

**COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DE  
ESPÉCIES OCORRENTES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS NA  
DIAGONAL SECA ORIENTAL**

**VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF  
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
JUNHO – 2025



**COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DE  
ESPÉCIES OCORRENTES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS NA  
DIAGONAL SECA ORIENTAL**

**VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA**

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dra. Maura Da Cunha

Coorientador: Dr. Saulo Pireda

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
JUNHO – 2025

**FICHA CATALOGRÁFICA**  
UENF - Bibliotecas  
Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

S586	Silva, Vanessa Xavier Barbosa da.
	Composição florística e estratégias adaptativas de espécies ocorrentes em diferentes fitofisionomias na Diagonal Seca Oriental / Vanessa Xavier Barbosa da Silva. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.
	131 f. : il. Inclui bibliografia.
	Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2025. Orientadora: Maura da Cunha. Coorientador: Saulo Pireda Fernandes.
	1. Diagonal Seca. 2. Ecossistemas secos. 3. Atributos funcionais. 4. Savanas. 5. Florestas estacionais. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.
	CDD - 577

# COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DE ESPÉCIES OCORRENTES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS NA DIAGONAL SECA ORIENTAL

VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 27 de junho de 2025

Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente  
 CLAUDIA FRANCA BARROS  
Data: 05/09/2025 15:42:10-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

Profa. Dra. Cláudia Franca Barros (Doutora em Ciências Biológicas - Biofísica) – JBRJ

Documento assinado digitalmente  
 HAROLDO CAVALCANTE DE LIMA  
Data: 08/09/2025 22:44:50-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

Prof. Dr. Haroldo Cavalcante de Lima (Doutor em Ecologia) – JBRJ

Documento assinado digitalmente  
 MARIO LUIS GARBIN  
Data: 08/09/2025 08:31:55-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

Prof. Dr. Mário Luís Garbin (Doutor em Ecologia) – UFES

Documento assinado digitalmente  
 SAULO PIREDA FERNANDES  
Data: 01/09/2025 11:56:11-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

Dr. Saulo Pireda Fernandes (Doutor em Biociências e Biotecnologia) – UENF

Documento assinado digitalmente  
 MAURA DA CUNHA  
Data: 29/08/2025 14:06:44-0300  
Verifique em <https://validar.itd.gov.br>

---

Profa. Dra. Maura Da Cunha (Doutora em Ciências Biológicas - Biofísica) – UENF

Este trabalho foi desenvolvido no Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, sob a orientação da Dra. Maura Da Cunha e do Dr. Saulo Pireda, com financiamento de apoio a pesquisa da **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior** (CAPES) – Código de Financiamento 001, da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), e bolsa de doutorado concedida pela CAPES.

*“A ship in harbor is safe, but that’s not what ships are built for.”*

*John A. Shedd, Salt from My Attic, 1928.*

*À minha maior bênção, minha filha Mariam, que nasceu junto com os capítulos mais desafiadores desta tese — e com eles, nasceu também uma nova versão de mim. Que este trabalho seja, um dia, uma das muitas formas de te mostrar que é possível persistir.*

## Agradecimentos

A Deus, em primeiro lugar e sempre, Único e Criador. Por ter me concedido o dom da vida, por iluminar os caminhos nos momentos de incerteza, por renovar minhas forças nas madrugadas silenciosas e por todas as bênçãos que eu jamais conseguiria quantificar.

Ao meu marido, Tarik, por ser o primeiro a me apoiar, a incentivar os meus sonhos, a me mostrar que as coisas são possíveis, por aguentar os meus silêncios, por ser calmaria enquanto eu era tempestade e por cuidar sempre da nossa família.

A minha princesinha, Mariam, minha maior bênção. Obrigada, meu amor, por ser a minha maior parceira nessa caminhada, pelos abraços ingênuos em meio às crises, por me fazer rir quando estava concentrada e por ser o meu maior propósito nos momentos de exaustão. Você é a luz da minha vida!

Aos meus pais, Sônia e Virmondes, por me ensinarem, com o exemplo, o valor do esforço, da honestidade e da perseverança. Agradeço a vocês por todo investimento na minha educação, não só financeiro, mas também emocional. Obrigada por serem meu refúgio e conforto nas dificuldades, por me darem carinho e sustento, e por sempre me incentivarem para que eu possa conquistar os meus sonhos.

Aos meus irmãos, Patrícia, Pablo e Felipe, por sempre me darem alegria nos momentos de tristeza, cada um à sua maneira. Obrigada por me lembrarem do valor da família, por me incentivarem a persistir quando as coisas estão difíceis, por serem meus melhores psicólogos, por me fazerem escutar umas verdades quando eu mais precisei, rs.

A minha querida orientadora, Dra. Maura Da Cunha, pela enorme paciência, por me permitir a curiosidade científica e por ter sido um porto seguro em meio às instabilidades do meu processo científico e pessoal. Sua compreensão e carinho me ensinaram tanto quanto a ciência. Obrigada por acreditar no meu potencial mesmo quando eu mesma duvidava e por ser sempre minha maior inspiração nessa jornada científica e acadêmica.

Ao meu coorientador, Saulo, que talvez não costume distribuir sorrisos fáceis, mas sempre me ofereceu algo muito mais valioso: discernimento e firmeza. Obrigada por nunca ter descontado em mim os estresses que eu mesma te causei (e não foram

poucos, rs), por me ouvir com paciência quando eu estava confusa, e por sempre me aconselhar com franqueza, mesmo nos assuntos que iam além da tese.

A todos os meus queridos e inesquecíveis amigos de laboratório: ex-mauretes e novos mauretes. Peço desculpas por não listar aqui cada nome individualmente (o grupo cresceu, rs), mas seria injusto correr o risco de esquecer alguém. Saibam que cada gesto, conversa, ajuda ou simples companhia no laboratório teve um lugar extremamente importante neste caminho. Afinal, ao longo de 15 anos juntos nessa caminhada, o mínimo seria chamá-los de família!

Aos professores, técnicos e funcionários do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual e do Laboratório de Ciências Ambientais, pela base sólida e todo apoio oferecidos para minha formação científica.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UENF por ter proporcionado as condições acadêmicas, científicas e estruturais que viabilizaram a realização deste trabalho.

