



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

MARIA TAIANE TAVARES

**COMPETIÇÃO POR ÁGUA EM AMBIENTES SAZONALMENTE SECOS:
CONSERVADORISMO FILOGENÉTICO OU CONVERGÊNCIA DE ESTRATÉGIAS
FISIOLÓGICAS?**

FORTALEZA

2018

MARIA TAIANE TAVARES

COMPETIÇÃO POR ÁGUA EM AMBIENTES SAZONALMENTE SECOS:
CONSERVADORISMO FILOGENÉTICO OU CONVERGÊNCIA DE ESTRATÉGIAS
FISIOLÓGICAS?

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.

Orientadora: Prof. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli.

Coorientador: Dr. Bruno Cruz de Souza

FORTALEZA

2018

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

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

T231c Tavares, Maria Taiane.

Competição por água em ambientes sazonalmente secos: conservadorismo filogenético ou convergência de estratégias fisiológicas? / Maria Taiane Tavares. – 2018.
37 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.

Orientação: Prof. Roberta Boscaini Zandavalli.

1. Conservantismo filogenético. 2. Similaridade funcional. 3. Mecanismos fisiológicos. 4. Interações. I. Título.

CDD 577

MARIA TAIANE TAVARES

COMPETIÇÃO POR ÁGUA EM AMBIENTES SAZONALMENTE SECOS:
CONSERVADORISMO FILOGENÉTICO OU CONVERGÊNCIA DE ESTRATÉGIAS
FISIOLÓGICAS?

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: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

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

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dra. Susana Churka Blum
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira (UNILAB)

A minha família.

AGRADECIMENTOS

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), pelo apoio financeiro com a bolsa de auxílio.

A Prof. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli, pela orientação ao longo do trabalho, principalmente, pela orientação expressa na forma de estímulo, de plasticidade de ideias e por acreditar na capacidade de execução do orientando.

Ao Dr. Bruno Cruz de Souza, pela orientação que ocorreu desde a ideia inicial, passando pela execução do experimento, com direito a boas ideias no decorrer do processo e por permanecer contribuindo até o fim.

Aos professores participantes da banca examinadora, Waldir Mantovani e Susana Churka Blum e ao suplente Marlos Alves Bezerra por aceitarem o convite e pelas colaborações e sugestões.

A banca examinadora do projeto, Arlete Aparecida Soares, Francisca Soares Araújo e Ítalo Cota Coutinho.

Aos colegas de laboratório (Dayana, Diego, Larisse, Xavier, Luana, Edson, Weleida, Emanuel Felipe, Jozineudo, Márcia, Carol e o prof. Lorenzo), pelas reflexões, críticas, sugestões e pela presença muito, mais muito agradável de todos vocês. Somos coloridíssimos!!

A minha família, pelo carinho e dedicação.

A Katiane Lima, por todo o amor traduzido em carinho, paciência, reflexões e esforço físico na execução dos experimentos. Te amo!

A galera da Fito, em especial a professora Francisca Soares, Bruno Menezes e Dalva Zanina pela contribuição com ideias e análises de dados, e a Ellen Cristina e Camila Domingues pela correção do projeto.

A Vitor Teodósio pela grande contribuição na execução do experimento.

O laboratório de experimentação que disponibilizou os equipamentos.

RESUMO

Ao longo do tempo, ecólogos têm atribuído a manutenção da diversidade biológica à mecanismos estabilizadores de diferenças de nicho. A similaridade funcional promove a competição por reduzir as diferenças de nicho e frequentemente é associada ao conservantismo filogenético. Embora seja uma hipótese comum, há evidências que o compartilhamento de características funcionais devido à proximidade filogenética não seja consenso. Neste contexto, investigamos se o parentesco evolutivo influencia na competição por água ou se há divergência de estratégias fisiológicas relacionadas ao uso da água. Para isso, mensuramos características morfológicas, fisiológicas e hidráulicas para determinar se há conservantismo filogenético e quais as estratégias de resistência à seca. Dentre as 11 características funcionais analisadas, espécies congêneres do mesmo táxon exibiram 7 iguais, enquanto o par congênere de táxons distintos apresentou 5 e o par Co-familiar 3 características iguais. Nossos resultados indicam que o parentesco evolutivo não foi o responsável pelo conservadorismo das características funcionais. Embora a similaridade funcional seja maior em pares de espécies mais aparentadas, as interações negativas (competição) não foram necessariamente influenciadas apenas por semelhança funcional. Além disso, observou-se as estratégias associadas à seca, utilizando duas características principais, o paradigma iso/anisohídrico e o π TLP. Esses traços forneceram evidências que o processo de competição ocorre principalmente por divergência de estratégias de uso da água.

Palavras-chave: Conservantismo filogenético. Similaridade funcional. Mecanismos fisiológicos. Interações.

ABSTRACT

Over time, ecologists have attributed the maintenance of biological diversity to the stabilizing mechanisms of niche differences. Functional similarity promotes competition by reducing niche differences and is often associated with phylogenetic conservatism. Although it is a common hypothesis, there is evidence that the sharing of functional characteristics due to phylogenetic proximity is not consensus. In this context, we investigate whether evolutionary kinship influences water competition or whether there is a divergence of physiological strategies related to water use. For this, we measured morphological, physiological and hydraulic characteristics to determine if there is phylogenetic conservatism and what strategies of resistance to drought. Among the 11 functional characteristics analysed, similar species of the same taxon exhibited 7 equal, while the congenital pair of distinct taxa had 5 and the Co-familial pair 3 had the same characteristics. Our results indicate that evolutionary kinship was not responsible for the conservatism of functional characteristics. Although functional similarity is greater in pairs of more related species, negative interactions (competition) were not necessarily influenced only by functional similarity. In addition, the strategies associated with drought were observed, using two main characteristics, the iso / anisohydric paradigm and π TLP. These traits provided evidence that the competition process occurs mainly due to divergence of water use strategies.

Keywords: Phylogenetic conservatism. Functional similarity. Physiological mechanics. Interactions.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Relação entre o potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{PD}) e o potencial hídrico ao meio dia (Ψ_{MD}) para espécies congêneres do mesmo clado (a) *C. glazioviana*, (b) *C. oconcalyx*; congêneres de clados distintos (c) *M. caesalpinifolia*, (d) *M. tenuiflora* e co-familiar (e) *L. ferrea* e (f) *P. bracteosa*. Os valores do slope (σ) indicam o comportamento isohídrico/anisohídrico (linhas horizontais pontilhadas $\sigma=0$ estrita isohídrica e inclinadas $\sigma=1$ estrita anisohídrica) das espécies. Os valores dos interceptos (Λ) indicam a taxa de transpiração máxima por unidade de água conduzida (Martínez & Vilalta, 2014)..... 21
- Figura 2 – Condutância estomática (g_s) do par mais aparentado, *C. glazioviana* (controle; a e seca; b) e *C. oconcalyx* (controle; b e seca; c)..... 22
- Figura 3 – Condutância estomática (g_s) para o par intermediário, *M. caesalpinifolia* (controle; a e seca; b) e *M. tenuiflora* (controle; c e seca; d)..... 23
- Figura 4 – Condutância estomática (g_s) para o par menos aparentado, *L. ferrea* (controle; a e seca; b) e *P. bracteosa* (controle; c e seca; d)..... 24
- Figura 5 – Índice de intensidade relativa da interação (RII) para os três pares de espécies (*C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*) nos dois tratamentos, controle (esquerda) e seca (direita). O RII foi calculado com os valores da biomassa final. As letras maiúsculas representam a comparação entre as interações intra- e interespecíficas para cada espécie e as letras minúsculas representam a comparação entre espécies dentro da interação intra- e interespecíficas..... 28
- Figura 6 – Dendrograma filogenético (a) e funcional (b)..... 37

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Comparação das características funcionais morfológicas, fisiológicas e hidráulicas para cada par de espécies com diferentes graus de parentesco *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*..... 19
- Tabela 2 – Sinal filogenético em 11 características funcionais entre três pares de espécies com diferentes graus de parentesco *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*..... 20
- Tabela 3 – Comparação das taxas de crescimento relativo (TCR) e taxa de crescimento da razão raiz parte aérea (R/A) entre cada par de espécies nos dois tratamentos de disponibilidade hídrica (controle e seca) em diferentes combinações (individual, intraespecífica e interespecífica)..... 26

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1	Área de estudo e espécies.....	13
2.2	Delineamento experimental.....	13
2.3	Características funcionais foliares e fisiológicos.....	14
2.4	Análise do sinal filogenético.....	15
2.5	Análises de crescimento.....	16
2.6	Análise dos dados.....	16
3	RESULTADOS	18
3.1	Características funcionais e conservantismo filogenético.....	18
3.2	Estratégias hidráulicas.....	20
3.3	Efeito da seca nas trocas gasosas.....	22
3.4	Crescimento e interações.....	24
3.5	Natureza das interações.....	27
4	DISCUSSÃO.....	29
	REFERÊNCIAS.....	33
	APÊNDICE A– DENDROGRAMA FILOGENÉTICO.....	37

1 INTRODUÇÃO

Ao longo do tempo, ecólogos têm atribuído a manutenção da diversidade biológica à mecanismos estabilizadores de diferenças de nicho (MacArthur; Levins, 1967; Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2015; Godoy *et al.*, 2017). Esses mecanismos explicam que a coexistência é possível porque cada espécie apresenta preferência tão específica por uso de determinados recursos, que elas serão mais limitadas pela competição intraespecífica do que pela competição interespecífica (Chesson, 2000). No entanto, no caso de espécies com elevado grau de parentesco, como nas interações intraespecíficas as probabilidades de coexistência podem ser menores devido ao alto compartilhamento de características funcionais (Webb *et al.*, 2002; Cahill *et al.*, 2007; Cavender-Bares *et al.*, 2009) e elevada similaridade de nicho (MacArthur; Levins, 1967).

Essa hipótese assume que há o conservantismo de características funcionais ao longo de uma linhagem, o que torna as espécies aparentadas funcionalmente semelhantes (Webb *et al.*, 2002). No entanto, a manutenção de características funcionais ao longo de uma linhagem não é um consenso e em alguns casos, a competição permanece mais intensa entre táxons distantes do que entre táxons mais aparentados (Cahill *et al.*, 2007; Narwani *et al.*, 2013; Alexandrou *et al.*, 2015; Lyu *et al.*, 2017). Uma possível explicação para essa maior competição entre táxons distantes, pode ser atribuída a diferenças na habilidade competitiva, sendo as interações entre táxons distantes afetada pela superioridade competitiva de uma espécie sobre a outra (Cahill *et al.*, 2007). Portanto, mesmo existindo conservantismo funcional entre táxons aparentados, a coexistência se torna possível quando as diferenças de nicho se sobrepõem às diferenças de habilidades competitivas (Mayfield; Levine., 2010).

