Tropical Forest, and Premontane Dry Tropical Forest using the equation of Sampaio and Silva [42] and it was calculated for the Premontane Moist Tropical Forest using the equation of Brown [43]. In both estimations, we considered the diameter as the independent variable. We did not include the petioles in the calculation of leaf area. For the stem traits, we used only the heartwood and sapwood of branch samples (approximately 3 cm), removing all bark. We determined the wood density by dividing the sample dry mass (dried for 72 h) by the volume calculated using the Archimedes principle [44]. We estimated the potential hydraulic conductivity from wood density data, using equations proposed by Martinez-Cabrera *et al.* [45]. For the leaf phenology, we divided the species into deciduous and evergreen. We defined deciduous species as those that spent at least one month without leaves. We also classified semideciduous species as deciduous due to the difficulty in differentiating between these two types. We classified the dispersal mode into anemochory, barochory, autochory, and zoochory, following Pijl [46] and dispersule size into small (< 0.6 cm in length), medium (0.6-1.5 cm), large (1.6-3.0 cm), and very large (> 3.0 cm), following Tabarelli and Peres [47]. We compiled leaf phenology, dispersal mode, and dispersule size data from literature and exsiccates deposited in the *Prisco Bezerra* Herbarium of the Federal University of Ceará.

Phylogenetic and phenotypic trees

We constructed a phylogenetic tree including species from all sites (regional species pool) using Phylocom v. 4.2 software [48]. The taxa were arranged according to APG IV classification system, and the species nomenclature according to Brazilian Flora 2020. We confirmed all species names using the Plantminer tool [49]. We used the tree R20160415 [50] as a reference, dating the clades following Magallón and Castillo [51]. Undated nodes were estimated with the BLADJ (Branch Length Adjuster) algorithm. Within-family polytomies were resolved using published phylogenies: Anacardiaceae [52], Annonaceae [53], Euphorbiaceae [54], Fabaceae [55,56], Malvaceae [57], Myrtaceae [58], Rubiaceae [59], and Salicaceae [60].

We constructed a phenotypic tree with the species for which we had collected trait data only. We standardized trait values (average = 0; standard deviation = 1) because they were measured at different scales. We built a distance matrix, after transforming differences in species traits into functional distances, using the generalized Gower distance [61]. We made a UPGMA cluster analysis to build a functional dendrogram. Next, we transformed the dendrogram into a phylogenetic tree, so that phylogenetic and phenotypic patterns could be calculated based on the same metrics. We built a functional tree using the “picante” package in R [62].

Data analyses

Abiotic gradient – As our research objective was to characterize the variation trend of phylogenetic and phenotypic patterns along a stress gradient, we first investigated the abiotic gradient. We performed a principal component analysis (PCA) for both sets of variables: climatic and edaphic. We used the climatic variables; rainfall (R), potential evapotranspiration (PET), actual evapotranspiration (AET), water deficit (DEF), and water excess (EXC). We used the edaphic variables; granulometry, soil available water content (AWC), bulk density (BD), pH, cation exchange capacity (CEC), sum of basic cations (S), electric conductivity (EC), potential acidity ($H^+ + Al^{3+}$), organic matter (OM), and macro- and micronutrients (Ca, Mg, Na, K, Al, P, C, and N). In the PCA analyses, we used only non-collinear variables (Pearson’s $r < 0.7$). We assessed the importance of ordination axes through a comparison between the real variation represented by individual PCA axes and the relevant variation calculated by

the broken-stick model [63]. We also tested the correlation between variables and the PCA axis to identify which variables were the most important for ordination. All analyses were carried out in the “vegan” package [64].

Phylogenetic signal – To infer the role of community mechanisms based on the phylogenetic and functional patterns, we first tested the phylogenetic signal of the functional traits of species in the regional pool. We carried out the analysis for each trait separately. For continuous traits, we identified the signal through the analysis of phylogenetic independent contrast – PIC [65]. If phylogenetically close species show more similar functional traits, the independent magnitude of contrast is similar across phylogenetic trees and therefore, the PIC value is low. We compared the observed contrast value to the expectations under a null model of randomly swapping trait values across the tips of the tree, with 999 randomizations. For categorical traits, we assessed the phylogenetic signal by comparing the minimum number of character state changes across the tree to a null model (999 randomizations) in which the trait states were randomized at the tips of the trees [66]. If related species are similar to each other, the number of character state changes will be lower than expected at random. We performed the analyses for continuous traits using the “phylo.signal” function in the “picante” package in R [62] and the categorical traits using “phylo.signal.disc” functions.

Phylogenetic and phenotypic patterns – By ‘*phylogenetic pattern*’, we mean the arrangement of the phylogenetic distances between the taxa constituting the community. The phylogenetic distances may or may not differ from random, meaning that the community does or does not have a phylogenetic structure, respectively. The phylogenetic structure may be overdispersed (phylogenetic repulsion) when the phylogenetic distances are longer than those expected at random, or clustered (phylogenetic attraction) when the distances are shorter than expected [8]. By ‘*phenotypic pattern*’, we mean the arrangement of the distances among the functional traits of the species constituting the community. The community phenotypic pattern may or may not have a structure, which can be overdispersed (phenotypic repulsion) or clustered (phenotypic attraction) if the morphological distances are longer or shorter than those expected at random, respectively [8].

Three steps are important to test the phylogenetic and functional patterns: 1) definition of the regional pool; 2) choice of distance metrics; and 3) construction of the appropriate null models. According to Pärtel *et al.* [67], regional pool refers to the set of species occurring in a region that are potentially capable of colonizing any local community. Thus, we defined that our regional pool would consist of all the species present in the eight sites. We realized phylobetadiversity analysis to validate the existence of a single regional pool among sites (S1 Text). Although the sites at the extremes of the gradient are separated by about 320 km, previous phylobetadiversity analyses showed a predominance of phylogenetic clustering among sites, i.e., species from different communities were phylogenetically closer than expected at random (data in S1 Text). In addition, the turnover index of phylobetadiversity showed weak relation with spatial distance (data in S1 Text). Hence, we can affirm that, despite some families being exclusive to more humid sites (S7 and S8), most clades occur at all sites. Thus, we had strong evidence to assume that all eight sites represent a single species pool. We used the mean pairwise distance – MPD as a phylogenetic distance measure [8] and the mean pairwise trait distance – PW (a metric that is similar to MPD but calculated with a phenotypic tree) as a functional distance measure. Because species richness influences these metrics, we standardised the values of the metrics through the standardised effect size (SES). The SES is the difference between observed and simulated values of the phylogenetic (or functional) metrics divided by the standard deviation of the simulated measures: $SES = (\text{obs.value} - \text{rnd.value}) / \text{sd.rnd.value}$. To make sure that the use of SES was correct, we tested normality and the asymmetry coefficient of null-distributions (Fig S1). When these assumptions were not met, we made the SES correction, following Botta-Dukát [68]. To construct the null models, we used the *phylogeny.pool* algorithm. This algorithm creates random samples by drawing equally probable species from the regional pool and keeping the number of species equal to the original sample. Null models were constructed based on permutation tests with 999 simulations in each analysis. In these simulations, P-values ≤ 0.025 indicated a clustered structure, p-values ≥ 0.975 represented overdispersion, and values between 0.025 and 0.975 indicated randomness [8]. In addition, we divided phenotypic patterns into α -traits (maximum height, mean biomass, specific leaf area, leaf nitrogen concentration, dispersule size, leaf phenology, and potential conductivity), which are competition

indicators, and β -traits (leaf size, wood density, dispersal mode, and leaf type), which are abiotic filtering indicators. We made this trait division based on the literature (see S3 Table). All phylogenetic and functional analyses were calculated using the “picante” package [62].

We tested for relationships between phylogenetic and functional SES values and stress gradients using multiple linear regression. Regarding models, we used significant PCA axes as independent variables and standardised MTD and PW values as dependent variables. We demonstrated the joint effect of axes on the metrics of phylogenetic and functional on a 3D scatterplot. Regression analysis were carried out in R and graphics made using the “scatterplot3d” package.

Results

Environmental gradient

We found a stress gradient resulting from the interaction of two different resources: water and soil nutrient availability. Each set of abiotic variables was related to one of the two main axes of the PCA (Fig. 3). The water availability gradient was described by the first principal component axis (PC1), which explained 45% of the variation among sites. Rainfall and water deficit showed high correlation with this axis ($r = -0.45$ and $r = 0.42$, respectively). For the soil nutrient gradient, the second principal component axis (PC2) explained an additional 39% of the data variation and was positively correlated with the sum of basic cations (S), cation exchange capacity (CEC), and organic matter (OM; $r = 0.51$, $r = 0.51$, and $r = 0.45$, respectively). In PCA analysis, only axes 1 and 2 showed eigenvalues larger than values expected at random (broken stick model, S4 Table). Thus, favourable sites in our gradient were characterized by high rainfall and fertile soils (site S6), while stressful sites were characterized by low rainfall and nutrient poor soil (sites S1 and S2). However, some sites with high rainfall were also stressful (sites S4 and S5), due to the nutrient restriction arising from sandy soil. The combination of high rainfall and sandy soil leads to high leaching, which results in acid soils, with low cation exchange capacity and basic cations.