Aos membros da banca avaliadora desta tese, Dra. Claudia Franca Barros, Dr. Haroldo Cavalcante de Lima e Dr. Mário Luís Garbin, pela disponibilidade e por aceitarem o convite para avaliar este trabalho.

E a todas as pessoas que estiveram comigo durante esse processo, me apoiando, incentivando e colaborando para que este trabalho se tornasse possível.

Muito obrigada!

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	1
<b>ABSTRACT.....</b>	3
<b>1. INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	5
<b>2. OBJETIVO GERAL .....</b>	8
<b>    2.1    OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....</b>	9
<b>3. REFERÊNCIAS .....</b>	10
<b>Capítulo 1 – Caracterização da Diagonal Seca Oriental quanto aos seus aspectos fitogeográficos, climáticos e edáficos .....</b>	14
Abstract .....	15
Resumo .....	14
Introdução .....	16
A Região Neotropical.....	17
Contexto histórico e biogeográfico da Diagonal Seca .....	18
Aspectos climáticos da Diagonal Seca.....	21
Principais fitofisionomias associadas à Diagonal Seca .....	23
<i>Florestas Estacionais</i> .....	24
<i>Formações savânicas</i> .....	25
<i>Vegetação associada a afloramentos rochosos</i> .....	26
Pressão antrópica, mudanças climáticas e desafios de conservação .....	27
Referências bibliográficas .....	29
<b>Capítulo 2 – Composição florística e distribuição fitogeográfica de espécies ocorrentes na Diagonal Seca Oriental.....</b>	41
Abstract .....	42
Resumo .....	41
Introdução .....	43
Materiais e métodos .....	45
Tratamento e análise dos dados .....	45
<i>Análise de riqueza florística</i> .....	45
Análises de Similaridade .....	45
Análise de amplitude fitofisionômica e categorização funcional das espécies .....	46

<b>Resultados .....</b>	<b>47</b>
<i>Frequências de ocorrência das famílias, gêneros e espécies da Diagonal Seca.....</i>	47
<i>Distribuição da riqueza de espécies na Diagonal Seca.....</i>	49
<i>Análises de Similaridade.....</i>	50
<i>Categorização funcional das espécies em generalistas e especialistas de acordo com a amplitude fitofisionômica .....</i>	54
<b>Discussão.....</b>	<b>55</b>
<i>Famílias, gêneros e espécies representativos da Diagonal Seca .....</i>	56
<i>Agrupamentos de similaridade florística.....</i>	60
<b>Conclusão .....</b>	<b>61</b>
<b>Referências .....</b>	<b>62</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO II .....</b>	<b>72</b>
<b>Capítulo 3 – Estratégias ecológicas entre espécies generalistas e especialistas da Diagonal Seca Oriental .....</b>	<b>81</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>83</b>
<i>Introdução .....</i>	84
<i>Materiais &amp; Métodos.....</i>	85
<i>Análises estatísticas.....</i>	86
<i>Tratamento dos dados para visualização geoespacial .....</i>	87
<b>Resultados .....</b>	<b>87</b>
<i>Análise de similaridade funcional (UPGMA) e de Componentes Principais (PCA) ...</i>	89
<i>Análise espacial dos atributos funcionais nas diferentes fitofisionomias da DSO .....</i>	92
<b>Discussão.....</b>	<b>95</b>
<i>Estratégias ecológicas de aquisição e uso de recursos .....</i>	95
<b>Referências .....</b>	<b>100</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO III .....</b>	<b>105</b>
<b>4. Considerações finais.....</b>	<b>114</b>

## LISTA DE FIGURAS

### **Capítulo 1**

<b>Figura 1.</b> Mapa da Diagonal Seca Oriental e seus respectivos biomas: Caatinga, Cerrado e Chaco .....	19
<b>Figura 2.</b> Status de conservação das espécies na Diagonal Seca. A – Número total de espécies por categoria de ameaça na Diagonal Seca. A análise considera apenas uma entrada por espécie, independentemente do bioma de ocorrência. B – Número de espécies por categoria de ameaça nos biomas da Diagonal Seca. A contagem considera apenas uma ocorrência por espécie por bioma. Cr Criticamente em Perigo (CR), Em Perigo (EN), Vulnerável (VU), Quase Ameaçada (NT), Pouco Preocupante (LC) e Não Avaliada (NE) .....	28

### **Capítulo 2**

<b>Figura 1.</b> A. Famílias mais frequentes. B. Gêneros mais frequentes. C. Espécies mais frequentes. D. Distribuição percentual das espécies registradas por bioma na Diagonal Seca. As barras indicam A-C. o número total de registros de ocorrências por família, gênero e espécie em cada bioma (Caatinga, Cerrado e Chaco); D. a proporção relativa de espécies presentes em cada bioma com base na matriz de presença/ausência construída a partir dos inventários florísticos .....	48
<b>Figura 2.</b> Diagrama de Sankey mostrando as conexões entre as 7 famílias botânicas mais ricas (coluna da esquerda) e os 30 gêneros mais representativos em número de espécies (coluna da direita) na Diagonal Seca. A largura dos fluxos é proporcional ao número de espécies distintas associadas a cada família-gênero. As cores dos fluxos indicam a família de origem de cada gênero. Números entre colchetes indicam a riqueza de cada gênero .....	49
<b>Figura 3.</b> Distribuição da riqueza florística ao longo da Diagonal Seca. A riqueza é representada pelo número de espécies distintas registradas dentro de cada hexágono utilizando-se os dados de ocorrência georreferenciados .....	50
<b>Figura 4.</b> Análise NMDS, utilizando a distância de Jaccard, representando a dissimilaridade florística entre 16 fitofisionomias dos três biomas da Diagonal Seca. Valor de Stress = 0.098 .....	51