Embora a coexistência entre espécies seja comumente associada ao parentesco evolutivo, esse mecanismo não é necessariamente o único responsável pelo compartilhamento de características ao longo da filogenia (Lossos, 2008; Kraft *et al.*, 2015). As espécies também são influenciadas por fatores abióticos, que atuam selecionando as características que correspondem aos requisitos funcionais/fisiológicos dos habitats (Kraft *et al.*, 2015). Desta forma, táxons que coexistem em habitats comuns podem apresentar tanto conservantismos filogenéticos, quanto convergência funcional (Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2015). Por exemplo, em ambientes tropicais sazonalmente secos, caracterizados por eventos de seca com diferente duração e intensidade, as espécies selecionadas nesses ambientes passaram por um processo de filtragem biogeográfica em escala continental que atuou selecionando os táxons

funcionalmente mais aptos a sobreviverem sob essas condições (Pennington *et al.*, 2009). Portanto, as adaptações relacionadas à seca sazonal (disponibilidade hídrica limitada), alta radiação solar e elevada demanda evaporativa parece direcionar grande parte da ecologia funcional das espécies de ecossistemas áridos e semiáridos (Lebrija-Tejos *et al.*, 2010).

As estratégias das plantas para lidarem com o déficit hídrico é o resultado de um conjunto de características adaptativas que possibilitam a resistência às mudanças na disponibilidade de água e recuperação das atividades fisiológicas quando o déficit hídrico é aliviado (Mitchell *et al.*, 2014). Algumas dessas características são frequentemente associadas a diferentes estratégias de resistência à seca como, por exemplo, longevidade foliar, massa do sistema radicular, condutância estomática e potencial hídrico (Borchert, 1994; Choat *et al.*, 2005; Poorter; Marksteijn., 2008). Embora existam diferentes estratégias das plantas para lidarem com o déficit hídrico (*ver* Levitt, 1972), uma resposta comum ao aumento gradativo da seca é a diminuição das atividades fisiológicas relacionadas ao uso de água, tais como, o fechamento estomático e, conseqüentemente, redução da fotossíntese e crescimento (McDowell, 2011; Mitchell *et al.*, 2014). Embora seja do conhecimento comum que as respostas das espécies à seca constituem um gradiente de variação funcional, não está claro como os mecanismos de resistência ao déficit hídrico influenciam nas interações intra e interespecíficas.

Entender o processo de competição pelo recurso água ajuda a prever as dinâmicas competitivas entre espécies lenhosas de ambientes sazonalmente secos. A competição por esse recurso é ainda pouco explorada e os mecanismos que conferem vantagens competitivas ainda não estão claro (Craine *et al.*, 2013). Para prever a dinâmica competitiva entre espécies lenhosas é necessário identificar os mecanismos que explicam a competição por água. Esses mecanismos podem ser identificados através de características funcionais associadas a estratégias de sobrevivência a seca. Contudo, a composição das assembleias em estágios tardios é uma consequência da sobrevivência e interações nos estágios iniciais (Poorter; Hayashida-Oliver, 2000). De acordo com Poorter; Marksteijn (2008) o estágio inicial de plantas em ambientes secos é considerado uma fase crítica no estabelecimento devido à simplificação no sistema radicular, tornando-as mais vulneráveis a seca.

O objetivo desse trabalho é entender se a dinâmica competitiva entre espécies co-ocorrentes de ambientes sazonalmente secos é influenciada pelo grau de parentesco, e identificar os mecanismos que explicam o processo competitivo pelo recurso água entre as espécies associadas. Para isso, foi avaliado os mecanismos envolvidos na competição por água (características morfológicas, fisiológicas e hidráulicas que influenciam na resposta a seca). Nossas hipóteses são de que: 1) Em ambientes sazonalmente secos, espécies com maior grau

de parentesco apresentam conservadorismo de características funcionais associadas principalmente as estratégias de uso da água; 2) O elevado compartilhamento de características funcionais entre espécies mais aparentadas, promove interações negativas afetando o crescimento das espécies com menor habilidade competitiva.

Utilizamos um modelo de “gradiente filogenético” com espécies co-ocorrentes em ambientes sazonalmente secos. Testamos se espécies mais aparentadas conservam estratégias associadas ao uso da água, enquanto espécies com maior distância filogenéticas apresentam menor probabilidade de apresentar as mesmas estratégias, e se o conservantismo influencia na natureza (positivas e negativas) e intensidade das interações.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e espécies

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação na Universidade Federal do Ceará localizada no município de Fortaleza, CE Brasil (3°48'26.60"S 39°21'8.40"W). As espécies selecionadas para o estudo são comumente encontradas na vegetação localmente conhecida como *caatinga*, podendo ser classificada como Floresta Tropical Sazonalmente Seca (STDF; Pennington *et al.*, 2009; Moro *et al.*, 2013). Essa vegetação recobre predominantemente a região nordeste do Brasil sob clima semiárido, a principal característica é a sazonalidade na disponibilidade hídrica devido a eventos de seca que variam anualmente na intensidade e duração (Sampaio, 1995). Nos últimos anos, eventos de secas extremas tem se tornado cada vez mais frequentes aumentando o déficit hídrico na região (Marengo *et al.*, 2017).

Para os experimentos foram selecionados três pares de espécies em estágios ontogenéticos iniciais, co-ocorrentes com diferentes graus de parentesco: congêneres do mesmo clado (Boraginaceae *Cordia oncocalyx* Allemão e *Cordia glazioviana* (Taub.) Gottschling & J.S. Mill), congêneres de clados distintos (Fabaceae *Mimosa tenuiflora* (Wild) Poir. e *Mimosa caesalpinifolia* Benth) e co-familiar (Fabaceae *Libidibia férrea* (Mart. ex Tul.) L. P. Queiroz e *Poincianella bracteosa* (Benth.) L.P. Queiroz). Plântulas e sementes das espécies foram coletadas em remanescentes da STDF localizados na Fazenda Experimental Vale do Curu (FEVC) no município de Pentecoste, CE Brasil (3°48'S, 39°21'W) e na Reserva particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Não Me Deixes no município de Quixadá, CE Brasil (4°49'S, 38°58' W).

2.2 Delineamento experimental

Para compreendermos as semelhanças funcionais entre as espécies e os efeitos das relações hídricas nas interações intraespecíficas e interespecíficas, realizamos experimentos com plantas jovens sob condições controladas e com simulação de seca. O delineamento experimental foi composto por dois tratamentos de disponibilidade hídrica: (I) Controle – rega contínua (rega diária) e (II) Seca súbita – suspensão da oferta de água. Em cada tratamento, utilizamos repetições com diferentes combinações de interações: (I) individual; (II) par intraespecífico e (III) par interespecífico. Ao todo foram utilizadas 240 mudas para cada par de espécie, 40 em cada interação (individual, intraespecífico e interespecífico) sendo 20 por

tratamento (controle e seca). As mudas germinadas foram mantidas por 30 dias em bandejas de germinação antes de serem transplantadas para vasos de 8L que continham substrato composto por solo nativo e húmus de minhoca na proporção 2:1 (v:v). O comprimento e altura do vaso eram de 22 cm e 25 cm, respectivamente. Onde a distância entre as plantas e a borda do vaso era de 8, 33 cm quando aos pares e quando isolada a muda era colocada no centro do vaso. Optamos por escolher mudas com tamanhos semelhantes para evitar possíveis efeitos pré-tratamentos.

Após o transplante, mantivemos todas as plantas por 90 dias em rega contínua (de acordo com a secagem do solo) para evitar estresse hídrico antes do início das medições. Em cada tratamento de disponibilidade hídrica, 20 vasos foram separados de acordo com os tipos de medidas: Não destrutivas contínuas: cinco vasos para mensuração da taxa de fotossíntese máxima (A_{max}), condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (E); destrutivas contínuas: cinco vasos foram destinados as medidas de potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{PD}) e ao meio dia (Ψ_{MD}) e; destrutivas não contínuas: 10 vasos foram utilizados para determinação das características funcionais foliares e biomassa total (cinco no início e cinco no final do experimento).

2.3 Características funcionais foliares e fisiológicos

Para avaliarmos as semelhanças entre as espécies nas características funcionais foliares e nas respostas fisiológicas à seca, mensuramos cinco características funcionais morfológicas, três fisiológicas e três hidráulicas comumente associadas as estratégias no uso da água.

As características morfológicas foliares mensurados foram: área foliar específica (AFE; área foliar /massa seca; em $\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$), massa foliar específica (MFE; $1/\text{AFE}$; em mg mm^{-2}), conteúdo saturado de água (CSA; massa fresca saturada – massa seca/ massa seca; em g g^{-1}), massa seca foliar (MSF; massa fresca saturada/massa seca; em mg g^{-1}) e longevidade foliar (LF; dias). Para isso, coletamos folhas maduras, completamente expandidas e sem sinal de injúrias. Após a coleta, as folhas foram armazenadas em caixa térmica refrigerada para evitar perda de água seguindo o protocolo para mensuração das características funcionais foliares (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Em laboratório, mensuramos a massa fresca das folhas com auxílio de balança de precisão (Mark S SSR2 versão 2.0) e em seguida, as mesmas foram digitalizadas com auxílio de scanner (HP DeskJet GT S822) e mensuradas suas áreas através do software image J v.1.44. Para obtenção da massa seca, as folhas foram mantidas em estufa de ar circular (modelo 315SE – FANEM) à 80 °C durante 48 h ou até atingirem massa constante.

Para determinação das características fisiológicas mensuramos a taxa máxima de fotossíntese (A_{max} ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s ; $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e eficiência intrínseca no uso da água (A_{max}/g_s ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$). Essas características foram mensuradas em intervalos de 48 horas durante 10 dias, utilizando um medidor portátil de gás infravermelho (Licor LI-6400XT). Na câmara do medidor as folhas foram mantidas por aproximadamente 120s com uma concentração fixa de CO_2 em 400ppm e taxa de fluxo de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$. Mantivemos a radiação fixa em $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^2\text{s}^{-1}$ dentro da câmara com luz artificial (LI-6400XT LED light source). As medidas A_{max} , g_s e EUA foram realizadas no período de maior atividade fotossintética das espécies observadas antes do início dos experimentos (light response curve - data not showing).