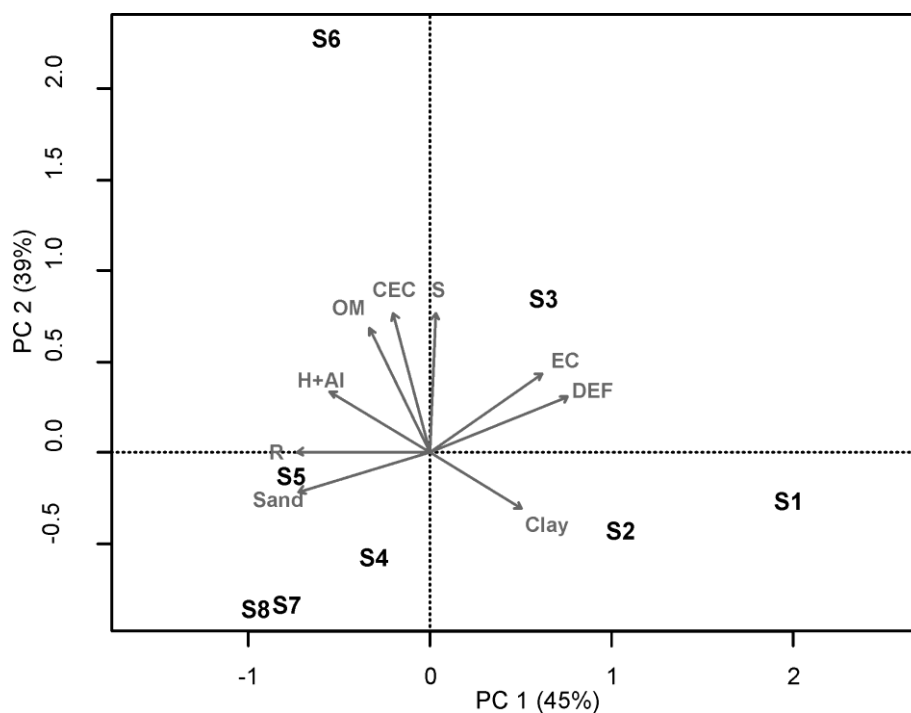


Fig.3. PCA biplot diagram ordering the subset of eight sites according to stress gradient. Site codes are presented in Table 1.

Phylogenetic signal

The observed PIC values for all the continuous traits (alpha and beta traits) analysed were lower than expected at random, indicating that close taxa share more similar trait values than those expected at random (phylogenetic signal; Table 2). This effect was significant in most traits ($p < 0.025$), except for leaf nitrogen concentration which was only slightly significant ($p < 0.05$). For all categorical traits (alpha and beta-traits), the minimum number of changes observed was lower than the number of changes at random, also confirming the presence of phylogenetic signal (Table 2). Thus, the fact that 91% of traits presented phylogenetic signal suggest there was phylogenetic conservatism.

Table 2. Phylogenetic signal of functional traits of woody species in abiotic gradients in the *Meio Norte* sedimentary basin and adjacent areas.

Traits	PICs obs	PICs rnd	Changes obs	Changes rnd	<i>p</i> -value
<u>alpha-traits</u>					
Hmax	2.29E-01	4.27E-01			0.001
Bmean	2.34E-04	4.55E-04			0.002
SLA	8.85E-01	13.39E-01			0.002
LNC	8.60E-01	11.03E-01			0.034*
Kp	2.17E+02	5.38E+02			0.004
LP			14	17	0.006
DS			35	54	< 0.001
<u>beta-traits</u>					
LS	6.17E+05	10.40E+05			0.010
WD	8.87E-05	17.50E-05			0.001
DM			18	49	< 0.001
LT			7	34	< 0.001

Phylogenetic signal calculated by phylogenetic independent contrast (PIC) for continuous traits: Hmax = maximum height (m); Bmean = mean biomass (Mg); SLA = specific leaf area ($\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$); LS = leaf size (mm^2); LNC = leaf nitrogen concentration ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); WD = wood density ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) and Kp = potential hydric conductivity ($\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$); and by minimum number of changes for the categorical traits: DM = dispersal mode (anemochory, autochory, barochory, and zoochory), DS = dispersule size (small, medium, large, and very large), LT = leaf type (simple, compound, and bicompond), and LP = leaf phenology (deciduous or evergreen). Obs = observed; rnd = at random. Significant results ($p < 0.025$) are shown in **bold** (* = $p < 0.05$).

Species richness

The regional species pool contained 174 species of 95 genera and 40 families. Community species richness varied from 19 to 62 species. The occurrence of some families was associated with decreased water restriction. For example, Malpighiaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Melastomataceae, and Simaroubaceae were restricted to more humid areas, with the last three occurring only at the sites with the highest rainfall (S7 and S8). In contrast, Fabaceae, Boraginaceae, and Nyctaginaceae were less sensitive to the hydric gradient and occurred at all sites.

Phylogenetic and phenotypic patterns

The SES_{mpd} varied among communities from -2.35 to 2.80. Most communities showed a random pattern, but we found four communities in which results differed from expected at random: two with clustered and two with overdispersed patterns. Communities with a clustered structure occurred under higher abiotic restriction (low water and soil fertility) whereas those with an overdispersed structure occurred under conditions of high rainfall, but low soil nutrient availability. It was possible to observe a trend of changing of patterns from clustering to random along the stress gradient (Fig. 4), although the sites with higher rainfall showed an overdispersed pattern.

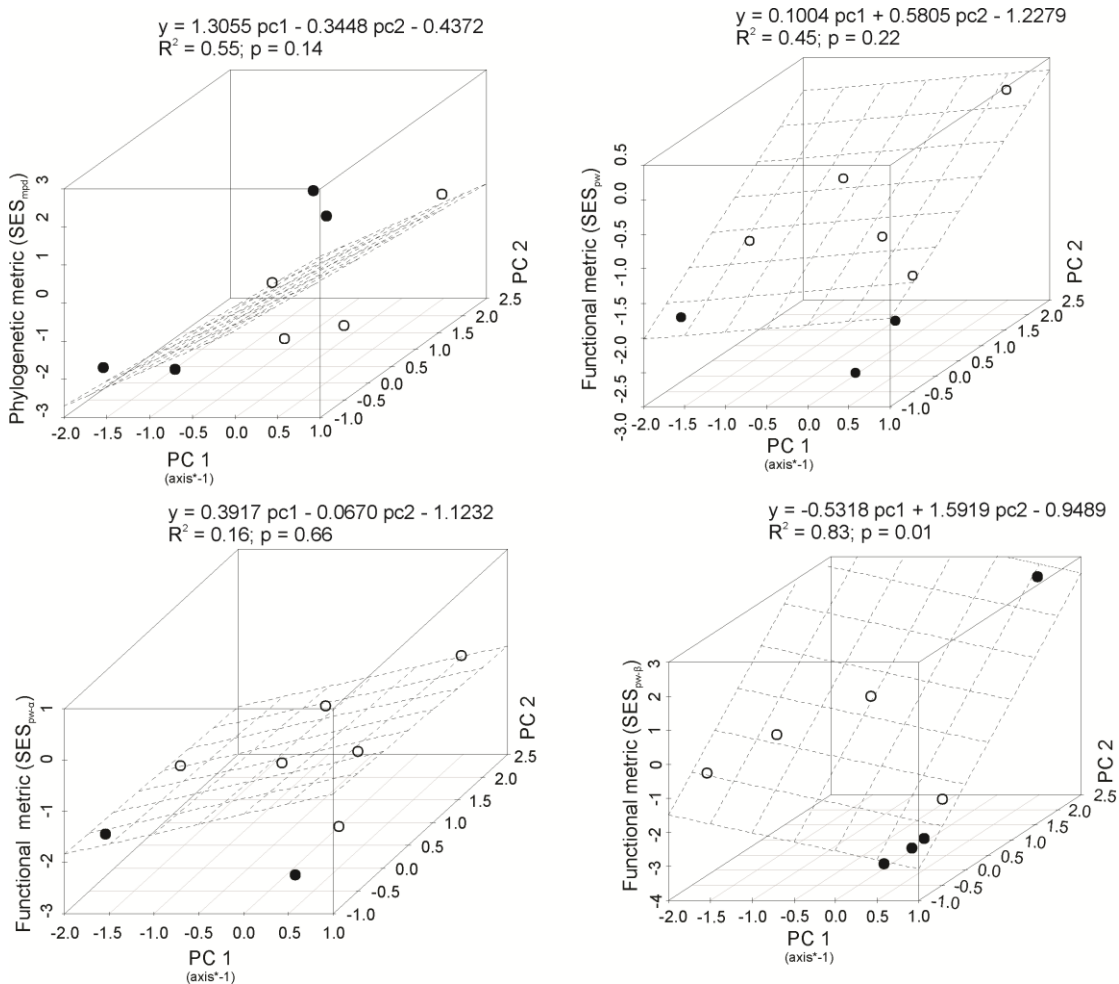


Fig.4. Variation in phylogenetic (SES_{mpd}) and functional metrics (SES_{pw} , $SES_{pw-\alpha}$, and $SES_{pw-\beta}$) along stress gradients. Positive and significant values ($p\text{-value} > 0.975$) indicate overdispersion and negative and significant values ($p\text{-value} < 0.025$) indicate clustering. Significant values are represented by a solid circle.