<b>Figura 5.</b> Análise do dendrograma (UPGMA), utilizando a distância de Jaccard, para verificar a similaridade florística entre fitofisionomias da Diagonal Seca .....	52
<b>Figura 6.</b> Agrupamentos florísticos formados através da análise de similaridade com distância de Jaccard e dendrograma hierárquico UPGMA. As cores representam conjuntos de fitofisionomias mais semelhantes, independentemente dos biomas .....	53
<b>Figura 7.</b> Diagrama de pontos mostrando a distribuição das espécies da Diagonal Seca de acordo com sua amplitude fitofisionômica (eixo X) e frequência de registros de ocorrência (eixo Y, na escala logarítmica). As espécies foram classificadas em três grupos funcionais: generalistas (amplitude $\geq 6$ e frequência $\geq 30$ ), especialistas (amplitude $\leq 3$ e frequência $\geq 10$ ) e intermediárias. Linhas tracejadas indicam pontos de corte utilizados nessa categorização .....	54
<b>Capítulo 3</b>	
<b>Figura 1.</b> Valores médios dos fatores climáticos entre espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca. A – D: Boxplots das variáveis climáticas. A. Temperatura média anual ( $^{\circ}\text{C}$ ); B. Precipitação anual (mm); C. Duração do déficit hídrico (dias); D. Severidade do déficit hídrico (mm). Os valores representam médias por espécie e os asteriscos indicam diferenças significativas entre os grupos (t-test, $P < 0,01^{**}$ ; $P < 0,001^{***}$ ) .....	88
<b>Figura 2.</b> A – B: Distribuição edáfica das espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca, com base nas fitofisionomias onde ocorrem. A. Classes de drenagem do solo, variando de "excessivamente drenado" a "muito mal drenado" (EMBRAPA, 2018 – Sistema de Classificação de Solos); B. Classes de fertilidade do solo, expressas em função da saturação por bases (TBS%), de "hipo-distrófico (0–10%)" a "hiper-eutrófico (75–100%)". As barras representam a proporção relativa (%) de espécies em cada classe, por grupo funcional .....	89
<b>Figura 3.</b> Dendrograma gerado por agrupamento hierárquico (UPGMA) dos atributos funcionais (área foliar específica, teor de nitrogênio foliar, densidade do caule e altura da planta) de espécies da Diagonal Seca, baseando-se na distância Euclidiana. Espécies em vermelho indicam especialistas e, em azul, espécies generalistas. Faixas coloridas de fundo representam os cinco agrupamentos resultantes do corte no	

dendrograma (`cutree` = 5), utilizados para interpretação complementar dos agrupamentos funcionais ..... 90

**Figura 4.** Análise de componentes principais (PCA) baseada em quatro atributos funcionais das espécies ocorrentes na Diagonal Seca. A ordenação indica gradientes funcionais associados a estratégias aquisitivas e conservativas de uso de recursos. Os cinco agrupamentos funcionais foram obtidos a partir do dendrograma hierárquico aglomerativo (UPGMA) considerando as estratégias ecológicas das espécies: estrategista extrema de investimento foliar (em vermelho), conservativas tolerantes ao estresse (em azul), estrategistas estruturais (em verde), aquisitivas de investimento foliar (em roxo), e conservativas de investimento em altura (em laranja). SLA – área foliar específica (Specific Leaf Area); Leaf N – teor de nitrogênio foliar; SSD – densidade do caule (Stem Specific Density); Height – altura da planta ..... 91

**Figura 5.** Distribuição espacial interpolada dos atributos funcionais ao longo da Diagonal Seca Oriental (DSO). A interpolação foi feita a partir dos valores médios das 14 espécies selecionadas, com base em pontos de ocorrência georreferenciados. A interpolação foi realizada utilizando o método de Akima com resolução de  $100 \times 100$  células regulares, e os resultados foram recortados no limite da Diagonal Seca (Caatinga, Cerrado e Chaco). Para suavização de áreas com baixa densidade de pontos, os pixels situados a mais de 100 km do ponto real mais próximo foram removidos. A escala de cores representa a variação dos atributos, com tons quentes indicando valores mais elevados e tons frios indicando valores mais baixos. As superfícies interpoladas representam uma estimativa dos atributos funcionais ao longo dos gradientes ambientais da DSO, não correspondendo, portanto, às médias exatas de comunidades locais. A – Área foliar específica (SLA,  $\text{mm}^2/\text{mg}$ ); B – Teor de nitrogênio foliar (Leaf N,  $\text{mg/g}$ ); C – densidade específica do caule (SSD,  $\text{g/cm}^3$ ); e D – altura máxima da planta (Height, m) ..... 93

**Figura 6.** Diferenças nos atributos funcionais das espécies da Diagonal Seca entre três fitofisionomias: Savana arborizada (Savanna woodland), Vegetação espinhosa semiárida (Semi-arid thorny woodland) e Floresta Estacional Ribeirinha (Seasonal riverine forest). Atributos funcionais: área foliar específica (SLA), teor de nitrogênio foliar (Leaf N), altura da planta (Height) e densidade da madeira (SSD). Letras diferentes indicam grupos distintos (ANOVA, teste de Tukey,  $p < 0,05$ ) ..... 95

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 3

<b>Tabela 1.</b> Valores médios ( $\pm$ desvio-padrão) dos atributos funcionais das 14 espécies por fitofisionomia na Diagonal Seca. SLA – Área foliar específica (mm <sup>2</sup> /mg); Leaf N – Teor de nitrogênio foliar (mg/g); Height – Altura (m); e SSD – Densidade específica do caule (g/cm <sup>3</sup> ). Valores em negrito correspondem aos valores máximos e mínimos encontrados .....	94
--	----

