



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

LUIZ TIAGO SOARES DE SOUZA

**PADRÃO ESPACIAL DE PLANTAS LENHOSAS EM UMA FLORESTA TROPICAL
SAZONALMENTE SECA: O PAPEL DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS NAS
ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICAS**

FORTALEZA

2023

LUIZ TIAGO SOARES DE SOUZA

PADRÃO ESPACIAL DE PLANTAS LENHOSAS EM UMA FLORESTA TROPICAL
SAZONALMENTE SECA: O PAPEL DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS NAS
ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICAS

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

Orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

FORTALEZA

2023

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)

S239p

Souza, Luiz Tiago Soares de.

Padrão espacial de plantas lenhosas em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca : o papel das características funcionais nas associações espaciais intra e interespecíficas / Luiz Tiago Soares de Souza. – 2023.

75 f.: il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2023.

Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

1. Limite de dispersão. 2. Filtragem ambiental. 3. Competição. 4. Coexistência. 5. Interações espaciais. I. Título.

CDD 577

LUIZ TIAGO SOARES DE SOUZA

PADRÃO ESPACIAL DE PLANTAS LENHOSAS EM FLORESTAS TROPICAIS
SAZONALMENTE SECAS: O PAPEL DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS NAS
ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICAS

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

Aprovada em: 18/07/2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Valéria Forni-Martins
Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR)

Prof. Dr. Cleiton Breder Eller
Universidade Federal do Ceará (UFC)

AGRADECIMENTOS

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP), com a manutenção da bolsa de auxílio de mestrado (Processo 0008-00060.01.47/21). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001., a partir de auxílio a projeto de pesquisa (Processo PS1-0186-00080.01.00/21), e INCT IN-TREE (FAPESB, CNPq, CAPES), projeto CNPQ/ICMBIO/FAPs n18/2017.

Meus agradecimentos à minha família, pelo apoio, principalmente no nome de minha irmã, Luiza Nara.

À minha namorada, amiga e companheira pra todas as horas, Ana Vitória.

Ao prof. Dr. Rafael Costa, pela orientação incrível que pude receber, bem como o exemplo de Docente, Cientista e ser humano que é. Sem o senhor, eu não teria chegado ao fim desse trabalho, muito obrigado.

A toda a equipe da Associação Caatinga que me acolheram muito bem, sempre ajudando em tudo que possível, em nome de Gilson Miranda, Benedito (Ciel), Marquinhos e Gleissinho.

Ao meu parceiro de campo que tive o prazer de conhecer, Carlos Alberto, cuja a inteligência ultrapassa qualquer limitador acadêmico, você é fera, meu querido.

Aos meus amigos e colegas que me ajudaram nas coletas de dados, que não foram poucas, Júlio César, Gyrliane e Juan a base de muito cuscuz e quentura, muito obrigado.

À Professora Dra. Valéria Martins e ao Prof. Dr. Cleiton Eller pela disponibilidade em participar da banca, a fim de melhorar e enriquecer esse trabalho.

Ao Professor Adrian Baddeley, pela disponibilidade em retirar diversas dúvidas na execução de análises espaciais na comunidade do *sptatstat*.

A todos os professores e professoras que tive o prazer de aprender, ouvir e dialogar nessa curta jornada no Mestrado.

“O início do conhecimento é a descoberta de qualquer coisa que não entendemos.”

- Frank Herbert

RESUMO

O padrão espacial de plantas vem sendo amplamente utilizado e se coloca ferramenta poderosa de detecção de interações biológicas. A investigação dessas interações junto às características ou traços funcionais de plantas lenhosas podem auxiliar no entendimento dos processos que geram esses padrões, já que estão ligados a limitação de dispersão, filtragem ambiental, aspectos de nicho, competição, facilitação e coexistência. Aqui, investigamos as relações entre os padrões espaciais de espécies vegetais lenhosas em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (SDTF) e suas características ou traços funcionais para compreender os processos geradores dos padrões. Propomos responder as seguintes questões: i) quais padrões espaciais são predominantes em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs): associações interespecíficas, indicando processos estruturantes facilitadores, ou associações espaciais intraespecíficas, apontando processos estruturantes competitivos? ii) características funcionais aquisitivas e ligadas a limitação de dispersão podem explicar os padrões espaciais intraespecíficos de espécies lenhosas em SDTFs? iii) padrões espaciais interespecíficos estão relacionados a características funcionais chave na aquisição e conservação de recursos? Nossos resultados indicam que os padrões espaciais agregados intraespecíficos são predominantes tanto no de nível de população como de comunidade, ao contrário do que se esperava em um contexto de estresse abiótico. Ajustamos modelos lineares relacionando a agregação intraespecífica a traços funcionais de aquisição de recursos e traços ligados a limitação de dispersão, que foram extremamente efetivos para explicar a variação da intensidade e tipo de padrão em várias escalas espaciais de vizinhança ($R^2 = 0,90$ a $0,98$), sendo a densidade de madeira, a síndrome de dispersão e massa da semente as características mais importantes para a agregação intraespecífica. Os padrões espaciais interespecíficos indicam que a competição é mais importante que a facilitação em SDTFs, em uma escala de vizinhança de 0 a 15 m. Houve baixa correlação entre padrões de associação espacial interespecífica, e não-significante, a uma escala de 1 a 15. Associações espaciais intraespecíficas, mediadas pela limitação de dispersão, filtragem ambiental, traços funcionais e competição intraespecífica bilateral estruturam relações entre plantas e permitem coexistência entre espécies não só em florestas tropicais úmidas e outras formações florestais não tropicais, mas também em SDTFs, reduzindo encontros com indivíduos heteroespecíficos, a exclusão competitiva e promovendo a diversidade.

Palavras-chave: limite de dispersão; filtro ambiental; competição; coexistência; interações espaciais.

ABSTRACT

Spatial point-pattern analysis in plants has been widely used and is a powerful tool for detecting biological interactions and process. The investigation of these interactions together with the functional traits of woody plants can help to understand the processes that generate these patterns, whether linked to dispersal limitation, environmental filtering, niche aspects, competition, facilitation and coexistence. Here, we investigate the relationships between the spatial patterns of woody plant species in a Seasonally Dry Tropical Forest (SDTF) and their characteristics or functional traits to understand the processes generating the patterns and structure woody populations and communities. We propose to answer the following questions: i) which spatial patterns are predominant in Seasonally Dry Tropical Forests (SDTFs): interspecific associations, indicating facilitating structuring processes, or intraspecific spatial associations, indicating competitive structuring processes? ii) acquisitive functional traits and linked to dispersal limitation can explain the intraspecific spatial patterns of woody species in SDTFs? iii) interspecific spatial patterns are related to key functional traits in resource acquisition and conservation? Our results indicate that intraspecific aggregated spatial patterns are predominant at both population and community levels, contrary to what was expected in a context of abiotic stress. We adjusted linear models relating intraspecific aggregation to functional traits of resource acquisition and traits linked to dispersal limitation, which were extremely effective in explaining the variation in intensity and type of pattern at various neighborhood spatial scales ($R^2 = 0.90$ to 0.98), with wood density, dispersal syndrome and seed mass being the most important characteristics for intraspecific aggregation. Interspecific spatial patterns indicate that competition is more important than facilitation in SDTFs, at a neighborhood scale of 0 to 15 m. There was low correlation between patterns of interspecific spatial association, and non-significant, on a scale of 1 to 15m. Intraspecific spatial associations, mediated by dispersal limitation, environmental filtering, functional traits and bilateral intraspecific competition structure relationships between plants and allow coexistence between species not only in tropical rainforests and other non-tropical forest formations, but also in SDTFs, reducing encounters with heterospecific individuals, competitive exclusion and promoting diversity.

Keywords: dispersal limitation; environmental filtering; competition; coexistence; spatial interactions.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	METODOLOGIA.....	14
2.1	Área de estudo.....	14
2.2	Coleta de dados	14
2.3	Características funcionais.....	15
2.4	Análise do padrão espacial das espécies (intraespecífica), processos geradores e entre espécies (interespecíficas)	16
2.5	Análise espacial, características funcionais e limitação de dispersão	21
3	RESULTADOS	23
3.1	Padrões espaciais intraespecíficos e interespecíficos da comunidade.....	23
3.2	Padrões espaciais das espécies e possíveis geradores do padrão	26
3.3.1	<i>Modelo de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais</i>	<i>27</i>
3.3.2	<i>Correlação entre os traços funcionais e parâmetros de Clusters</i>	<i>28</i>
3.3.3	<i>Distâncias funcionais e padrões interespecíficos</i>	<i>29</i>
4	DISCUSSÃO	31
5	CONCLUSÃO.....	35
	REFERÊNCIAS	36
	ANEXO A - MATERIAL SUPLEMENTAR I	41
	ANEXO B - MATERIAL SUPLEMENTAR II	44
	ANEXO C - MATERIAL SUPLEMENTAR III	47
	ANEXO D - MATERIAL SUPLEMENTAR IV	54
	ANEXO E - MATERIAL SUPLEMENTAR V	57
	ANEXO F - MATERIAL SUPLEMENTAR VI.....	60
	ANEXO G - MATERIAL SUPLEMENTAR VII.....	63
	ANEXO H - MATERIAL SUPLEMENTAR VIII.....	65

1 INTRODUÇÃO

Diversos autores têm defendido o estudo do padrão espacial de plantas a fim de detectar interações biológicas entre plantas (BEN-SAID, 2021; KEIL *et al.*, 2021; MCFADDEN *et al.*, 2019; RAJALA; OLHEDE; MURREL, 2014; WIEGAND *et al.*, 2017; WIEGAND *et al.*, 2021; WIEGAND; MOLONEY, 2014) já que, como indivíduos sésseis, elas interagem com seus vizinhos espacialmente próximos (TILMAN, 1994). O padrão espacial fornece base para formulação de hipóteses e processos ecológicos relacionados ao padrão (WIEGAND; MOLONEY, 2014). Nesse sentido, o estudo do padrão espacial de espécies associado a características passíveis de atuarem direta ou indiretamente na geração do padrão podem nos fornecer evidências sobre as causas e consequências ecológicas do padrão, por exemplo, variáveis do ambiente e traços inerentes a relação das plantas com o meio, como as características funcionais (RAJALA; OLHEDE; MURREL, 2019) e limitação de dispersão (OBIANG *et al.*, 2019; MCFADDEN *et al.*, 2019), e quais interações ecológicas são estabelecidas por um determinado padrão.

A limitação de dispersão atua como processo estruturador básico dos padrões espaciais vegetais (OBIANG *et al.*, 2019; SEIDLER, PLOTKIN, 2006;), condicionando interações espaciais intraespecíficas (SEIDLER, PLOTKIN, 2006; HUBBELL, 1979), interespecíficas (SEIDLER, PLOTKIN, 2006; TILMAN, 1994), além de taxa de recrutamento, estabelecimento, invasibilidade e processos subsequentes como a predação, e competição (NATHAN, MULLER-LANDAU, 2000). A principal consequência da limitação de dispersão do ponto de vista espacial e ecológica, é a formação de agregações intraespecíficas (HUBBELL, 1979; SEIDLER, PLOTKIN, 2006), mecanismo fundamental para redução da exclusão competitiva e aumento da diversidade (SEIDLER, PLOTKIN, 2006), e coexistência entre espécies (IVES, 1988; WIEGAND *et al.*, 2021), principalmente pela ausência de encontros interespecíficos que excluiriam competitivamente espécies de nicho similar por competidores superiores (OBIANG *et al.*, 2019; TILMAN, 1994; WIEGAND *et al.*, 2021). Padrões espaciais agregados são capazes de perdurar desde os estágios iniciais de desenvolvimento das plantas até as fases adultas (HUBBELL, 1979; PEREA *et al.*, 2021), em uma espécie de legado espacial de indivíduos jovens para adultos (PEREA *et al.*, 2021).

As características funcionais estão relacionadas a aspectos da fisiologia, fenologia, competição e nicho de plantas (KRAFT; GODOY; LEVINE, 2015; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2019) e, conseqüentemente, a coexistência entre espécies (KRAFT; GODOY; LEVINE, 2015).

Portanto, são passíveis de atuarem definindo o resultado das interações planta-planta, afetando os padrões espaciais intraespecíficos e interespecíficos (KENKEL, 1988). Por exemplo, características funcionais como altura máxima (H_{max}), massa da semente (SM) e síndrome de dispersão (zoocoria tende a maior dispersão) têm se mostrado consistentes em explicar padrões espaciais intraespecíficos agregados em florestas tropicais (CLARK *et al.*, 2018). Isso porque alturas máximas maiores e sementes mais leves tendem a dispersar sementes a maiores distâncias (CLARK *et al.*, 2018; THOMSON *et al.*, 2011; THOMSON *et al.*, 2018), reduzindo a agregação intraespecífica. Além disso, espécies zoocóricas podem ser dispersas a distâncias maiores, facilitando a repulsão e segregação espacial entre juvenis e plantas parentais (CLARK *et al.*, 2018). Esse conjunto de características (H_{max} , SM e síndrome de dispersão) são diretamente ligadas ao fenômeno de limitação de dispersão.

Por outro lado, as características funcionais como a densidade de madeira (WD), área foliar específica (SLA), nitrogênio foliar (N), espessura foliar (L_{th}), área foliar (LA), conteúdo de matéria seca da folha (LDMC) e altura máxima (H_{max}) estão ligadas à aptidão competitiva no uso dos recursos como água, nutrientes e luz. Por exemplo, a densidade de madeira tem se mostrado um traço importante para o entendimento de padrões agregados intraespecíficos em florestas, pois espécies de baixa densidade e crescimento rápido tendem a dominar clareiras, agregando-se nesses micro ambientes ricos em recursos (CLARK *et al.*, 2018; MCFADDEN *et al.*, 2019). Traços como área foliar específica (SLA) e conteúdo de nitrogênio, relacionados a economia foliar, têm se correlacionado positivamente com intensidade de agrupamento espacial intraespecífico (MCFADDEN *et al.*, 2019), enquanto que grandes alturas máximas podem favorecer a dominância do dossel na competição por luz (KENKEL, 1988). Essas características individuais podem apresentar uma correlação baixa, apesar de consistente (MCFADDEN *et al.*, 2019), e seu potencial como variáveis explicativas do padrão podem ser maiores quando analisadas em conjunto (CLARK *et al.*, 2018; MCFADDEN *et al.*, 2019; MARTINS *et al.*, 2018).

Em um contexto de agregação intraespecífica, onde os indivíduos são funcional e competitivamente similares, pode haver competição bilateral por recursos como água e nutrientes, proporcionando a redução de crescimento de ambos os indivíduos e um dossel similar (KENKEL, 1988). Já nas interações interespecíficas, indivíduos competitivamente superiores podem excluir seus vizinhos (TILMAN, 1994) a partir de uma competição unilateral, onde um dos indivíduos é dominante e o outro é suprimido, devido a habilidades competitivas assimétricas (BEN-SAID, 2021; KENKEL, 1988), levando a uma repulsão espacial. Por fim, na inexistência de associação negativa, pode ocorrer benefício mútuo entre as espécies

próximas, exercendo a facilitação (BEN-SAID, 2021), o que levaria a uma atração interespecífica.

Poucas pesquisas estudaram como as características funcionais estão relacionadas aos padrões espaciais, e não encontramos nenhum estudo associando os padrões espaciais interespecíficos às características funcionais. No entanto, traços funcionais podem esclarecer como processos de competição e facilitação (KRAFT; GODOY; LEVINE, 2015; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2019; CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016), bem como suas implicações sobre a sobreposição de nicho (BUTTERFIELD; CALLAWAY, 2013) definem as associações espaciais entre espécies e influenciam a coexistência (CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016). Por exemplo, espécies com altas densidades de madeira e deciduidade foliar em ambientes sazonais secos, por possuírem maior eficiência no uso da água (WRIGH *et al.*, 2021), não teriam forte dependência de microsítios mais úmidos, o que faria com que pudessem se associar a espécies com maiores níveis de nitrogênio foliar (CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016) e alta SLA (BUTTERFIELD; CALLAWAY, 2013; CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016), que poderiam atuar como facilitadoras através do enriquecimento nutricional do solo. Inversamente, plantas de baixa densidade de madeira e caducifolia precoce podem tender a maior repulsão espacial com indivíduos de outras espécies, por serem menos eficientes no uso da água (WRIGH *et al.*, 2021), sendo mais facilmente excluídas das vizinhanças das demais por competição.

De modo geral, no que diz respeito aos traços ligados a aquisição de recursos, por exemplo, altura máxima está relacionada a capacidade da espécie de assumir uma posição no dossel em um gradiente vertical de luz, e vigor competitivo (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). A densidade da madeira está relacionada à compensação entre potencial de crescimento e morte por falha biomecânica ou hidráulica (DÍAZ *et al.*, 2016). Além disso, está ligada à condutividade hidráulica da planta (diretamente relacionada a capacidade de absorver água e nutrientes minerais), potencial hídrico do caule e da planta (SOUZA *et al.*, 2020; WRIGH *et al.*, 2021) e capacidade de armazenamento hídrico em períodos sazonais de escassez de água (LIMA; RODAL, 2010; LIMA *et al.*, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2015; SOUZA *et al.*, 2020; WRIGH *et al.*, 2021). A área foliar específica está diretamente ligada ao potencial fotossintético e balanço hídrico na folha e na planta, além de representar, frequentemente, a troca entre uma folha de longa vida útil com grandes custos de construção e investimento de carbono (baixa taxa fotossintética) ou possuir folha de curta vida útil com maior investimento de N (maior taxa fotossintética) e menores custos construtivos (DÍAZ *et al.*, 2016). Geralmente, um baixo LDMC está associado a ambientes altamente perturbados, enquanto que folhas com alto LDMC são mais lentamente decompostas na serapilheira do solo, além de serem resistentes a danos físicos

por apresentarem folhas duras (DÍAZ *et al.*, 2016). A espessura foliar está relacionada a uma taxa fotossintética mais rápida por unidade de área foliar (LA), e tende a ser maior em habitats mais ensolarados, secos e menos férteis, bem como em folhas de vida mais longa ou topo do dossel. Por fim, o nitrogênio foliar se relaciona com o processo fotossintético, custos aquisitivos de nitrogênio e probabilidade de sofrer danos via herbivoria (DÍAZ *et al.*, 2016). Conjuntamente, esses traços têm relação com a eficiência de uso de recursos (água, luz e nutrientes) e, conseqüentemente, com a eficiência competitiva, influenciando a associação espacial à microsítios ricos em recursos ou exclusão competitiva, além de definir variações espaciais no estabelecimento, crescimento e mortalidade (KRAFT; GODOY; LEVINE, 2015; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2019).

Evidências anteriores, baseadas em padrões espaciais de árvores, têm demonstrado que interações espaciais intraespecíficas são mais fortes que as interespecíficas para maioria das espécies em vários tipos de formações florestais, sejam tropicais, subtropicais ou temperadas (WIEGAND *et al.*, 2021), o que sugere um importante papel da repulsão interespecífica e agregação intraespecífica na coexistência e estabilidade ecológica de comunidades vegetais (WIEGAND *et al.*, 2021; ver também DETTO; MULLER-LANDAU, 2016; PACALA, 1997). Por outro lado, a agregação interespecífica pode indicar a importância de um processo de facilitação entre as plantas (CALLAWAY, 1995; CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016). Essas interações são mais comumente encontradas em ambientes de severos estresses abióticos, como desertos, ambientes semiáridos e pântanos (BROOKER *et al.*, 2007; BERTNESS; CALLAWAY, 1994; CALLAWAY, 1995, 1997). A facilitação é caracterizada por interações positivas entre as espécies diretas (por exemplo, fornecimento de nitrogênio de uma espécie para outro por meio de simbiose) ou indiretas (por exemplo, micorrizas fornecendo maior profundidade de alcance de nutrientes no solo, reduzindo a competição e beneficiando a vizinha) (CALLAWAY, 1997), o que também integra aspectos ligados a coexistência entre espécies (BROOKER *et al.*, 2007; CHACÓN-LABELLA *et al.*, 2016).

Além disso, a filtragem ambiental também pode atuar promovendo agregações espaciais intraespecíficas (VELASQUEZ *et al.*, 2015), selecionando traços à micro sítios topográficos e/ou de fertilidade (MCFADDEN *et al.*, 2019), formando uma complexa teia de interações ecológicas ligadas ao padrão espacial, direcionada pela competição (BEN-SAID, 2021; KENKEL, 1988), facilitação (BEN-SAID, 2021; WANG *et al.*, 2020; ZHANG *et al.*, 2021), filtragem ambiental (MCFADDEN *et al.*, 2019; VELASQUEZ *et al.*, 2015) e limite de dispersão (MCFADDEN *et al.*, 2019).

Dentre as formações florestais tropicais, o foco da maioria dos estudos que abordaram os padrões espaciais em associação com as características funcionais têm sido sobre Florestas Tropicais Úmidas, enquanto as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) têm sido pouco estudadas nesse sentido. As SDTFs constituem-se de formações tropicais lenhosas e sazonais, sob grande amplitude climática, com precipitação variando entre 500 a 1800 mm ao ano e aproximadamente de 5 a 6 meses de estação seca (PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009), o que inclui as formações florestais do domínio da semiárido da Caatinga, no Brasil (PENNINGTON *et al.*, 2000; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009; SANTOS *et al.*, 2012). Mesmo em Florestas Tropicais Úmidas, o número de estudos sobre o a relação entre os padrões espaciais e características funcionais é incipiente (por exemplo, CLARK *et al.*, 2018; MCFADDEN *et al.*, 2019; MARTINS *et al.*, 2018; VELASQUEZ *et al.*, 2015) e observou-se ainda mais escassez de trabalhos sobre o tema para as SDTFs. Em um estudo em SDTF, Saiz *et al.* (2018) mediram apenas duas características funcionais (área foliar e altura) utilizando uma abordagem espacial implícita. Estudos espaciais nas SDTFs podem revelar aspectos e funcionamentos distintos das Florestas Tropicais Úmidas, já que as SDTF possuem diferenças relevantes das demais formações florestais tropicais (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000; PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009), principalmente pela condição de estresse abiótica (água, temperatura e nutrientes) ao qual essas formações florestais podem ser submetidas, favorecendo interações de facilitação, em detrimento de interações competitivas (BUTTERFIELD; CALLAWAY, 2013).

Dentro do exposto acima, utilizamos o padrão de pontos espaciais, que é uma abordagem espacialmente explícita e uma ferramenta poderosa para detectar interações e processos ecológicas entre plantas (BEN-SAID, 2021), a partir de um sítio de estudo, para analisar a importância de diferentes processos na estruturação espacial da comunidade de plantas lenhosas em uma SDTF, em escala de vizinhança, para responder as seguintes perguntas: i) quais padrões espaciais são predominantes em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs): associações interespecíficas, indicando processos estruturantes facilitadores, ou associações espaciais intraespecíficas, apontando processos estruturantes competitivos? ii) características funcionais ligadas a aquisição de recursos e a limitação de dispersão podem explicar os padrões espaciais intraespecíficos de espécies lenhosa? iii) padrões espaciais interespecíficos estão relacionados às características funcionais chave na aquisição e conservação de recursos?