For functional metrics, the variation in the beta-traits along a gradient was more evident than for general functional and alpha-traits (Fig. 4). The β -trait patterns vary lineally from clustered to random along the gradient (Fig. 4). We found the most negative values of $SES_{pw-\beta}$ (-3.29; -2.61 and -2.31) in sites under high edaphic restriction, indicating strong abiotic filtering. In contrast, the only positive and significant value of $SES_{pw-\beta}$ was recorded at the site with the lowest water and water restrictions, which confirmed the weak role of abiotic filtration under these conditions. For general and alpha traits, we did not find a significant relation along the gradient. However, sites under water, edaphic or both restrictions showed negative and significant (clustering pattern) for SES_{pw} and $SES_{pw-\alpha}$ while sites without resource restriction showed values close to zero (random pattern; Fig. 4). Thus, our results indicate that when there is a resource availability gradient, any resource restrictions should lead to clustered phenotypic structures.

Discussion

The synthetic analysis of phylogenetic and phenotypic patterns of alpha and beta traits showed that competition and abiotic filtering acted together to structure the plant communities, and that their relative importance increased towards the same direction along the gradient. Environments with water or soil nutrient restrictions showed both strong abiotic filtering and limitation to similarity. As abiotic restriction decreased, the role of these mechanisms became weaker. This variation in the relative importance of the mechanisms along the gradient contradicts the stress-dominance hypothesis (SDH), in which abiotic filtering is stronger in stressful environments, whereas competition increases in more favourable environments [14,15]. This deviation is explained by the fact that the selection filters in our study were resources (water and soil nutrients) instead of conditions (e.g., fire or temperature), as is usually the case in studies which confirm the SDH (see [16-19, 21, 25]).

The interpretation of the phylogenetic pattern results is another issue that can influence the SDH confirmation. Most studies that support the SDH have used only phylogenetic data [18,20,21,25]. However, the mere detection of phylogenetic patterns is insufficient to elucidate the community assembly mechanisms [12,13]. Our study showed that, even with the presence of the phylogenetic signal, the phylogenetic and

phenotypic patterns could vary along the gradient, independent of each other. This fact reinforces the argumentation of Cadotte *et al.* [69] that phylogenetic differences do not always predict ecological differences.

Due to the discrepancy between the phylogenetic and phenotypic pattern results, we decided to follow the recommendations of Gerhold *et al.* [12] and interpreted our phylogenetic patterns as evidence of historical processes instead of as a proxy for community assembly mechanisms. Thus, the phylogenetic clustering found in the most stressful extreme of our gradient probably resulted from historical processes related to the formation of the species pool. These high stress environments are located in the crystalline basement that was formed from modern pediplanation events that occurred during the Upper Tertiary [70]. Hence, the phylogenetic clustering should be a consequence of this recent evolutionary history. Additionally, the monophyletism and limited dispersion of many clades from seasonally dry tropical formations [71] may have also contributed to an increase in phylogenetic clustering.

The role of abiotic filtering in our study was inferred only based on the phenotypic patterns of beta-traits along the gradient. The occurrence of clustering patterns in sites with lower precipitation or base sum indicated that when there are water or edaphic limitations abiotic filtering is more intense. The performance of abiotic filtering along the analysed stress gradient was complex due to the presence of opposite abiotic gradients. The Ibiapaba cuesta has sandy and infertile soils due to higher leaching [29], so even in humid sites of our gradient, abiotic filtration can occur if the soil is nutrient poor. Without this clarity about the interaction of gradients it would be difficult to infer how mechanisms explained the community assembly in our study. Thus, in community structuring, studies along gradients are fundamental to evaluate several abiotic factors at the same time [72], especially in situations of opposite abiotic gradients. Analysis focused on a single main gradient [e.g. 15-26] and obscurity about the peculiarities of the gradient analysed can influence the SDH confirmation. Hence, the SDH should be confirmed in gradients in which both the phylogenetic structure of communities, and also the phenotypic patterns are assessed under the understanding that gradients interact with each other, e.g. water versus soil nutrient availability gradients.

The variation of alpha-trait patterns between stressful sites and more benign sites indicated that, when the gradient is formed by resources, and competition and

abiotic filtering act in the same direction, competitive hierarchy explains the clustering in functional traits. According to Mayfield and Levine [10], when there is a difference in the competitive ability and similarities in niche preferences, superior competitors exclude less-fit taxa, generating a phenotypic clustering, even when traits are conserved. This perception about the effect of competition asymmetry was only possible due to the division of traits into alpha and beta, as suggested by Lopez *et al.* [13].

The randomness in the alpha and beta-trait patterns indicated a decrease in competition and abiotic filtering in the most favourable sites of the gradient. Additionally, higher water availability enables higher species richness and the occurrence of more distinct clades. Lauraceae and Burseraceae are examples of groups whose occurrence is associated with humid environments [73]. In our gradient, sites with rainfall greater than 900 mm should have a predominantly stochastic assembly, as predicted by the Neutral Theory by Hubbell [7]. The species occurrence should be limited by their dispersal capacity [74], and all taxa from the regional pool that arrive at the site should have the same probability of establishing themselves, regardless of their ecological characteristics.

Finally, the fact that we analysed only eight sites can be considered a limitation for our inferences. The absence of significant relationships along the gradient may be due to the low number of points analysed. However, the fact that we have analysed all possible combinations between the variation in the availability of water and soil nutrients gives us confidence to suppose that the introduction of a larger number of points will only confirm the trends found in our study. Thus, we conclude that in stress gradients formed by resource availability, greater water or edaphic restrictions lead to filtering of specific clades, low numbers of coexisting taxa, phenotypic clustering of beta- and alpha-traits due to the abiotic filtering and competitive hierarchy, respectively. At the humid extreme of the gradient, both competition for resources and abiotic filtering have lower intensity, stochastic processes should prevail, which generates phenotypic randomness of alpha and beta-traits. Our study indicated that the SDH should not be corroborated in resource gradients.

Acknowledgements

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001. The PROCAD/CAPES project provided the financial support that enabled the split-site Ph.D. at UNICAMP (#157/2007). The Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) provided productivity grants to F.S. Araújo, and M.I.B. Loiola and financial support during the projects: Casadinho/CNPq (# 620045/2008-6 and 552213/2011-0), Chamada CNPq/ICMBio (# 551998/2011-3), and Edital Universal (# 474658/2012-0). *Associação Caatinga* and *Chico Mendes Institute* (ICMBio) granted the permit for this research, which complied with all the legal requirements for working in Brazilian protected areas. Prof. Dr. Teogenes Senna Oliveira (Federal University of Viçosa), Prof. Dr. Sâmia Paiva Oliveira (Federal Institute of Education, Science, and Technology of Ceara), and Dr. Daniel Pontes Oliveira (Federal University of Ceara) assisted us in the soil analyses; Dr. Fernanda Kelly Silva helped us to make Fig. 2, and Sandara N.R. Brasil and Fermín J. Chamorro Garcia helped us with comments about the final text.

References

1. Martins FR. Atributos de comunidades vegetais. *Quid* 1990; 9: 12-17.
2. Drake JA. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends Ecol Evol* 1990; 5: 159-164.
3. Cavender-Bares J, Kozac KH, Fine PVA, Kembel SW. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol Lett* 2009; 12: 693-715.
4. Ricklefs RE. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 1987; 235: 167-171
5. Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol* 2015; 29: 592-599
6. Hardin G. The competitive exclusion principle. *Science* 1960; 131: 1292-1297.
7. Hubbell SP. *The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 2011.

8. Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 2002; 33: 475-505.
9. Losos JB. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol Lett* 2008; 11: 995-1003.
10. Mayfield MM, Levine JM. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol Lett* 2010; 13: 1085-1093.
11. Kembel SW, Hubbell SP. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 2006; 87: S86-S99.
12. Gerhold P, Cahill Jr JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Funct Ecol* 2015; 29: 600-614.
13. Lopez B, Burgio K, Carlucci M, Palmquist K, Parada A, Weinberger V, Hulbert A. A new framework for inferring community assembly processes using phylogenetic information, relevant traits and environmental gradients. *One Ecosyst* 2016; 1: e9501
14. Weiher E, Keddy PA. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 1995; 74: 159-164.
15. Coyle JR, Halliday FW, Lopez BE, Palmquist KA, Wilfahrt PA, Hurlbert AH. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography* 2014; 37: 814-826.
16. Verdú M, Pausas JG. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *J Ecol* 2007; 95: 1316-1323.
17. Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008; 105: 11505-11511.
18. Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009; 106 Suppl 2: 19673-19678.