## RESUMO

A Diagonal Seca Oriental constitui uma região ecológica de alta relevância, conectando os biomas Caatinga, Cerrado e, em menor escala, o Chaco, por meio de um corredor de vegetações abertas e sazonalmente secas. Localizada entre as florestas tropicais úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica, a região destaca-se por sua elevada heterogeneidade ambiental, marcada por regimes climáticos semiáridos a subúmidos, solos com variações de fertilidade e drenagem, e ampla diversidade fitofisionômica. Assim, este trabalho teve como objetivo caracterizar a Diagonal Seca quanto aos seus aspectos fitogeográficos, climáticos e edáficos, através da composição florística e distribuição de espécies nas diferentes fitofisionomias da região, além de analisar como atributos funcionais se relacionam com as condições ambientais onde as espécies ocorrem. Foram realizadas buscas sistemáticas na literatura para caracterizar a Diagonal Seca em relação à sua composição florística, condições ambientais e aspectos fitogeográficos, além do status de conservação da flora residente. Posteriormente, foram realizadas análises multivariadas de ordenação (NMDS) e agrupamento (UPGMA) para identificar grupos florísticos entre espécies. Em seguida, foi realizada uma análise funcional com base em atributos como área foliar específica, densidade da madeira, altura e teor de nitrogênio foliar, a fim de compreender a associação entre estratégias ecológicas das espécies e os filtros ambientais regionais. Os resultados mostraram um elevado número de espécies ainda não avaliadas em relação ao seu status de conservação na Diagonal Seca, refletindo lacunas de conhecimento sobre a flora na região. Além disso, o Cerrado apresentou maior riqueza e diversidade florística, enquanto o Chaco apresentou uma baixa riqueza e representatividade nos dados obtidos, reforçando a necessidade de ampliação dos estudos nesse bioma. A flora da Diagonal Seca é, portanto, organizada por filtros ambientais os quais explicam a distribuição das espécies a partir de seus atributos funcionais, com espécies generalistas ocupando diversas fitofisionomias e espécies especialistas sendo mais limitadas a nichos mais estáveis, como florestas estacionais ribeirinhas. As espécies generalistas utilizam estratégias tanto aquisitivas quanto conservativas, caracterizadas por baixa área foliar específica, maior densidade da madeira e menor teor de nitrogênio foliar, o que favorece a tolerância em ambientes secos e com limitação de nutrientes. Já as espécies especialistas apresentaram estratégias mais aquisitivas, como maior área foliar específica, maior altura e maior teor de nitrogênio foliar, indicando o uso eficiente de recursos. Esses resultados,

portanto, contribuem para a compreensão da distribuição florística na Diagonal Seca, ao apresentar como as espécies respondem de forma diferente aos filtros ambientais nessa região. Além disso, este trabalho fornece subsídios para ações de conservação e manejo em áreas mais vulneráveis à supressão nessa faixa de ecossistemas secos, uma vez que a flora na Diagonal Seca ainda carece de abordagens integradoras entre os biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco.

**Palavras-chave:** Diagonal Seca, Caatinga, Cerrado, Chaco, semiárido, ecossistemas secos, florestas estacionais, savanas

## ABSTRACT

The Eastern Dry Diagonal constitutes an ecologically significant region, connecting the Caatinga, Cerrado, and the Chaco biomes through a corridor of open and seasonally dry vegetation. Located between the humid tropical forests of the Amazon and the Atlantic Forest, the region is known for its high environmental heterogeneity, marked by semi-arid to sub-humid climatic regimes, soils with variations in fertility and drainage, and a wide phytobiognomic diversity. Thus, this study aimed to characterize the Dry Diagonal in terms of its phytogeographic, climatic, and edaphic aspects, through the floristic composition and species distribution across different vegetation of the region, as well as to analyze how functional traits relate to the environmental conditions where the species occur. Systematic literature searches were conducted to characterize the Dry Diagonal regarding its floristic composition, environmental conditions, phytogeographic aspects, and the conservation status of the resident flora. Subsequently, multivariate ordination (NMDS) and clustering (UPGMA) analyses were performed to identify floristic groups among species. Then, a functional analysis was made based on traits such as specific leaf area, wood density, plant height, and leaf nitrogen content, to better understand the association between species' ecological strategies and regional environmental filters. The results revealed a high number of species still not evaluated regarding their conservation status in the Dry Diagonal, reflecting knowledge gaps about the flora in the region. Furthermore, the Cerrado showed greater richness and floristic diversity, while the Chaco exhibited low richness and representation in the data, reinforcing the need to expand studies in this biome. The flora of the Dry Diagonal is, therefore, structured by environmental filters that explain species distribution according to their functional traits, with generalist species occupying multiple formations and specialist species being more restricted to stable niches, such as riparian seasonal forests. Generalist species adopted both acquisitive and conservative strategies, characterized by lower specific leaf area, higher wood density, and lower leaf nitrogen content, which favor tolerance in dry and environments with limited nutrients available. In contrast, specialist species displayed more acquisitive strategies, such as higher specific leaf area, greater height, and higher leaf nitrogen content, indicating efficient use of available resources. These results, therefore, contribute to the understanding of floristic distribution in the Dry Diagonal by demonstrating how species respond differently to environmental filters in this region. Moreover, this study provides insights for conservation and management

actions in areas more vulnerable to vegetation suppression within this area of dry ecosystems, since the flora of the Dry Diagonal still lacks integrative approaches across the Caatinga, Cerrado, and Chaco biomes.

**Keywords:** Eastern Dry Diagonal; Caatinga; Cerrado; Chaco; semi-arid; dry ecosystems; seasonal forests; savannas

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

A Diagonal Seca Oriental da América do Sul representa uma região fundamental na compreensão da biogeografia neotropical, tanto por sua posição entre dois domínios florestais úmidos (Amazônia e Mata Atlântica), quanto pela sua expressiva diversidade ecológica e funcional (Ledo, et al., 2017; Antonelli et al., 2018; Luebert, 2021). Além disso, a região comprehende biomas de extremo interesse ecológico, sendo caracterizada por um mosaico de fitofisionomias secas que refletem adaptações a condições climáticas e edáficas restritivas, como baixa precipitação, estacionalidade acentuada e solos com baixa fertilidade (Luebert, 2021; Bustamante et al., 2012).

A Caatinga, situada no nordeste do Brasil, apresenta uma vegetação tipicamente xeromórfica, composta por cactáceas, bromeliáceas, arbustos de folhas caducifólias e adaptados à sazonalidade marcante na região (Coe & Sousa, 2014). Além disso, é considerada como um dos mais importantes núcleos de florestas secas sazonais da região Neotropical, apresentando elevado endemismo (Fernandes et al., 2022).