Além disso, também mensuramos o potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Ψ_{PD} ; MPa) e ao meio dia (Ψ_{MD} ; MPa), utilizando uma câmara de pressão de Scholander (Model P3005F01 Soil Moisture Corp. Santa Barbara Calif\u00f3rnia USA). O Ψ_{PD} foi medido entre 00:00 e 4:00 am e o Ψ_{MD} entre 12:00 e 13:00 pm. Utilizamos o Ψ_{PD} e o Ψ_{MD} para avaliarmos as estrat\u00e9gias hidr\u00e1ulicas de cada esp\u00e9cie em resposta a perda de condutividade durante a seca (Martinez-Vilalta *et al.*, 2014). A abordagem consiste na elabora\u00e7\u00e3o de regress\u00e3o linear entre Ψ_{PD} e o Ψ_{MD} . O valor do slope (σ) categoriza as esp\u00e9cies baseado no grau de sensibilidade estom\u00e1tica \u00e0 seca (isoh\u00eddricas/anisoh\u00eddricas), enquanto o valor do intercepto (Λ) representa a taxa m\u00e1xima de transpira\u00e7\u00e3o por unidade de \u00e1gua transportada (Martinez-Vilalta *et al.* 2014). Mensuramos tamb\u00e9m o ponto de perda de turgor (π_{TLP}) como indicador de estresse h\u00eddrico e toler\u00e2ncia \u00e0 seca (Bartlett *et al.*, 2012). Para determina\u00e7\u00e3o do π_{TLP} constru\u00edmos curvas de press\u00e3o-volume adotando o m\u00e9todo de secagem de bancada induzida, utilizamos tr\u00eas indiv\u00edduos por esp\u00e9cie e mensuramos o π_{TLP} em tr\u00eas folhas completamente hidratadas (Tyree; Hammel, 1972; Bartlett *et al.*, 2012).

2.4 An\u00e1lise do sinal filogen\u00e9tico

Para identificarmos se as semelhan\u00e7as funcionais entre as esp\u00e9cies est\u00e3o relacionadas como a proximidade filogen\u00e9tica, mensuramos se h\u00e1 presen\u00e7a do sinal filogen\u00e9tico em cada uma das caracter\u00edsticas funcionais mensuradas. O sinal filogen\u00e9tico \u00e9 a tend\u00eancia de esp\u00e9cies taxonomicamente mais pr\u00f3ximas apresentarem caracter\u00edsticas mais similares do que o esperado ao acaso (Blomberg; Garland, 2002). Adotamos o contraste filogen\u00e9tico independente (PIC) que consiste da diferen\u00e7a entre duas esp\u00e9cies nos valores de uma determinada caracter\u00edstica dividido pela dist\u00e2ncia entre elas (Blomberg *et al.*, 2003). Logo, se duas esp\u00e9cies

próximas são muitos similares, o valor do PIC é baixo. Para identificarmos se o valor do PIC é menor do que o esperado ao acaso, utilizamos aleatorizados da posição das espécies na árvore filogenética e determinamos um PIC médio, em seguida, comparamos esse valor do PIC observado com o simulado, consideramos significativo, ou seja, presença do sinal filogenético se o valor de P for <0.025 (Münkemüller *et al.*, 2012).

2.5 Análises de crescimento

Para investigarmos os efeitos das interações intraespecíficas e interespecíficas e da seca no crescimento das espécies, mensuramos a biomassa inicial e final em cada um dos tratamentos nas três combinações de interações. Para determinação da massa seca por fração, o material foi mantido em estufa de ar circular por 72 horas à 80°C até atingir massa constante averiguada com auxílio de balança de precisão. Calculamos a taxa de crescimento relativo total (TCR; g.g dia⁻¹) e a taxa de crescimento relativo da razão raiz/parte aérea (R/A).

Para determinação da natureza e a intensidade das interações (positivas ou negativas) foi utilizado o índice de intensidade relativa da interação (RII; Armas *et al.* 2004). Esse índice é determinado através da fórmula: $RII = (B_w - B_0) / (B_w + B_0)$, onde B_w é a biomassa final da espécie crescendo em associação e B_0 é a biomassa final da espécie crescendo individualmente. O RII tem limites definidos [-1 e +1], onde os valores negativos indicam competição e valores positivos indicam facilitação.

2.6 Análise dos dados

Para identificarmos se houve o compartilhamento de funcionalidade entre os pares avaliamos a normalidade (Shapiro-Wilk) dos dados e em seguida foi aplicado um teste t para comparar cada característica em cada par de espécie. Além disso, para identificar se houve conservantismo filogenético das características foi quantificado o sinal filogenético para características contínuas usando a estatística K . Em seguida para testar a significância de K os valores das características foram aleatorizados 999 vezes para gerar uma distribuição nula onde o valor de p foi calculado.

Para identificarmos as estratégias em resposta a seca foi utilizada a abordagem de Martínez-Vilalta *et al* (2014) que através de regressões lineares estimou o slope (σ) e o intercepto (Λ) da relação entre ΨPD e o ΨMD que categoriza o comportamento das espécies em isohídricas/anisohídricas e a taxa de transpiração máxima por unidade de capacidade de transporte hidráulico, respectivamente.

Para avaliarmos se houve influência do tratamento e das interações na TCR e razão R/A foi feito uma análise de variância (ANOVA two way; Shapiro-Wilk test $P > 0.05$ e homocedasticidade $P > 0.05$) seguida por teste post-hoc de Tukey ($\alpha < 0.05$). Essa mesma análise também foi utilizada para comparar os valores dos índices RII nas interações intra e inter, nos tratamentos de rega e seca.

3 RESULTADOS

3.1 Características funcionais e conservantismo filogenético

Houve coordenação entre o aumento das diferenças funcionais entre as espécies e o chamado “gradiente filogenético”. O par de espécie com maior proximidade filogenética, *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, apresentou maior semelhança nas características funcionais do que os demais pares de espécies, diferindo em apenas quatro características, uma característica morfológica (MSF), uma fisiológica (g_{smax}) e duas hidráulicas (Λ e π_{TLP} ; Tab.1). As espécies do gênero *Mimosa*, diferiram em quatro características morfológicas (AFE, MFE, MSF e LSF), uma fisiológica (EUA) e uma hidráulica (Λ ; Tab.1). O par composto por espécies apenas co-familiar apresentou maior divergência de características funcionais em relação aos outros pares, diferindo em quatro características morfológicas (AFE, MFE, CSA, LFS), três fisiológicas (A_{max} , g_{smax} e EUA) e uma hidráulica (σ ; Tab.1).

Tabela 1 – Comparação das características funcionais morfológicas, fisiológicas e hidráulicas para cada par de espécies com diferentes graus de parentesco *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*.

Carac.	Unidades	<i>C.</i> <i>glazioviana</i>	<i>C.</i> <i>oconcalyx</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>M.</i> <i>tenuiflora</i>	<i>M.</i> <i>caesalpinifolia</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>L.</i> <i>ferrea</i>	<i>P.</i> <i>bracteosa</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
AFE	mm ² mg ⁻¹	18.29(±1.1)	18.86(±0.3)	0.49	0.49	19.53(±0.8)	22.58(±1.0)	2.17	0.03	20.96(±0.3)	19.30(±0.5)	2.48	0.01
MFE	mg ⁻¹ mm ²	0.05(±0.0)	0.04(±0.0)	0.83	0.83	0.05(±0.0)	0.04(±0.0)	2.06	0.04	0.04(±0.0)	0.05(±0.0)	2.10	0.04
CSA	g g ⁻¹	1.19(±0.1)	1.58(±0.1)	1.94	0.06	1.69(±0.0)	1.64(±0.1)	0.29	0.77	0.86(±0.0)	1.52 (±0.0)	7.09	0.00
MSF	mg g ⁻¹	317.5(±30.0)	498.7(±23.7)	4.73	0.00	293.3(±13.2)	368.7(±25)	2.64	0.01	324.3(±30.2)	325.2(±25.6)	0.02	0.09
LFS	Dias	25.280(±0.3)	24.00(±0.6)	1.84	0.07	26.96(±0.7)	20.50(±0.9)	5.28	0.00	12.48(±0.7)	42.32(±1.2)	20.27	0.00
<i>A_{max}</i>	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	8.96(±0.3)	8.22(±0.2)	1.73	0.08	12.67(±0.3)	11.78(±0.4)	1.62	0.11	7.94(±0.24)	5.05(±0.3)	6.34	0.00
<i>gs_{max}</i>	mol m ⁻² s ⁻¹	0.29(±0.0)	0.25 (±0.0)	2.73	0.00	0.41(±0.0)	0.45(±0.0)	1.17	0.24	0.27(±0.0)	0.15(±0.0)	8.59	0.00
EUA	μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O	31.07(± 0.9)	32.66(±1.4)	0.92	0.36	31.02(±1.1)	27.34(±1.3)	2.09	0.04	29.3(±0.7)	33.51(±1.7)	2.21	0.03
Σ	Mpa	0.70(±0.0)	0.81(±0.0)	1.10*	0.29	0.98(±0.0)	0.73(±0.1)	271*	1.10	0.61(±0.0)	0.84(±0.0)	6.8*	0.01
Λ	Mpa	-2.05(±0.1)	-1.49(±0.1)	21.1*	0.00	-1.47(±0.1)	-0.74(±0.0)	129*	0.00	-2.41(±0.1)	-1.76(±0.1)	1.87*	0.46
πTLP	Mpa	-2.72(±0.0)	-2.56(±0.0)	5.97	0.00	-2.45(±0.06)	-2.45(±0.03)	2.59	0.97	-2.62(±0.0)	-2.67(±0.0)	0.52	0.59

Fonte: elaborada pelo autor. As características funcionais analisadas foram: Área foliar específica (AFE), massa foliar específica (MFE), conteúdo saturado de água (CSA), massa seca foliar (MSF), longevidade foliar na seca (LFS), taxa fotossintética máxima (*A_{max}*), condutância estomática (*gs*), eficiência intrínseca no uso da água (EUA), sensibilidade relativa de transpiração (σ) taxa máxima de transpiração por unidade de condutividade hidráulica (Λ), ponto de perda de turgor (π TLP). *Os valores destacados com asterisco foram testados através de comparações entre retas utilizando

Apesar das espécies com maior grau de parentesco também apresentar maior semelhança entre as características funcionais (Tab.1), essa relação não foi confirmada pelo sinal filogenético (Tab.2). Na comparação entre as 11 características funcionais para as seis espécies não houve presença de sinal filogenético para nenhuma delas ($P>0.025$; Tab.2). Esse resultado aponta que não há conservadorismo filogenético nas características funcionais analisadas, indicando que elas são menos similares do que o esperado em uma filogenia aleatória (Tab.2).

Tabela 2 – Sinal filogenético em 11 características funcionais entre três pares de espécies com diferentes graus de parentesco *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. tenuiflora* e *M. caesalpinifolia* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*.