19. Graham CH, Parra JL, Tinoco BA, Stiles FG, McGuire JA. Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology* 2012; 93: S99-S111.
20. Kluge J, Kessler M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *J Biogeogr* 2011; 38: 394-405.
21. Machac A, Janda M, Dunn RR, Sanders NJ. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography* 2011; 34: 364-371.
22. Spasojevic MJ, Suding KN. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *J Ecol* 2012; 100: 652-661.
23. Cisneros LM, Burgio KR, Dreiss LM, Klingbeil BT, Patterson BD, Presley SJ, Willig MR. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *J Anim Ecol* 2014; 83: 1124-1136.
24. González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR, Swenson NG. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in northwest South America. *J Plant Ecol* 2014; 7: 145-153.
25. Qian H, Hao Z, Zhang J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *J Plant Ecol* 2014; 7: 1-12.
26. Dreiss LM, Burgio KR, Cisneros LM, Klingbeil BT, Patterson BD, Presley SJ, Willig MR. Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography* 2015; 38: 876-888.
27. SUDENE. Resolução N° 115. 23 Nov 2017. Recife, 2017. Available from: <http://www.sudene.gov.br/images/arquivos/semiario/arquivos/resolucao115-23112017-delimitacaodosemiario-DOU.pdf>
28. Reddy SJ. Climatic classification: the semiarid tropics and its environment-a review. *Pesq Agropec Bras* 1983; 18: 823-847.

29. Sampaio EVSB. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, editors. Seasonally dry tropical forests. Cambridge: University Press; 1995. pp. 35-63.
30. Araújo FS, Rodal MJN, Barbosa MRV, Martins FR. Repartição da flora lenhosa no domínio da Caatinga. In: Araújo FS, Rodal MJN, Barbosa MRV, editors. Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; 2005. pp.17-35.
31. Holdridge LR. The life zone system. *Adansonia* 1966; 6:199-203
32. Holdridge LR. Life zone ecology. San José: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura; 1967.
33. Tres A. Classificação climática para o Brasil Segundo as zonas de vida de Holdridge. M.Sc. Thesis, Universidade Federal do Paraná. 2016 Available from: <https://acervodigital.ufpr.br/handle/1884/46158?show=full>
34. Souza MJN. Contribuição ao estudo das unidades morfo-estruturais do estado do Ceará. *Rev Geologia* 1988; 1: 73-91.
35. Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 2013; 22: 711-728.
36. Thornthwaite CW, Mather JR. The water balance. Centerton, NJ: Drexel Institute of Technology; 1955
37. Pereira AR. Simplificado o balanço hídrico de Thornthwaite-Mather. *Bragantia* 2005; 64: 311-313.
38. Santos RD, Lemos RC, Santos HG, Ker JC, Anjos LHC. Manual de descrição e coleta de solo no campo. 5 ed. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciências de Solo; 2015.
39. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA. Manual de métodos de análises de solo. 2.ed. Rio de Janeiro, RJ: Ministério da Agricultura e do Abastecimento; 1997.
40. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 2003; 51: 335-380.

41. Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 2013; 61: 167-234.
42. Sampaio EVSB, Silva GC. Biomass equations for Brazilian semiarid caatinga plants. *Acta Bot Bras* 2005; 19: 935-943.
43. Brown S. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. Rome: FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations; 1997.
44. Trugilho PF, Silva DA, Frazão FJL, Matos JLM. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. *Acta Amaz* 1990; 20: 307-319.
45. Martinez-Cabrera HI, Schenk HJ, Cevallos-Ferriz RS, Jones CS. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *Am J Bot* 2011; 98: 915-922.
46. Pijl L. Principles of dispersal in higher plants. 3rd edn. Berlin: Springer-Verlag; 1982.
47. Tabarelli M, Peres CA. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biol Conserv* 2002; 106:165-176
48. Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. *Bioinformatics* 2008; 24: 2098-2100.
49. Carvalho GH, Cianciaruso MV, Batalha MA. Plantminer: a web tool for checking and gathering plant species taxonomic information. *Environ Model Softw* 2010; 25: 815-816
50. Gastauer M, Meira-Neto JAA. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. *Acta Bot Bras* 2017; 31: 191-198.
51. Magallón, S, Castillo A. Angiosperm diversification through time. *Am J Bot* 2009; 96: 349-365
52. Weeks A, Zapata F, Pell SK, Daly DC, Mitchell JD, Fine PVA. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in Terebinthaceae (Anacardiaceae and Burseraceae)". *Front Genet* 2014; 5: 409.

53. Guo X, Tang CC, Thomas DC, Couvreur TLP, Saunders RMK. A mega-phylogeny of the Annonaceae: taxonomic placement of five enigmatic genera and support for a new tribe, Phoeniciantheae. *Sci Rep* 2017; 7: 7323.
54. Wurdack KJ, Hoffmann P, Chase MW. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcl* and *trnL-F* DNA sequences. *Am J Bot* 2005; 92: 1397-1420.
55. Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Sarkinen TE, Dutra VF, Hughes CE. The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae): Toward a phylogeny of the sensitive plants. *Am J Bot* 2011; 98: 1201-1221.
56. LPWG. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny, *Taxon* 2017; 66: 44-77.
57. Alverson WS, Whitlock BA, Nyffeler R, Bayer C, Baum DA. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data. *Am J Bot* 1999; 86: 1474-1486.
58. Biffin E, Lucas EJ, Craven LA, Costa IR, Harrington MG, Crisp MD. Evolution of exceptional species richness among lineages of fleshy-fruited Myrtaceae. *Ann Bot* 2010; 106: 79-93.
59. Bremer B, Eriksson T. Time tree of Rubiaceae - Phylogeny and dating the family, subfamilies and tribes. *Int J Plant Sci* 2009; 170: 766-793.
60. Diffey JM. Phylogenetic relationships of Salicaceae based on analyses of nuclear DNA data. Honors Theses 521. 2017. Available from: http://aquila.usm.edu/honors_theses/521
61. Podani J, Schmera D. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 2006; 115: 179-185.
62. Kembel SW, Ackerly DD, Blomberg SP, Cowan PD, Helmus MR, Morlon H, Webb CO. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 2010; 26: 1463-1464.
63. Peres-Neto PR, Jackson DA, Somers KM. How many principal components? Stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. *Comput Stat Data Anal* 2005; 49:974-997.
64. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.4-2; 2017.

65. Swenson NG. *Functional and Phylogenetic Ecology* in R. New York, NY: Springer; 2014.
66. Maddison WP, Slatkin M. Null models for the number of evolutionary steps in a character on a phylogenetic tree. *Evolution* 1991; 45: 1184-1197.
67. Pärtel M, Zobel M, Zobel K, van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 1996; 75: 111-117.
68. Botta-Dukát, Z. Cautionary note on calculating standardized effect size (SES) in randomization test. *Community Ecol* 2018; 19: 77-83.
69. Cadotte MW, Davies TJ, Peres-Neto PR. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecol Monogr* 2017; 87: 535-551.
70. Ab' Sáber AN. Participação das depressões periféricas e superfícies aplainadas na compartimentação do planalto brasileiro – considerações finais e conclusões. *Rev. IG São Paulo*, 1998; 19: 51-69.
71. Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 2009; 40: 437-457.
72. López-Angulo J, Swenson NG, Cavieres LA, Escudero A. Interactions between abiotic gradients determine functional and phylogenetic diversity patterns in Mediterranean-type climate mountains in the Andes. *J Veg Sci* 2018; 29: 245-254.
73. Schreeg LA, Kress WJ, Erickson DL, Swenson NG. Phylogenetic analysis of local-scale tree soil associations in a lowland moist tropical forest. *PLoS ONE* 2010; 5: e13685.
74. Hubbell SP, Foster RB, O'Brien S, Wechsler B, Condit R, Harms K, Wright SJ, Loo de Lau S. Light gaps, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 1999; 283: 554-557.

Supporting information

S1 Table – Median physical and chemical soil characteristics at different sites in the Meio Norte sedimentary basin and adjacent areas of the crystalline basement complex.