O Cerrado, por sua vez, está localizado na região do Planalto Central no Brasil, e é composto por formações savânicas, com vegetação que varia desde campos limpos, caracterizados pelo predomínio de plantas herbáceas, a cerradões densos, os quais abrangem vegetação arbórea com até 70% de cobertura vegetal (Oliveira & Ratter, 2002). Além disso, cerca de 45% do Cerrado é composto por Latossolos, sendo tipicamente ácidos, refletindo um gradiente de vegetação adaptada ao longo desse bioma (Bustamante et al., 2012; Procópio & Barreto, 2021). Na porção sudoeste do Mato Grosso do Sul, é possível encontrar, ainda, uma estreita faixa do bioma Chaco, o qual é caracterizado por florestas secas, de vegetação arbustiva e caducifólias, associadas a solos salinos e adaptadas ao clima quente e seco, com ocorrência de chuvas sazonais (Noguchi et al., 2009; Sartori et al., 2021).

Nesse sentido, a composição de espécies da flora lenhosa presente na Diagonal Seca é influenciada pela existência de diversas fitofisionomias, como florestas estacionais, savanas e afloramentos rochosos, bem como fatores climáticos e edáficos da região. O Cerrado, a Caatinga e o Chaco abrigam táxons únicos, adaptados às condições climáticas áridas e semiáridas, com espécies xerófitas que estão sujeitas a elevados níveis de evapotranspiração e déficit hídrico (Prado, 1993; Oliveira & Ratter, 2002; Coe & Sousa, 2014).

No que se refere à resiliência dos ecossistemas na Diagonal Seca, estudos sobre a composição florística associados a atributos funcionais sobre a tolerância hídrica e adaptação das espécies, são essenciais para a compreensão dos mecanismos os quais determinam a estrutura dessas comunidades (Lavorel et al., 2007). Alguns estudos, que abordam adaptações de plantas no ambiente savântico e florestal, por exemplo, têm sido realizados com o intuito de compreender a dinâmica de limites ecotoniais nas quais esses dois ecossistemas ocorrem simultaneamente (Hoffmann & Franco, 2003; Hoffmann et al., 2005; Viani, 2010; Ratnam et al., 2011; Dantas et al., 2013). Um fator que reforça as diferenças existentes ao longo da Diagonal Seca é a tipologia do solo, por exemplo, onde as savanas, na região central, normalmente ocorrem sobre solos mais ácidos, com maior concentração de alumínio, enquanto florestas secas adjacentes ocorrem sobre solos gradualmente mais férteis (Ruggiero et al., 2002).

Variações entre as espécies acerca de atributos funcionais, como área foliar específica, teor de nitrogênio foliar, condutância estomática e taxa fotossintética têm sido fortemente associadas aos fatores edafoclimáticos (Reich et al, 1991). Apesar de plantas de vegetação savântica alocarem maior biomassa para as raízes e serem mais eficientes no uso da água (Hoffmann & Franco, 2003; Hoffmann et al., 2005), plantas de formações florestais direcionam maior investimento em biomassa aérea, aumentando a concentração de nitrogênio nas folhas e, consequentemente, a área foliar específica, uma vez que estes dois atributos estão relacionados (Reich et al., 1991; Hoffmann et al., 2005).

Além das folhas, o lenho também é um bom indicador de estresse hídrico nas plantas em relação ao ambiente (Kannenberg et al., 2019). A densidade da madeira indica a alocação de carbono para o suporte estrutural da planta, mas pode refletir, também, resistência do xilema à cavitação sob estresse hídrico através do aumento da espessura da parede das fibras (Hacke et al., 2001; Jacobsen et al., 2005). De um modo geral, madeiras mais densas, resultam de um maior investimento de carbono, e tendem a ser associadas com espécies de status sucesional mais lento e longevo, sendo positivamente correlacionadas com sobrevivência e expectativa de vida da planta (Muller-Landau, 2004). Desse modo, a densidade da madeira é considerada como um atributo conservativo, uma vez que é direcionada por fatores filogenéticos (Swenson & Enquist, 2007).

Além de diferenças interespecíficas observadas em uma comunidade, frequentemente resultantes da partição de nicho, os atributos funcionais das plantas podem ser determinados, principalmente, como respostas a filtros ambientais (Borchert, 1994; Swenson & Enquist, 2007). No entanto, grande parte dos estudos sobre ecossistemas secos ainda se concentra em formações florestais tropicais sazonalmente secas (STDFs), negligenciando as savanas, carrascos espinhosos, matas de galeria e ambientes rochosos, por exemplo (Werneck, 2011; Neves et al., 2015). Isso limita a compreensão sobre a funcionalidade e resiliência dos diferentes componentes florísticos da Diagonal Seca. Além disso, à medida que o avanço da fronteira agropecuária e os efeitos das mudanças climáticas se intensificam, há um risco crescente de perda de conectividade e funcionalidade ecológica nesses sistemas (Prevedello & Carvalho, 2006; Antongiovanni et al., 2018).

O estudo de atributos funcionais oferece, portanto, um caminho importante para avaliar a adaptação das espécies aos ambientes secos e prever suas respostas às pressões ambientais (Wright et al., 2004; Lavorel et al., 2007; Díaz et al., 2016).

Diante da complexa região ecológica da Diagonal Seca Oriental, é fundamental compreender os fatores que influenciam a composição florística e as estratégias adaptativas das espécies que a compõem. A análise integrada de atributos funcionais, padrões de distribuição geográfica e variáveis ambientais oferece uma oportunidade de investigar os mecanismos ecológicos subjacentes à estruturação de comunidades vegetais em ambientes secos, onde filtros climáticos, edáficos e biogeográficos atuam de forma mais intensa (Pausas & Austin, 2001; Pennington et al., 2009).

Assim, o presente estudo organiza-se em três capítulos independentes, os quais refletem diferentes aspectos ecológicos da Diagonal Seca Oriental. O primeiro capítulo caracteriza a Diagonal Seca, apresentando o contexto geográfico e histórico dessa região, os processos de degradação que a afetam, e a integração entre os biomas Caatinga, Cerrado e Chaco sob as perspectivas fitogeográfica, climática e edáfica. Essa abordagem permite delimitar o aspecto ecológico da região e compreender os filtros ambientais que atuam sobre a vegetação lenhosa.

No segundo capítulo, a composição e a distribuição das espécies lenhosas ao longo da Diagonal Seca são abordadas, com ênfase na identificação de padrões de riqueza e de similaridade florística entre as diferentes fitofisionomias. Esse capítulo permite reconhecer que agrupamentos florísticos estão presentes na região e como a flora responde a gradientes ambientais relativos às fitofisionomias.