Características	Unidades	Range	Z	K	P
AFE	mm ² mg ⁻¹	18.293 – 22.580	-0.229	0.707	0.304
MFE	mg ⁻¹ mm ²	0.043 – 0.053	-0.062	0.667	0.518
CSA	g g ¹	0.868 – 1.761	-0.002	0.646	0.423
MSF	mg g ⁻¹	293.250 – 498.733	-0.586	0.759	0.398
LF	Dias	12.48 – 42.32	2.068	0.422	0.985
A_{max}	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	5.050 – 12.669	-1.229	1.004	0.152
gS_{max}	mol m ⁻² s ⁻¹	0.159 – 0.458	-1.250	1.015	0.161
EUA	μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O	27.344 – 33.511	0.569	0.560	0.694
Σ	Mpa	0.61 – 0.98	1.284	0.487	0.869
Λ	Mpa	-0.74 – -2.41	-0.501	0.744	0.339
π_{TLP}	Mpa	-2.030 – -2.720	-0.869	0.813	0.224

Fonte: elaborada pelo autor. Range - Intervalo de variação no valor das características funcionais, Z - Contraste independente filogenético, K - intensidade do sinal filogenético e P – valor de significância do teste ($\alpha<0.0025$).

3.2 Estratégias hidráulicas

De acordo com a abordagem de Martínez-Vilalta *et al* (2014) que avalia o comportamento isohídrico/anisohídrico das espécies em relação à perda de condutividade hidráulica à seca, todas as espécies demonstraram sensibilidade à seca exibindo comportamento parcialmente isohídrico ($\sigma<1$; Fig.2). O par congênere do mesmo clado, *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, apresentou resposta similar à seca exibindo grau de isohidria semelhante, indicado pelos os valores do σ (0.78 e 0.81 MPa MPa⁻¹, respectivamente; Fig.2a, b). Entretanto, a taxa máxima de transpiração por unidade de água conduzida (Λ) foi muito maior em *C. glazioviana* (-2.06 MPa) do que em *C. oconcalyx* (-1.49 MPa; Fig.2a, b). Na comparação entre as espécies do par congênere de clados distintos, *M. caesalpinifolia* apresentou maior sensibilidade à seca

do que *M. tenuiflora*, exibindo maior grau de isohidria de acordo com o valor σ (0.73 e 0.98 MPa MPa⁻¹, respectivamente; Fig.2c, d). Contudo, (Λ) foi muito maior em *M. tenuiflora* (-1.47 MPa) do que em *M. caesalpinifolia* (-0.74 MPa; Fig.2c, d). No caso do par formado por espécies apenas co-familiares, *L. ferrea* apresentou maior sensibilidade à seca e maior grau de isohidria do que *P. bracteosa* ($\sigma = 0.61$ e 0.84 MPa MPa⁻¹, respectivamente; Fig.2e, f). Porém, na comparação entre o valor Λ , *P. bracteosa* apresentou menor Λ do que *L. ferrea* (1.76 e -2.41 MPa, respectivamente Fig.2e, f).

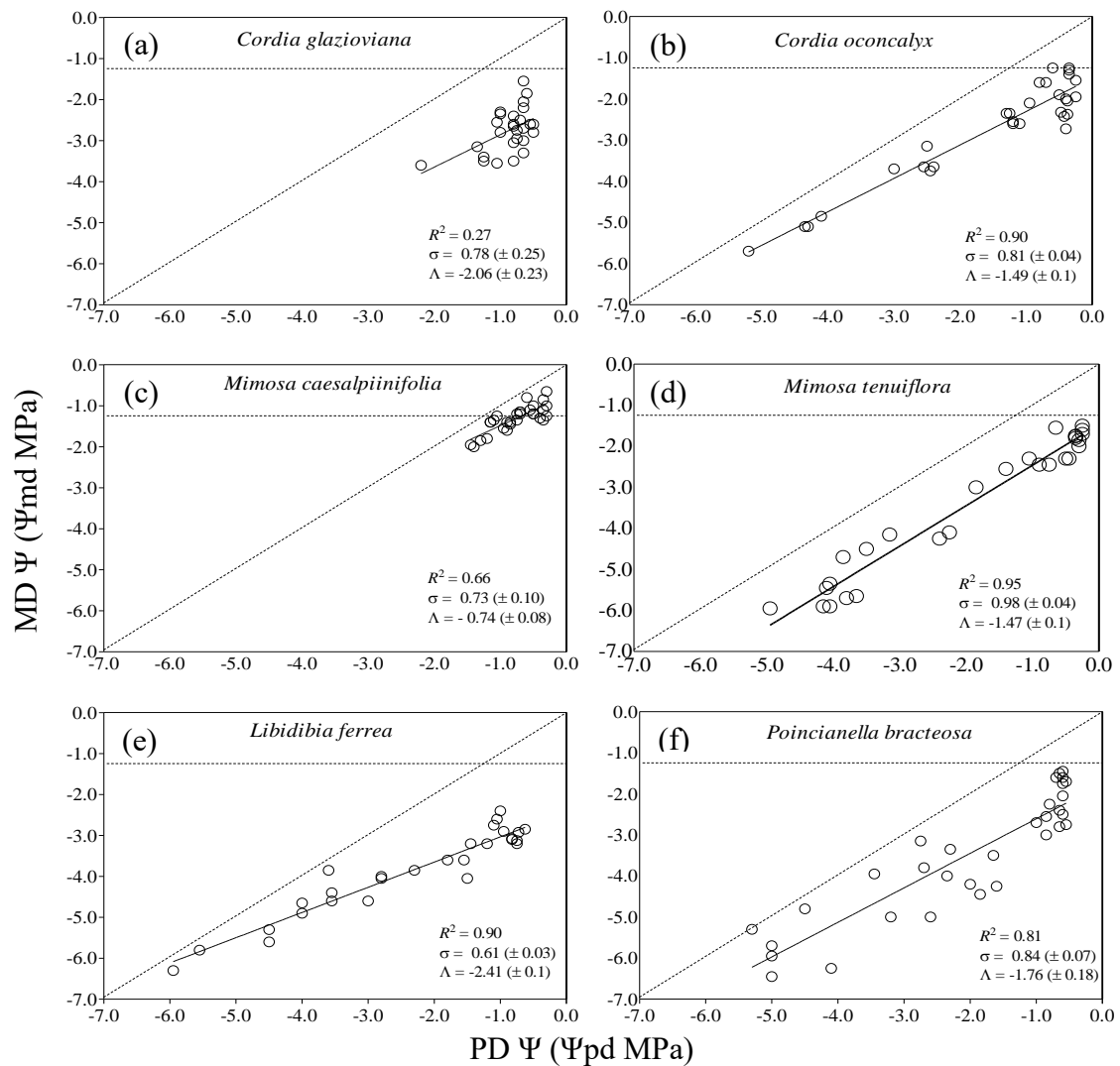


Figura 1– Relação entre o potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{PD}) e o potencial hídrico ao meio dia (Ψ_{MD}) para espécies congêneres do mesmo clado (a) *C. glazioviana*, (b) *C. oconcalyx*; congêneres de clados distintos (c) *M. caesalpinifolia*, (d) *M. tenuiflora* e co-familiar (e) *L. ferrea* e (f) *P. bracteosa*. Os valores do slope (σ) indicam o comportamento isohídrico/anisohídrico (linhas horizontais pontilhadas $\sigma=0$ estrita isohídrica e inclinadas $\sigma=1$ estrita anisohídrica) das espécies. Os valores dos interceptos (Λ) indicam a taxa de transpiração máxima por unidade de água conduzida (Martínez & Vilalta, 2014).

3.3 Efeitos da seca nas trocas gasosas

A seca afetou negativamente as trocas gasosas em comparação a condição de rega contínua em todas as espécies (Fig.2, 3 e 4). Para o par com maior grau de parentesco, *C. glazioviana* reduziu a g_s no 2º dia sob condições de seca em interação interespecífica com *C. oconcalyx* (Fig.2b). Nas situações individual e interação intraespecífica a diminuição da g_s ocorreu apenas no 4º dia (Fig. 2b). Para *C. oconcalyx*, o fechamento estomático sob condições de seca ocorreu no 2º dia para o individual e interação interespecífico e 4º dia para a interação intraespecífica (Fig. 2d). Em ambas as espécies, a interação interespecífica reduziu o tempo de abertura estomática afetando principalmente no tempo de assimilação de CO₂ (Fig.2b, d).