O objetivo geral da pesquisa foi analisar o padrão espacial de espécies vegetais lenhosas em SDTFs e suas relações com as características ou traços funcionais, filtragem

ambiental e limitação de dispersão como potenciais geradores do padrão, bem como quais as consequências ecológicas do padrão espacial como estruturador e/ou resultante de interações ecológicas tais como competição, facilitação e coexistência. Como objetivos específicos procuramos: i) verificar o grau de associação espacial intraespecífica e interespecífica da comunidade; ii) investigar o padrão espacial de cada espécie estudada em escala de vizinhança; iii) separar efeitos espaciais oriundos de filtragem e heterogeneidade ambiental, e limite de dispersão; iv) analisar os padrões espaciais interespecíficos das espécies lenhosas da comunidade; v) analisar a correlação entre o padrão espacial intra e interespecífico e as características funcionais em uma escala de vizinhança;

Em nossas hipóteses, esperamos que: i) o grau de associação espacial interespecífica é maior do que o grau de agregação intraespecífica em STDFs e há predomínio de associações interespecíficas positivas, indicando maior influência de processos facilitadores na estruturação da comunidade; ii) os padrões espaciais intraespecíficos estão correlacionados com características ou traços funcionais de espécies lenhosas e com a limitação de dispersão em Florestas Sazonalmente Secas (SDTFs).

2 METODOLOGIA

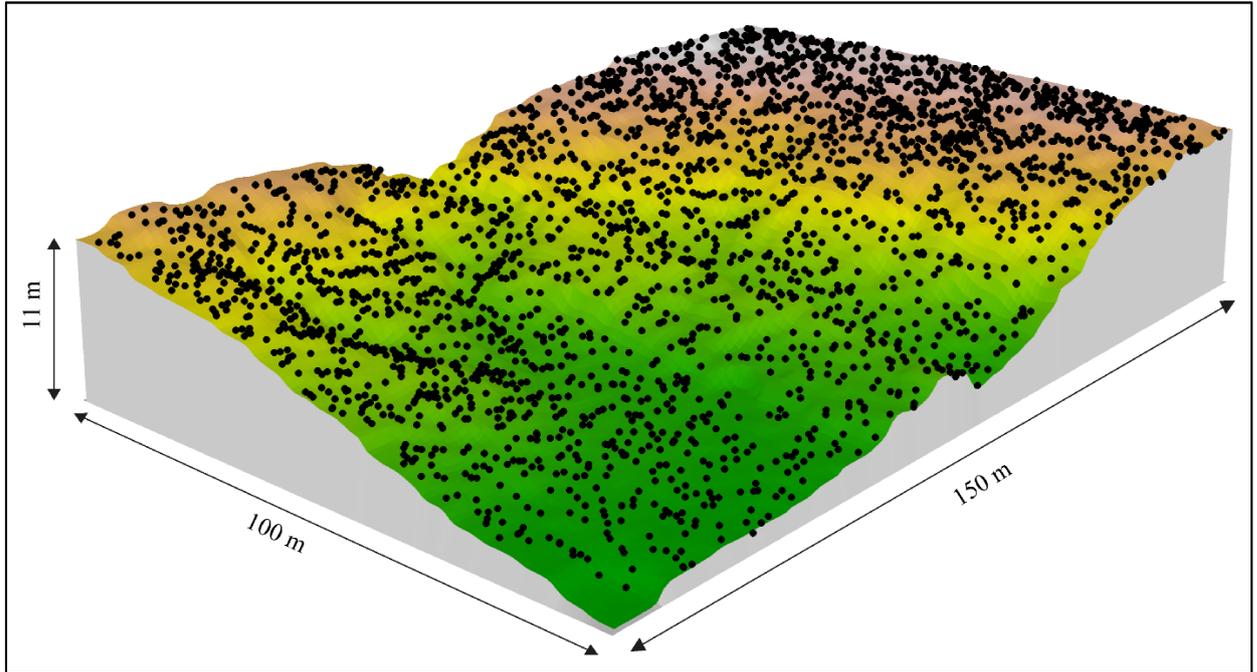
2.1 Área de estudo

A coleta de dados de campo foi realizada na Reserva Natural Serra das Almas, administrada pela Associação Caatinga, localizada no município de Crateús, no estado do Ceará, na região nordeste do Brasil, com clima Tropical Quente Semiárido, precipitação média local é de 731,2 mm ao ano (IPECE, 2017), temperatura média variando de 27,7 a 29,4 °C (INMET, 2022). O relevo consiste na depressão sertaneja, cuja a base do solo se dá a partir de rochas cristalinas, onde predomina a fitofisionomia denominada de Caatinga do Cristalino (MORO *et al.*, 2015), o que a caracteriza como uma Florestas Sazonalmente Seca (SDTFs) (PENNINGTON; LAVIN; OLIVEIRA-FILHO, 2009). A área de estudo é protegida há pelo menos 23 anos.

2.2 Coleta de dados

A coleta ocorreu em parcela permanente (5°6'58.1"S, 40°52'19.4" W) de 1,5 ha, formada a partir de 150 sub-parcelas de 10 x 10 m. Todos os indivíduos lenhosos com CAP (circunferência a altura do peito) $\geq 7,8$ cm foram identificados, medidos (CAP) e mapeados. O mapeamento dos indivíduos se deu com o uso de Estação total Gowin TKS-202, com precisão milimétrica, alocando o prisma o mais próximo possível do indivíduo mapeado. Foram mapeados 2.822 indivíduos (N) de 21 espécies em toda a parcela (Figura 1).

Figura 1 - Mapa tridimensional da área de coleta de dados, com os indivíduos mapeados representados pelas esferas pretas ao longo do gradiente de elevação da parcela.



Fonte: Autor (2023)

2.3 Características funcionais

As características funcionais das espécies contidas na parcela foram obtidas em uma pesquisa anterior (Menezes, B. S., dados não publicados), derivados de estudos funcionais realizados na parcela permanente no ano de 2008. As características funcionais medidas área foram: densidade da madeira (WD), Nitrogênio foliar (N), espessura foliar (L_{th}), área foliar (LA), conteúdo de matéria seca da folha (LDMC), Área Foliar Específica (SLA) para 20 das 21 todas as espécies encontradas, além da síndrome de dispersão para maioria das espécies e tamanho do diásporo para pouco mais da metade das espécies. Para contemplar o maior número de características das espécies possíveis, a massa da semente e o restante dos dados de diásporo e síndrome foram coletados na literatura (para detalhes, ver material suplementar VI).

A coleta e mensuração dos traços foram feitas seguindo Cornelissen *et al.* (2003) e Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). O tamanho do diásporo foi estimado seguindo a metodologia presente em Vasconcelos *et al.* (2010). Também utilizamos as estimativas de alturas das medições realizadas em 2008 para estimar a altura máxima das espécies ($H_{m\acute{a}x}$), a partir de regressões assintóticas, conforme Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), utilizando o diâmetro (D) como variável preditora. Nas espécies que não foram possíveis gerar as regressões (*Commiphora leptophloeos*, *Aspidosperma cuspa*, *Guapira graciliflora*), devido ao número

baixo de dados de altura e diâmetro disponíveis (gradiente singular), utilizamos o quartil de 95 % da amostra de altura das plantas de cada espécie como medida da altura máxima (POORTER *et al.*, 2003).

2.4 Análise do padrão espacial das espécies (intraespecífica), processos geradores e entre espécies (interespecíficas)

Para responder as perguntas i, ii e iii, é necessário descrever os padrões espaciais intra e interespecíficos e, posteriormente, verificar correlações entre os descritores de padrão espacial e os atributos funcionais das espécies (ver item 2.5). Para isso analisamos as espécies com 28 ou mais indivíduos (MARTINS *et al.*, 2018), totalizando 2750 indivíduos de 16 espécies lenhosas.

Para analisar o padrão espacial das espécies e possíveis processos geradores, seguimos os seguintes passos: utilizamos a função de correlação de pares $g(r)$, considerando o padrão estacionário (homogêneo) para análise espacial básica. Nas espécies que apresentaram padrão de agregação significativa, utilizamos um modelo de padrão de pontos heterogêneo (HPP) a partir da função de correlação de pares heterogênea ou *inhomogênia* $g_{inhom}(r)$, para separar o efeito da agregação via heterogeneidade (filtragem) espacial/ambiental da agregação real (WIEGAND; MOLONEY, 2014; MCFADDEN *et al.*, 2019). Complementarmente, ajustamos um modelo de Poisson para testar se as variáveis ambientais topográficas como elevação e inclinação do terreno estavam significativamente ligadas ao padrão, a partir de um *Poisson process model* (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016), e incorporamos os modelos significativos no HPP para testar se as variáveis conseguiam explicar a heterogeneidade do padrão. As espécies que apresentaram padrão acima ou abaixo do envelope de confiança do HPP (agregação real) foram submetidas a um Neyman-Scott *Clusters process* para estimativas de parâmetros de agregação, via *Matérn cluster process* considerando o padrão estacionário (homogêneo). A significância dos padrões foi testada a partir de modelo nulo de Completa Aleatoriedade Espacial (CSR), com 199 simulações de Monte Carlo, fornecendo envelopes de confiança com 99% de probabilidade [$\alpha=2/(m+1) = 2/(199+1) = 0,01$] (BADDELEY *et al.*, 2014).

Para explicar os processos que estruturava o padrão espacial, dividimos as espécies em categorias conforme o comportamento espacial nos passos descritos acima. Espécies que não apresentaram padrão espacial significativo em $g(r)$, ou seja, completa aleatoriedade

espacial (CSR) foram atribuídas a Classe 1 (C1), CSR. Espécies que apresentaram padrão espacial significativo em $g(r)$, mas não apresentaram padrões significativos nos HPPs $g_{inhom}(r)$, foram atribuídas a Categoria 2 (C2), Filtragem Ambiental. Espécies que apresentaram padrões espaciais significativos em $g(r)$ e HPPs e que tiveram o comportamento espacial dentro dos envelopes de confiança do modelo de *cluster*, foram categorizadas na Categoria 3 (C3), limitação de dispersão. Os passos descritos acima permitem-nos separar os efeitos distintos que proporcionaram a agregação espacial das espécies, tais como agregação por filtragem ambiental e agregação por limitação de dispersão (MCFADDEN *et al.*, 2019), que podem atuar na estruturação das populações e comunidade.

Para a detecção de padrões intraespecíficos utilizamos a função de correlação de pares $g(r)$, e consideramos o processo pontual como estacionário (homogêneo). A função $g(r)$ está intimamente ligada a função K de Ripley e é sua versão não cumulativa, podendo ser definida como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$g(r) = \frac{K'(r)}{\pi r^2}$$

Onde $K'(r)$ é a derivada da função K de Ripley em relação a r . Um padrão espacial completamente aleatório (CSR) é confirmado quando $g(r) = 1$ em um determinado raio r . Para testar o modelo nulo de completa aleatoriedade espacial (CSR) realizamos 199 simulações Monte Carlo (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016) para construção de envelopes de 99% de probabilidade [$\alpha=2/(m+1) = 2/(199+1)$] (BADDELEY *et al.*, 2014). Valores de $g(r)$ mais extremos do que os envelopes refutam a hipótese de CSR em r . Valores de $g(r) > 1$ indicam padrão espacial agregado e $g(r) < 1$ indicam regularidade (WIEGAND; MOLONEY, 2014). Utilizamos a correção isotrópica de bordas e analisamos o padrão até uma escala r de 25 m.

Para identificarmos se o padrão significativo era real ou oriundo de heterogeneidade ambiental, utilizamos a análise dos padrões heterogêneos ou inhomogêneo, com a função de correlação de pares inhomogêneo $g_{inhom}(r)$, que pode ser definida como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$g_{inhom}(r) = \frac{K'_{inhom}(r)}{\pi r^2}$$

Onde $K'_{inhom}(r)$ é a derivada da função K de Ripley inhomogênea em relação a ao raio r . A interpretação de $g_{inhom}(r)$ é a mesma de $g(r)$. A função K de Ripley pode ser definida como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$K(r) = \frac{1}{\lambda} \mathbb{E}[\text{Número de vizinhos de } u \text{ em um raio } r \mid X \text{ é um ponto de localização } u]$$

Onde $K(r)$ é a função K de Ripley em relação ao raio r . λ é a intensidade do processo ou densidade (nº de pontos por unidade de área), e $E[u \mid X u]$ é o número de vizinhos esperados de u em uma raio r , sendo X um ponto de localização u . Já a função K de Ripley inhomogênea pode ser definida como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$K_{inhom}(r) = \mathbb{E} \left[\sum_{x_j \in X} \frac{1}{\lambda(x_j)} \mathbf{1}\{0 < \|u - x_j\| \leq r\} \mid u \in X \right]$$

Onde E é o número esperado de pontos, em que cada ponto x_i será ponderado por $w_i = 1/\lambda(x_i)$, ou seja, o inverso da intensidade em x_i , e cada par de pontos x_i e x_j será ponderado por um peso $w_i w_j = 1/\lambda(x_i) \cdot \lambda(x_j)$. Sendo u e x_j a localização e um ponto pertencente a um processo de ponto X , respectivamente.

Para testarmos a dependência do padrão espacial das covariáveis topográficas de elevação e inclinação, um *Poisson process model* heterogêneo, onde a intensidade do padrão de pontos espacial é dada pela função loglinear das covariáveis (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$\lambda(u) = \exp(\beta_0 + \beta_1 Z_1(u) + \beta_2 Z_2(u))$$

Onde $Z_1(u)$ é a covariável (elevação) 1 em uma localização u e $Z_2(u)$ é a covariável (inclinação) 2 em uma localização u . A significância das covariáveis e do modelo ajustado de *Poisson process* em relação ao modelo nulo CSR ($\lambda(u) = 1$) sem influência das covariáveis foram testadas via teste Qui-quadrado. Selecionamos o melhor modelo conforme Critério de Informação Akaike (AIC).

Para estimativa dos parâmetros de agregação, utilizamos um Neyman-Scott *Clusters process*, via *Matérn cluster process* considerando o padrão estacionário (homogêneo). Em um Matérn, são gerados pontos que representam os pais de acordo com um *Poisson process* homogêneo (Aleatório), em que os filhos são distribuídos uniformemente em um círculo de raio R em volta dos pais, simulando um processo estocástico de limitação de dispersão (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016). Aqui geramos 4 parâmetros chaves, *Cluster strength* (φ), que é a força de agregação, *Sibling probability* (ρ), que é a probabilidade de um filho encontrar um irmão oriundo da mesma planta parental dentro do *cluster*, *Mean cluster size* (μ), que é a média

do número de irmãos por *cluster* e o *Cluster scale* (R), que é o tamanho da escala espacial do *cluster* em metros (BADDELEY *et al.*, 2022). Os parâmetros do modelo foram ajustados via técnica de mínimo contraste e a estatística de resumo utilizada foi a função de correlação de pares (g), que para um Neyman-Scott *Cluster process* pode ser definida como (BADDELEY *et al.*, 2022):

$$g_{\theta}(r) = 1 + \varphi a_1(r/s)$$

Onde $g_{\theta}(r)$ é a função de correlação de pares para um *Cluster process* em função do raio r, φ é a força do *cluster*, a_1 é a função que controla os máximos valores quando raio $r = 0$. Para um Matérn *cluster process* com um determinado círculo de raio R centrado nos parentes, a força de cluster é dada por (BADDELEY *et al.*, 2022):

$$\varphi = \frac{1}{(\pi\kappa R^2)}$$

Onde φ é a força do *cluster*, κ é a intensidade de pais/parentes e R é a escala espacial do tamanho do *cluster*. O cálculo de probabilidade de irmãos no *cluster* em um *Matérn cluster process* é dada por (BADDELEY *et al.*, 2022):

$$\rho = \frac{1}{(1 + \pi\kappa R^2)}$$

Onde ρ é a probabilidade de irmãos oriundos do mesmo indivíduo parental dentro da área de raio R do *cluster*, κ é a intensidade de pais/parentes e R é a escala espacial do tamanho do *cluster*. Para mais detalhes conceituais e matemáticos a respeito de *Matérn cluster process* consulte Baddeley *et al.* (2022) e Baddeley, Rubak e Turner (2016).

Para análise dos padrões interespecíficos, utilizamos a função de correlação de pares $g(r)$ bivariada, marcada com características qualitativas (espécies), onde analisamos a interação espacial da espécie i com a espécie j. A função pode ser definida como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$g_{ij}(r) = \frac{K'_{ij}(r)}{\pi r^2}$$

Onde $K'_{ij}(r)$ é a derivada da função K de Ripley bivariada em relação a r. E $g_{ij}(r)$ é a função de correlação de pares da espécie i em relação a espécie j. Aqui é a hipótese nula testada é a de completa aleatoriedade e independência espacial (CSRI), onde $g_{ij}(r) = 1$ (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016). A CSRI foi testada através de 199 simulações de Monte Carlo (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016), fornecendo envelopes de 95% de probabilidade. Valores de $g(r)$ mais extremos do que os envelopes refutaram a hipótese de CSR

em r . Valores de $g_{ij}(r) > 1$ indicam *atração* espacial e $g_{ij}(r) < 1$ indicam *repulsão* espacial (WIEGAND; MOLONEY, 2014). Utilizamos a correção isotrópica de bordas e a análise foi feita até uma escala (r) de 25 m.

Para responder à pergunta i, executamos uma análise das relações espaciais de todas as combinações de espécies para observar padrão espacial geral da comunidade, a fim de analisar o comportamento do padrão espacial intraespecífico e interespecífico. O padrão oriundo de todas as combinações de espécies da comunidade pode ser definidas como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$g_{all}(r) = \sum_{i=1}^n g_{ii}(r) + \sum_{i=1}^n g_{ij}(r) p_i p_j$$

Em que $g_{all}(r)$ é a função $g(r)$ que analisa a interação espacial de todas as espécies, para todas as interações possíveis entre os pontos, independentemente da espécie, $\sum_{i=1}^n g_{ii}(r)$ é o somatório das funções $g(r)$ univariadas, ou seja, de todas as combinações de pontos da espécie ii e/ou jj (com ela mesma), todas as combinações intraespecíficas, e $\sum_{i=1}^n g_{ij} p_i p_j$ é o somatório de todas combinações bivariadas ponderada pela abundância relativa de cada espécie $g_{ij}(r) = g_{i \neq i}(r) = g_{j \neq j}(r)$, onde p_i é a probabilidade de um ponto focal da espécie i , e p_j é a probabilidade de um ponto da espécie j , ou seja, representa todas as combinações espaciais interespecíficas. Assim:

$$g_{intra}(r) = \sum_{i=1}^n g_{ii}(r)$$

$$g_{inter}(r) = \sum_{i \neq j}^n g_{ij}(r) p_i p_j$$

A interpretação de $g_{intra}(r)$ e $g_{inter}(r)$ é similar a da função de correlação de pares univariada (para cada espécie) e bivariada (espécies distintas), respectivamente.

Para avaliarmos qual o padrão espacial de vizinhança em relação ao tamanho do indivíduo (complementar a pergunta i), utilizamos os valores de área basal (AB) em cm^2 como marcas quantitativas e aplicamos a Função de Correlação de Marcas, univariada. A análise de Markvariograma utiliza o descritor $\gamma(r)$ definido como (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016):

$$k_{mm}(r) = \frac{\mathbb{E}[(m(u) m(v))^2 \mid u, v \in \mathbf{X}]}{\mathbb{E}[M]^2}$$

Onde $m(u)$ e $m(v)$ são as marcas de dois pontos em uma localização u e v , separados por uma distância r , em que u e v pertencem a um padrão de pontos \mathbf{X} , e M^2 estima a média amostral para todos os pares de ponto de marcas ii ou jj (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016). Valores de $k_{mm}(r) = 1$ indicam os valores das marcas são similares a média, ou seja, que as marcas são distribuídas aleatoriamente. $k_{mm}(r) > 1$ indicam que os pares de pontos tendem a ter marcas maiores que a média, ou seja, correlação positiva ou estimulação mútua e $k_{mm}(r) < 1$ indicam que os pares de pontos tendem a ter marcas menor que a média, ou seja, correlação negativa ou inibição mútua. Para testar a distribuição espacial aleatória das marcas, utilizamos envelopes de confiança de 99% de probabilidade, construídos através de 199 simulações Monte Carlo (BADDELEY *et al.*, 2014; BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016).

Todas as análises e estimativas das funções espaciais se deram por meio do pacote “*spatstat*” (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016) do programa R versão 4.0.3 (THE R FOUNDATION, 2020).

2.5 Análise espacial, características funcionais e limitação de dispersão

Com a finalidade de avaliar a relação entre as estratégias funcionais, limitação de dispersão e os padrões espaciais intraespecíficos (pergunta ii), construímos modelos lineares (LM) em que os valores de $g(r)$ univariada foram utilizados como variável resposta e os preditores foram as características funcionais ligadas a aquisição e conservação de recursos, densidade da madeira (WD), Nitrogênio foliar (N), espessura foliar (L_{th}), área foliar (LA), conteúdo de matéria seca da folha (LDMC), Área Foliar Específica (SLA) e altura máxima (H_{max}) e a características ligadas a limitação de dispersão, tais como mais massa da semente (Sm) e síndrome de dispersão (SD). Nesses modelos, consideramos as 14 espécies com o maior número de características funcionais disponíveis, mas que representavam todo o espectro funcional da comunidade. Foi construído um modelo para cada uma de 4 escalas espaciais, começando em 2m e indo até 15m ($r = 2m, 4m, 10m$ e $15m$). Para cada modelo, iniciamos a análise com um ajuste compreendendo todas as variáveis preditoras que, em seguida, foi simplificado pela remoção de efeitos não significativos. A cada simplificação, selecionamos o melhor modelo conforme Critério de Informação Akaike (AIC) até chegarmos no modelo final.

Para investigar a correlação entre distância funcional e os padrões espaciais interespecíficos (pergunta iii), calculamos a relação entre distância funcional dos traços ligados

a aquisição e conservação de recursos e os valores de $g_{ij}(r)$ para as 16 espécies amostradas. Para o cálculo da distância funcional, montamos uma matriz onde os descritores foram os traços funcionais e os objetos foram as espécies. A partir dessa matriz, foi calculado uma matriz de distâncias euclidianas entre pares de espécies que descreveu a dissimilaridade funcional. Para descrever a associação especial interespecífica montamos uma matriz triangular com os valores bivariados de $g_{ij}(r)$ abrangendo todas as combinações de espécies para as escalas espaciais de 1m, 3m, 10m e 15m de intensidade de $g(r)$. Em seguida aplicamos um teste de correlação de Mantel entre a matriz de distância funcional e cada uma das matrizes de associação espacial, com significância testada a partir de um procedimento de Monte-Carlo com 999 permutações.

Todas as análises relacionando os traços funcionais e padrões espaciais foram realizados no programa R versão 4.0.3 (THE R FOUNDATION, 2020) utilizando os pacotes “*spatstat*” (BADDELEY; RUBAK; TURNER, 2016) e “*vegan*” (OKSANEN *et al.*, 2022).

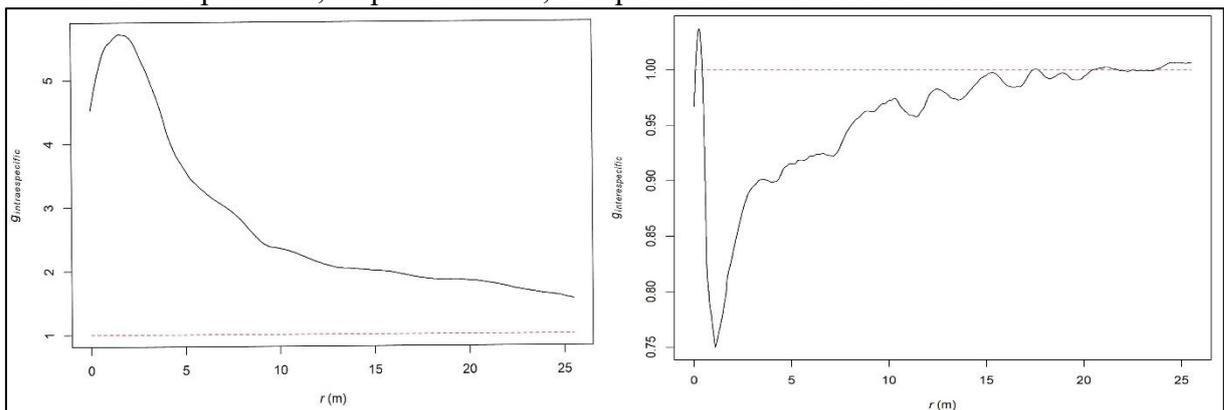
Para avaliar possíveis correlações funcionais com os parâmetros gerados nos modelos de *Cluster* fizemos um teste de correlação de Pearson bivariado entre os parâmetros de *clusters*, *Cluster strength* (φ), *Sibling probability* (ρ), *Mean cluster size* (μ) e *Cluster scale* (R) com os atributos funcionais das espécies classificadas como padrão espacial de limitação de dispersão (C3).