Characteristic	Sites						
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S8
Coarse sand, g.kg ⁻¹	188.00	118.00	399.50	310.50	98.00	105.00	14.00
Fine sand, g.kg ⁻¹	161.50	291.00	319.50	582.00	699.00	412.00	576.00
Silt, g.kg ⁻¹	424.50	305.00	195.50	44.50	126.00	388.50	245.00
Clay, g.kg ⁻¹	227.00	271.00	93.50	76.50	101.00	95.00	153.00
Clay dispersed by water, g.kg ⁻¹	7.50	133.00	38.50	11.50	42.00	59.50	126.00
Bulk density, kg m ⁻³	1.37	1.29	1.59	1.57	1.39	1.31	1.31
Available water content (awc), g/100g	7.24	5.91	6.25	1.40	2.41	7.62	7.70
pH in water	4.6	4.2	5.3	4.6	4.3	5.3	4.5
Electric conductivity (EC), dS/m	0.20	0.13	0.12	0.07	0.09	0.16	0.05
Available Ca ^b , cmol _c kg ⁻¹	0.70	0.20	3.85	0.65	0.50	5.50	0.10
Available Mg ^b , cmol _c kg ^{-1a}	0.65	0.20	2.05	0.60	0.50	1.65	0.20
Available Na ^a , cmol _c kg ⁻¹	0.09	0.08	0.03	0.02	0.02	0.52	0.08
Available K ^a , cmol _c kg ⁻¹	0.36	0.08	0.31	0.02	0.05	0.31	0.03
Available Al ^b , cmol _c kg ⁻¹	1.85	3.05	0.25	0.88	1.30	3.48	3.30
Potential acidity ^c (H ⁺ +Al ⁺³), cmol _c kg ⁻¹	3.06	4.95	3.47	3.97	5.45	7.51	5.61
Sum of basic cations (S), cmol _c kg ⁻¹	1.7	0.6	6.4	1.3	1.1	8.0	0.4
Cation exchange capacity (CEC), cmol _c kg ⁻¹	4.7	5.5	9.9	5.1	7.1	15.5	5.9
Assimilable phosphorus, mg.kg ⁻¹	4	1	1	8	10	14	1
Nitrogen, g.kg ⁻¹	0.11	0.40	0.58	0.46	0.80	1.47	0.31
Carbon, g.kg ⁻¹	1.17	4.27	6.09	4.35	8.22	13.53	3.25
Organic matter, g.kg ⁻¹	2.02	7.36	10.50	7.50	14.17	23.32	5.60

Notes: Extracted using: aMehlich-1, b1 M KCl, cAmmonium acetate

S2 Table – Climatological water balance (Thorntwaite and Mather, 1955) at eight sites in the Meio Norte sedimentary basin and adjacent areas, semi-arid region of northeastern Brazil, with WHC = 100 mm (period 1982 to 2012). (T = temperature; R = rainfall; PET = potential evapotranspiration; NEG = negative accumulated; GW = ground water; ALT = GW_{actual} – GW_{previous}; AET = actual evapotranspiration; DEF = water deficit; EXC = water excess).

Months	T (°C)	R (mm)	PET (mm)	R- PET (mm)	NEG	GW (mm)	ALT (mm)	AET (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
<i>Site 1 - Aiuaba, CE</i>										
Jan	26.0	55	136.3	-81.3	-1,101.8	0.0	0.0	55.0	81.3	0.0
Feb	25.2	96	109.8	-13.8	-1115.6	0.0	0.0	96.0	13.8	0.0
Mar	24.5	127	109.4	17.6	-173.6	17.6	17.6	109.4	0.0	0.0
Apr	24.3	99	101.4	-2.4	-176.0	17.2	-0.4	99.4	2.0	0.0
May	23.9	31	98.1	-67.1	-243.1	8.8	-8.4	39.4	58.7	0.0
Jun	23.7	9	91.7	-82.7	-325.8	3.8	-4.9	13.9	77.7	0.0
Jul	23.9	5	97.7	-92.7	-418.5	1.5	-2.3	7.3	90.4	0.0
Aug	24.7	3	110.0	-107.0	-525.6	0.5	-1.0	4.0	106.0	0.0
Sep	25.6	3	121.4	-118.4	-644.0	0.2	-0.4	3.4	118.0	0.0
Oct	26.2	5	137.3	-132.3	-776.3	0.0	-0.1	5.1	132.2	0.0
Nov	26.5	12	141.3	-129.3	-905.6	0.0	0.0	12.0	129.3	0.0
Dec	26.4	29	143.9	-114.9	-1020.5	0.0	0.0	29.0	114.9	0.0
Ann	25.1	474.0	1,398.4	-924.4		49.7	0.0	474.0	924.4	0.0
<i>Site 2 – Monte Castelo, CE</i>										
Jan	24.8	67	120.0	-53.0	-808.6	0.0	0.0	67.0	52.9	0.0
Feb	23.9	106	96.1	9.9	-230.6	10.0	9.9	96.1	0.0	0.0
Mar	23.3	136	97.4	38.6	-72.1	48.6	38.6	97.4	0.0	0.0
Apr	23.1	108	90.4	17.6	-41.2	66.2	17.6	90.4	0.0	0.0
May	22.7	31	87.7	-56.7	-97.9	37.6	-28.7	59.7	28.1	0.0
Jun	22.5	9	82.1	-73.1	-171.0	18.1	-19.5	28.5	53.6	0.0
Jul	22.7	5	87.4	-82.4	-253.4	7.9	-10.1	15.1	72.2	0.0
Aug	23.3	3	95.4	-92.4	-345.8	3.2	-4.8	7.8	87.6	0.0
Sep	24.3	3	105.9	-102.9	-448.6	1.1	-2.0	5.0	100.8	0.0
Oct	25.0	7	120.6	-113.6	-562.3	0.4	-0.8	7.8	112.9	0.0
Nov	25.3	20	122.6	-102.6	-664.9	0.1	-0.2	20.2	102.4	0.0
Dec	25.1	34	124.8	-90.8	-755.6	0.1	-0.1	34.1	90.7	0.0
Ann	23.8	529.0	1,230.2	-701.2		193.2	0.0	529.0	701.2	0.0
<i>Site 3 – Poti, CE</i>										
Jan	26.5	76	145.6	-69.6	-973.2	0.0	0.0	76.0	69.6	0.0
Feb	25.9	122	117.8	4.2	-315.7	4.3	4.2	117.8	0.0	0.0
Mar	25.3	217	118.5	98.5	0.0	100.0	95.7	118.5	0.0	2.7
Apr	25.1	191	110.3	80.7	0.0	100.0	0.0	110.3	0.0	80.7
May	25.1	73	112.8	-39.8	-39.8	67.1	-32.9	105.9	7.0	0.0
Jun	25.1	18	108.7	-90.7	-130.6	27.1	-40.0	58.0	50.7	0.0
Jul	25.1	9	112.5	-103.5	-234.1	9.6	-17.5	26.5	86.1	0.0

S2 Table – cont

Months	T (°C)	R (mm)	PET (mm)	R-PET (mm)	NEG	GW (mm)	ALT (mm)	AET (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
Aug	26.3	2	134.1	-132.1	-366.2	2.6	-7.1	9.1	125.1	0.0
Sep	27.1	1	143.0	-142.0	-508.2	0.6	-1.9	2.9	140.1	0.0
Oct	27.3	3	151.3	-148.3	-656.6	0.1	-0.5	3.5	147.9	0.0
Nov	27.3	11	148.0	-137.0	-793.6	0.0	-0.1	11.1	136.9	0.0
Dec	26.7	38	148.0	-110.0	-903.6	0.0	0.0	38.0	110.0	0.0
Ann	26.1	761.0	1,550.8	-789.8		311.5	0.0	677.6	873.2	83.4

Site 4 – Buriti dos Montes, PI

Jan	24.3	111	112.1	-1.1	-642.7	0.2	0.0	111.0	1.1	0.0
Feb	23.8	141	94.4	46.6	-76.1	46.7	46.6	94.4	0.0	0.0
Mar	23.1	245	94.7	150.3	0.0	100.0	53.3	94.7	0.0	97.0
Apr	23.1	204	90.7	113.3	0.0	100.0	0.0	90.7	0.0	113.3
May	23.0	73	91.6	-18.6	-18.6	83.0	-17.0	90.0	1.6	0.0
Jun	22.7	22	84.9	-62.9	-81.5	44.3	-38.8	60.8	24.1	0.0
Jul	22.9	11	90.2	-79.2	-160.7	20.1	-24.2	35.2	55.0	0.0
Aug	23.7	6	100.6	-94.6	-255.3	7.8	-12.3	18.3	82.3	0.0
Sep	24.7	4	111.1	-107.1	-362.3	2.7	-5.1	9.1	102.0	0.0
Oct	25.1	6	121.7	-115.7	-478.1	0.8	-1.8	7.8	113.9	0.0
Nov	25.2	22	120.5	-98.5	-576.5	0.3	-0.5	22.5	97.9	0.0
Dec	24.7	53	118.0	-65.0	-641.5	0.2	-0.1	53.1	64.9	0.0
Ann	23.9	898.0	1,230.5	-332.5		406.0	0.0	687.6	542.8	210.4