Por fim, o terceiro capítulo corresponde à análise dos atributos funcionais das espécies, com foco na relação entre estratégias ecológicas e os tipos de vegetação onde essas espécies ocorrem. A partir da seleção de atributos morfofuncionais relacionados à aquisição e conservação de recursos, como área foliar específica, teor de nitrogênio, densidade da madeira e altura, busca-se compreender como diferentes estratégias funcionais se associam às condições ambientais das fitofisionomias da Diagonal Seca, revelando possíveis mecanismos de filtragem ambiental e convergência adaptativa (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2016).

Com base nessa estrutura, a presente tese busca responder à seguinte pergunta geral:

**Que estratégias ecológicas e funcionais explicam a organização florística das espécies ao longo das fitofisionomias da Diagonal Seca Oriental?**

Essa questão é respondida a partir dos seguintes questionamentos:

**Capítulo 1 —** Quais são os aspectos históricos, climáticos, edáficos e fitogeográficos que caracterizam a Diagonal Seca, e como esses fatores moldam sua condição atual?

**Capítulo 2 —** Como as espécies de plantas são distribuídas ao longo da Diagonal Seca, e quais agrupamentos florísticos refletem a composição das diferentes fitofisionomias?

**Capítulo 3 —** Como os atributos funcionais das espécies se associam às fitofisionomias da Diagonal Seca, e em que medida esses atributos refletem estratégias adaptativas à seca e aos filtros ambientais regionais?

## **2. OBJETIVO GERAL**

Avaliar a ocorrência e a distribuição das espécies de plantas ao longo da Diagonal Seca Oriental, com base em atributos funcionais associados à tolerância à seca, a fim de compreender os mecanismos ecológicos que estruturam a vegetação nesta região. Adicionalmente, o presente trabalho busca integrar análises da distribuição

geográfica, agrupamentos florísticos e atributos funcionais associados às fitofisionomias dessa região.

## 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Realizar levantamento bibliográfico e caracterizar a Diagonal Seca Oriental com base em seus aspectos fitogeográficos, climáticos e edáficos, delimitando suas principais fitofisionomias e sua condição atual de degradação;
- Identificar as espécies lenhosas ocorrentes nos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, de acordo com sua distribuição por bioma e fitofisionomia;
- Coletar e integrar dados ambientais associados às ocorrências das espécies, incluindo variáveis microclimáticas (temperatura média anual, precipitação anual, déficit hídrico), características edáficas (fertilidade, drenagem) e fitofisionomias;
- Explorar padrões da composição florística entre as fitofisionomias da Diagonal Seca;
- Classificar as espécies lenhosas em generalistas e especialistas, com base na frequência e amplitude de ocorrência entre as diferentes fitofisionomias;
- Relacionar os atributos funcionais das espécies generalistas e especialistas com as condições ambientais das fitofisionomias onde ocorrem.

### 3. REFERÊNCIAS

- Antongiovanni, M., Venticinque, E. M., & Fonseca, C. R. **2018**. Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. *Landscape Ecology*, 33, 1353-1367.
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., & Condamine, F. L. **2018**. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039.
- Borchert, R. **1994**. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437-1449.
- Bustamante, M. M. D. C., Nardoto, G. B., Pinto, A. D. S., Resende, J. C. F., Takahashi, F. S. C., & Vieira, L. C. G. **2012**. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 655-671.
- Coe, H. H. G. & Sousa, L. O. F. **2014**. The Brazilian "Caatinga": ecology and vegetal biodiversity of a semiarid region. *Dry forests: Ecology, species diversity and sustainable management*, 1, 81-103.
- Dantas, V. de L., Batalha, M. A. & Pausas, J. G. **2013**. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. *Ecology*, 94(11), 2454-2463.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. **2016**. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Fernandes, M. F., Cardoso, D., Pennington, R. T. & de Queiroz, L. P. **2022**. The origins and historical assembly of the Brazilian Caatinga seasonally dry tropical forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 723286.
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. **2001**. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457-461.
- Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. **2003**. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91(3), 475-484.
- Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. **2005**. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932-940.

Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S. D. **2005**. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant physiology*, 39(1), 546-556.

Kannenberg, S. A., Novick, K. A., Alexander, M. R., Maxwell, J. T., Moore, D. J., Phillips, R. P., & Anderegg, W. R. **2019**. Linking drought legacy effects across scales: From leaves to tree rings to ecosystems. *Global Change Biology*, 25(9), 2978-2992.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., & Urcelay, C. **2007**. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?

Ledo, R. M. D., & Colli, G. R. **2017**. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of biogeography*, 44(11), 2551-2563.

Luebert, F. **2021**. The two South American dry diagonals. *Frontiers of Biogeography*, 13(4).

Muller-Landau, H. C. **2004**. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.

Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Bueno, M. L., & Oliveira Filho, A. T. **2015**. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1566-1576.

Noguchi, D. K., Nunes, G. P., & Sartori, Â. L. B. **2009**. Florística e síndromes de dispersão de espécies arbóreas em remanescentes de Chaco de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Rodriguésia*, 60, 353-365.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. **2002**. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna, 91-120. Columbia University Press.

Pausas, J. G., & Austin, M. P. **2001**. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 153-166.

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(1), 437-457.

Prado, D. E. **1993**. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*, 48(1), 145-172.