3 RESULTADOS

3.1 Padrões espaciais intraespecíficos e interespecíficos da comunidade

A estrutura espacial da comunidade teve maior influência dos padrões espaciais intraespecíficos, mostrando forte agregação que variou de 6 a 2,5 vezes mais que valor esperado de um padrão aleatório até 10 m (Figura 2). Os padrões espaciais interespecíficos tiveram um peso menor na estruturação espacial da comunidade e foram caracterizados por uma repulsão, com máximo de aproximadamente 0,25 vezes o esperado para um padrão de independência e aleatoriedade espacial, entre 1 e 1,5 m, atingindo valores próximos de um padrão independente e aleatório de 10 até 25 m (Figura 2).

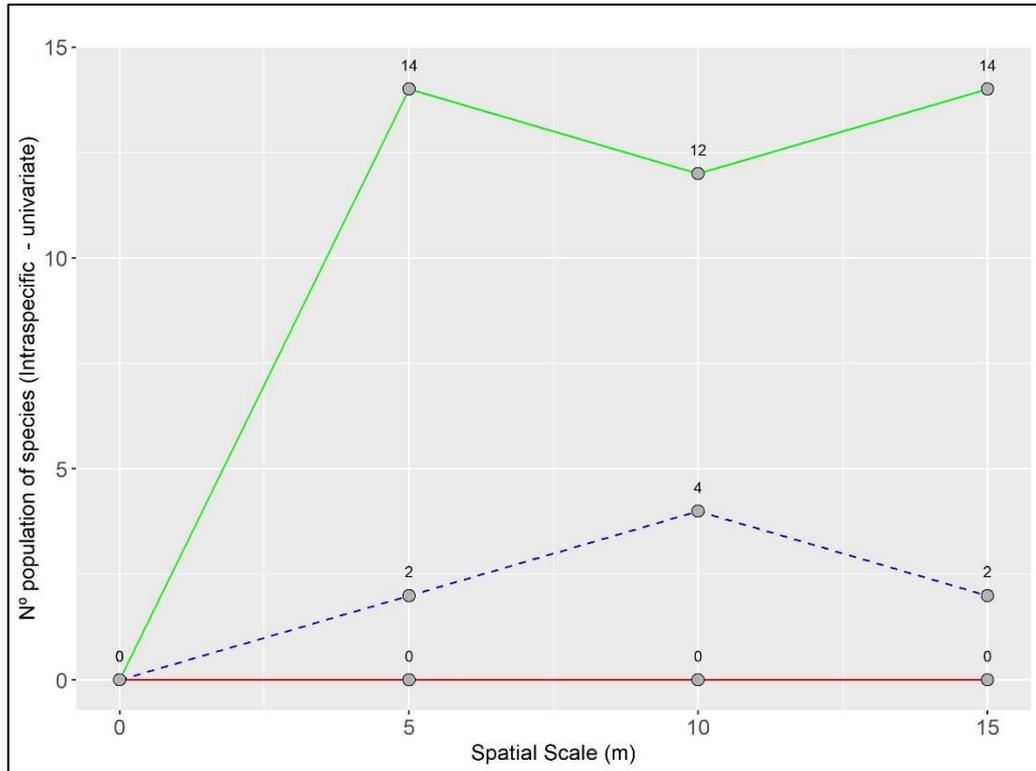
Figura 2 - Função de correlação de pares (g) intraespecífico (à esquerda) e interespecífico (à direita) da comunidade. Linhas vermelhas tracejadas são os valores teóricos para um padrão aleatório e independente, respectivamente, e as pretas os valores observados.



Fonte: Autor (2023).

Os padrões espaciais de cada espécie são consistentes com os padrões gerais, onde 87,5% (14 das 16) (Material Suplementar I) das espécies analisadas apresentaram padrão espacial agregado significativo em, pelo menos, uma classe de distância até 25 m, com leve redução na escala de 5 a 10, quando consideramos apenas as análises comuns (Figura 3). Nenhuma espécie da área de estudo apresentou padrão regular.

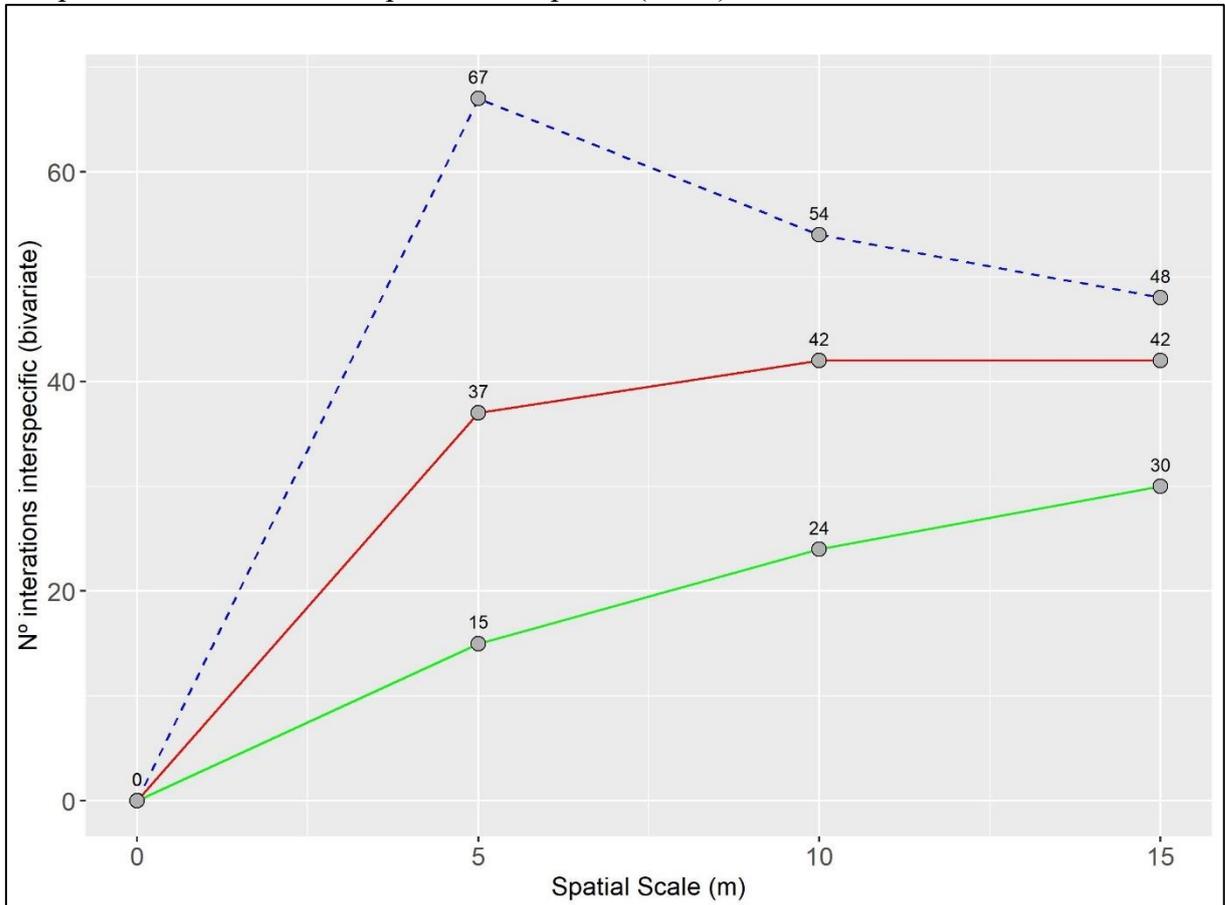
Figura 3 - Número de espécies que apresentaram padrão espacial significativo ($\alpha = 0,01$) agregado (linha verde), aleatório (linha azul) e regular (vermelho) de 0- 5m, 5-10m e 10-15m.



Fonte: Autor (2023).

Ao analisar o padrão espacial interespecífico, observamos que a maioria das interações significativas são de repulsão (30%) e aleatoriedade e independência espacial (55%), sendo a atração presente em menor frequência (12%) em, pelo menos, uma classe de distância de 0 a 5 m (Figura 4). Em pelo menos uma classe de distância da escala de 5 a 10 m, a maior parte das interações significativas também foram de repulsão (35%) e aleatoriedade e independência (45%) espacial, enquanto que a atração esteve em menor frequência (20%) (Figura 4). A relação permanece próxima também na escala de 10-15m, com leve aumento das relações positivas.

Figura 4 - Frequência de interações espaciais interespecíficas significativas ($\alpha = 0,05$) em, pelo menos, uma classe de distância em uma escala de 0 a 5 m, 5 até 10m e 10 a 15m. Linha verde representação relações espaciais interespecíficas positivas (atração). Linha vermelha representa relações espaciais interespecíficas negativas (repulsão). Linha azul representam relações de completa aleatoriedade e independência espacial (CSRI).



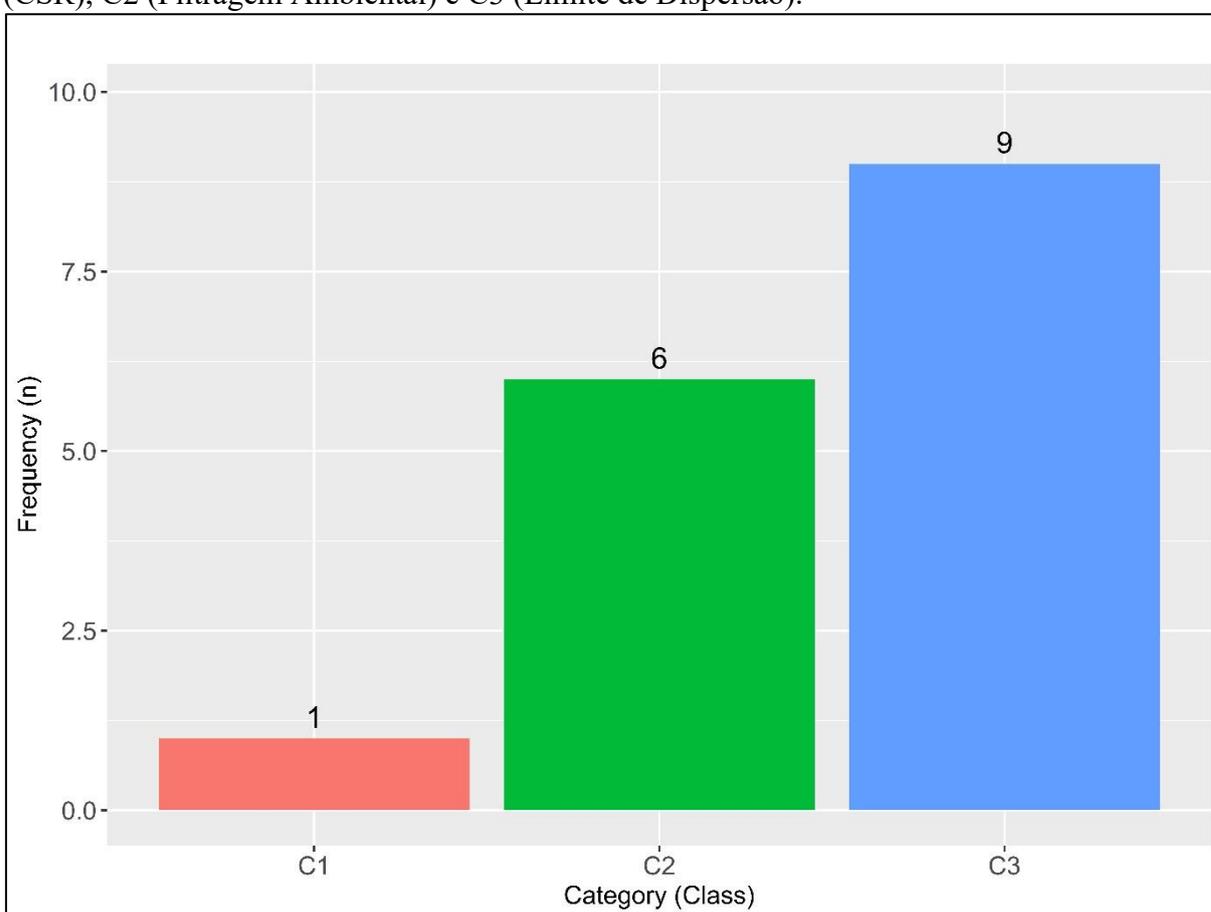
Fonte: Autor (2023).

Ao observarmos o resultado das funções de correlação de marcas de cada espécie em função do tamanho dos indivíduos, com base na área basal (AB), notamos que os indivíduos da mesma espécie tendem a estar associadas negativamente, com uma inibição mútua, mas não forte o suficiente para desfazer a agregação, com indícios de competição intraespecífica (detalhes no Material suplementar), entre a escala espacial de 1 a aproximadamente 3 m. Essa tendência ocorre para maioria das espécies analisadas, contudo, apenas 2 espécies apresentaram um padrão estatisticamente significativo, *Cordia onconcalyx* e *Mimosa caesalpinifolia*. *Cordia O.* possui a segunda maior abundância da área, com quase 300 indivíduos. *Mimosa C.* possui a terceira maior abundância. A espécie com maior abundância *Bauhinia cheilantha*, com quase 850 indivíduos, também apresentou essa tendência e seu comportamento observado, apesar de não significativo, ficou no limite inferior do envelope de confiança.

3.2 Padrões espaciais das espécies e possíveis geradores do padrão

Ao analisar as espécies que apresentaram agregação, para melhor fundamentar possíveis processos que geraram o padrão, nossos resultados mostram que a maioria das espécies da comunidade possui uma agregação proveniente de limite de dispersão (C3 – 56,25%), seguida de filtragem ambiental (C2 – 37,5%) (Figura 5). Isso demonstra que tanto a limitação de dispersão quanto a filtragem ambiental atuam promovendo agregações intraespecíficas na comunidade estudada.

Figura 5 - Quantidade de espécies e suas classes passíveis de gerarem o padrão espacial. C1 (CSR), C2 (Filtragem Ambiental) e C3 (Limite de Dispersão).



Fonte: Autor (2023).

Em uma escala de 0 a 10m, o modelo HPP com as variáveis topográficas de inclinação e elevação foi capaz de explicar a agregação em 2 das 6 espécies C2 (consultar material suplementar VIII, para detalhes). Evidenciando que variáveis importantes ligadas a filtragem do ambiente, não foram incluídas.

3.3.1 Modelo de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais

Os modelos ajustados aos dados tiveram alta capacidade de explicar a variação dos padrões espaciais ao longo das escalas analisadas, com R^2 variando entre 90,77% a 98,35% (tabela 1).

Tabela 1 - Características funcionais selecionadas para os modelos lineares e alguns parâmetros estatísticos dos mesmos.

Escala espacial (m)	Modelo (M) ¹	F	GL	R ²	p-value
2	$M(2m) = 117-142WD + 0.0288LDMC - 0.000785LA - 1.22SLA - 1.22Hmax + 8.50SDAuto + 7.60Sm + 16.60SDBar$	16.98	8; 5	0.9077	0.00318
4	$M(4m) = 87.40 - 93.10WD - 0.000506LA - 1.50SLA - 0,142N - 0.353Hmax + 8.70Sm + 10.90SDAuto + 15.20SDBar$	28.24	8; 5	0.9437	0.00095
10	$M(10m) = 21.90 - 25.51WD + 0.00603LDMC - 0.0000963LA - 0.409SLA + 2.81Lth - 0,0568N + 0.0568N + 0.0102Hmax + 3.06Sm + 2.56SDAuto + 2.95SDBar$	26.08	10;3	0.9507	0.01065
15	$M(15m) = 21.40 - 25.40WD + 0.0104LDMC - 0.0000924LA - 0.397SLA + 3.63Lth - 0,079N - 0.197Hmax + 3.15Sm + 1.93SDAuto + 2.31SDBar$	78.65	10;3	0.9835	0.0209

Fonte: Autor (2023). Nota: ¹ = aqui utilizamos “.” como separador decimal, ao invés de “;”, conforme padrão internacional; variáveis em negrito = p-value ≤ 0,05.

A densidade da madeira foi negativamente correlacionada com a agregação intraespecífica e foi uma variável significativa para todos os modelos, independente da escala espacial (Tabela 1). As síndromes de dispersão autocoria e barocoria tiveram um efeito positivo, contribuindo para a agregação intraespecífica (Tabela 1), sendo significativas para modelos a partir de 4m, a síndrome zoocoria não foi incluída no modelo, devido haver apenas uma espécie com baixa abundância na área. LA, e SLA foram significativas para todos os modelos.

As características funcionais que mais contribuíram para a predição do padrão espacial intraespecífico foram a Densidade de Madeira (WD) e a Síndrome de dispersão e massa de semente (SD+SM) (consulte gráficos no Material suplementar VIII), quando excluímos essas variáveis dos modelos, tanto perdia-se em capacidade explicativa (R^2) quanto em significância do modelo, evidenciando forte importância desses traços na explicação da variação e definição do padrão espacial. Nos modelos cheio (selecionados a partir de todas as variáveis), SLA e LA também foram importantes (Consulte material suplementar para mais detalhes).

Aqui, salientamos que o valor de $g(r)$ para o modelo foi a função de correlação de pares homogênea, o que incorpora tanto o comportamento espacial oriundo de limitação de dispersão, como de outros processos ligados a filtragem e heterogeneidade ambiental, além de competição com base em traços mais eficientes. Isso pode ter sido importante para a eficiência do modelo em explicar a variação dos dados, principalmente se pensarmos que a filtragem ambiental pode selecionar certos traços em micro sítios favoráveis ou não para o desenvolvimento das espécies.

3.3.2 Correlação entre os traços funcionais e parâmetros de Clusters

Algumas características estiveram com alta correlação em relação aos parâmetros de agregação, contudo apenas algumas características se correlacionaram de forma significativa com os parâmetros de agregação, provenientes das espécies da classe C3 (Tabela 2).

Tabela 2 - Testes de correlação de Pearson entre as características funcionais e parâmetros de Agregação gerados a partir dos modelos de *Matérn Cluster Process* em espécies da classe C3.

Functional traits	Cluster parameters			
	Cluster strength (φ)	Sibling probability (ρ)	Mean cluster size (μ)	Cluster scale (m) (R)
Wood Density (g/cm ³)	-0.7324	-0.4979	0.2539	0.3684
Leaf dry-matter content (LDMC) (mg/g)	-0.8748	-0.8802	0.3106	0.3846
Area of a leaf (LA) (mm ²)	0.2189	-0.2763	0.0399	0.0922
Specific leaf area (SLA) (mg/mm ²)	0.6108	0.6301	-0.2661	-0.2567
Leaf thickness (Lth) (mm)	0.48711	0.6013	0.4058	-0.0341
Leaf nitrogen (N) (mg/g)	-0.478	-0.5821	0.3957	0.8684

Seed Mass (SM) (g)	-0.0452	-0.1974	0.0625	0.3379
Plant height (H _{máx}) (m)	-0.4041	-0.4566	0.0571	0.2083

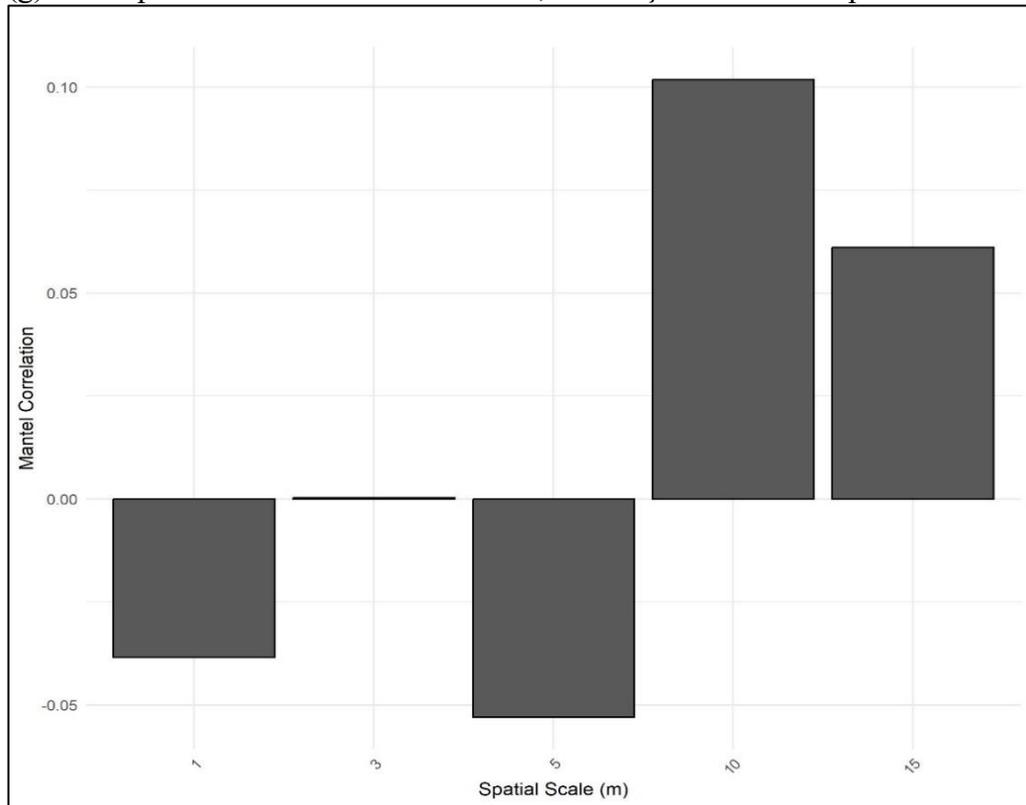
Fonte: Autor (2023). Nota: correlação significativas em negrito, para detalhes de *p-value*, consulte material suplementar.

A densidade da madeira (WD) e a LDMC apresentaram alta correlação, e foram negativamente correlacionadas com a *Cluster strength* (-0.7324, -0.8748, respectivamente), e *Sibling probability* (-0.8802) (Tabela 1). A SLA esteve negativamente correlacionada com a escala (tamanho) da agregação (-0.2567), enquanto que a concentração de nitrogênio foliar (N) esteve positivamente correlacionado com a escala de agregação (0.8684). As espécies apresentaram altíssima força de agregação (BADDELEY *et al.*, 2022) (0,5 a 12) e probabilidade Sibling probability (ρ) (35 a 92%), com uma escala de agregação variando de 7 a 18 m. Para detalhes dos parâmetros de clusters das espécies de classe C3 e da correlação, consultar material suplementar (VIII).

3.3.3 Distâncias funcionais e padrões interespecíficos

As distâncias funcionais estiveram pouco correlacionadas a associação espacial interespecífica, não tendo sido significativas dentre as escalas estudadas, 1, 3, 5, 10 e 15m (Figura 7). Nas distâncias iniciais a correlação é negativa e a partir de 10m se torna positiva, quando volta a decair nos 15m. Esse resultado demonstra que em para padrões espaciais interespecíficos, as características funcionais parecem ter pouca e não significativa importância.