Site 5 – Tucuns, CE

Jan	23.8	102	107.3	-5.3	-575.0	0.3	0.0	102.0	5.3	0.0
Feb	23.1	149	88.4	60.6	-49.6	60.9	60.6	88.4	0.0	0.0
Mar	22.5	253	90.0	163.0	0.0	100.0	39.1	90.0	0.0	123.9
Apr	22.3	215	84.0	131.0	0.0	100.0	0.0	84.0	0.0	131.0
May	22.3	92	85.9	6.1	0.0	100.0	0.0	85.9	0.0	6.1
Jun	22.2	33	81.8	-48.8	-48.8	61.4	-38.6	71.6	10.2	0.0
Jul	22.4	17	86.8	-69.8	-118.6	30.5	-30.8	47.8	39.0	0.0
Aug	23.1	8	95.3	-87.3	-205.9	12.8	-17.8	25.8	69.6	0.0
Sep	24.0	6	103.7	-97.7	-303.7	4.8	-8.0	14.0	89.8	0.0
Oct	24.4	6	113.5	-107.5	-411.2	1.6	-3.2	9.2	104.3	0.0
Nov	24.5	18	112.3	-94.3	-505.5	0.6	-1.0	19.0	93.3	0.0
Dec	24.0	46	110.2	-64.2	-569.6	0.3	-0.3	46.3	63.9	0.0
Ann	23.2	945.0	1,159.3	-214.3		473.3	0.0	684.0	475.3	261.0

Site 6 – Araticum, CE

Jan	26.3	115	138.9	-23.9	-825.5	0.0	0.0	115.0	23.9	0.0
Feb	25.7	184	115.0	69.0	-37.1	69.0	69.0	115.0	0.0	0.0
Mar	24.8	297	111.7	185.3	0.0	100.0	31.0	111.7	0.0	154.4
Apr	24.9	277	108.6	168.4	0.0	100.0	0.0	108.6	0.0	168.4

S2 Table – conclusion

Months	T	R	PET	R- PET	NEG	GW	ALT	AET	DEF	EXC
	(°C)	(mm)	(mm)	(mm)		(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)
May	24.7	146	108.5	37.5	0.0	100.0	0.0	108.5	0.0	37.5
Jun	25.0	39	109.0	-70.0	-70.0	49.7	-50.3	89.3	19.7	0.0
Jul	25.1	20	114.4	-94.4	-164.4	19.3	-30.3	50.3	64.0	0.0
Aug	25.6	2	123.1	-121.1	-285.4	5.8	-13.6	15.6	107.5	0.0
Sep	26.4	1	133.6	-132.6	-418.0	1.5	-4.2	5.2	128.4	0.0
Oct	26.7	3	145.4	-142.4	-560.4	0.4	-1.2	4.2	141.3	0.0
Nov	26.7	8	141.9	-133.9	-694.3	0.1	-0.3	8.3	133.6	0.0
Dec	26.6	39	146.2	-107.2	-801.5	0.0	-0.1	39.1	107.1	0.0
Ann	25.7	1,131	1,496.2	-365.2		445.8	0.0	770.7	725.5	360.3

Site 7 – Jaburuna, CE

Jan	22.4	118	94.9	23.1	-142.6	24.0	23.1	94.9	0.0	0.0
Feb	21.8	194	79.5	114.5	0.0	100.0	76.0	79.5	0.0	38.5
Mar	20.9	289	78.7	210.3	0.0	100.0	0.0	78.7	0.0	210.3
Apr	21.0	283	76.4	206.6	0.0	100.0	0.0	76.4	0.0	206.6
May	20.9	170	77.6	92.4	0.0	100.0	0.0	77.6	0.0	92.4
Jun	21.0	51	75.6	-24.6	-24.6	78.2	-21.8	72.8	2.8	0.0
Jul	21.2	22	80.1	-58.1	-82.7	43.7	-34.5	56.5	23.7	0.0
Aug	21.8	7	86.3	-79.3	-162.0	19.8	-23.9	30.9	55.3	0.0
Sep	22.3	6	89.0	-83.0	-245.0	8.6	-11.2	17.2	71.9	0.0
Oct	22.7	6	97.1	-91.1	-336.1	3.5	-5.2	11.2	85.9	0.0
Nov	22.9	12	96.8	-84.8	-420.9	1.5	-2.0	14.0	82.8	0.0
Dec	22.6	47	97.2	-50.2	-471.1	0.9	-0.6	47.6	49.6	0.0
Ann	21.8	1,205	1,029.2	175.8		580.2	0.0	657.2	372.0	547.8

Site 8 – Ubajara, CE

Jan	22.3	139	94.3	44.7	-77.6	46.0	44.7	94.3	0.0	0.0
Feb	21.7	227	79.1	147.9	0.0	100.0	54.0	79.1	0.0	93.9
Mar	20.7	330	77.4	252.6	0.0	100.0	0.0	77.4	0.0	252.6
Apr	20.8	316	75.1	240.9	0.0	100.0	0.0	75.1	0.0	240.9
May	20.7	190	76.3	113.7	0.0	100.0	0.0	76.3	0.0	113.7
Jun	20.9	65	75.2	-10.2	-10.2	90.3	-9.7	74.7	0.5	0.0
Jul	21.1	30	79.7	-49.7	-60.0	54.9	-35.4	65.4	14.4	0.0
Aug	21.6	9	84.8	-75.8	-135.8	25.7	-29.2	38.2	46.6	0.0
Sep	22.2	8	88.5	-80.5	-216.2	11.5	-14.2	22.2	66.3	0.0
Oct	22.5	7	95.4	-88.4	-304.7	4.8	-6.8	13.8	81.7	0.0
Nov	22.7	12	95.1	-83.1	-387.8	2.1	-2.7	14.7	80.4	0.0
Dec	22.5	50	96.6	-46.6	-434.4	1.3	-0.8	50.8	45.8	0.0
Ann	21.6	1,383	1,017.5	365.5		636.6	0.0	681.9	335.7	701.1

S3 Table - Traits used to measure the phenotypic pattern of woody species in different plant formations in the semi-arid region of northeastern Brazil.

Functional traits	Functional significance	Data type (unit)	Reference
1. α traits			
a. maximum height	competitive vigour, fecundity, and growth time between disturbances	continuous (m)	[1,2,3,4,5]
b. mean biomass	space occupation and resource uptake	continuous (Mg)	[1,3,4,5]
c. specific leaf area	leaf lifespan, leaf defence, positively correlated with growth rate and mass-based maximum photosynthetic rate	continuous (mm ² .mg ⁻¹)	[1,3,4]
d. leaf nitrogen concentration	mass-based maximum photosynthetic rate	continuous (mg.g ⁻¹)	[1,3]
e. leaf phenology	trade-off between plant growth rate and plant protection ('defences') or nutrient conservation.	categorical (deciduous or evergreen)	[1,3]
f. dispersule size	dispersion capacity and resource stock	categorical (small, medium, large, and very large)	[1,3,5]
g. potential hydric conductivity	water transport capacity	continuous (kg.m.MPa ⁻¹ s ⁻¹)	[4,6]
2. β-traits			
h. leaf size	leaf energy and water balance	continuous (mm ²)	[1,2]
i. leaf type	trade-off between reduction of water loss and efficiency in light capture	categorical (simple, compound, and bicompond)	[1,2]
j. wood density	mechanical resistance, trade-off between plant growth and stem defences against pathogens, herbivores or physical damage by abiotic factors.	continuous (g.cm ⁻³)	[1,6,7]
l. dispersal mode	(re)colonization ability	categorical (anemochory, autochory, barochory, zoochory, and myrmechory)	[1,5]

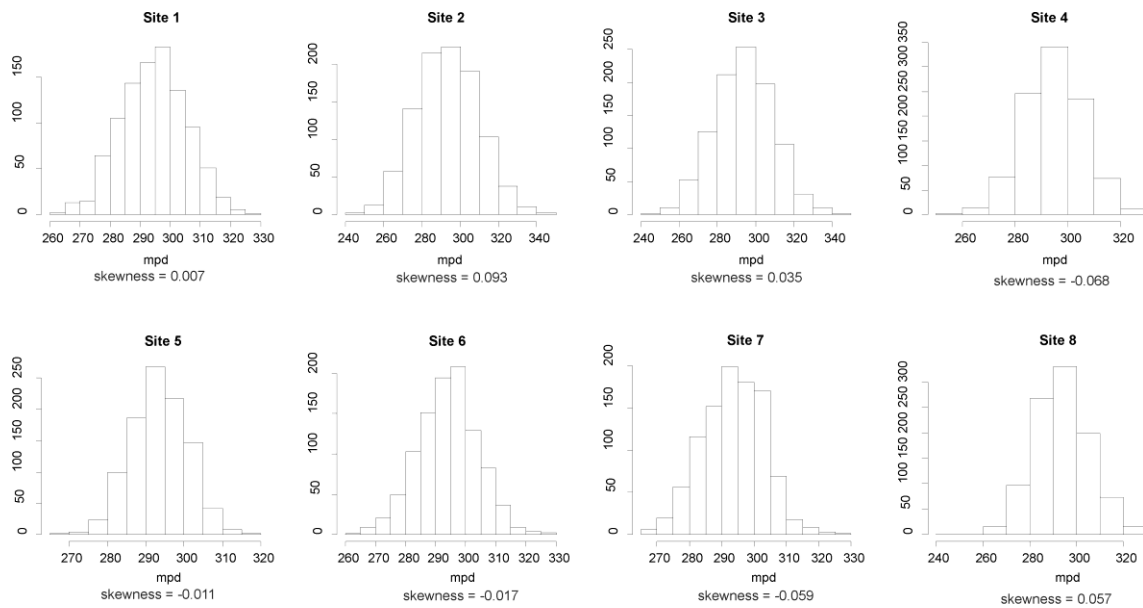
References:

1. Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 2003; 51: 335-380.
2. Spasojevic MJ, Suding KN. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *J Ecol* 2012; 100: 652-661
3. Kraft NJB, Godoy O, Levine JM. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc Natl Acad Sci USA* 2015; 112: 797-802.
4. Violle C, Garnier E, Lecoœur J, Roumet C, Pothier C, Blanchard A, et al. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 2009; 160: 747-755.
5. Westoby M, Falster DS, Moles A, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst* 2002; 33:125-59.
6. Poorter L, McDonald I, Alarcon A, et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol* 2009; 185: 481 – 492.
7. Ackerly DD, Schilck DW, Webb CO. Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology* 2006; 87: S50-S61.