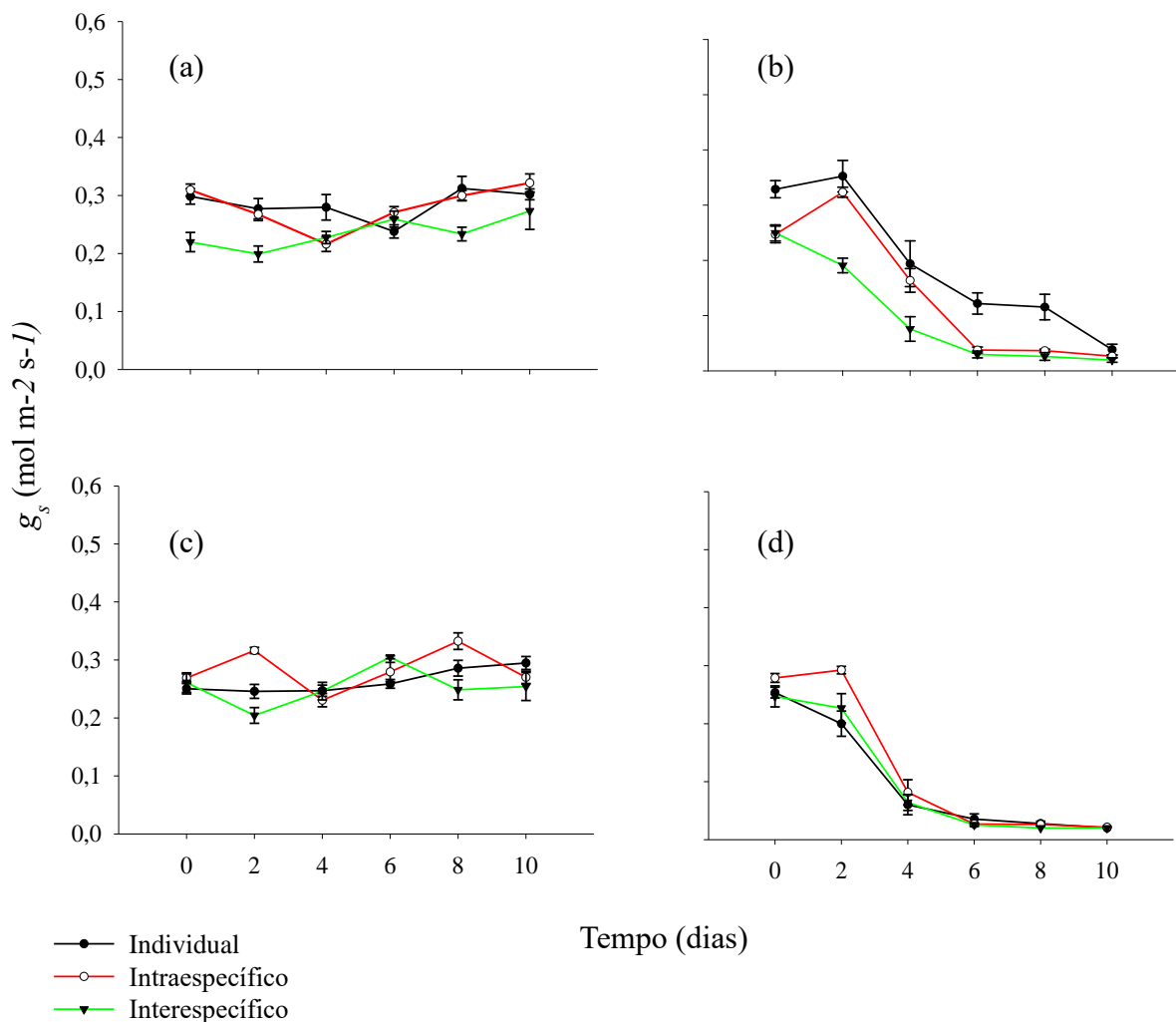


Figura 2 – Condutância estomática (g_s) do par mais aparentado, *C. glazioviana* (controle; a e seca; b) e *C. oconcalyx* (controle; b e seca; c).

No par de espécies do gênero *Mimosa*, *M. caesalpinifolia* iniciou o fechamento estomático no 2º dia sob condições de seca em todas as interações (Fig.3b). Porém, a redução da g_s foi menor na interação interespecífica do que individual e intraespecífica (Fig.3b). Semelhante a *M. caesalpinifolia*, *M. tenuiflora* exibiu redução na g_s no 2º dia em todas as interações (Fig.3d)

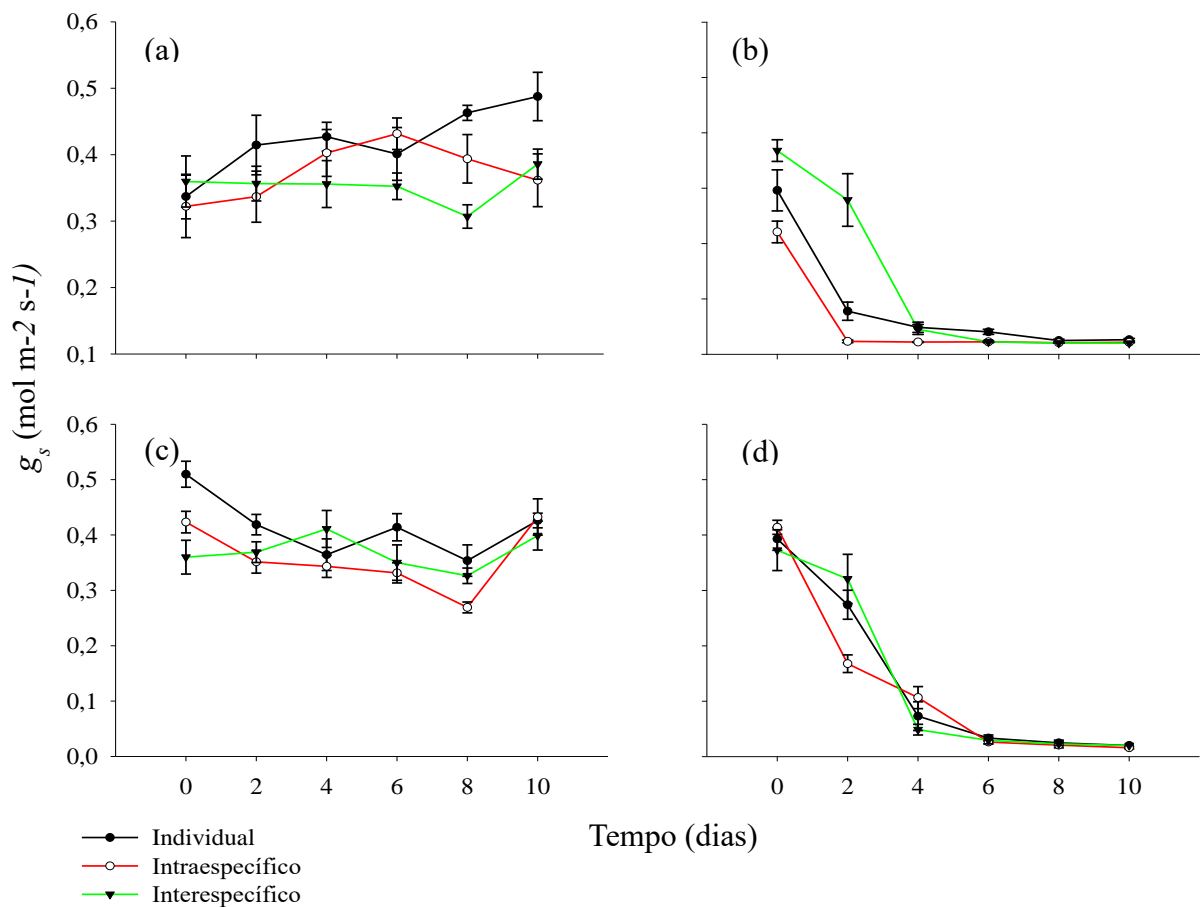


Figura 3 – Condutância estomática (g_s) para o par intermediário, *M. caesalpinifolia* (controle; a e seca; b) e *M. tenuiflora* (controle; c e seca; d).

Para o par menos aparentado, *L. ferrea* reduziu a g_s em resposta a seca apenas no 6º dia para a interação interespecífica e 8º na intraespecífica e individual (Fig.4b). Para *P. bracteosa*, a redução na g_s ocorreu no 6º dia em todas as interações (Fig.4d). Na comparação entre todos os pares, as espécies apenas co-familares, *L. ferrea* e *P. bracteosa*, demonstraram maior tempo de abertura estomática sob condições de seca, mesmo apresentando diferentes grau de isohidria e sensibilidade a seca (Fig.4b, d; Fig.1e, f).

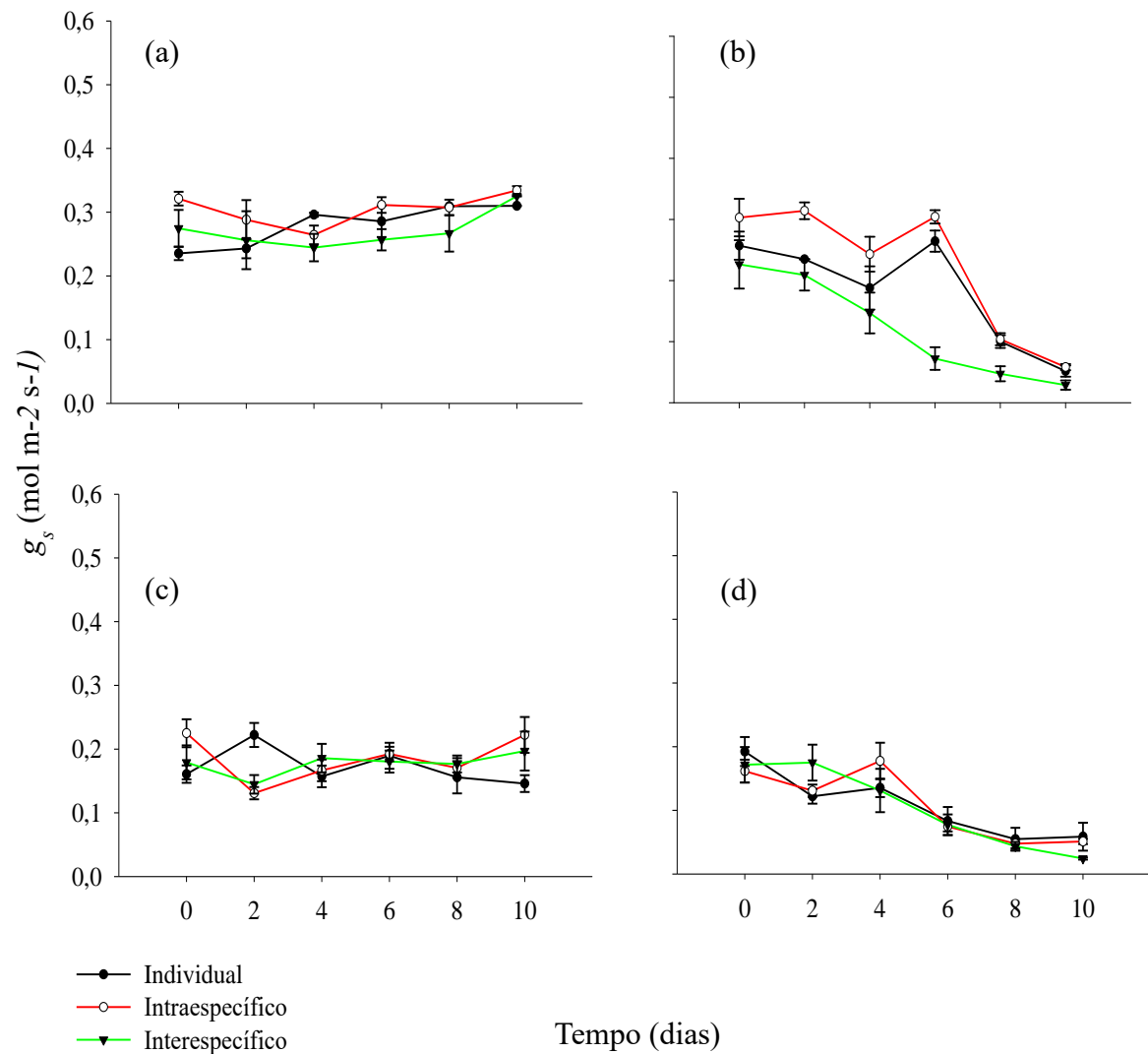


Figura 4 – Condutância estomática (g_s) para o par menos aparentado, *L. ferrea* (controle; a e seca; b) e *P. bracteosa* (controle; c e seca; d).