- Prevedello, J. A., & Carvalho, C. D. **2006**. Conservação do Cerrado brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. *Natureza e Conservação*, 4(1), 39-57.
- Procópio, L., & Barreto, C. **2021**. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. *Journal of Soils and Sediments*, 21, 2327-2342.
- Ratnam, J., Bond, W. J., Fensham, R. J., Hoffmann, W. A., Archibald, S., Lehmann, C. E., ... & Sankaran, M. **2011**. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter?. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 653-660.
- Reich, P. B., Uhl, C., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. **1991**. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, 86(1), 16-24.
- Ruggiero, P. G. C., Batalha, M. A., Pivello, V. R., & Meirelles, S. T. **2002**. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160(1), 1-16.
- Sartori, Â. L. B., Souza, P. R. D., & Arruda, R. D. C. D. O. **2021**. Chaco: caracterização, riqueza, diversidade, recursos e interações.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. **2007**. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451-459.
- Viani, R. A. G. **2010**. Atributos funcionais e a distribuição de espécies do cerradão e da floresta estacional semidecidual. 135p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP.
- Werneck, F. P. **2011**. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1630-1648.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. **2004**. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

# CAPÍTULO I

## **Capítulo 1 – Caracterização da Diagonal Seca Oriental quanto aos seus aspectos fitogeográficos, climáticos e edáficos**

*Vanessa Xavier<sup>1</sup>, Saulo Pireda<sup>1</sup>, Maura Da Cunha<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

### **Resumo**

A Diagonal Seca Oriental configura-se como uma importante zona de transição ecológica na América do Sul, conectando os biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco. Esta região compõe um complexo mosaico de fitofisionomias submetidas a condições climáticas severas e forte pressão antrópica. Registros paleoecológicos indicam que essa região teve papel fundamental na conectividade histórica entre os domínios amazônico e atlântico, funcionando como um corredor ecológico durante o Quaternário. Embora estudos anteriores tenham se concentrado majoritariamente nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, outras formações relevantes como savanas e vegetações sobre afloramentos rochosos, ainda carecem de atenção, apesar de sua importância ecológica. Este capítulo caracteriza, de forma holística, a Diagonal Seca Oriental, considerando seus padrões fitogeográficos, climáticos e edáficos com o objetivo de discutir a diversidade de suas fitofisionomias e o estado atual de conservação de sua flora. Os resultados deste capítulo demonstraram uma elevada carência de estudos na Diagonal Seca, principalmente no Chaco, ainda que este bioma se apresente em estado crescente de supressão. Além disso, as análises do status de conservação da flora na Diagonal Seca reforçaram a necessidade de mais estudos e ações de conservação urgentes, uma vez que a lista de espécies ameaçadas de extinção apresentou um elevado número de espécies na categoria “Não Avaliado”.

**Palavras-chave:** Diagonal Seca Oriental, Fitofisionomias neotropicais, Biogeografia, Fragmentação da paisagem

## Abstract

The Eastern Dry Diagonal is defined as an important ecological transition zone in South America, connecting the Caatinga, Cerrado, and Chaco biomes. This region comprises a complex mosaic of phytobiogeographies under harsh climatic conditions and anthropogenic pressure. Paleoecological records indicate that this region had a fundamental role in the historical connectivity between the Amazonian and Atlantic domains, functioning as an ecological corridor during the Quaternary. Although previous studies have focused mainly on the Seasonally Dry Tropical Forests, other relevant formations such as savannas and vegetation on rocky outcrops still lack attention, despite their ecological importance. This chapter holistically characterizes the Eastern Dry Diagonal by considering its phytogeographic, climatic, and edaphic patterns, with the aim of discussing the diversity of its vegetation and the current conservation status of its flora. The results of this chapter revealed a significant shortage of studies in the Dry Diagonal, particularly in Chaco, even though this biome is undergoing increasing suppression. Moreover, analyses of the conservation status of the flora in the Dry Diagonal reinforced the need for further studies and urgent conservation actions, since the list of threatened species included a high number of taxa classified as “Not Evaluated.”

**Keywords:** Eastern Dry Diagonal, Neotropical vegetation types, Biogeography, Landscape fragmentation

## Introdução

As pressões antrópicas de colonização e industrialização, além das mudanças das condições climáticas têm fragmentado a vegetação e afetado a sua conectividade ao longo do tempo. As conexões históricas entre o domínio amazônico e o domínio atlântico na América do Sul indicam a ocorrência de um forte intercâmbio biótico no passado entre essas duas florestas (Ledo & Colli, 2017; Souza & Ribeiro, 2017; Antonelli et al., 2018). Registros paleológicos sugerem que, durante o período glacial, as florestas secas criavam corredores ecológicos entre Amazônia e Mata Atlântica (Ledo & Colli, 2017). Concomitantemente, enclaves úmidos, como brejos de altitude e matas de galeria, no Cerrado e na Caatinga forneciam condições propícias para a sobrevivência de espécies de florestas úmidas e preservação da diversidade genética (Meave et al., 1991; Tabarelli & Santos, 2004). Assim, os corredores de vegetação seca forneceram rotas de migração e refúgios climáticos durante o Quaternário, moldando a composição florística atual na América do Sul. Trabalhos como Prado & Gibbs (1993), Oliveira-Filho & Ratter (1995), Pennington et al. (2000), Tabarelli & Santos (2004) são apenas alguns dos vários estudos que fornecem bases para a compreensão desses corredores ecológicos no contexto biogeográfico da América do Sul.

Nesse sentido, é importante ressaltar que o histórico climático foi fundamental na modulação da biodiversidade na Diagonal Seca Oriental da América do Sul (Luebert, 2021), ou Diagonal de Formações Abertas (Vanzolini & Williams, 1970), tornando essa região uma área de grande importância ecológica.

A maioria dos estudos sobre a flora de ecossistemas secos engloba aspectos generalizados de fitofisionomias nela inseridas, considerando, muitas vezes, somente as regiões de transição ecológica de biomas florestados para abertos, como as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs) (Werneck, 2011; Neves et al., 2015). Essas florestas geralmente estão situadas em regiões de “tensão ecológica”, as quais possuem uma transição entre fitofisionomias distintas, ou biomas mais secos, como o Cerrado. (Durigan & Ratter, 2006; Mews et al., 2011; Mews et al., 2012). Entretanto, a atenção maior na literatura para esse tipo específico de vegetação acaba negligenciando outras formações importantes como, por exemplo, vegetação associada à afloramentos rochosos que, muitas vezes, são peculiaridades importantes de um ecossistema e, portanto, devem ser consideradas.

Diante disto, este estudo visa caracterizar a Diagonal Seca Oriental baseando-se em padrões fitogeográficos, climáticos e edáficos, a fim de fornecer uma maior compreensão da região como unidade ecológica e a diversidade de fitofisionomias que abriga.