Figura 6 - Teste de correção de Mantel entre o valor da função de padrão espacial (g) interespecífico e a distância funcional, em função da escala espacial.



Fonte: Autor (2023).

4 DISCUSSÃO

Diferente do esperado, encontramos que os padrões de agregação intraespecífica foram predominantes nas populações da comunidade lenhosa estudada, impulsionados principalmente pelo limite de dispersão, com baixas interações que evidenciam facilitação, refutando a hipótese i). Esperávamos que em um ambiente estressante e com limitação de recursos, típico de STDF, os processos facilitadores seriam mais fortes que os competitivos na estruturação da comunidade, com predomínio de atração espacial interespecífica (BOWMAN; SWATLING-HOLCOMB, 2018; PESCADOR *et al.*, 2020; ZHANG *et al.*, 2021). Nossos resultados foram consistentes com outros trabalhos espaciais em Florestas Tropicais úmidas e outras formações florestais que encontraram o predomínio de associações espaciais intraespecíficas em escala de vizinhança (10 a 15 m) (SEIDLER, PLOTKIN, 2006; VOLKOV *et al.* 2009 WIEGAND *et al.*, 2012; 2021). Os resultados também reforçam que, para maioria das espécies da comunidade estudada, o limite de dispersão segue fundamental na determinação básica do padrão espacial (HUBBELL, 1979; MCFADDEN *et al.*, 2019; SEIDLER, PLOTKIN, 2006). Em menor quantidade, mas não menos importante, a filtragem ambiental também atuou promovendo agregações intraespecíficas (VELASQUEZ *et al.*, 2015) para quase 40% das espécies estudadas da comunidade.

Ao mesmo tempo, quando observamos as interações espaciais interespecíficas, percebemos que a maior parte das interações foi negativa (repulsão) e “neutra” (aleatória e independente) em uma escala de 0 a 15 m, demonstrando duas possíveis interpretações. A primeira é que padrões aleatórios e independentes podem ser oriundos de pegadas espaciais de fases anteriores da ontogenia, onde a competição interespecífica excluiu os indivíduos competitivamente inferiores próximos (KENKEL, 1988; TILMAN, 1994), gerando tais padrões (KENKEL, 1988). Contudo, uma segunda interpretação e com mais suporte das análises de nossos dados demonstram que a ampla atuação do limite de dispersão tenha evitado encontros interespecíficos (WIEGAND *et al.*, 2021), reduzindo a competição interespecífica (SEIDLER, PLOTKIN, 2006). Além disso a quantidade de interações interespecíficas negativas de repulsão espacial nos mostra que a competição também é uma força importante em STDFs (MENEZES *et al.*, 2020), e que tanto o limite de dispersão como a competição interespecífica podem atuar na formação de tais padrões. Também encontramos interações interespecíficas positivas, evidenciando o papel da facilitação na estruturação da comunidade, apesar de menor que o

esperado para um ambiente sujeito a estresse abiótico (BOWMAN; SWATLING-HOLCOMB, 2018; NGUYEN; DIEZ; WIEGAND, 2016; PESCADOR *et al.*, 2020; ZHANG *et al.*, 2021).

Apoiando nossa hipótese ii), os resultados confirmam que o padrão espacial intraespecífico e as características funcionais estão correlacionados, nossos Modelos Lineares (LM) baseados em traços funcionais ligados a aquisição de recursos e traços ligados a limitação de dispersão tiveram alta capacidade explicativa na variação dos dados entre as escalas de 2 a 15 m (R^2 variando entre 90,77% a 98,35%). Eles demonstram a importância da dinâmica e capacidade adaptativa na aquisição e competição de recursos como água e nutrientes abaixo do solo (VELASQUEZ *et al.*, 2015; WRIGH *et al.*, 2021), subjacente ao padrão, e da limitação de dispersão, sendo a densidade da madeira (WD) e a limitação de dispersão, representadas pela síndrome de dispersão (SD) e massa da semente (SM), as características chaves na definição do padrão, além de LA e SLA (consulte material suplementar VII para detalhes).

A densidade de madeira foi inversamente proporcional a agregação espacial intraespecífica e sua intensidade, com espécies de menor WD formando agregações mais intensas que espécies com maior WD. Essa interação pode estar relacionada ao fato de que espécies com menor densidade de madeira são mais eficientes no uso da água e recursos abaixo do solo (WRIGH *et al.*, 2021) e, portanto, possuem maior eficiência competitiva (KRAFT; GODOY; LEVINE, 2015; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2019) que espécies de maior WD. Assim, em espécies de menor WD a competição intraespecífica seria mais fraca não sendo capaz de obscurecer um padrão agregado inicial. Apesar disso, metade das espécies de baixa WD analisadas tiveram suas agregações explicadas por filtragem ambiental, em modelo contendo a inclinação e elevação do terreno, e para outra metade as covariáveis não foram significativas ou não foram suficientes para explicar a agregação, o que pode evidenciar a ausência de alguma variável de filtragem ambiental importante que não foi medida, por exemplo, fertilidade mineral do solo (MCFADDEN *et al.*, 2019). Esse fato demonstra que espécies de baixa WD podem possuir, em sua maioria, preferência por micro-habitat topográficos e/ou de fertilidade, com certos traços revelando preferências de nicho (VELASQUEZ *et al.*, 2015). A elevação e/ou inclinação do terreno foram significativas nos modelos heterogêneos para grande maioria das espécies, mas não foram fortes o suficiente para explicarem seu padrão espacial (Material Suplementar). Também é importante salientar que a métrica espacial incorpora a agregação tanto causada por limite de dispersão como por filtragem ambiental, ligando a dependência aos traços funcionais a aspectos de estocásticos, de nicho e competitivos (VELASQUEZ *et al.*, 2015).

Ainda em relação aos traços dos modelos lineares, a limitação de dispersão, representada pelos traços de síndromes de dispersão (SD), e massa da semente (SM), onde

quanto menor a massa da semente, menor a contribuição para um padrão agregado, é consistente com outros estudos que mostram que sementes mais leves tendem a se dispersar a maiores distâncias (CLARK *et al.*, 2018; THOMSON *et al.*, 2011; THOMSON *et al.*, 2018), reduzindo a agregação intraespecífica. As síndromes de dispersão contribuíram positivamente para a agregação, sendo autocoria, barocoria e anemocoria síndromes que produzem mais agregação (HUBBELL, 1979).

Em relação as análises espaciais intraespecífica em função da Área Basal (AB), elas demonstram que, indivíduos de tamanhos semelhantes estão próximas e que há uma inibição mútua em uma escala de 1 a 3 m, indicando uma competição intraespecífica simétrica ou bilateral, em que ambos os indivíduos são afetados na mesma intensidade pela competição (BEN-SAID, 2021; KENKEL, 1988).

No que se refere aos parâmetros de clusters e as características funcionais, um aumento na Densidade de madeira (WD) e no LDMC provocam uma redução na força de agregação. A WD parece agir de forma similar ao dos modelos lineares, reduzindo a agregação intraespecíficas de espécies de alta densidade. Folhas mais resistentes a herbivoria e a decomposição no solo (DÍAZ *et al.*, 2016)), reduzem tanto a força do cluster como a probabilidade de irmão na vizinhança. Ao olharmos para a escala do cluster, quanto maior o nitrogênio foliar (N), maior a escala espacial do cluster, e quanto maior o SLA, menor a escala do cluster. Essa correlação é semelhante a encontrada por McFadden *et al.* (2019) para N (apesar de nossas correlações serem superiores), mas inversa para a correlação de SLA dos mesmos. Já nossos resultados referentes aos padrões interespecíficos e as distâncias funcionais, essas se mostraram pouco correlacionadas as métricas espaciais e sem significância nas escalas de 0 a 15m. Com o predomínio de interações neutras e redução dos encontros interespecíficos, as demais interações (positivas e negativas) parecem não estar correlacionadas com as distâncias funcionais.

Do ponto de vista da teoria da montagem de comunidades, esperávamos que a diferenciação de nicho em um contexto de coexistência proporcionasse atrações espaciais interespecíficas, a partir de diferenças funcionais na aquisição e regulação de recursos como água, luz e nutrientes (GAUSE, 1934; SILVERTOWN, 2004; WRIGHT, 2002) ou mesmo a partir de processos ligados a facilitação (BOWMAN; SWATLING-HOLCOMB, 2018; NGUYEN; DIEZ; WIEGAND, 2016). Na perspectiva determinista da montagem da comunidade a diferenciação de nicho atuaria promovendo o agrupamento espacial de espécies funcionalmente diferentes, enquanto a filtragem ambiental teria o efeito inverso (VELASQUEZ *et al.*, 2015). Nossos resultados indicam que tanto a filtragem ambiental (MCFADDEN *et al.*,

2019; MENEZES *et al.*, 2020; VELASQUEZ *et al.*, 2015) quanto o limite de dispersão (MCFADDEN *et al.*, 2019; VELASQUEZ *et al.*, 2015) e competição (MENEZES *et al.*, 2020; VELASQUEZ *et al.*, 2015) estruturam os padrões espaciais e a montagem da comunidade em STDFs, em conjunto com características funcionais chaves (MCFADDEN *et al.*, 2019; VELASQUEZ *et al.*, 2015).

Por fim, a limitação de dispersão, filtragem ambiental e as características funcionais chave na aquisição de recursos se mostraram eficientes para indicar as relações ecológicas subjacentes ao padrão espacial. Aqui distinguimos dois tipos de consequências ecológicas do padrão espacial. Na primeira, o padrão espacial media o tipo de interação ecológica, sendo a *causa* do tipo de interação. Por exemplo, a partir da limitação de dispersão, boa parte das interações estão limitadas aos vizinhos intraespecíficos. Isso reduz a ocorrência de competição interespecífica, e exclusão competitiva (SEIDLER, PLOTKIN, 2006), proporcionando a coexistência entre espécies (IVES, 1988; WIEGAND *et al.*, 2021), mas também reduz interações interespecíficas positivas de facilitação. A segunda é o padrão espacial como *consequência* de uma interação ecológica, por exemplo, competição e autodesbaste geraria padrões aleatórios e independentes (KENKEL, 1988), ou mesmo a facilitação gerando padrões de atração espacial (BEN-SAID, 2021; WANG *et al.*, 2020; ZHANG *et al.*, 2021) e a repulsão gerada pela competição (KENKEL, 1994; OBIANG *et al.*, 2019). Ambos os processos parecem atuar na estruturação e dinâmica da comunidade estudada.

5 CONCLUSÃO

Nossos achados indicam que padrões espaciais de agregação intraespecíficas são predominantes em SDTF em escala de vizinhança, no nível das populações e da comunidade, demonstrando que tanto a limitação de dispersão, quanto filtragem ambiental e competição intraespecífica são importantes na estruturação dessas comunidades. Competição interespecífica e facilitação teriam uma influência em menor grau. Características funcionais chave como a densidade de madeira e síndrome de dispersão tiveram forte influência e capacidade explicativa na variação de padrões espaciais intraespecíficos (população), evidenciando como características ligadas a aquisição de recursos abaixo do solo, eficiência competitiva e limitação de dispersão atuam modulando o grau de agregação espacial em SDTFs. Nosso estudo indica que associações espaciais intraespecíficas, mediadas pela limitação de dispersão, filtragem ambiental, traços funcionais e competição intraespecífica bilateral estruturam relações entre plantas e permitem coexistência entre espécies não só em florestas tropicais e outras formações florestais (WIEGAND *et al.*, 2021), mas também em SDTFs, reduzindo encontros com indivíduos heteroespecíficos, exclusão competitiva e promovendo a diversidade.

REFERÊNCIAS

- BADDELEY, A. *et al.* Fundamental problems in fitting spatial cluster process models. **Spatial Statistics**, [S. l.: s. n.], 52, 2022. 100709.
- BADDELEY, A. *et al.* On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. **Ecological Monographs**, [S. l.: s. n.], 84 (3), 2014. pp. 477-489.
- BADDELEY, A.; RUBAK, E.; TURNER, R. **Spatial point patterns**: methodology and applications with R. Boca Raton; London; New York: CRC Press – A Chapman & Hall Book, Interdisciplinary Statistics Series, 2016. 810 p.
- BARRY, K. E.; SCHNITZER, S. A. Are we missing the forest for the trees? Conspecific negative density dependence in a temperate deciduous forest. **PLoS ONE**, [S. l.: s. n.], 16(7): e0245639. 17 p.
- BERTNESS, M. D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. **Tree**, [S. l.: s. n.], 9 (5), 1994. pp. 191-193.
- BOWMAN, W. D.; SWATLING-HOLCOMB, S. The roles of stochasticity and biotic interactions in the spatial patterning of plant species in alpine communities. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.: s. n.], vol. 29 (1), 2018. pp.25-33.
- BROOKER, R. W. *et al.* Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 96 (1). pp. 18-34.
- BUTTERFIELD, B. J.; CALLAWAY, R. M. A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. **Functional Ecology**, [S. l.: s. n.], 27, 2013. pp. 907-917.
- CALLAWAY, R. M. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, [S. l.: s. n.], 64 (4), 1995. pp. 306-349.
- CALLAWAY, R. M. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. **Oecologia**, [S.l.], 112, 1997. pp. 143-149.
- CHACÓN-LABELLA, J. *et al.* Evidence for a stochastic geometry of biodiversity: the effects of species abundance, richness and intraspecific clustering. **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 105 (2), 2017. pp. 382-390.
- CHACON-LABELLA, J. *et al.* Individual species affect plant traits structure in their surroundings: evidence of functional mechanisms of assembly. **Oecologia**, [S. l.: s. n.], 180 (4), 2016. pp. 975-987.
- CORNELISSEN, J. H. C. *et al.* A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, [S. l.: s. n.], 51(4), 2003. pp. 335-380.

COSTA, R. C. **Mecanismos de coexistência em florestas tropicais**: variações ontogenéticas de arquitetura aérea, padrão espacial e performance de espécies congêneras simpátricas em uma floresta tropical úmida de terras baixas. Campinas: Tese de Doutorado (Doutorado em Biologia vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, 2011. 99 f.

CLARK, A. T. *et al.* Functional traits of tropical trees and lianas explain spatial structure across multiple scales. **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 106, 2018. pp. 795-806.

DETTO, M.; MULLER-LANDAU, H. C. Stabilization of species coexistence in spatial models through the aggregation–segregation effect generated by local dispersal and nonspecific local interactions. **Theoretical Population Biology**, [S. l.: s. n.], 112, 2016. PP. 97-108.

DÍAZ, S. *et al.* The global spectrum of plant form and function. **Nature**, [S. l.: s. n.], 529, 2016. pp. 167-171.

GAUSE, G. F. **The struggle for existence**: a classic of mathematical biology and ecology. New York: Hafner Pub. Co., 1934. 176 p.

IPECE. **Perfil básico municipal**: Crateús. Fortaleza: Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará, 2009. 17 p.

INMET. Catálogo de estações automáticas: Crateús. **Instituto Nacional de Meteorologia**, 2022. Disponível em: <https://portal.inmet.gov.br/paginas/catalogoaut>. Acesso em: 06/07/2023.

KIEL, P. *et al.* Measurement and analysis of interspecific spatial associations as a facet of biodiversity. **Ecological Monographs**, [S. l.: s. n.], Review, 0(0), 2021. e01452. 22p.

KRAFT, N. J. B.; GODOY, O.; LEVINE, J. M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. **PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America)**, [S. l.: s. n.], 112 (3), 2015. pp. 797-802.

LIMA, A. L. A. *et al.* Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, [S. l.: s. n.], 26, 2012. pp. 1605-1616.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid environments**, [S. l.: s. n.], 74(11), 2010. pp. 1363-1373.

MARTINS *et al.* Phylogeny contributes more than site characteristics and traits to the spatial distribution pattern of tropical tree populations. **Oikos**, [S. l.: s. n.], 127, 2018. pp. 1368-1379.

MCFADDEN, I. R. *et al.* Disentangling the functional trait correlates of spatial aggregation in tropical forest trees. **Ecology**, [S.l.], 100(3), 2019. Article e02591. 11 p.

MENEZES, B. S. *et al.* Assembly rules in a resource gradient: Competition and abiotic filtering determine the structuring of plant communities in stressful environments. **PLoS ONE**, [S. l.: s. n.], 15 (3), 2020. e0230097.

MORO, M. F. *et al.* Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, [S. l.: s. n.], 66(3), 2015. 717-743 p.

MUVENGWI, J. *et al.* Population structure and spatial point-pattern analysis of a mono stand of *Acacia polyacantha* along a catena in a savanna ecosystem. **Forest Ecology and Management**, [S. l.: s. n.], 409, 2018. pp. 499-508.

OBIANG, N. L. E. *et al.* Determinants of spatial patterns of canopy tree species in a tropical evergreen forest in Gabon. **Journal of Vegetation Science**, [S.l.], 30, 2019. pp. 929-939.

OLIVEIRA, C. C. *et al.* Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, [S. l.: s. n.], 40 (1), 2015. pp. 40-49.

PACALA, S. W. Dynamics of plant communities. *In*: CRAWLEY, M. (Ed.). **Plant Ecology**. Oxford: Blackwell Science Ltd., 1997. pp. 532-555.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.: s. n.], 40, 2009. pp. 437-457.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. R.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, [S. l.: s. n.], 27, 2000. pp. 261-273.

PESCADOR, D. S. *et al.* The shape is more important than we ever thought: Plant to plant interactions in a high mountain community. **Methods in Ecology and Evolution**, [S. l.: s. n.], vol. 10 (9). pp. 1584-1593.

PÉREZ-RAMOS, I. M. *et al.* Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. **Nature Communications**, [S. l.: s. n.], 2555, 2019. 11p.

POORTER, L. *et al.* Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, [S. l.: s. n.], 84 (2003), pp. 602-608;

RAJALA, T.; OLHEDE, S. C.; MURREL, D. J. When do we have the power to detect biological interactions in spatial point patterns? **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 107 (2), 2019. pp. 711-721.

REJOU-MECHAIN, M. *et al.* Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 99, 2011. pp. 1373-1381.

SAIZ, H. *et al.* Intransitivity increases plant functional diversity by limiting dominance in drylands worldwide. **Journal of Ecology**, [S. l.: s. n.], 107, 2018. pp. 240-252.

SANTOS, R. M. *et al.* Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. **Ecology and Evolution**, [S. l.: s. n.], 2 (2), 2012. pp. 409-428.

- SILVEIRA, A. P. *et al.* Is the spatial pattern of a tree population in a seasonally dry tropical climate explained by density-dependent mortality? **Austral Ecology**, [*S. l.: s. n.*], 43, 2018. pp. 191-202.
- SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution**, [*S. l.: s. n.*], 19 (11), 2004. pp. 605-611.
- SOUZA, B. C. *et al.* Drought response strategies of deciduous and evergreen woody species in a seasonally dry neotropical forest. **Oecologia**, [*S. l.: s. n.*], 194, 2020. pp. 221-236.
- THOMSON, F. J. *et al.* Can dispersal investment explain why tall plant species achieve longer dispersal distances than short plant species? **New Phytologist**, [*S. l.: s. n.*], 217, 2018. pp 407-415.
- THOMSON, F. J. *et al.* Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. **Journal of Ecology**, [*S. l.: s. n.*], 99, 2011. pp. 1299-1307.
- ULRICH, W. *et al.* Inter- and intraspecific spatial distributions, spatial segregation by dominants and emergent neutrality in understorey plants. **Oikos**, [*S. l.: s. n.*], vol. 130 (10), 2021. pp. 1813-1822.
- VASCONCELOS, S.F.; ARAÚJO, F.S.; LOPES, A.V. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. **Biodivers Conserv**, [*S. l.: s. n.*], 19, 2010. pp. 2263–2289.
- VELÁZQUEZ, E. *et al.* Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. **Journal of Vegetation Science**, [*S. l.: s. n.*], Vol. 26 (6), 2015. pp.1068-1079.
- VOLKOV, I. *et al.* Inferring species interactions in tropical forests. **PNAS**, [*S. l.: s. n.*], vol. 106 (33), 2009. pp. 13854-13859.
- WIEGAND, T. *et al.* Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities. **Nature Ecology & Evolution**, [*S. l.: s. n.*], 5, 2021. pp. 965-973.
- WIEGAND, T. *et al.* Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: insights into plant community assembly processes. **The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [*S. l.: s. n.*], 48, 2017. pp. 329-351.
- WIEGAND, T. *et al.* Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. **Proceedings of the royal society b-biological sciences**, [*S. l.: s. n.*], 279, 2012. pp. 3312-3320.
- WIEGAND, T.; MOLONEY, K. A. **Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology**. Boca Raton; London; New York: CRC Press – A Chapman & Hall Book, 2014. 510 p.
- WRIGHT, C. L. Plant functional types broadly describe water use strategies in the Caatinga, a seasonally dry tropical forest in northeast Brazil. **Ecology and Evolution**, [*S. l.: s. n.*], 00, 2021. pp. 1-18.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, [S.l.], 130, 2002. pp. 1-14.

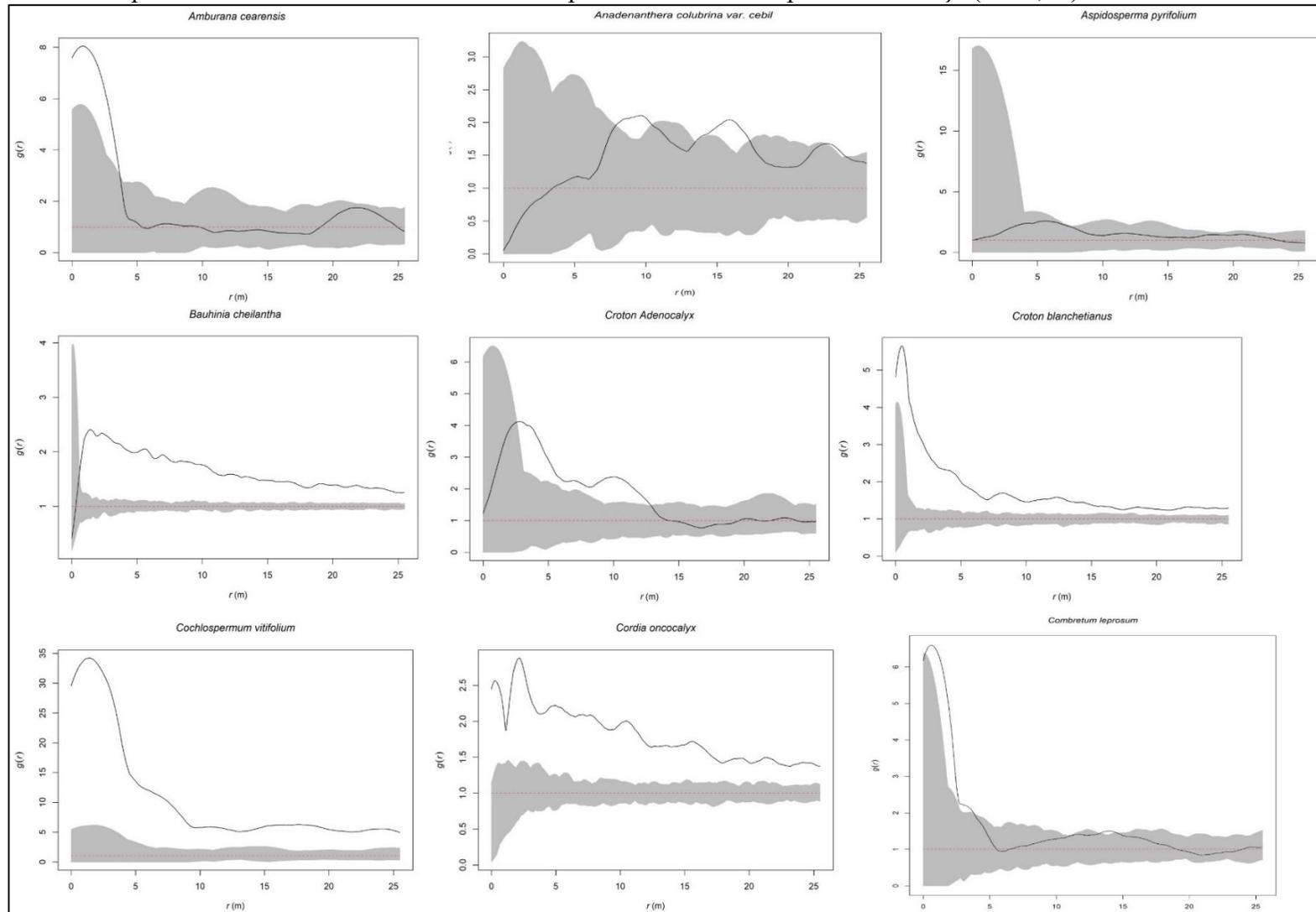
OKSANEN, J. *et al.* **vegan**: Community Ecology Package_. [S. l.: s. n.], R package version 2.6-4, 2022.