3.4 Crescimento e interações

De forma geral, a taxa de crescimento relativo (TCR) de todas as espécies não demonstrou ser influenciada negativamente pela seca, enquanto que a razão raiz parte aérea (R/A) foi afetada em *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora* (Tab.3). Na combinação entre interação intraespecífica e seca, a TCR e a razão (R/A) de todas as espécies não demonstrou influência (Tab.3). Apenas na interação interespecífica associada à seca a TCR afetou negativamente *C. oconcalyx* e *M. tenuiflora* (Tab.3).

Para o par de espécies do gênero *Cordia*, a TCR e razão R/A em *C. glazioviana* não foram afetadas pela seca nem pelas interações intraespecífica e interespecífica (Tab.3). *C. oconcalyx*, foi influenciada negativamente sob condições de seca na TCR apenas na interação interespecífica (Tab.3). Contudo, a razão R/A demonstrou ser influenciada pelas interações intraespecífica e interespecífica, individualmente as plantas de *C. oconcalyx* exibiram sob condições bem hidratadas maior investimento na raiz, enquanto nas interações houve um maior investimento de biomassa na parte aérea (Tab.3).

Nas espécies do gênero *Mimosa*, a TCR de *M. caesalpinifolia* não foi influenciada pela seca (Tab.3). Apenas na interação intraespecífica a TCR foi maior do que na interespecífica para ambos os tratamentos (Tab.3). Na razão R/A, *M. caesalpinifolia* em crescimento individual demonstrou ser negativamente afetada pela seca, apresentando maior investimento de biomassa no sistema radicular, enquanto sob condições bem hidratadas o maior investimento em crescimento ocorreu na parte aérea (Tab.3). A TCR em *M. tenuiflora* foi negativamente afetada pela seca apenas na interação interespecífica (Tab.3). Assim como em *M. caesalpinifolia*, *M. tenuiflora* crescendo individualmente demonstrou redução na razão R/A em resposta a seca, indicando maior investimento no sistema radicular (Tab.3). Em plantas de *M. tenuiflora* as interações intraespecífica e interespecífica sob condições de rega contínua também promoveram maior investimento no sistema radicular em detrimento da parte aérea (Tab.3).

Nas espécies *co-familiares*, a TCR em *L. ferrea* não foi afetada pela seca, apenas pelas interações (Tab.3). Sob condições bem hidratadas, a TCR foi maior em *L. ferrea* na interação interespecífica do que em crescimento individual e interação intraespecífica (Tab.3). Sob condições de seca, a TCR foi afetada apenas na interação intraespecífica (Tab.3.) A razão R/A em *L. ferrea* não foi influenciada pela seca nem pelas interações (Tab.3). Adicionalmente, *P. bracteosa* não sofreram influências da seca na TCR e a razão R/A sob condições de seca nem das interações (Tab.3).

Tabela 3 – Comparação das taxas de crescimento relativo (TCR) e taxa de crescimento relativo da razão raiz parte aérea (R/A) para os três pares de espécies nos os dois tratamentos de disponibilidade hídrica (controle e seca). Com relação as interações a TCR e razão (R/A) foi comparada entre o crescimento individual e as interações intra e interespecíficas.

Espécies	TCR			Razão raiz parte aérea		
	Individual	Intra	Inter	Individual	Intra	Inter
Controle						
<i>C. glazioviana</i>	2.50(±0.07)Aa	2.66(±0.07)Aa	2.31(±0.11)Aa	0.70(±0.06)Aa	0.67(±0.02)Aa	0.76(±0.04)Aa
<i>C. oconcalyx</i>	2.54(±0.07)Aa	2.65(±0.08)Aa	2.62(±0.07)Aa	1.01(±0.07)Aa	0.69 (±0.04)Ba	0.74(±0.07)Ba
<i>M. caesalpinifolia</i>	2.67(±0.11)ABa	2.90(±0.06)Aa	2.32(±0.05)Ba	1.06(±0.12)Aa	0.88(±0.08)Aa	0.88(±0.10)Aa
<i>M. tenuiflora</i>	2.64(±0.13)Aa	2.34(±0.06)Ba	2.80(±0.08)Aa	0.77(±0.08)Aa	0.50(±0.02)Ba	0.46(±0.03)Ba
<i>L. ferrea</i>	2.32(±0.08)Ba	2.19(±0.02)Ba	2.59(±0.04)Aa	0.62(±0.04)Aa	0.66(±0.02)Aa	0.65(±0.06)Aa
<i>P. bracteosa</i>	2.34(±0.08)Aa	2.25(±0.04)Aa	2.21(±0.05)Aa	0.61(±0.03)Aa	0.62(±0.02)Aa	0.62(±0.05)Aa
Seca						
<i>C. glazioviana</i>	2.55(±0.02)Aa	2.60(±0.05)Aa	2.32(±0.11)Aa	0.67(±0.05)Aa	0.70(±0.04)Aa	0.70(±0.10)Aa
<i>C. oconcalyx</i>	2.42(±0.06)Aa	2.53(±0.06)Aa	2.31(±0.19)Ab	0.73(±0.02)Aa	0.59(±0.03)Aa	0.66(±0.10)Aa
<i>M. caesalpinifolia</i>	2.38(±0.04)Ba	2.73(±0.07)Aa	2.15(±0.03)Ba	0.51(±0.02)Ab	0.69(±0.06)Aa	0.64(±0.01)Aa
<i>M. tenuiflora</i>	2.43(±0.06)Aa	2.31(±0.03)Aa	2.41(±0.03)Ab	0.43(±0.03)Ab	0.58(±0.02)Aa	0.48(±0.01)Aa
<i>L. ferrea</i>	2.37(±0.03)Aa	2.14(±0.03)Ba	2.49(±0.11)Aa	0.66(±0.03)Aa	0.63(±0.02)Aa	0.50(±0.02)Aa
<i>P. bracteosa</i>	2.31(±0.08)Aa	2.27(±0.04)Aa	2.13(±0.03)Aa	0.66(±0.04)Aa	0.64(±0.02)Aa	0.62(±0.02)Aa

Fonte: elaborada pelo autor. Letras maiúsculas representam a comparação entre interações, enquanto letras minúsculas comparação entre os tratamentos (letras em negrito indicam diferença significativa, teste de Tukey $\alpha < 0.05$).

3.5 Natureza das interações

Embora as espécies do gênero *Cordia* tenham apresentado maior semelhança funcional e fisiológica, a intensidade relativa da interação (RII) sob condições de rega contínua foi neutra, apresentando valores de 0,01 e 0,02 para interação intraespecífica em *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, respectivamente (Fig.5a). Na interação interespecífica houve diferenças entre RII, demonstrando interação negativa em *C. glazioviana* (-0,10) e positiva em *C. oconcalyx* (0,12; Fig.5a). As interações intraespecíficas sob condições de seca também foram neutras em ambas espécies (RII=0,02 e 0,02 *C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, respectivamente; Fig.5b). Porém, sob mesma condição a interação interespecífica foi negativa em *C. glazioviana* (-0,10) e neutra em *C. oconcalyx* (-0,02; Fig.5b).

No par de espécies do gênero *Mimosa* sob condições de rega contínua, *M. caesalpinifolia* demonstrou interação intraespecífica positiva (0,09), enquanto que na interação interespecífica com *M. tenuiflora* foi negativa (RII=-0,19; Fig.5c). Ao contrário de *M. caesalpinifolia*, *M. tenuiflora* demonstrou interação intraespecífica negativa (-0,14) e positiva (0,06) na interação interespecífica (Fig.5c). Mesmo sob condições de seca o padrão das interações intraespecíficas se manteve igual para ambas as espécies (RII=0,17 e -0,07 *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora*, respectivamente; Fig.5d). A seca influenciou na interação interespecífica apenas *M. tenuiflora* que demonstrou relação neutra (-0,01), enquanto *M. caesalpinifolia* se manteve negativa (-0,13; Fig.5d).

Para as espécies apenas co-familiares, no tratamento controle, *L. ferrea* e *P. bracteosa* demonstraram interações intraespecíficas negativas (RII= -0,06 e -0,04, respectivamente; Fig.5e). Em contrapartida sob mesmas condições, *L. ferrea* apresentou interação interespecífica positiva (0,16) e *P. bracteosa* apenas neutra (0,00; Fig.5e). Semelhante ao controle, *L. ferrea* em condições de seca manteve a interação intraespecífica negativa (-0,06), porém, *P. bracteosa* demonstrou interação neutra (-0,01; Fig.5f). *L. ferrea* manteve positiva a interação interespecífica mesmo sob condições de seca (0,15), enquanto *P. bracteosa* demonstrou relação negativa (-0,04; Fig.5f).