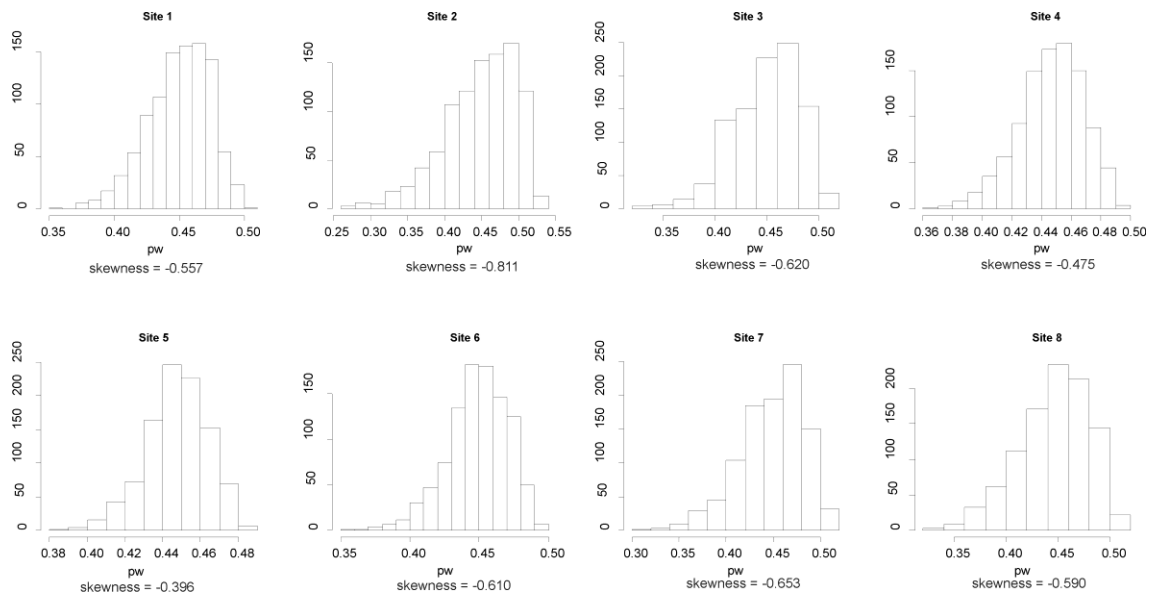
S4 Table. Results of the comparisons between real variation represented by individual PCA axes and relevant variation calculated by the broken-stick model.

	axis1	axis2	axis3	axis4	axes5
percentage of variance	45.31%	39.21%	10.23%	3.83%	1.27%
cumulative percentage of variance	45.31%	84.52%	94.75%	98.58%	99.85%
broken-stick percentage	37.04%	22.75%	15.61%	10.85%	7.28%
broken-stick cumulative	37.04%	59.79%	75.40%	86.25%	93.53%

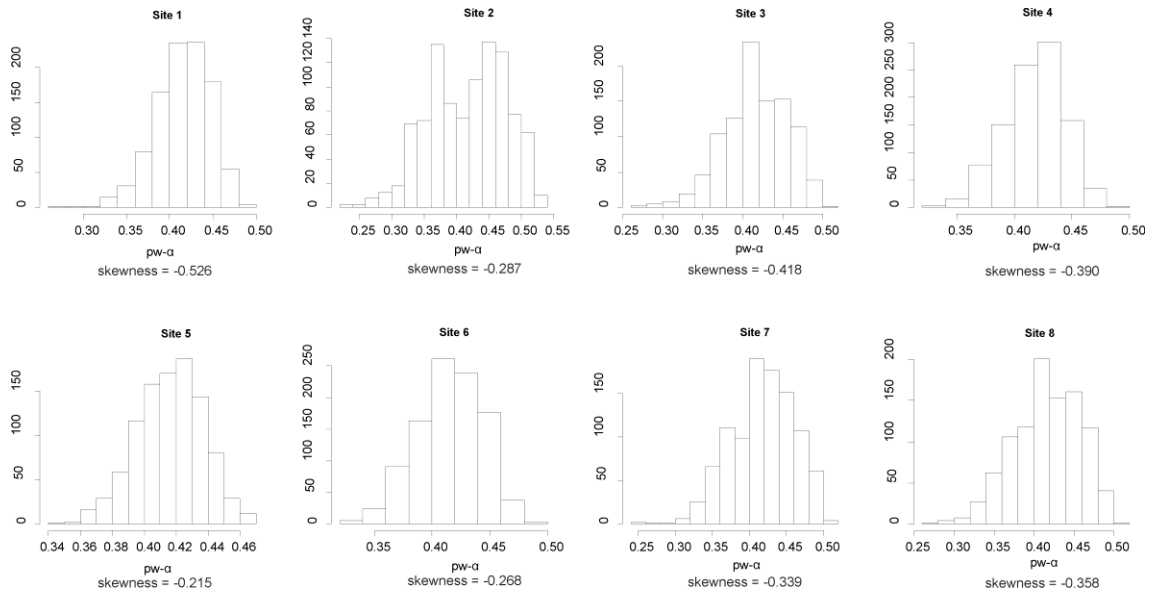
Histograms with the distributions of null model values for each metric analysed



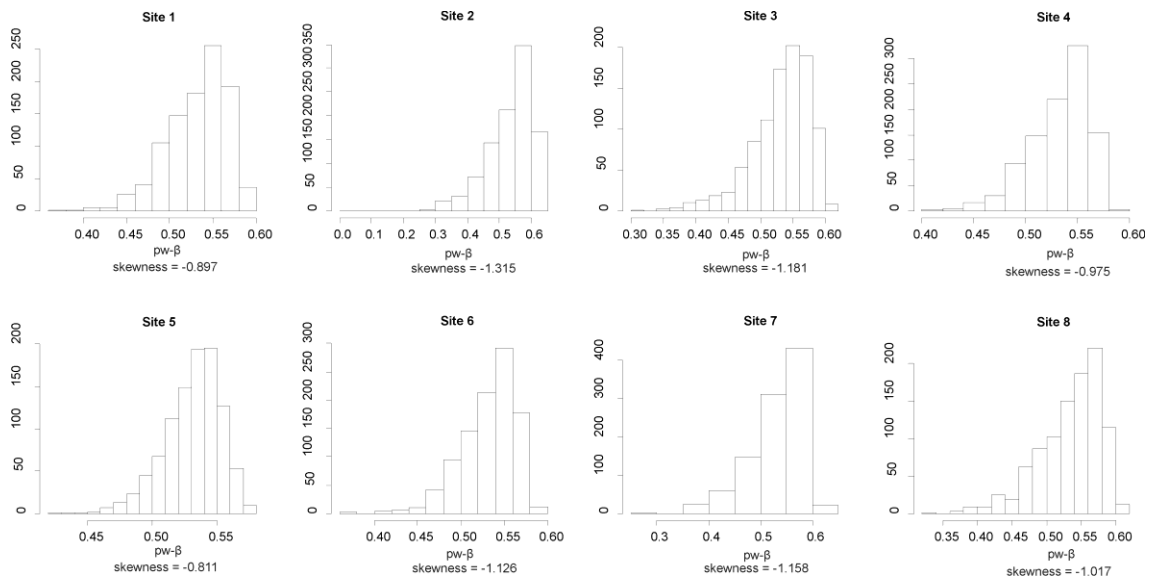
S1-A Fig. Distributions of null model values for MPD



S1-B Fig. Distributions of null model values for PW



S1-C Fig. Distributions of null model values for $PW-\alpha$



S1-D Fig. Distributions of null model values for $PW-\beta$

S1 - Text. Phylobetadiversity analyses

We calculated phylobetadiversity through two indices: *ses.comdist* and Sorenson index of phylobetadiversity. The former has the advantage of enabling the comparison between observed data and a null distribution, checking how much the results differ from expected at random. The latter (more frequently used in community studies) has the advantage that it can be decomposed and, therefore, we can check the specific effect of the species turnover between communities. *Ses.comdist* is a measure of phylogenetic distance between two communities [1]. It is a metric analogous to *ses.mpd*, in which the average phylogenetic distance between pairs of species of two communities is calculated. This distance is compared to a null model formed by re-sampling of the species pool. In our study, we used the same algorithm used for *ses.mpd*: *phylogeny.pool*. The interpretation of the results of *ses.comdist* is similar to that of *ses.mpd*. Negative values indicate phylogenetic aggregation, i.e., species from two communities are phylogenetically closer than expected at random and positive values indicate the opposite: phylogenetic dispersion. The Sorenson index of phylobetadiversity measures the gain or loss (nestedness) and substitution (turnover) of species between two communities [2]. The nestedness reflects whether the species composition of a community is a subset of another community. Hence, it is possible to indicate whether a decomposition of the regional pool causes a decrease in number of species of a given community. On the other hand, turnover indicates whether the set of species of one community is being replaced with another set of species. In our case, a high turnover between communities could indicate that there are distinct regional pools for different communities.