ZHANG, P. J. *et al.* Spatial pattern and association of shrub species in gravel hilly and rocky low mountain desert dominated by relict *Helianthemum songaricum* in China. **Global Ecology and Conservation**, [S.l.], vol. 32, 2021. e01914.

ANEXO A - MATERIAL SUPLEMENTAR I

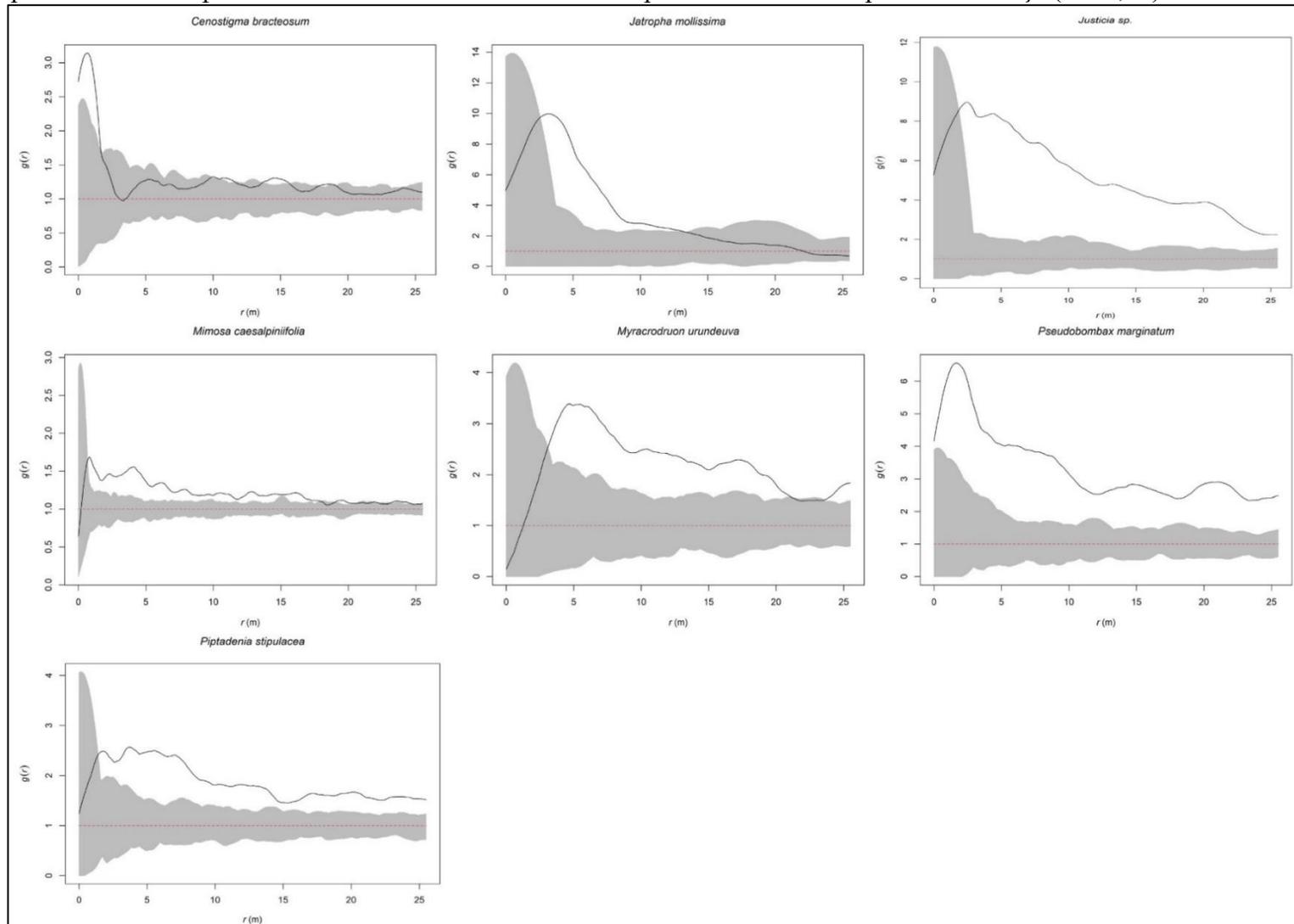
Análises do padrão espacial para cada espécie, via função de correlação de pares homogênea $g(r)$.

Figura 7 - Função de correlação de pares. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



Fonte: Autor (2023).

Figura 8 - Função de correlação de pares. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).

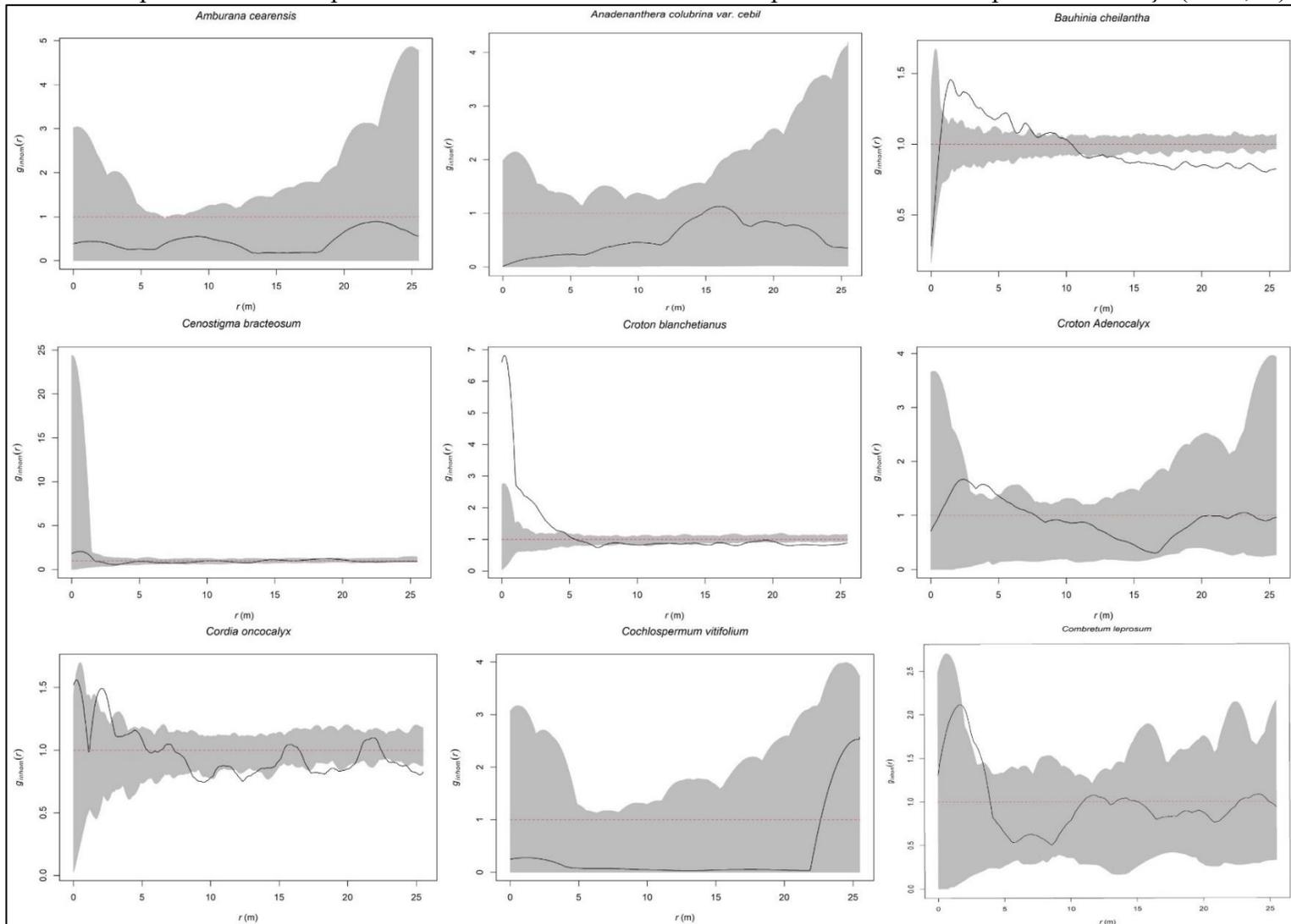


Fonte: Autor (2023).

ANEXO B - MATERIAL SUPLEMENTAR II

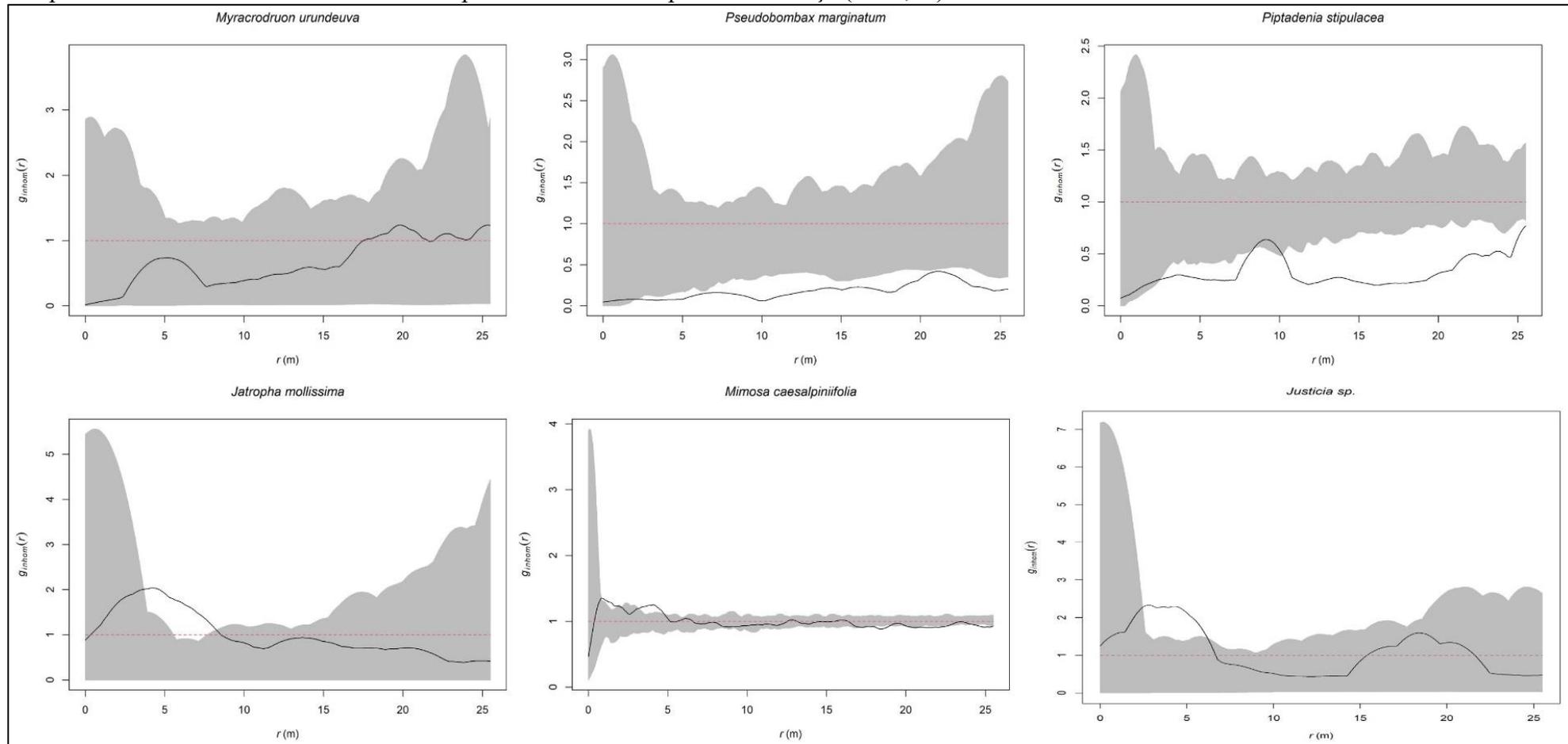
Análises do padrão espacial para cada espécie HPP, via função de correlação de pares inhomogênea $g_{inhom}(r)$.

Figura 9 - Função de correlação de pares inhomônea HPP. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



Fonte: Autor (2023).

Figura 10 - Função de correlação de pares inhomogênea HPP. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).

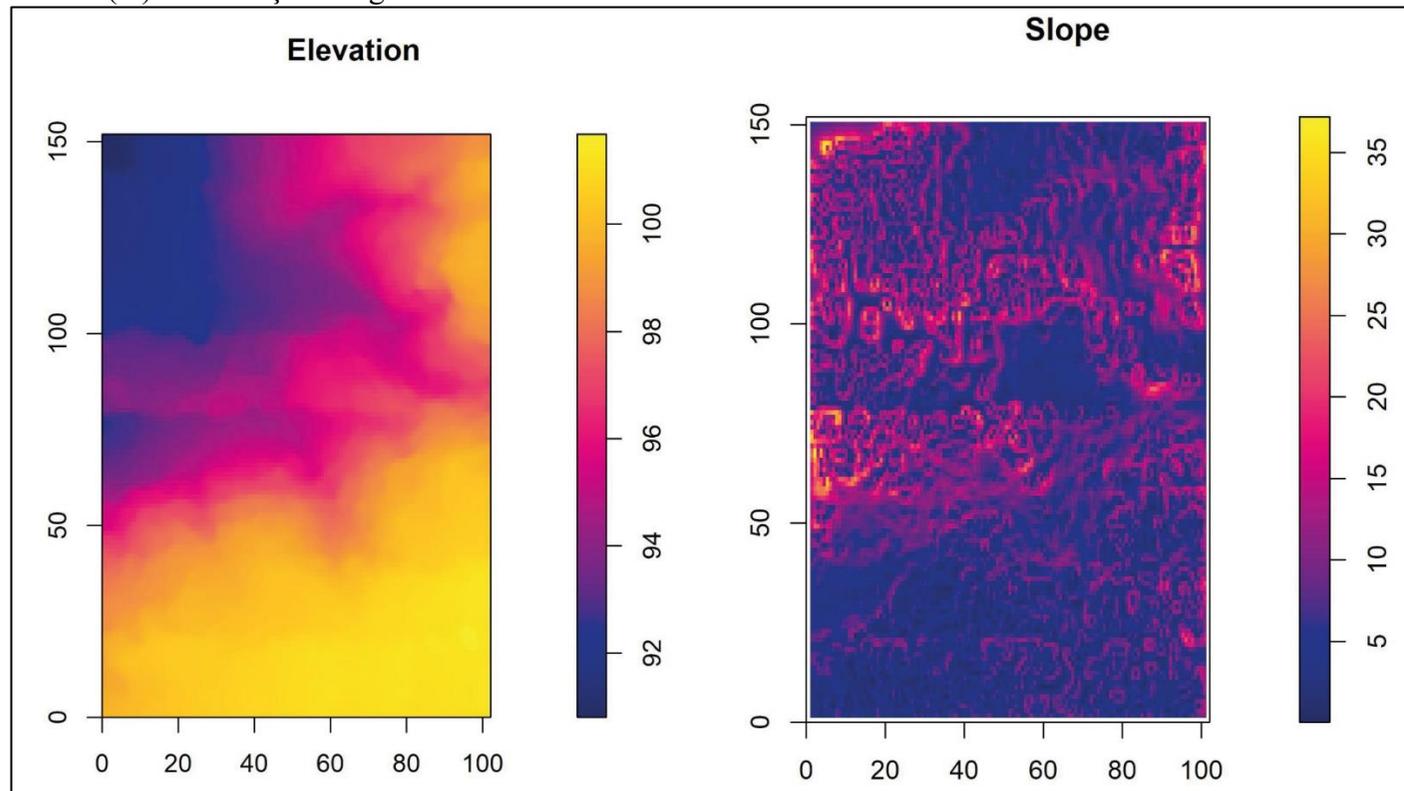


Fonte: Autor (2023).

ANEXO C - MATERIAL SUPLEMENTAR III

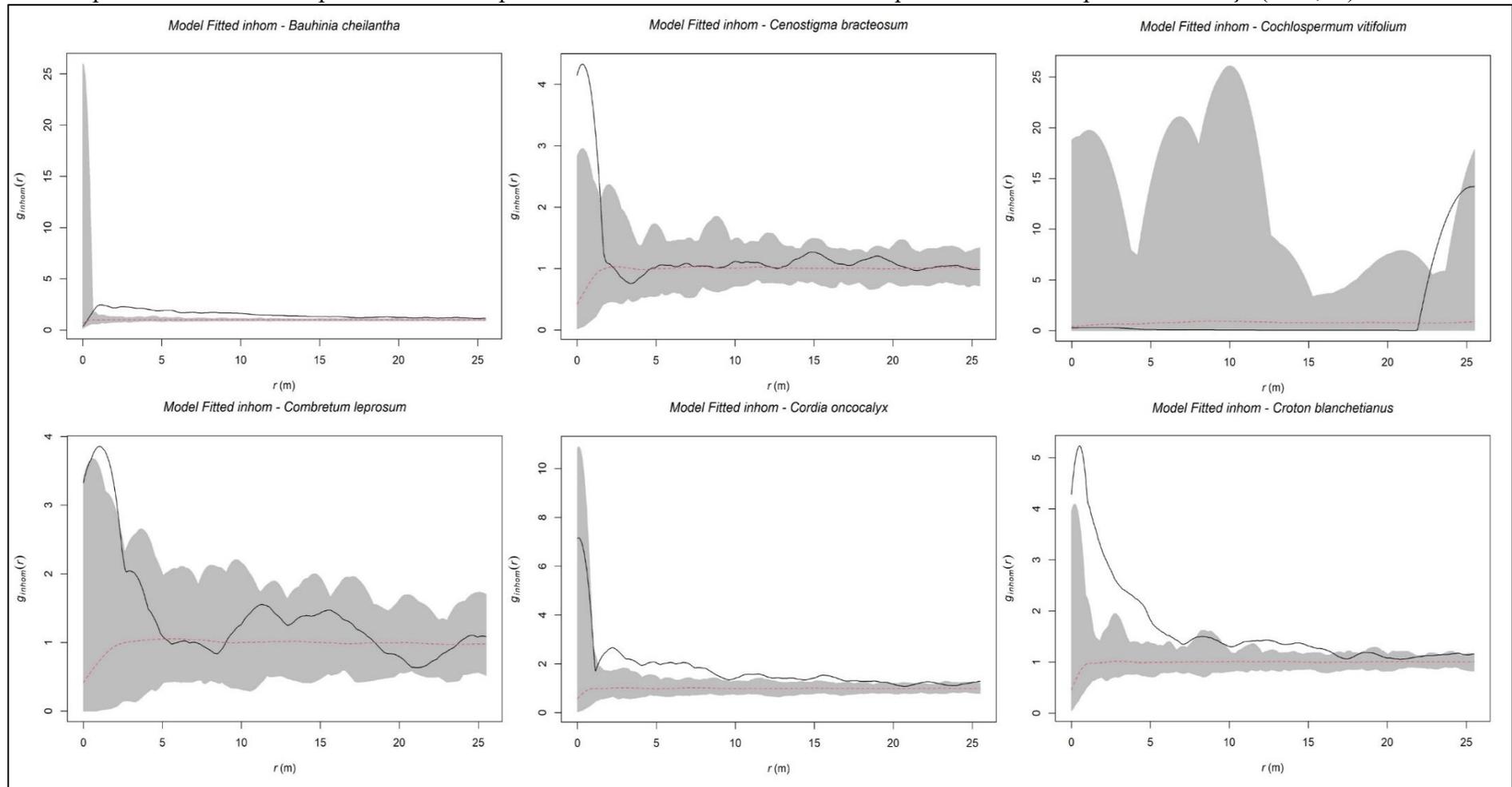
Análises do padrão espacial HPP com modelos dependentes das covariáveis inclinação e elevação ajustados, via função de correlação de pares inhomogênea $g_{inhom}(r)$. Seguido de residuais parciais (para cada variável do modelo). Além de mapa de inclinação e elevação da área de estudo.

Figura 11 - Mapas de elevação (à esquerda) e de inclinação (à direita) da área de estudo. Elevação relativa em metros (m) e inclinação em graus.



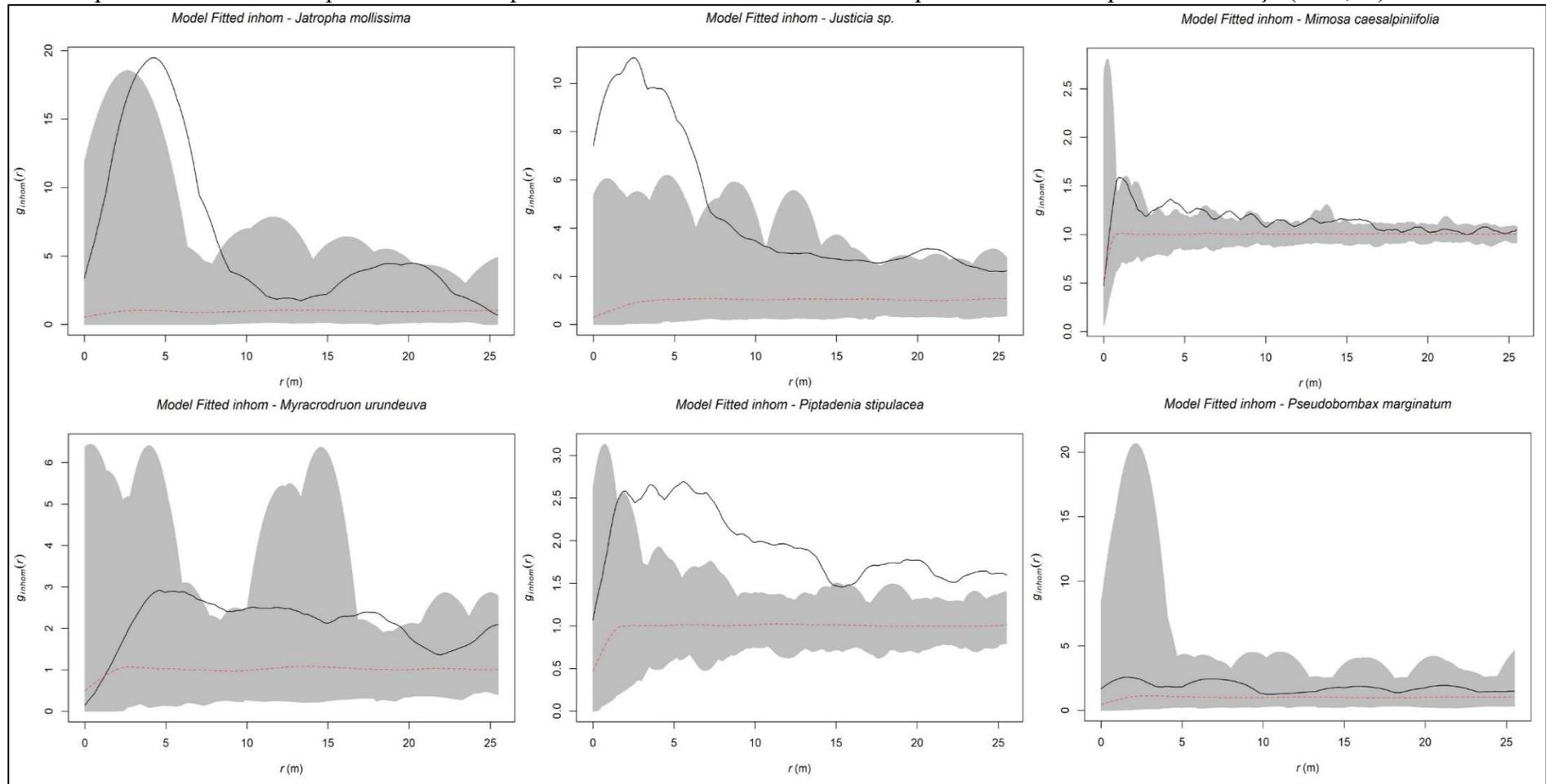
Fonte: Autor (2023).