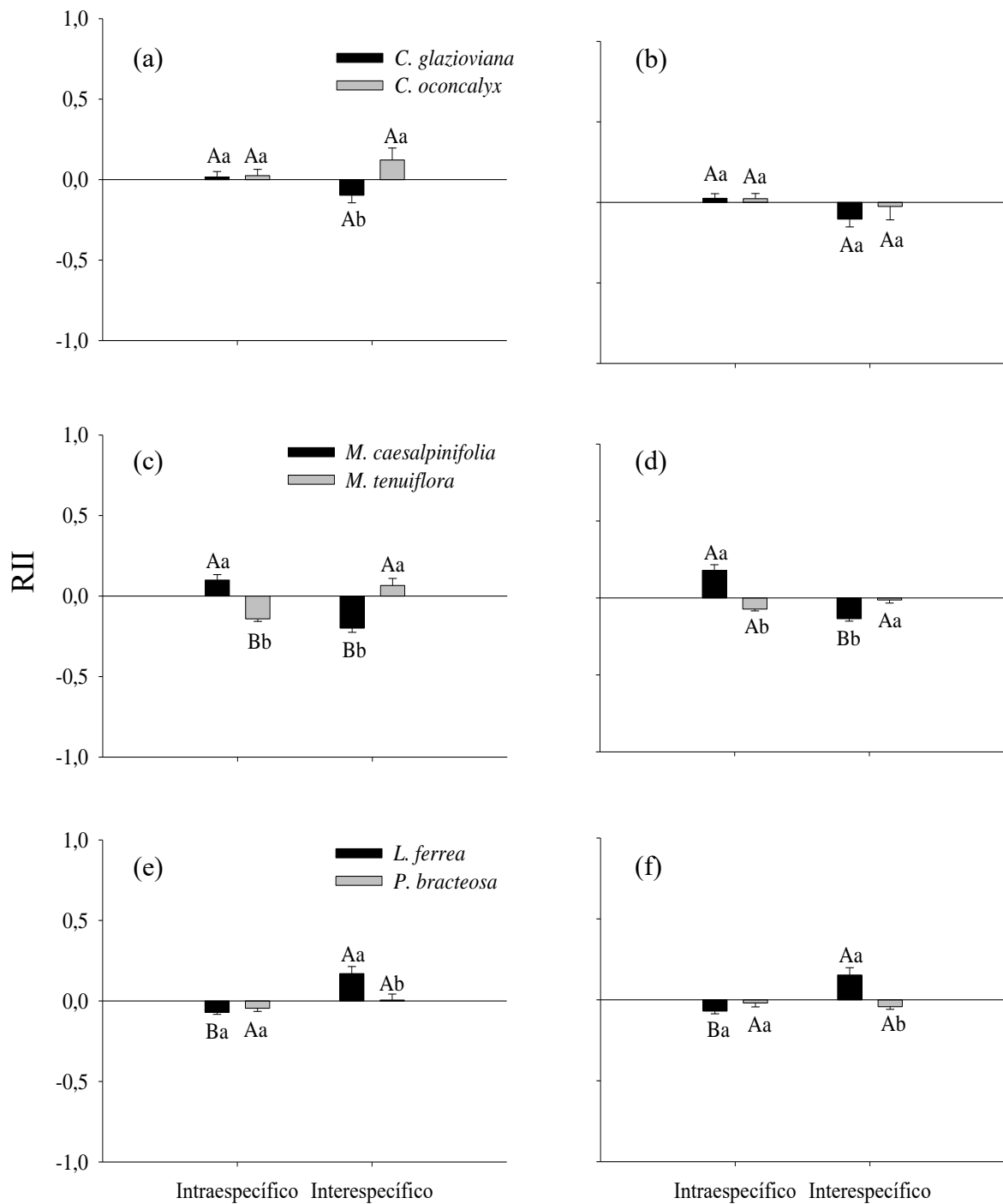


Figura 5 – Índice de intensidade relativa da interação (RII) para os três pares de espécies (*C. glazioviana* e *C. oconcalyx*, *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora* e *L. ferrea* e *P. bracteosa*) nos dois tratamentos, controle (esquerda) e seca (direita). O RII foi calculado com os valores da biomassa final. As letras maiúsculas representam a comparação entre as interações intra- e interespecíficas para cada espécie e as letras minúsculas representam a comparação entre espécies dentro da interação intra- e interespecíficas.

4 DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que espécies com diferentes graus de parentesco em ambientes sazonalmente secos, não apresentam conservadorismo de características funcionais associada a proximidade filogenética. Adicionalmente, fornecemos evidências que há uma convergência nas estratégias fisiológicas relacionadas ao uso da água, principalmente, entre espécies com maior grau de parentesco. Diferentemente do que esperávamos, a maior proximidade filogenética (par de *Cordia*) não gerou interações mais negativas (competição), o observado foi que a semelhança de estratégias no uso da água não influencia no processo de competição. Entretanto, o resultado das interações é dependente das diferenças de habilidades competitivas e não é a soma das diferenças que aumentam a competição (par de *L. ferrea* e *P. bracteosa*), mas a eficiência da habilidade (par de *Mimosa*).

Em ambientes com restrição de recursos, ex. sob clima sazonalmente secos (áridos e semiáridos), as características funcionais podem ser mais influenciadas pelo filtro ambiental do que por fatores filogenéticos (Reich et al., 2003). Ao associarmos o comportamento do paradigma clássico de iso/anisohídrica com o π TLP (ponto de perda de turgor), ambas características fornecem evidências relacionadas a capacidade de tolerância à seca (Sade et al., 2012; Bartlett et al., 2012). Por exemplo, a espécie *L. ferrea* demonstrou comportamento mais isohídrico do que todas as outras espécies, além disso, elevado valor π TLP. A associação dessas características possibilitou que o fechamento estomático nessa espécie ocorresse mais tardiamente do que em todas as outras espécies (Fig.4b). A consequência, desse maior tempo de assimilação refletiu na taxa de crescimento relativo (TCR) que não sofreu nenhuma influência negativa pela seca (Tab.3). Provavelmente, o maior tempo de abertura estomática em espécies com maior tolerância a seca permite o crescimento e acúmulo de reservas energéticas, que de acordo com Sala et al (2012) é uma característica comum em espécies lenhosas de ambientes secos. Além disso, os gastos dessas reservas para suprir as demandas metabólicas, como o crescimento e a respiração durante o período desfavorável (ver Mitchell et al., 2014) pode, conseqüentemente, influenciar nos resultados da competição por água, conferindo maior habilidade competitiva para as espécies com essa estratégia.

Pensando na teoria de Tilman (1990) que diz que espécies que mantêm suas funções em baixas concentrações do recurso é superior competitivamente, e associando essa hipótese com nossos resultados, sugerimos que as espécies mais isohídricas mantêm suas funções por mais tempo quando a água é o recurso limitante. Isso porque evitam a perda excessiva de água e não expõem os tecidos a grandes pressões negativas (Tardieu; Simonneau, 1998; MartinezVilalta

et al., 2014). Além disso, espécies que apresentam maior π TLP também são naturalmente mais tolerantes a seca (Bartlett *et al.*, 2012). Portanto, possivelmente a suspensão das atividades como o crescimento deverá ser limitado apenas em elevados níveis de estresse hídrico, conferindo para essas espécies em escala temporal maior vantagem competitiva diante de espécies menos tolerantes.

Ao observarmos as interações, identificamos que espécies muito similares funcionalmente apresentam especificidade que podem influenciar nas interações. No caso das espécies do gênero *Cordia*, no tratamento controle não houve diferenças entre as interações intraespecífica e interespecífica nas duas espécies (Fig.5a, b). Contudo, *C. oconcalyx* se beneficia positivamente quando não há limite de água. Sob condições de seca, *C. oconcalyx* reduz as taxas de crescimento, e embora tenha estratégias fisiológicas semelhantes a *C. glazioviana* (parciais isohídricas), o π TLP é menor em *C. oconcalyx* (Tab.1). Acreditamos que essa última característica tenha relação com o motivo que limitou o crescimento de *C. oconcalyx* em relação a *C. glazioviana*, por tolerar condições de seca mais severas.

Nas interações entre as espécies do gênero *Mimosa*, *M. tenuiflora* beneficiou-se nas interações interespecíficas sob condições de controle, demonstrando maior crescimento na parte aérea sombreando os indivíduos de *M. caesalpinifolia*. Algumas espécies que necessitam de maior demanda por luz apresentam elevadas taxas de crescimento sob alta radiação por causa da elevada taxa fotossintética (Poorter, 2009). O alto investimento em parte aérea de *M. tenuiflora* também influenciou negativamente na interação intraespecífica. Por outro lado, em *M. caesalpinifolia* sob condições de rega contínua houve interação intraespecífica positiva, o que possivelmente pode estar associada com a maior capacidade de fixação de nitrogênio (ver Sprent, 1999). Em contrapartida, no tratamento de seca, as taxas de crescimento se mantiveram para a espécie *M. caesalpinifolia* nas interações intraespecífica e interespecífica. A espécie *M. tenuiflora* manteve as taxas de crescimento na interação intraespecífica, mas apresentou redução nas taxas quando interagiu com *M. caesalpinifolia*. Sugerimos que a influência nas taxas de crescimento de *M. tenuiflora* esteja associada ao seu comportamento mais anisohídrico, e por isso apresenta menor regulação estomática, já que têm o mesmo π TLP que *M. caesalpinifolia* e esta não foi influenciada.

Para o par de espécies co-familiar, *L. ferrea* beneficiou-se positivamente com a presença de *P. bracteosa* no tratamento controle, enquanto *P. bracteosa* não foi influenciada pela identidade do vizinho, mantendo o mesmo índice para as duas interações intraespecífica e interespecífica. Essa interação positiva em *L. ferrea* pode estar associada com a estratégia

fisiológica mais conservativa no uso da água e tolerante a seca. Sob condições de seca, embora as duas espécies demonstrem diferentes estratégias, nenhuma delas tiveram suas taxas de crescimento influenciadas pelo estresse hídrico. Acreditamos que por essas duas espécies terem o π TLP maior do que todas as outras espécies, seria necessário um período de estresse maior para observarmos os efeitos negativos da seca nas taxas de crescimento. Além disso, acreditamos que *L. ferrea*, por ser mais isohídrica em relação a *P. bracteosa* necessite de um estresse hídrico maior para ser influenciada negativamente pela seca nas suas taxas de crescimento.

Esse trabalho fornece evidências para o esclarecimento do processo de competição influenciado pela similaridade funcional e lança ideias de como explicar o processo de competição por água através de estratégias hidráulicas e características de tolerância à seca como o π TLP. Já que a competição por água não foi maior entre as espécies mais similares funcionalmente (*C. glazioviana* e *C. oconcalyx*) e a competição entre o par intermediário (*Mimosa tenuiflora* e *M. caesalpinifolia*) foi maior do que o par mais diferente funcionalmente (*L. ferrea* e *P. bracteosa*). Isso mostra que há uma imprevisibilidade nas dinâmicas competitivas quando avaliadas a partir de diferenças ou semelhanças funcionais para explicar o processo de competição. Pois, nem sempre diferenças na funcionalidade estão associadas com a estabilidade na coexistência como proposto por Webb *et al* (2002), assim como grandes diferenças de características não necessariamente, estarão associadas com grandes diferenças de habilidades competitivas (Mayfield *et al.*, 2010).

Não é a soma de diferenças ou semelhanças funcionais que determinam o efeito positivo ou negativo das interações, mas a especificidade das espécies. Pois, *M. tenuiflora* foi capaz de se beneficiar competitivamente nos estágios iniciais por apresentar uma característica intrínseca e altamente eficiente (rápido investimento de parte aérea) que atua sombreando espécies vizinhas. Acreditamos que independente da proximidade filogenética, *M. tenuiflora*, é capaz de se beneficiar competitivamente nos estágios iniciais por atuar sombreando espécies vizinhas, e consequentemente, beneficiar-se mais eficientemente dos recursos.