We found that, although the sites are geographically distant (ca. 320 km), there was high phylogenetic similarity among them. There was phylogenetic aggregation among five of the eight sites analysed, which indicates that the species of these sites were more closely related to one another than expected at random (Table A). Only the comparisons involving the most humid sites (S7 and S8) showed positive phylobetadiversity values. Among possible combinations involving the eight sites, only three (11%) showed a dispersed pattern for phylobetadiversity. Hence, we can conclude that despite the impoverishment in the number of taxa as water restriction increases, there were no significant changes regarding the representativeness of the main clades.

We also found that geographic distance had low influence on phylogenetic turnover (Fig A). Therefore, it is possible that there is a single regional pool for all communities.

Table A. Phylobetadiversity (ses.comdist) among sites

Sites	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
S2	-3.487						
S3	-2.457	-2.112					
S4	-2.166	-2.061	-1.466				
S5	-2.128	-1.636	-1.137	-1.962			
S6	-0.646	-0.125	-0.971	-0.379	-0.263		
S7	1.724	1.435	1.014	1.617	2.410	2.109	
S8	1.457	1.231	0.891	1.313	1.814	1.733	2.886

Significant results are shown in **bold**

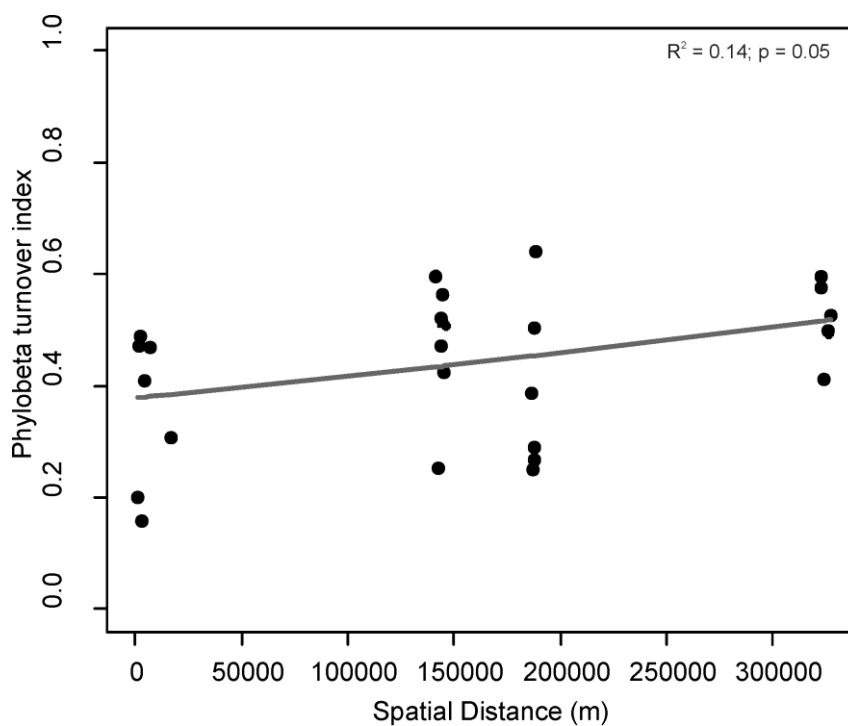


Fig. A. Correlation between phylobeta turnover index and the spatial distance between pairs of plots

References:

1. Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. *Bioinformatics* 2008; 24: 2098-2100.
2. Baselga, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2010; 19: 134-143.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A teoria de regras de montagem de comunidades tem evoluído bastante nas últimas quatro décadas tanto em relação a consolidação de conceitos quanto nos métodos de análises de dados. Ao longo dos anos novos componentes teóricos foram sendo adicionados ao conceito inicialmente proposto por Diamond (1975). Essa incorporação possibilitou com que houvesse uma mudança de regras puramente descritivas para hipóteses mais preditivas. No entanto, de acordo com a nossa análise, ainda trata-se de uma teoria imatura. Muitos componentes individuais dessa teoria (tais como os modelos e hipótese sobre a importância relativa dos mecanismos estruturadores de comunidade ao longo de gradientes ambientais) ainda não estão bem desenvolvidos. Faz-se necessário mais testes as hipóteses e modelos existentes a fim de delimitar melhor seus limites e aplicações.

No nosso estudo de caso demonstramos que, mesmo uma hipótese amplamente testada (como a hipótese da dominância de estresse) pode ter limitações em função do gradiente analisado. Em gradientes de oferta de recursos, a filtragem abiótica e a competição assimétrica atuam conjuntamente na estruturação de comunidade vegetais nos ambientes sob maior restrição, enquanto que processos estocásticos predominam em ambientes mais favoráveis. Assim, foi possível afirmar que a estruturação de comunidades vegetais sob clima sazonalmente seco é complexa e, portanto, demanda um grande conjunto de evidências para ser compreendida. As hipóteses que geramos como nosso trabalho devem ser testadas em outros gradientes com diferentes restrições na oferta de recurso a fim de ter sua generalização confirmada.

Adicionalmente, trabalhos experimentais podem ser desenvolvidos para testar especificamente a atuação de cada mecanismo inferido no nosso trabalho. Saber quais combinações de espécies impactam negativamente no desenvolvimento uma da outra (combinações não permissivas *sensu* DIAMOND, 1975) deve ser uma informação fundamental nos planos de manejo e recuperação de áreas degradadas.

Por fim, temos a ciência de que nosso trabalho trata-se de uma abordagem preliminar e, portanto, deve ser observado como ponto de partida para novas pesquisas que visem entender como são formadas as comunidades vegetais de clima sazonalmente seco.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ARAÚJO, F. S.; RODAL, M.J.N.; BARBOSA, M.R.V.; MARTINS, F.R. Repartição da flora lenhosa no domínio da Caatinga. *In*: ARAÚJO, F. S.; RODAL, M.J.N.; BARBOSA, M.R.V. (eds.). **Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 17-35.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAC, K. H.; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n.7, p. 693-715, 2009.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. *In*: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 342-444.
- GERHOLD, P.; CAHILL JR, J. F.; WINTER, M.; BARTISH, I.V.; PRINZING, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n.5, p. 600-614, 2015
- HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**, v. 131, n. 3409, p. 1292-1297, 1960.
- HUBBELL, S. P. **The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- JENKINS, D. G.; RICKLEFS, R. E. Biogeography and ecology: two views of one world. **Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2331-2335, 2011.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KEMBEL, S.W.; HUBBELL, S.P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology** v. 87, n. 7, p. S86-S99, 2006.
- MACARTHUR, R.H.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MARTINS, F.R. Atributos de comunidades vegetais. **Quid**, v. 9, n. 1-2, p. 12-17, 1990.
- NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. 2. ed. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1989.

PRINZING, A.; DURKA, W.; KLOTZ, S.; BRANDL, R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 268, n. 1483, p. 2383-2389, 2001.

QIAN, H.; HAO, Z.; ZHANG, J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. **Journal of Plant Ecology**, v. 7, n.2, p. 154-165, 2014.

REDDY, S. J. Climatic classification: the semiarid tropics and its environment-a review. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.18, n.8, p. 823-847, 1983.

RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, n.4785, p. 167-171, 1987.

RICKLEFS, R. E. Disintegration of the ecological community. **The American Naturalist**, v.172, n.6, p. 741-750, 2008.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. Species diversity: regional and historical influences. *In*: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (eds.). **Species diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press, 1993. p. 350-363.

SOUZA, M. J. N. Contribuição ao estudo das unidades morfo-estruturais do estado do Ceará. **Revista de Geologia**, v.1, n.1, p. 73-91, 1988.

SWENSON, N. G. The assembly of tropical tree communities-the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography**, v. 36, n.3, p. 264-276, 2013.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; McPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p. 475-505, 2002.

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