Figura 12 - Função de correlação de pares inhomogênea (HPP) com modelos ajustados a covariáveis significativas. Linhas vermelhas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Área cinza representa os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



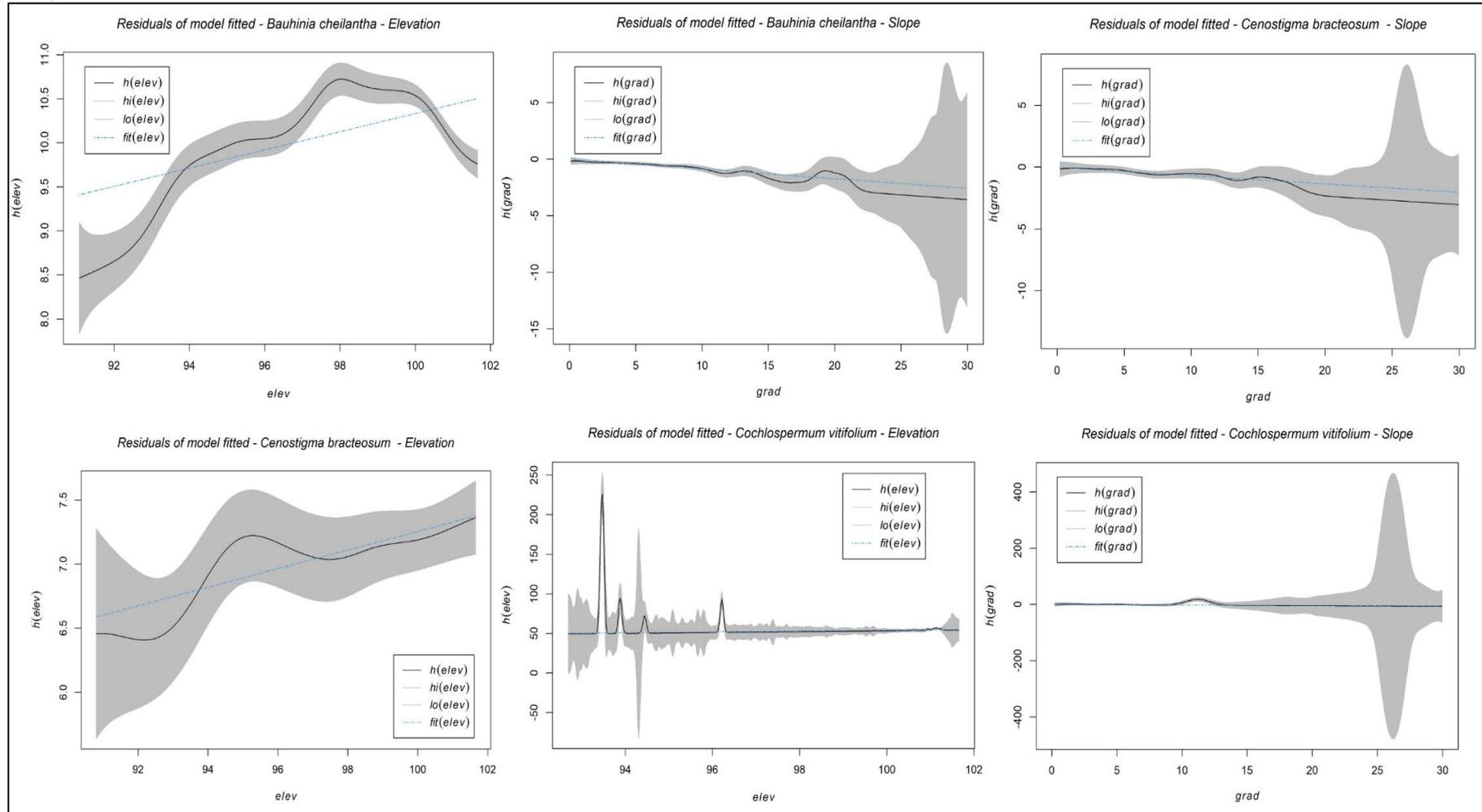
Fonte: Autor (2023).

Figura 13 - Função de correlação de pares inhomogênea (HPP) com modelos ajustados a covariáveis significativas. Linhas vermelhas são os valores teóricos para um CSR. Linhas pretas são os comportamentos observados. Área cinza representa os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



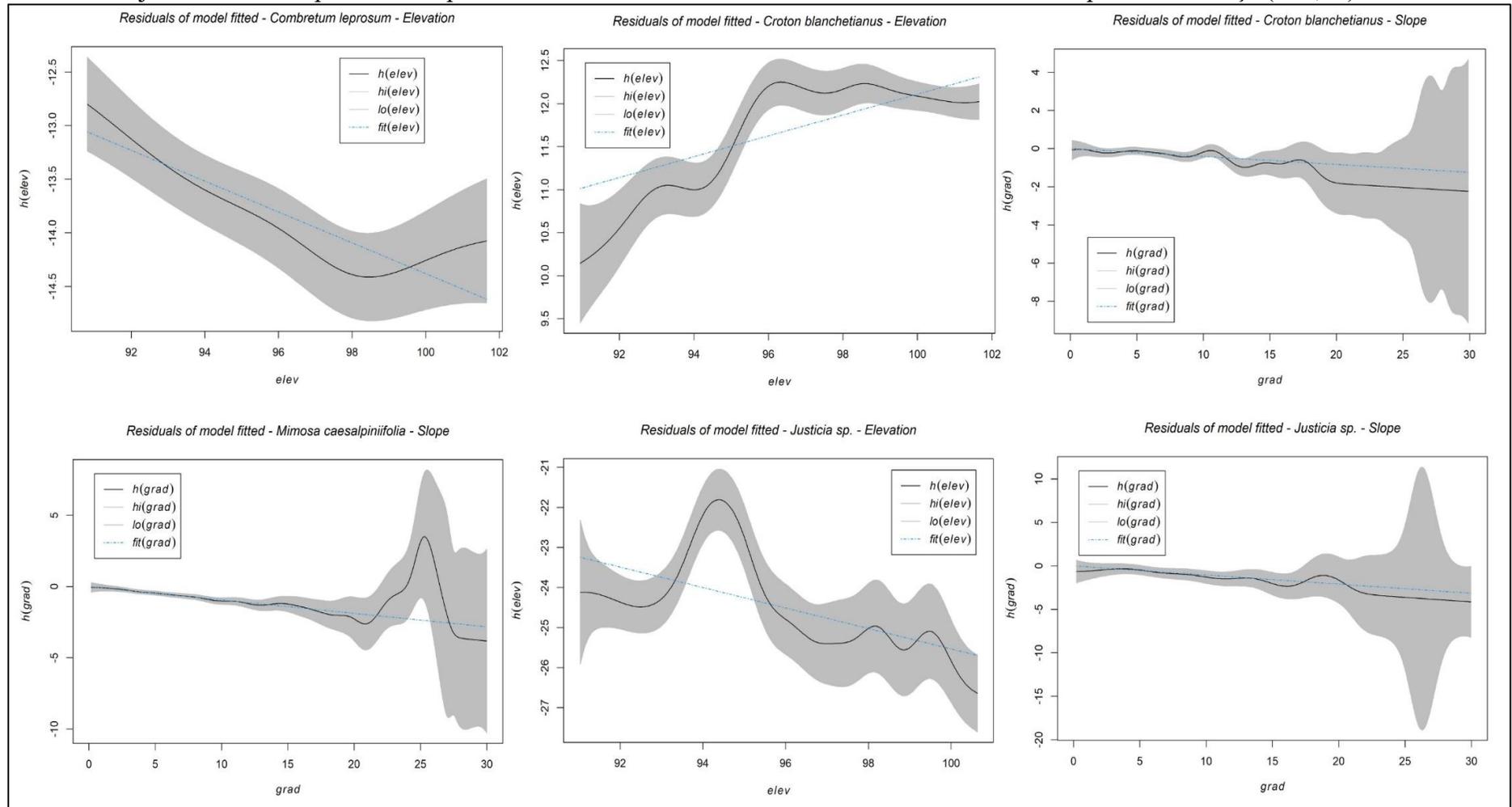
Fonte: Autor (2023).

Figura 14 - Resíduos parciais dos modelos HPP dependentes das covariáveis inclinação e elevação do terreno. Linhas azuis pontilhadas representam os modelos ajustados. Linhas pretas o comportamento observado da variável. Áreas cinzas são os envelopes de confiança ($\alpha = 0,05$).



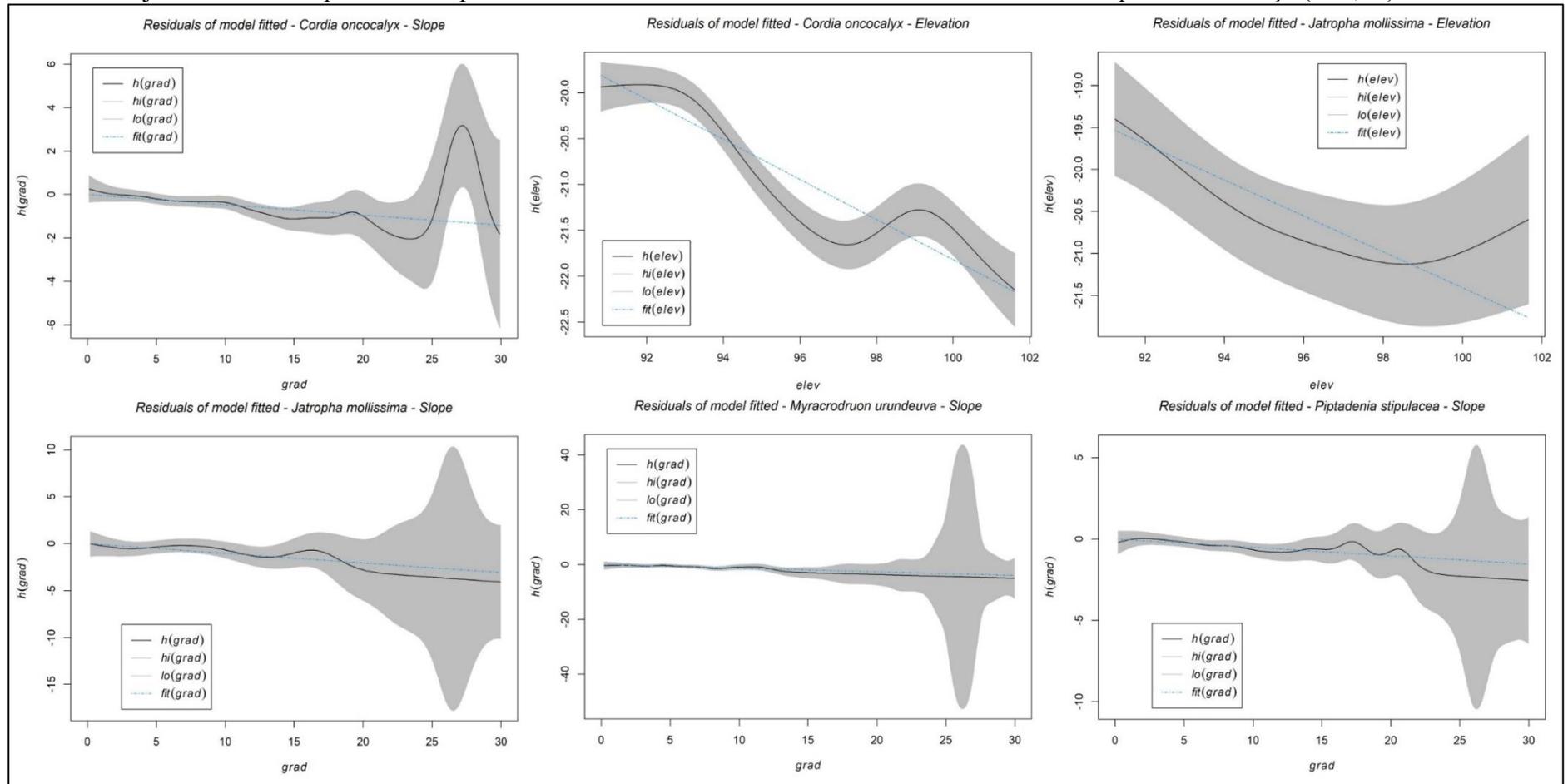
Fonte: Autor (2023).

Figura 15 - Resíduos parciais dos modelos HPP dependentes das covariáveis inclinação e elevação do terreno. Linhas azuis pontilhadas representam os modelos ajustados. Linhas pretas o comportamento observado da variável. Áreas cinzas são os envelopes de confiança ($\alpha=0,05$).



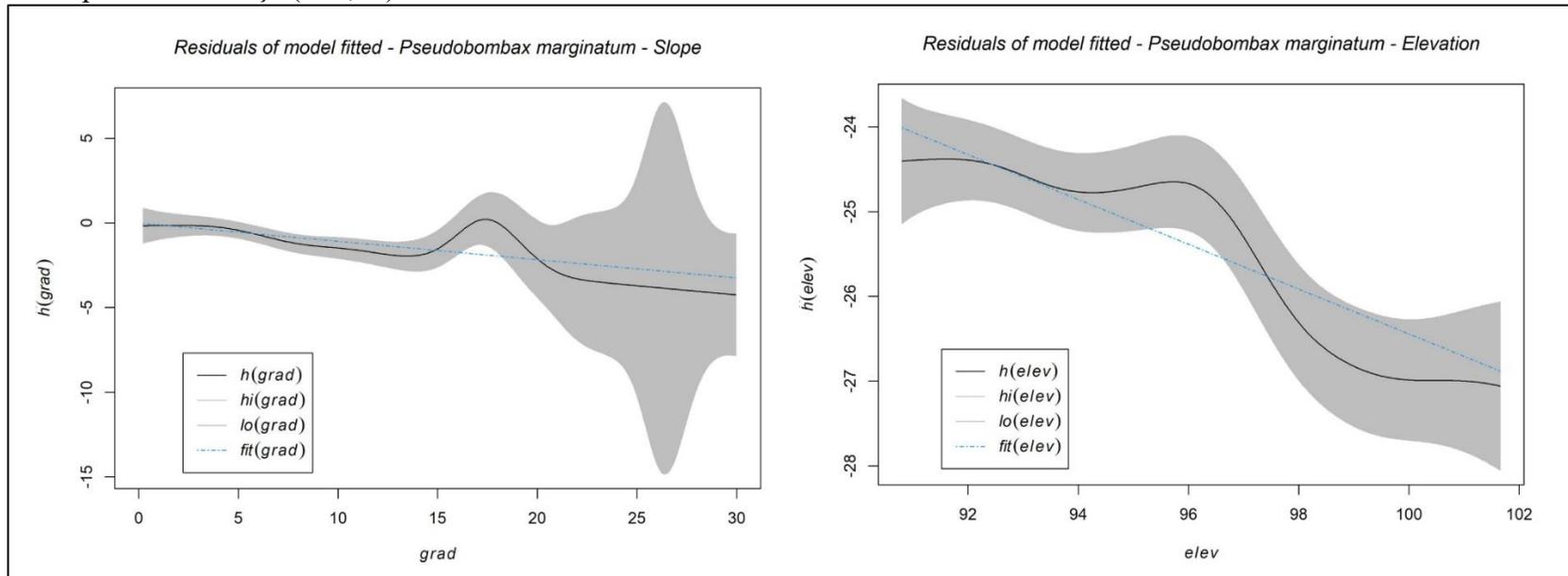
Fonte: Autor (2023).

Figura 16 - Resíduos parciais dos modelos HPP dependentes das covariáveis inclinação e elevação do terreno. Linhas azuis pontilhadas representam os modelos ajustados. Linhas pretas o comportamento observado da variável. Áreas cinzas são os envelopes de confiança ($\alpha=0,05$).



Fonte: Autor (2023).

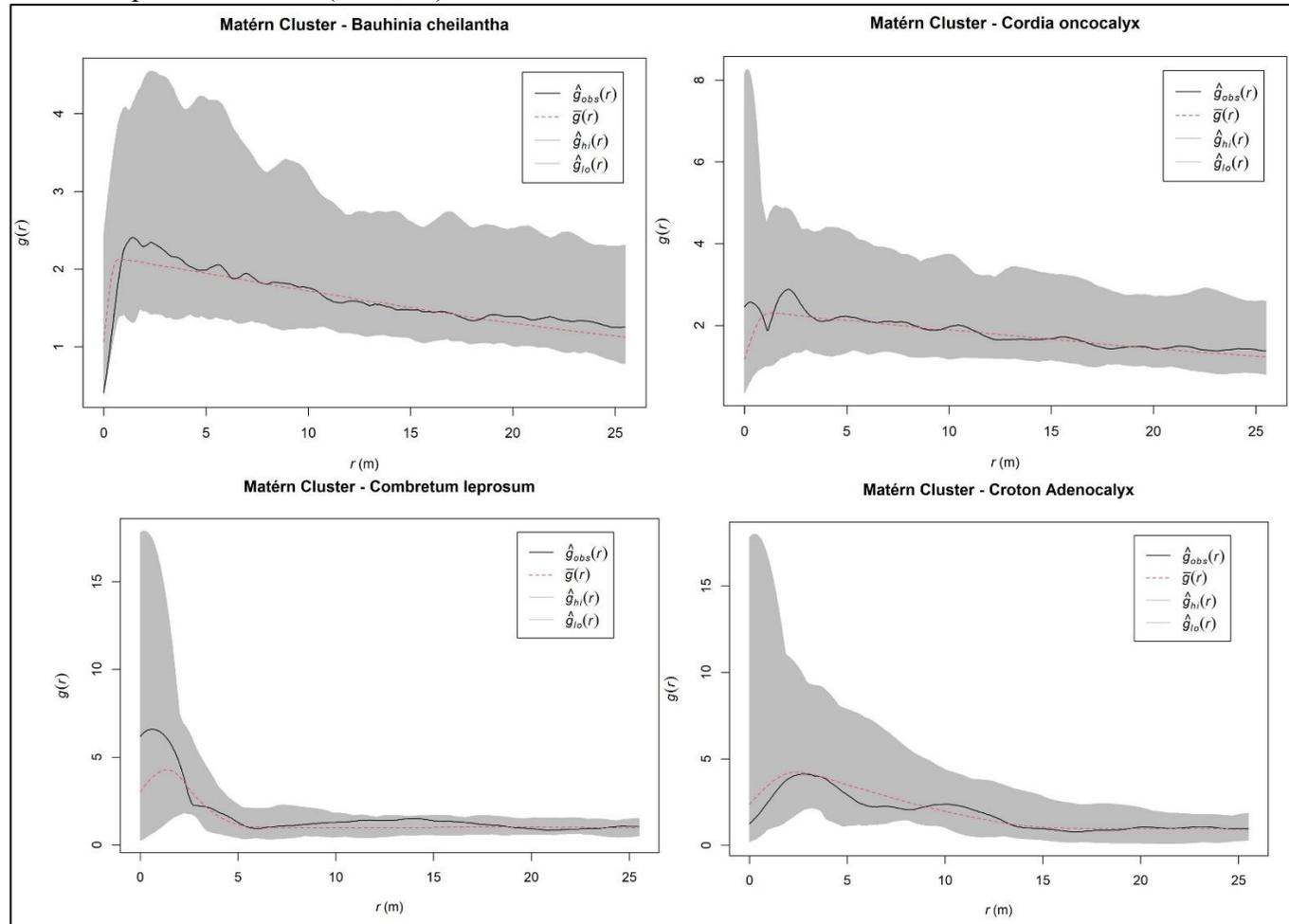
Figura 17 - Resíduos parciais dos modelos HPP dependentes das covariáveis inclinação e elevação do terreno. Linhas azuis pontilhadas representam os modelos ajustados. Linhas pretas o comportamento observado da variável. Áreas cinzas são os envelopes de confiança ($\alpha=0,05$).



Fonte: Autor (2023).