Acreditamos que somente a competição pelo recurso água não determina a superioridade competitiva de uma espécie sobre a outra. Isso porque, os resultados das interações são ponderados pelas interações sem o recurso limitante (controle) e pelos resultados das interações sob o efeito do estresse. Dessa forma, espécies que teoricamente em condições de alta disponibilidade hídrica é melhor em termos de competições por nutrientes ou por luz, pode apresentar vantagens nas interações, mesmo que em condições de seca tenha o

crescimento limitado primeiro. Além disso, deve-se levar em consideração que em ambientes naturais a disponibilidade hídrica nem sempre está disposta de forma homogênea, por consequência dos pulsos de precipitação que causa estratificação vertical da água no solo. Desta forma, as interações podem variar de acordo com a segregação de nichos hidrológicos (Silvertown *et al.*, 2015). Diante desses argumentos, concluímos que a similaridade funcional devido à proximidade filogenética não foi o fator determinante para os resultados das interações e, que estratégias fisiológicas analisadas em conjunto com maior tolerância à seca (π TLP) podem servir como mecanismos para explicar o processo de competição pelo recurso água.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D., 1999. **Comparative plant ecology and the role of phylogenetic information.** in M Press, J Scholes, M Barker, eds. *Physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford. Pp 391–413.
- Allen, C. A; Breshears, D. D., 1998. **Drought-induced shift of a forest–woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation.** *Proceedings of the National Academy of Science USA.* 95: 14839–14842.
- Alexandrou, M. A; Cardinale, B. J; Hall, B. J. D; Delwiche, C. F; Fritschie, K; Narwani, A; Venail, P. A; Bentlage, B; Pankey, M. S; Oakley, T. H., 2015. **Evolutionary relatedness does not predict competition and co-occurrence in natural or experimental communities of green algae.** *The Royal Society.* <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1745>.
- Armas, C; Ordiales, R; Pugnaire, F. L., 2004. **Measuring plant interactions: a new comparative index.** *Ecology.* 85: 2682–2686.
- Bartlett M, Scoffoni C, Sack L., 2012. **The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis.** *Ecology Letters.* 15: 393–405.
- Blomberg, S. P; Garland, T. Jr., 2002. **Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods.** *J. Evol. Biol.* 15: 899–910.
- Blomberg, S.P; Garland, T. Jr; Ives, A. R., 2003. **Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile.** *Evolution.* 57: 717–745.
- Borchert R., 1994. **Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees.** *Ecology.* 75:1437-1449.
- Cahill, J. F; Kembel, S. W; Lamb, E. G; Keddy, P. A., 2007. **Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants?** *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics.* 10: 41–50.
- Cavender-Bares, J; Kozak, K. H; Fine, P. V. A; Kembel, S. W., 2009. **The merging of community ecology and phylogenetic biology.** *Ecology Letters.* 12: 693–715.
- Chesson, P., 2000. **Mechanisms of maintenance of species diversity.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 31: 343–366.
- Choat, B, Ball, M. C; Luly, J. G; Holtum, J. A. M., 2005. **Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia.** *Trees.* 19:305-311.
- Craine, J. M; Fargione, J; Sugita, S., 2005. **Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients.** *New Phytologist.* 166: 933–940.
- Craine, J. M; Dybzinski, R., 2013. **MECHANISMS OF PLANT COMPETITION**

Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*. 27: 833–840.

Godoy, O; Stouffer, D. B; Kraft, N. J. B; Levine, J. M., 2017. **Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences.** *Ecology*. 98:1193–1200.

Kraft, N. J. B.; Godoy, O.; Levine, J. M., 2015. **Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 112: 797–802.

Lebrija-Trejos, E; Pérez-García, E. A; Meave, J. A; Bongers, F; Poorter, L., 2010. **Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system.** *Ecology*. 91: 386-398.

Levitt J., 1972. **Responses of plants to environmental stresses.** Academic Press: New York. pp 732

Lossos, L. B., 2008. **Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species.** *Ecology Letters*. 11: 995–1007.

Lyu, S; Liu, X; Venail, P; Zhou, S., 2017. **Functional dissimilarity, not phylogenetic relatedness, determines interspecific interactions among plants in the Tibetan alpine meadows.** *Oikos* 126: 381–388.

MacArthur, R; Levins, R., 1967. **The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species.** *The American Naturalist*. 101: 921

Marengo, J. A; Alves, L. M; Alvala, R. C. R; Cunha, A. P; Brito, S; Moraes, O. L. L., 2017 **Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region.** *Academia Brasileira de Ciências*. 90: 1973-1985.

Martinez-Vilalta, J; Poyatos, R; Aguade, D; Retana, J; Mencuccini, M., 2014. **A new look at water transport regulation in plants.** *New Phytologist*. 204: 105–115.

Mayfield, M. M.; Levine, J. M., 2010. **Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities.** *Ecology Letters*, 13: 1085–1093.

McDowell, N. G., 2011. **Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality.** *Plant physiology*. 155:1051-1059.

Mitchell, P. J; O'Grady, A. P; Tissue, D. T; Worledge, D; Pinkard, E. A., 2014. **Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies.** *Tree Physiology*. 34:443–458.

Moro, M. F; Lughadha, E. N; Filer, D; Martins; Araújo, F. S; Martins, F.R., 2014. **A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys.** *Phytotaxa*. 160: 1-118.

- Narwani, A.; Alexandrou, M. A.; Oakley, T. H.; Carroll, I. T.; Cardinale, B. J., 2013. **Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae.** *Ecology Letters*. 16: 1373–1381
- Pennington, R. T.; Lavin, M.; Oliveira-Filho, A., 2009. **Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:437–57.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E., 2013. **New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide.** *Australian Journal of Botany*. 61: 137–234.
- Poorter, L; Hayashida-Oliver, Y., 2000. **Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest.** *Journal of Tropical Ecology*. 16:481–498.
- Poorter L, Markesteijn L (2008) **Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species.** *Biotropica*. 40:321-331.
- Poorter, L., 2009. **Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests.** *New phytologist*, 181: 890-900.
- Reich P. B; Wright, I. J; Cavender-Bares, J; Craine, J. M.; Oleksyn, J; Westoby, M; Walters, M. B., 2003. **The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies.** *International Journal of Plant Sciences*.164:143-164.
- Sala, A; Woodruff, D. R; Meinzer, F. C., 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*. 32: 764–775.
- Sade, N; Gebremedhin, A; Moshelion, M., 2012. **Risk-taking plants: anisohydric behaviour as a stress-resistance trait.** *Plant signaling & behaviour*. 7: 767-770.
- Sampaio, E. V. S. B. **Overview of the Brazilian Caatinga: in seasonally dry tropical forests.** Bullock, S. H; Mooney, H. A; Medina, E., 1995. Cambridge University Press, p. 35-63.
- Silvertown, J; Araya, Y; Gowing, D., 2015. **Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review.** *Journal of Ecology*, 103, 93–108.
- Schwinning, S; Sala. O. E., 2004. **Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems.** *Oecologia*. 141: 211–220.
- Sprent, J. I.,1999. **Nitrogen fixation and growth of non-crop legume species in diverse environments.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2: 149-162.
- Tardieu. F; Simonneau. T., 1998. **Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours.** *Journal of Experimental Botany*. 49:419–432.
- Tilman, D., 1990. **Mechanisms of plant competition for nutrients the elements of a predictive theory of competition.** *Perspectives on Plant Competition* (eds Grace, J. B;

Tilman, T). Academic Press, New York. pp. 484.

Tyree, M.T; Hammel, H.T., 1972. **Measurement of turgor pressure and water relations of plants by pressure bomb technique.** J. Exp. Bot. 23, 267–282.

Webb, C. O; Ackerly, D. D; McPeck, M. A; Donoghue, M. J, 2002. **Phylogenies and community ecology.** Annual Review of Ecology and Systematics. 33: 475–505.

Wright, I. J; Westoby, M, Reich, P. B., 2002. **Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span.** J Ecol. 90:534–543.

Münkemüller, T; Lavergne, S; Bzeznik, B; Dray, S; Jombart, T; Schiffrers, K; Thuiller, W., 2012. **How to measure and test phylogenetic signal.** Methods in Ecology and Evolution. 3: 743-756.

APÊNDICE A – DENDROGRAMA FILOGENÉTICO

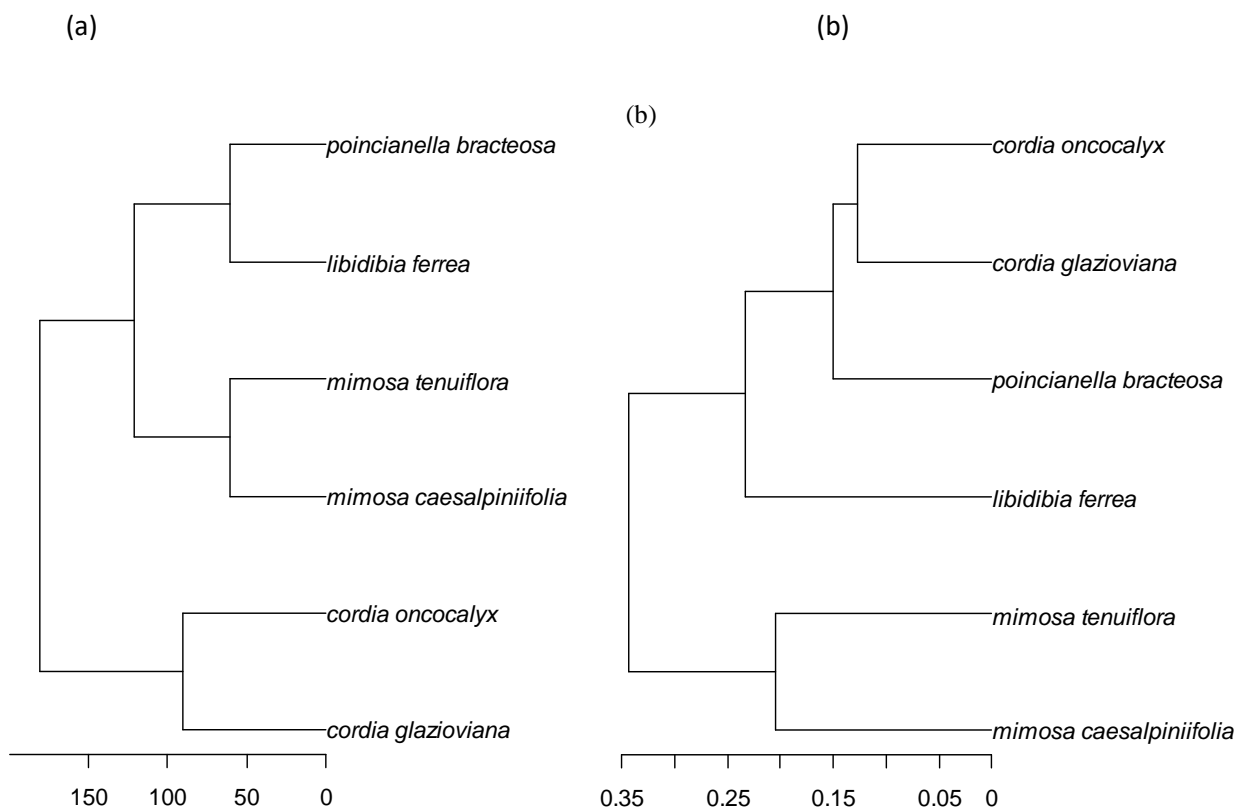


Figura 6 Dendrograma filogenético (a) e funcional (b).