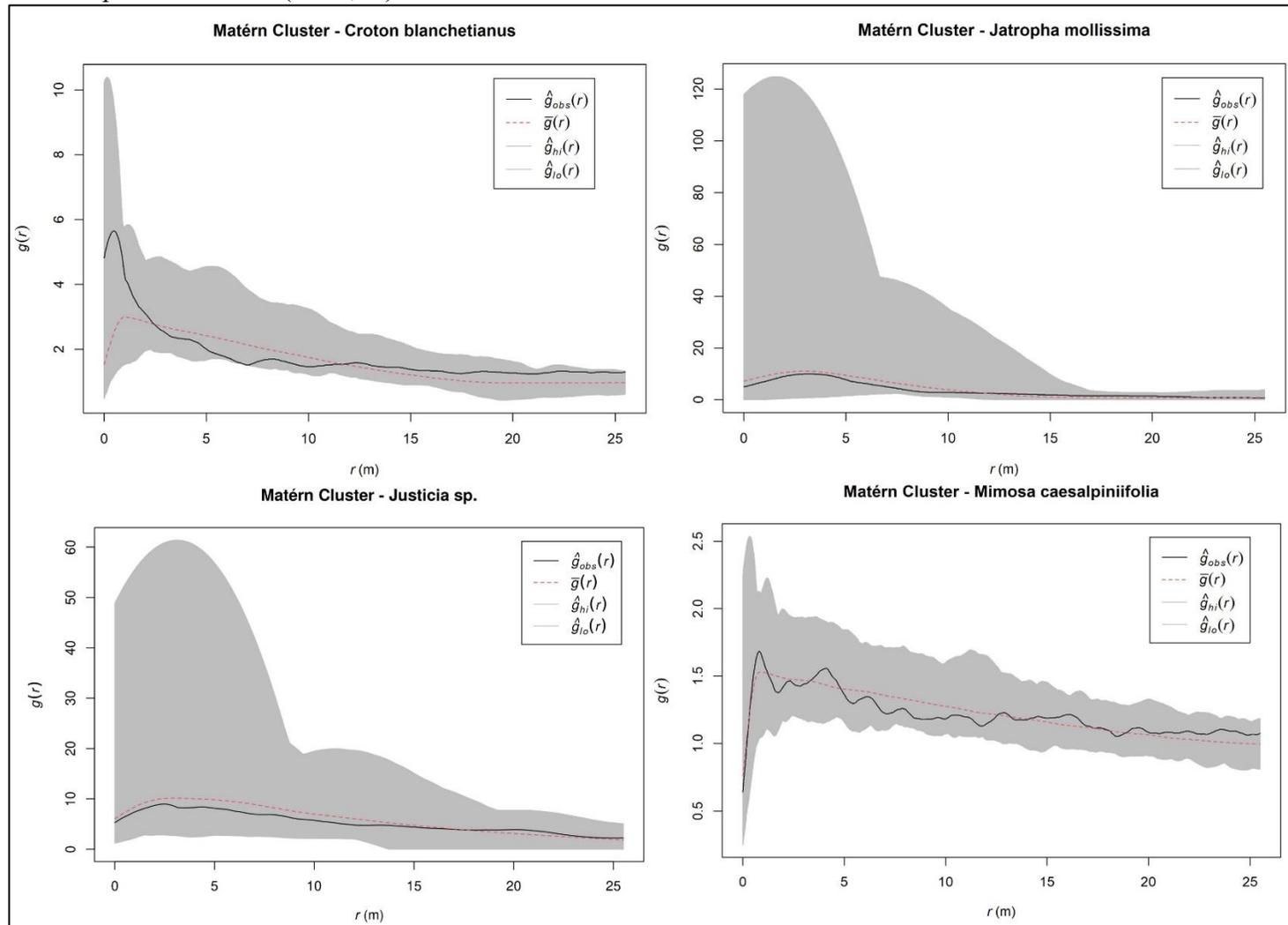
ANEXO D - MATERIAL SUPLEMENTAR IV

Figura 18 - Modelos de *Matérn process cluster* ajustados. Linhas vermelhas representam os modelos de *cluster* ajustados. Linhas pretas representam o padrão observado. As áreas cinzas são os envelopes de confiança para um *Matérn process cluster* ($\alpha = 0,01$).



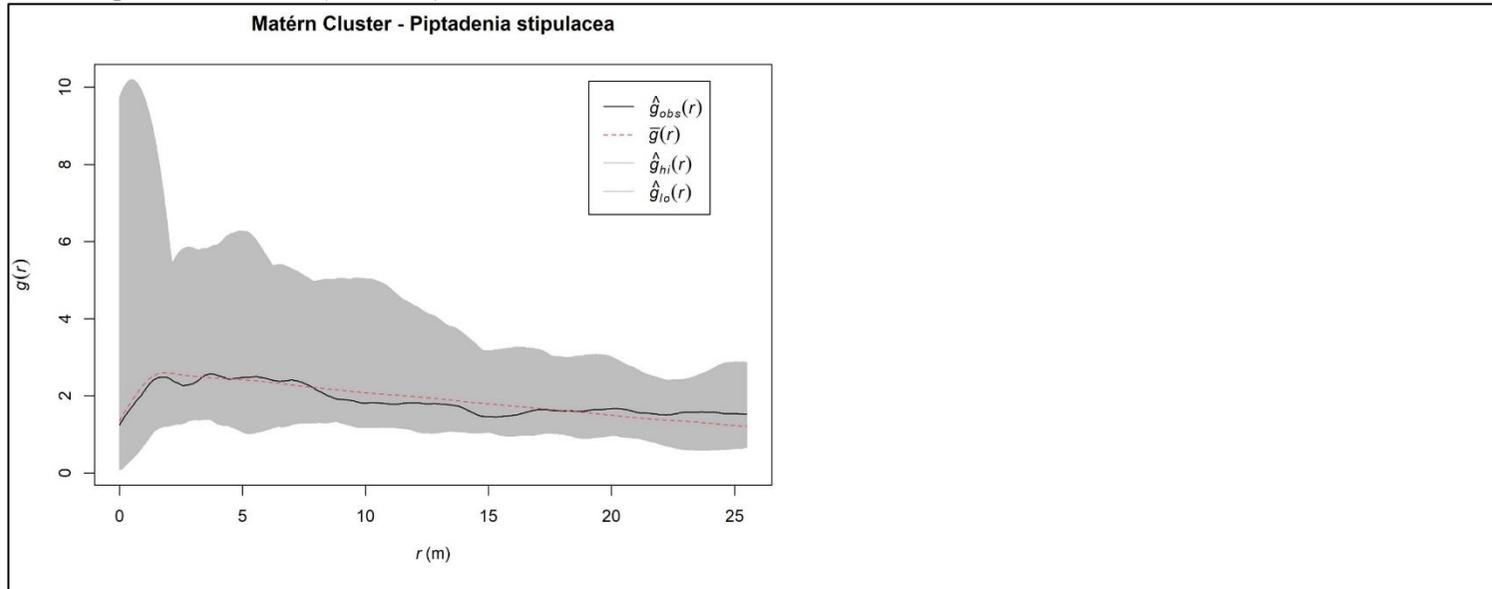
Fonte: Autor (2023).

Figura 19 - Modelos de *Matérn process cluster* ajustados. Linhas vermelhas representam os modelos de *cluster* ajustados. Linhas pretas representam o padrão observado. As áreas cinzas são os envelopes de confiança para um *Matérn process cluster* ($\alpha = 0,01$).



Fonte: Autor (2023).

Figura 20 - Modelos de *Matérn process cluster* ajustados. Linhas vermelhas representam os modelos de *cluster* ajustados. Linhas pretas representam o padrão observado. As áreas cinzas são os envelopes de confiança para um *Matérn process cluster* ($\alpha = 0,01$).

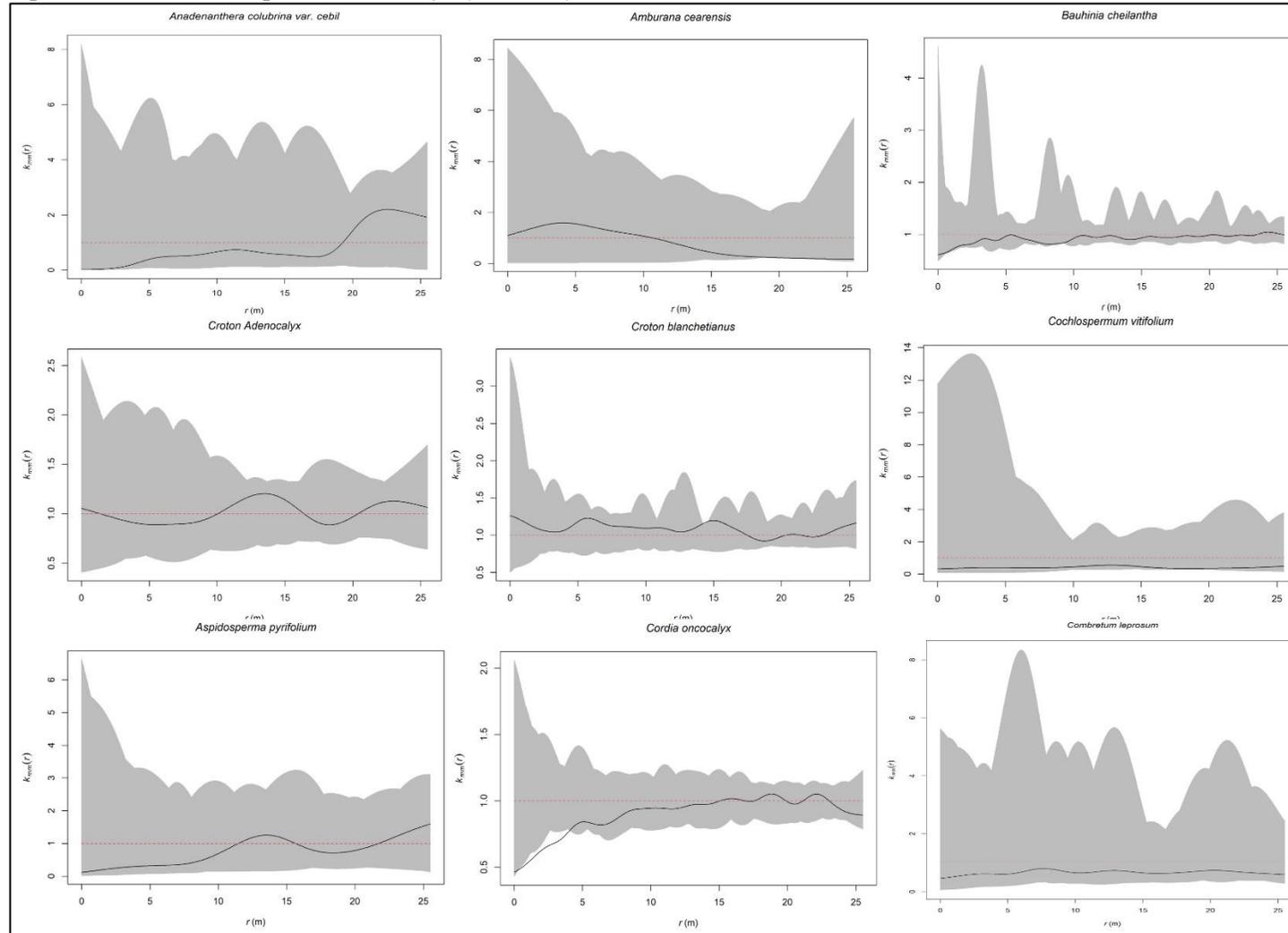


Fonte: Autor (2023).

ANEXO E - MATERIAL SUPLEMENTAR V

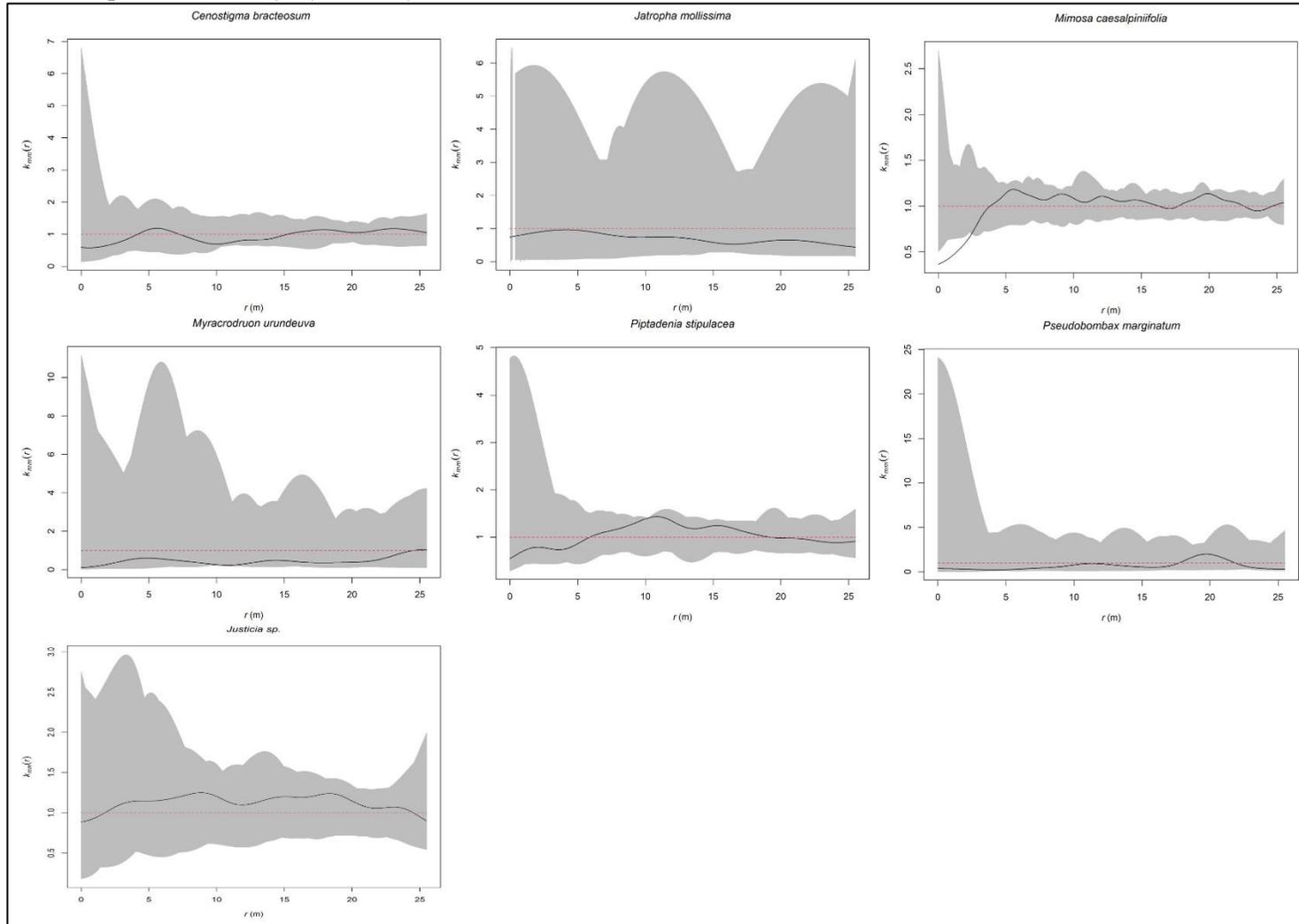
Resultados das Funções de correlação de marcas $K_{mm}(r)$ com base na área basal de cada espécie.

Figura 21 - Função de correlação de marcas por espécie. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para uma distribuição de marcas aleatórias. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



Fonte: Autor (2023).

Figura 22 - Função de correlação de marcas por espécie. Linhas vermelhas pontilhadas são os valores teóricos para uma distribuição de marcas aleatórias. Linhas pretas são os comportamentos observados. Áreas cinzas representam os envelopes de confiança ($\alpha = 0,01$).



Fonte: Autor (2023).

ANEXO F - MATERIAL SUPLEMENTAR VI

Dados de massa do diásporo das espécies analisadas, seguida de tipo de diásporo e fonte.

Tabela 3 - Informações acerca da massa dos diásporos utilizadas nas análises.

Species	Family	Diaspore mass (g)	Diaspore type	Fonte
<i>Cordia oncocalyx</i> Allemão	Boraginaceae	0,93	Fruit	Araújo <i>et al.</i> (2022).
<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.	Fabaceae	0,37	Seed	Alves <i>et al.</i> (2005).
<i>Croton blanchetianus</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	0,018	Seed	Souza (2014).
<i>Cenostigma bracteosum</i> (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis	Fabaceae	0,1337	Seed	Pinto <i>et al.</i> (2020)
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae	0,0768	Seed	Souza (2018).
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Fabaceae	0,0445	Seed	Benedito (2012).
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae	0,11734	Seed	Paulino <i>et al.</i> (2013).
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	0,02633	Seed	Pereira; Pereira; Bezerra (2013).
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	0,0174	Seed	Bandeira <i>et al.</i> (2017)
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	Apocynaceae	0,14	Seed	SILVA <i>et al.</i> (2019)
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. &	Malvaceae	0,0656	Seed	Menezes (2018).
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.)	Fabaceae	0,1162	Seed	Bispo <i>et al.</i> (2017).
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A. C. Sm.	Fabaceae	0,2854	Seed	Almeida <i>et al.</i> (2017).

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, J. K. P. *et al.* Semiferous propagation of *Cordia oncocalyx* (allemão) baill. and biometric characterization of diaspores and seeds. **Rev. Caatinga**, Mossoró, v. 3 (1), 2022. pp. 160.
- SOUZA, J. T. Predação, pré-dispersão, tamanho e massa de diásporos diferem entre populações de florestas madura e jovem de ambiente semiárido? In: **Predação, pré-dispersão, chuva de sementes e dinâmica de saída do banco de sementes em florestas jovem e madura da caatinga**. Recife. Tese de doutorado: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2014. f. 50-74.
- ALVES, E. U. R *et al.* Influence of size and provenance on the germination and vigor of *Mimosa caesalpinifolia* Benth. seeds. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.29 (6), 2005. pp.877-885.
- PINTO, M. G. C. *et al.* Biometria de sementes e frutos de *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz. **Acta Biológica Catarinense**, 7(3), 2020. pp. 74-83
- SOUZA, A.; S. **Tecnologias analíticas e de produção vegetal de *Bauhinia Cheilantha***. João Pessoa: Universidade Federal da Paraíba (Dissertação de Mestrado), 2018. 89f.
- BENEDITO, C. P. **Biometria, germinação e sanidade de sementes de Jurema-Preta e Jurema-Branca**. Mossoró: Universidade Federal Rural do Semi-árido (Tese de Doutorado), 2012. 95 f.
- PAULINO, R. C. *et al.* Biometric characteristics and morphological description of fruits, seeds and seedlings of *Combretum leprosum* Mart. **Revista Verde** (Mossoró – RN - BRASIL), v. 8, n. 5, 2013. Pp.48 - 57.
- PEREIRA, D. S.; PEREIRA, M. S.; BEZERRA, A. M. E. Efeito da Luz e da Temperatura na Germinação de Sementes de *Cochlospermum vitifolium* (Will.) Sprengel. **Floresta e Ambiente**: 20 (3), 2013. pp. 391-397.
- BANDEIRA, A. S. *et al.* Avaliação do potencial fisiológico das unidades de propagação de aroeira (*Myracrodruon urundeuva*), com e sem exocarpo e mesocarpo, em diferentes substratos. **Revista de Ciências Agrárias**: 40 (1), 2017. pp. 53-60.
- SILVA, D. D. *et al.* MORFOLOGIA DE FRUTOS, SEMENTES E PLÂNTULAS DE *Aspidosperma pyrifolium* Mart. (APOCYNACEAE). In: ZUFFO, A. M (Org.). **As Regiões Semiáridas e suas Especificidades v. 3**. Ponta Grossa (PR): Atena Editora, 2019. pp. 65-75.
- MENEZES, L. P. A. **Ecologia morfofuncional de plântulas e modos de dispersão de espécies arbóreas da caatinga**. Patos: Universidade Federal de Campina Grande, 2018. 71 f.
- BISPO, J. S. *et al.* Size and vigor of *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan seeds harvested in Caatinga areas. **Journal of Seed Science**: v.39 (4), 2017. pp.363-373.
- ALMEIDA, J. P. N. *et al.* Germination and development of *Amburana cearensis* seedlings as influenced by seed weight, light and temperature. **Acta Scientiarum: Agronomy**, v. 39 (4), 2017. pp. 525-533.

BENEDITO, C. P. **Biometria, germinação e sanidade de sementes de Jurema-Preta e Jurema-Branca**. Mossoró: Universidade Federal Rural do Semi-árido (Tese de Doutorado), 2012. 95 f.

SOUTO, P. C. *et al.* To what extent does the seed mass affect the quality of *libidibia ferrea* (mart. Ex tul.) L. P. Queirozseedlings? **International Journal of Development Research**, Vol. 11 (08), 2021. pp. 49810-49815.

WALTER, L. S. Caracterização Morfológica de sementes e plântulas de *Jatropha mollissima* (POHL) BAILL. In: WALTER, L. S. **Caracterização morfológica e potencial germinativo de sementes de *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill. submetidas à estresses**. Curitiba: Universidade Federal do Paraná (Dissertação de Mestrado), 2020. 107 f.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Vol.2. São Paulo: Editora Plantarum, 1998. 352 p.

SALAZAR, A. *et al.* Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. **Seed Science Research**: vol. 21 (2), 2011. pp. 103-116.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**: vol. 3. Brasília: Embrapa Florestas, 2008.

BEZERRA, A. C. *et al.* Biometrics of mulungu seeds from different mother plants in the semi-arid region of Paraíba, Brazil. **Rev. Caatinga**: v. 35 (2), 2022. pp. 393-401.

BEZERRA, A. C. *et al.* Biometrics of mulungu seeds from different mother plants in the semi-arid region of Paraíba, Brazil. **Rev. Caatinga**: v. 35 (2), 2022. pp. 393-401.

ANEXO G - MATERIAL SUPLEMENTAR VII

Espécies, respectivas abreviações usadas nas análises, síndrome de dispersão e tamanho do diásporo.

Tabela 4 - Espécies, abreviações, síndrome de dispersão e tamanho do diásporo.

Specie	Sp. abrev.	Dispersal Syndrome	Diaspore size
<i>Croton adenocalyx</i>	adenoca	Autocoria (1)	pequeno
<i>Croton blanchetianus</i> Müll. Arg.	blanche	Autocoria (1)	pequeno
<i>Cenostigma bracteosum</i> (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis	bracteosa	Barocoria (1)	muito grande
<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.	caesalp	Autocoria (1)	pequeno
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A. C. Sm.	cearensis	Anemocoria (1)	medio
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	cheilan	Autocoria (1)	pequeno
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.)	colubri	Autocoria (1)	medio
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S. F. Blake ex	cuspa	-	-
<i>Libidibia férrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	ferrea	Autocoria (4)	-
<i>Guapira graciliflora</i> (Schmidt) Lundell	graci	-	-
<i>Justicia sp.</i>	justi	-	-
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	lepros	Anemocoria (1)	grande
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	leptoph	Zoocoria (1)	-
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. &	margitum	Anemocoria (1)	medio
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	Mollis	Autocoria (1)	Médio (3)
<i>Cordia onocalyx</i> Allemão	onconcal	Anemocoria (1)	grande
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	pyrifo	Anemocoria (2)	-

Specie	Sp. abrev.	Dispersal Syndrome	Diaspore size
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	stipulace	Autocoria (1)	pequeno
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	urunde	Anemocoria (1)	pequeno
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	vitifo	Anemocoria (1)	pequeno

Fonte: 1. Menezes (dados não publicados); 2. Lima *et al.* (2012); 3. Leal *et al.* (2007); 4. Silva *et al.* (2013).

REFERÊNCIAS

- LEAL, I. R. *et al.* Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil (2007). **Annals of Botany**, vol. 99 (5), 2007. pp. 885-894.
- LIMA, A. L. A. *et al.* Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, 26, 2012. pp. 1605-1616.
- MENEZES, B. S. Características funcionais de espécies da caatinga. **Comunicação pessoal**, dados não publicados.
- SILVA, A. C. C. *et al.* Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na Caatinga, SE, Brasil. **Hoehnea**, vol. 40 (4), 2013. pp. 601-609.

ANEXO H - MATERIAL SUPLEMENTAR VIII

Detalhes dos modelos lineares dos padrões espaciais intraespecíficos em função das características funcionais em escalas espaciais de 2m, 4m, 10m e 15m. Além de tabelas de detalhes dos modelos HPP, suas variáveis, e parâmetros dos modelos de *Matérn Cluster Process*.

1.0 Comparações entre contribuições dos coeficientes e traits funcionais

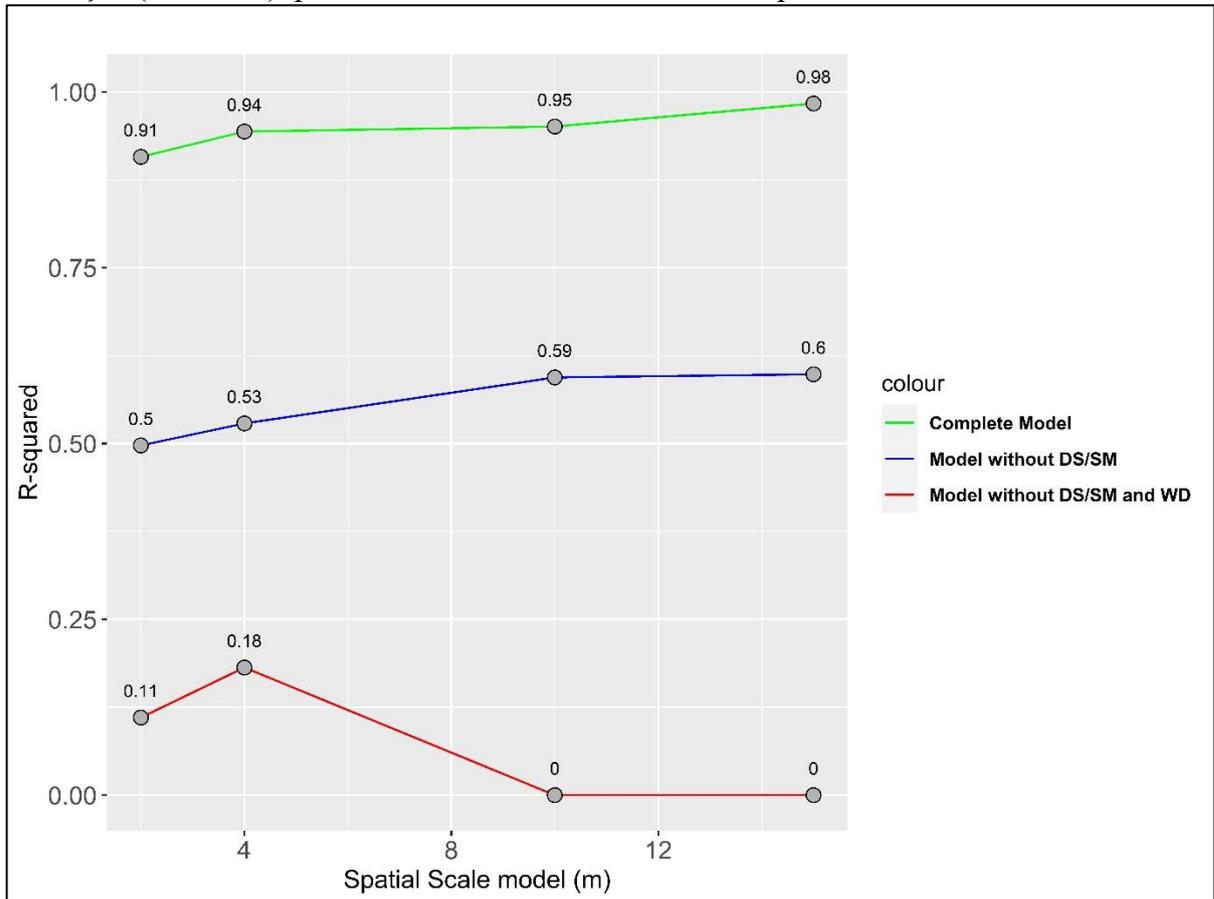
Comparamos modelos lineares só com *traits* aquisitivos, modelos com os traços aquisitivos e traços ligados a limite de dispersão, e um modelo sem os *traits* de limite de dispersão (síndromes e massa da semente) e sem um traço chave aquisitivo (densidade da madeira), de modo a ilustrar a importância de cada *trait* e conjunto nos modelos, em suas respectivas escalas espaciais.

Tabela 5 - Comparação entre características significantes dos modelos lineares de padrão espacial intraespecífico com características funcionais aquisitivas e sem traços ligados a limite de dispersão (DS/SM), modelo completo com características aquisitivas e ligadas a limite de dispersão, e modelo sem traços ligados a limite de dispersão e sem densidade de madeira (WD), bem como cada traço significativo no modelo.

Model type	Spatial scale model and significant traits			
	2m	4m	10m	15m
Complete Model	WD, LA, SLA, Hmax, SDBar	WD, LA, SLA, Hmax, Sm, SDAuto, SDBar	WD, LA, SLA, Sm, SDAuto, SDBar	WD, LDMC, LA, SLA, N, Hmax, Sm, SDAuto, SDBar
Model without DS/SM	WD	WD	WD; LDMC; Lth	WD; LDMC; Lth
Model without DS/SM and WD	-	-	-	-

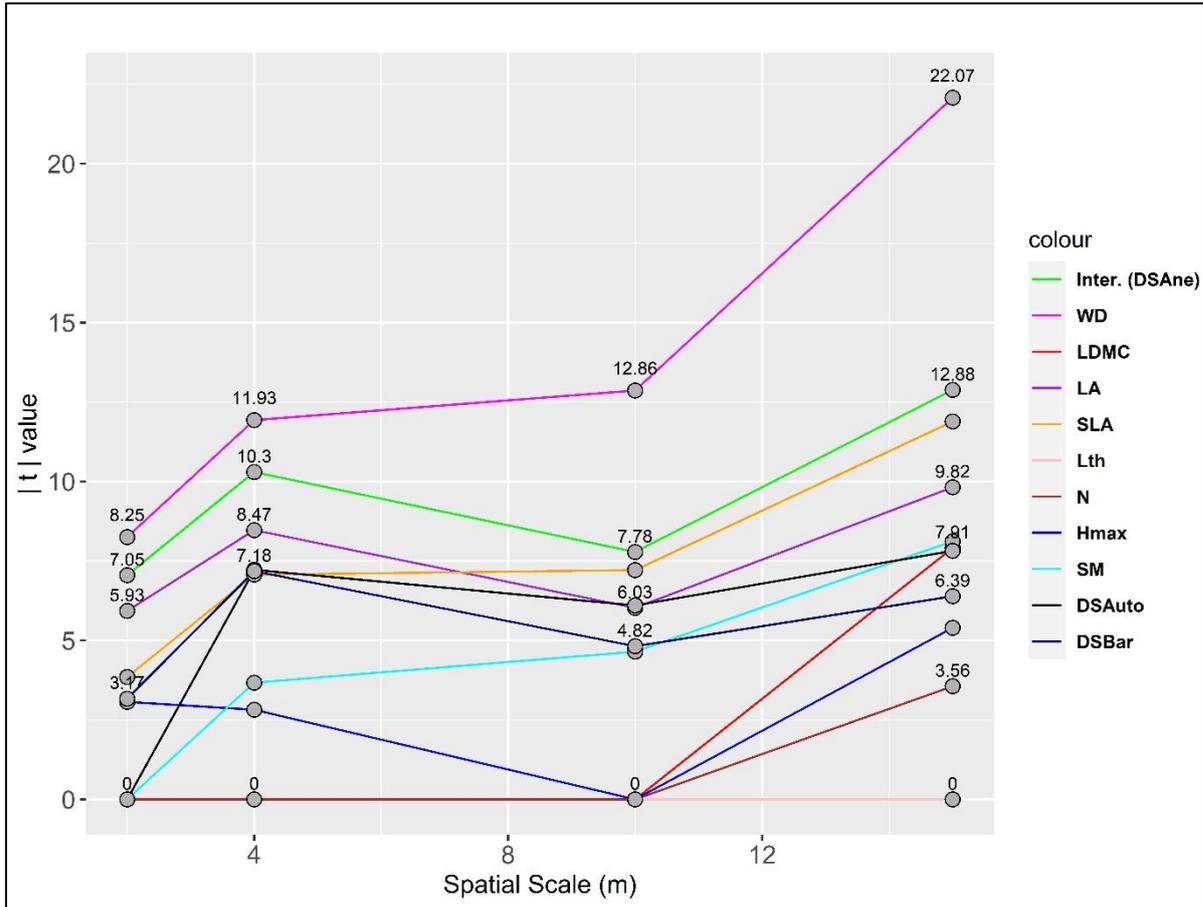
Fonte: Autor (2023).

Figura 23 - Capacidade explicativa da variação espacial intraespecífica dos modelos lineares (R^2) em várias escalas espaciais. Modelos sem DS/SM e WD exposto somente a título de ilustração (vermelho), pois não houve nenhum modelo com $p \leq 0,5$.



Fonte: Autor (2023).

Figura 24 - Módulo dos valores de t das variáveis significativa dos modelos lineares, em suas respectivas escalas espaciais (2m, 4m, 10m e 15m), a fim de ilustrar a importância de cada variável no modelo.



Fonte: Autor (2023).

2.0 Modelo linear de padrão espacial intraespecífico para 2m

$$M(2m) = dw + LDMC + LA + SLA + Hmax + Sm + DS.$$

Em que dw está em g/cm^3 , $LDMC$ em mg/g , LA em mm^2 , SLA em mg/mm^2 , $Hmax$ em m , Sm em g .

Tabela 6 - Parâmetros e estimadores do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 2m.

Coefficients	Estimate	Std. Error	t value	p-value
(Intercept)	1.17E+02	1.65E+01	7.05	0.000887 ***
dw	-1.42E+02	1.72E+01	-8.246	0.000427 ***
LDMC	2.88E-02	1.30E-02	2.22	0.077123 .
LA	-7.85E-04	1.32E-04	-5.925	0.001953 **
SLA	-1.75E+00	4.55E-01	-3.854	0.011947 *
Hmax	-1.22E+00	3.98E-01	-3.073	0.027703 *

Coefficients	Estimate	Std. Error	t value	p-value
Sm	7.60E+00	4.27E+00	1.781	0.135041
SDAutoco	8.50E+00	3.52E+00	2.418	0.060273 .
SDBaroco	1.66E+01	5.25E+00	3.169	0.024856 *

Fonte: Autor (2023). Nota: 0 ‘***’; 0.001 ‘**’; 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’; 0.1 ‘.’.

Tabela 7 - Outros parâmetros do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 2m.

Residual standard error	Multiple R-squared	Adjusted R-squared	F-statistic	p-value
2.541 on 5 degrees of freedom	0.9645	0.9077	16.98 on 8 and 5 DF	0.00318

Fonte: Autor (2023).

Tabela 8 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 2m.

Residuals						
1	2	3	4	5	6	7
-9.16E+02	-4.16E-13	2.85E+03	1.70E+02	4.75E+02	3.01E+02	4.12E+02
8	9	10	11	12	13	14
-1.95E+02	-6.92E+02	-1.30E+03	2516	-2.02E+03	-2.91E+03	1.31E+03

Fonte: Autor (2023).

3.0 Modelo linear de padrão espacial intraespecífico para 4m

$$M(4m) = dw + LA + SLA + N + Hmax + Sm + SD$$

Em que dw está em g/cm³, LA em mm², SLA em mg/mm², Hmáx em m, Sm em g.

Tabela 9 - Parâmetros e estimadores do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 4m.

Coefficients	Estimate	Std. Error	t value	p-value
(Intercept)	8.74E+01	8.48E+00	10.295	0.000149 ***
dw	-9.31E+01	7.80E+00	-11.929	7.3e-05 ***
LA	-5.06E-04	5.98E-05	-8.47	0.000377 ***
SLA	-1.50E+00	2.12E-01	-7.066	0.000878 ***
N	-1.42E-01	1.15E-01	-1.239	0.270266
Hmax	-3.53E-01	1.25E-01	-2.821	0.037066 *
Sm	8.70E+00	2.37E+00	3.665	0.014526 *
SDAutoco	1.09E+01	1.52E+00	7.221	0.000794 ***
SDBaroco	1.52E+01	2.12E+00	7.177	0.000817 ***

Fonte: Autor (2023). Nota: 0 ‘***’; 0.001 ‘**’; 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’; 0.1 ‘.’.

Tabela 10 - Outros parâmetros do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 4m.

Residual standard error	Multiple R-squared	Adjusted R-squared	F-statistic	p-value
1.157 on 5 degrees of freedom	0.9784	0.9437	28.24 on 8 and 5 DF	0.00095

Fonte: Autor (2023).

Tabela 11 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 4m.

Residuals						
1	2	3	4	5	6	7
-1.21E+00	-1.67E-16	1.50E+00	3.93E-01	5.57E-01	2.09E-01	1.19E-01
8	9	10	11	12	13	14
-5.19E-01	6.85E-02	-1.13E+00	6.33E-02	5.38E-01	-7.56E-01	1.62E-01

Fonte: Autor (2023).

4.0 Modelo linear de padrão espacial intraespecífico para 10m

$$M (10m) = dw + LDMC + LA + SLA + Lth + N + Hmax + Sm + DS$$

Em que dw está em g/cm³, LDMC em mg/g, LA em mm², SLA em mg/mm², Lth em mm, N em mg/g, Hmáx em m, Sm em g.

Tabela 12 - Parâmetros e estimadores do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 10m.

Coefficients	Estimate	Std. Error	t value	p-value
(Intercept)	2.19E+01	2.82E+00	7.771	0.00443 **
dw	-2.51E+01	1.95E+00	-12.861	0.00101 **
LDMC	6.03E-03	2.22E-03	2.709	0.07320 .
LA	-9.63E-05	1.60E-05	-6.027	0.00915 **
SLA	-4.09E-01	5.67E-02	-7.213	0.00549 **
Lth	2.81E+00	1.95E+00	1.444	0.24455
N	-5.68E-02	3.76E-02	-1.51	0.22817
Hmax	-1.02E-01	6.18E-02	-1.65	0.19753
Sm	3.06E+00	6.58E-01	4.654	0.01871 *
SDAutoco	2.56E+00	4.19E-01	6.105	0.00883 **
SDBaroco	2.95E+00	6.12E-01	4.822	0.01699 *

Fonte: Autor (2023). Nota: 0 '***'; 0.001 '**'; 0.01 '*'; 0.05 '.'; 0.1 ' '.

Tabela 13 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 10m.

Residual standard error	Multiple R-squared	Adjusted R-squared	F-statistic	p-value
1.157 on 5 degrees of freedom	0.9886	0.9507	26.08 on 10 and 3 DF	0.01065

Fonte: Autor (2023).

Tabela 14 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 10m.

Residuals						
1	2	3	4	5	6	7
-1.73E-01	1.39E-17	-1.27E-01	-6.77E-02	1.65E-01	-6.57E-03	6.67E-02
8	9	10	11	12	13	14
-4.92E-02	1.44E-01	3.11E-02	-1.92E-01	-2.78E-03	2.81E-01	-6.98E-02

Fonte: Autor (2023).

5.0 Modelo linear de padrão espacial intraespecífico para 15m

$$M (10m) = dw + LDMC + LA + SLA + Lth + N + Hmax + Sm + DS$$

Em que dw está em g/cm³, LDMC em mg/g, LA em mm², SLA em mg/mm², Hmáx em m, Sm em g.

Tabela 15 - Parâmetros e estimadores do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 15m.

Coefficients	Estimate	Std. Error	t value	p-value
(Intercept)	2.14E+01	1.66E+00	12.882	0.001010 **
dw	-2.54E+01	1.15E+00	-22.072	0.000204 ***
LDMC	1.04E-02	1.31E-03	7.907	0.004217 **
LA	-9.24E-05	9.42E-06	-9.817	0.002247 **
SLA	-3.97E-01	3.34E-02	-11.894	0.001278 **
Lth	3.63E+00	1.15E+00	3.165	0.050666
N	-7.90E-02	2.22E-02	-3.564	0.037714 *
Hmax	-1.97E-01	3.64E-02	-5.4	0.012446 *
Sm	3.15E+00	3.88E-01	8.121	0.003904 **
SDAutoco	1.93E+00	2.47E-01	7.819	0.004356 **
SDBaroco	2.31E+00	3.61E-01	6.394	0.007749 **

Fonte: Autor (2023).

Tabela 16 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 10m.

Residual standard error	Multiple R-squared	Adjusted R-squared	F-statistic	p-value
0.1622 on 3 degrees of freedom	0.9962	0.9835	78.65 on 10 and 3 DF	0.00209

Fonte: Autor (2023).

Tabela 17 - Residuais do modelo linear de padrão espacial intraespecífico baseado em traços funcionais, para uma escala de 15m.

Residuals						
1	2	3	4	5	6	7
-1.10E-01	0.00E+00	8.58E-02	-9.06E-02	-8.16E-03	3.68E-03	1.93E-01
8	9	10	11	12	13	14
1.22E-03	-6.75E-03	-2.67E-02	1.97E-03	3.53E-02	-1.06E-01	2.78E-02

Fonte: Autor (2023).

6.0 Parâmetros de outros modelos

Parâmetros e outros detalhes de modelos HPP, comportamento espacial, *Matérn process* e classe de possíveis geradores do padrão.

Tabela 18 - Comportamentos espaciais significativos observados em pelo menos um intervalo entre as classes de escala espacial em metros, para vários tipos de análises. Modelos HPP com valores dos coeficientes topográficos significativos e classe de origem do padrão espacial por espécie.

Specie	g11 scale (m)		g11(inho) scale (m)		g11(inhom) model fitted scale (m)		Habitat: fitted trend coefficients			Pr (>Chi) ¹	Deviance ¹	Class
	0-5	5-10	0-5	5-10	0-5	5-10	Intercept	elevation	grad (slope)			
<i>Croton adenocalyx</i>	A	A	A	CSR	-	-	-	-	-	0.08189	-	C3
<i>Croton blanchetianus</i>	A	A	A	CSR	A	A	-15.35875***	0.12109 ***	-0.04152 **	0.0000 ***	61.613	C3
<i>Cenostigma bracteosum</i>	A	CSR	CSR	CSR	A	CSR	-11.23975 ***	0.07255*	-0.06807**	0.00001 ***	22.615	C2
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i>	A	A	A	CSR	A	A	-2.66446 ***	-	-0.09424 ***	0.002474 **	70.544	C3
<i>Amburana cearensis</i>	A	CSR	CSR	CSR	-	-	-	-	-	0.1772	-	C2
<i>Bauhinia cheilantha</i>	A	A	A	A	A	A	-12.43224 ***	0.10333 ***	-0.08620 ***	0.0000 ***	210.43	C3
<i>Anadenanthera colubrina var. cebil</i>	CSR	A	CSR	CSR	-	-	-	-	-	0.3745	-	C2
<i>Justicia sp.</i>	A	A	A	CSR	A	A	19.52277 **	-0.25534***	-0.10503 **	0.0000 ***	27.714	C3
<i>Combretum leprosum</i>	A	CSR	A	CSR	A	CSR	8.48603 *	-0.14381 ***	-	0.00021 ***	13.673	C3
<i>Pseudobombax marginatum</i>	A	A	R	R	CSR	CSR	20.62969 ***	-0.26444 ***	-0.10840 **	0.0000 ***	25.643	C2
<i>Jatropha mollissima</i>	A	A	A	A	A	A	14.86601 *	-0.21410 **	-0.10285	0.00553 **	10.392	C3
<i>Cordia oncocalyx</i>	A	A	A	R	R	A	17.36618 ***	-0.21818 ***	-0.04718 ***	0.0000 ***	116.83	C3
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	CSR	CSR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C1
<i>Piptadenia stipulacea</i>	A	A	R	R	A	A	-4.56496 ***	-	-0.05168	0.02694 *	4.8947	C3

Specie	g11 scale (m)		g11(inho) scale (m)		g11(inhom) model fitted scale (m)		Habitat: fitted trend coefficients			Pr (>Chi) ¹	Deviance ¹	Class
	0-5	5-10	0-5	5-10	0-5	5-10	Intercept	elevation	grad (slope)			
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	A	A	CSR	CSR	-	A	-4.85056 ***	-	-0.13323 **	0.00065 ***	11.616	C2
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	A	A	CSR	CSR	CSR	CSR	-58.98025 ***	0.54245 ***	-0.18325 *	0.0000 ***	49.346	C2

Fonte: Autor (2023). Nota: A = Aggregation; R = Regularity; CSR = Completa aleatoriedade espacial. Significance: 0 '***'; 0.001 '**'; 0.01 '*'; 0.05 '.'; 0.1 ' '. Class/Category 1 (C1): Complete spatial randomness (CSR); Class 2 (C2): Filter Habitat; Class 3 (C3): Dispersal limitation. ¹: parâmetros oriundos de comparação entre o Poisson process model com as covariáveis topográficas e um Poisson process model CSR com o padrão sem dependência das covariáveis, a partir de teste qui-quadrado.

Tabela 19 - Parâmetros de Matérn Cluster process, para as espécies da class C3 (limitação de dispersão).

Specie	Matérn Cluster parametres			
	Cluster strength (ϕ)	Sibling probability (ρ)	Mean cluster size (μ)	Cluster scale (m) (R)
<i>Croton adenocalyx</i>	4.038	0.8015	2.58	7.71
<i>Croton blanchetianus</i>	2.058	0.673	13.01	9.59
<i>Cenostigma bracteosum</i>	-	-	-	-
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i>	0.538	0.3500	10.59	13.00
<i>Amburana cearensis</i>	-	-	-	-
<i>Bauhinia cheilantha</i>	1.200	0.5454	60.96	17.23
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i>	-	-	-	-
<i>Justicia</i> sp.	8.741	0.8973	22.84	16.22
<i>Pseudobombax marginatum</i>	4.38	0.8141	18.03	18.25
<i>Jatropha mollissima</i>	12.36	0.9252	3.19	7.29
<i>Cordia oncocalyx</i>	1.36	0.5753	28.94	18.84
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	-	-	-	-
<i>Piptadenia stipulacea</i>	1.67	0.63	12.15	17.92
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	-	-	-	-
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	-	-	-	-

Fonte: Autor (2023).

Tabela 20 - Detalhes correlação de Pearson entre os parâmetros de *Matérn Cluster process*, para as espécies da class C3 (limitação de dispersão).

Functional Traits	Cluster strength (ϕ)	Sibling probability (ρ)	Mean cluster size (μ)	Cluster scale (m) (θ)
Wood Density (g/cm ³)	t = -2.8464, df = 7, p-value = 0.02482	t = -1.519, df = 7, p-value = 0.1726	t = 0.6945, df = 7, p-value = 0.5098	t = 1.0487, df = 7, p-value = 0.3292
Leaf dry-matter content (LDMC) (mg/g)	t = -4.778, df = 7, p-value = 0.002017	t = -4.9065, df = 7, p-value = 0.00174	t = 0.8645, df = 7, p-value = 0.416	t = 1.1024, df = 7, p-value = 0.3067
Area of a leaf (LA) (mm ²)	t = 0.59354, df = 7, p-value = 0.5715	t = -0.76077, df = 7, p-value = 0.4716	t = 0.10575, df = 7, p-value = 0.9187	t = 0.24509, df = 7, p-value = 0.8134
Specific leaf area (SLA) (mg/mm ²)	t = 2.041, df = 7, p-value = 0.0806	t = 2.1469, df = 7, p-value = 0.06893	t = -0.73043, df = 7, p-value = 0.4888	t = -0.70277, df = 7, p-value = 0.5049
Leaf thickness (Lth) (mm)	t = 1.4757, df = 7, p-value = 0.1835	t = 1.9913, df = 7, p-value = 0.08672	t = 1.1747, df = 7, p-value = 0.2785	t = -0.090442, df = 7, p-value = 0.9305

Functional Traits	Cluster strength (φ)	Sibling probability (ρ)	Mean cluster size (μ)	Cluster scale (m) (θ)
Leaf nitrogen (N) (mg/g)	t = -1.44, df = 7, p-value = 0.1931	t = -1.8942, df = 7, p-value = 0.1001	t = 1.1401, df = 7, p-value = 0.2918	t = 4.6345, df = 7, p-value = 0.002385
Seed Mass (SM) (g)	t = -0.10127, df = 5, p-value = 0.9233	t = -0.45022, df = 5, p-value = 0.6714	t = 0.14019, df = 5, p-value = 0.894	t = 0.80277, df = 5, p-value = 0.4585
Plant height (H _{máx}) (m)	t = -1.169, df = 7, p-value = 0.2807	t = -1.3579, df = 7, p-value = 0.2167	t = 0.15154, df = 7, p-value = 0.8838	t = 0.56361, df = 7, p-value = 0.5906

Fonte: Autor (2023).