### A Região Neotropical

O Neotrópico abrange uma vasta extensão geográfica que inclui quase toda a América do Sul, desde a região do México Central ao sul do Brasil, bem como o Caribe e as Antilhas (Morrone et al., 2022), contendo sete dos 36 *hotspots* de biodiversidade no mundo (Myers et al., 2000; Williams et al., 2011). Apesar de ainda não estar claro de como a biodiversidade foi construída e moldada através de escalas de tempo, estudos têm demonstrado que eventos de dispersão foram alguns dos principais promotores da diversificação de grupos taxonômicos na região Neotropical (Antonelli et al., 2018; Collevatti et al., 2020; Sheu et al., 2020). Metade desse intercâmbio biótico envolveram transições de biomas florestados para abertos, sendo a Amazônia, a principal fonte de diversidade filogenética para as outras regiões (Antonelli et al., 2018).

Além disso, contrastes ambientais, como variação de temperatura e umidade, nas áreas de transição entre florestas úmidas e áreas abertas, resultaram na adaptação de espécies a novos nichos ecológicos, promovendo mudanças de habitat e moldando padrões de especiação (Sheu et al., 2020; Vasconcelos et al., 2020). Ao mesmo tempo, espécies de nicho conservador poderiam ter encontrado refúgio em fragmentos isolados, em condições climáticas mais estáveis, permitindo, assim, a manutenção dos seus atributos funcionais e garantindo a sua sobrevivência na América do Sul (Prance, 1973; Löwenberg-Neto et al., 2011; Rull, 2020).

Essa enorme biodiversidade neotropical é baseada em uma variedade de biomas que, por sua vez, são compostos por diversas fitofisionomias, como florestas tropicais úmidas, florestas sazonalmente secas, savanas, caatingas, restingas, manguezais, entre outros (Ribeiro & Walter, 1998; Leal et al., 2005; Oliveira-Filho, 2009; Assis et al., 2011; Rezende et al., 2015; Lima et al., 2018; Santos et al., 2020; Borma et al., 2022).

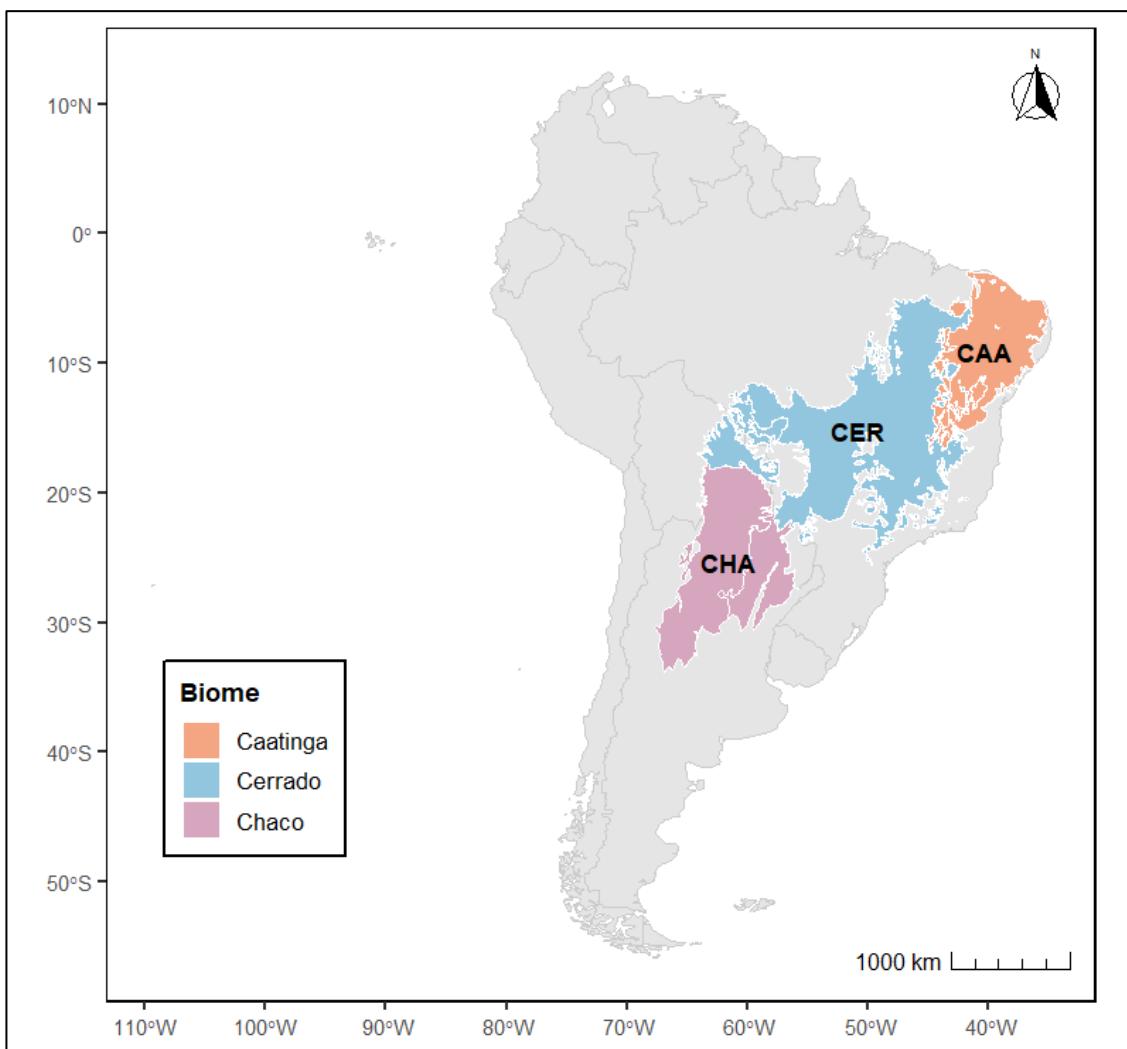
Embora uma explicação única para a diversificação da biodiversidade neotropical ainda não tenha sido estabelecida, é importante considerar que as oscilações climáticas no Quaternário desempenharam um papel significativo nesse

processo (Ledru et al., 1996; Behling, 1998). Tais oscilações influenciaram a expansão de diferentes domínios ambientais na América do Sul, onde é possível observar uma transição entre biomas úmidos, como a Amazônia e a Mata atlântica, e regiões secas, como a Caatinga, o Cerrado e o Chaco, formando uma diagonal seca regida pela sazonalidade das chuvas sobre latitudes tropicais (Prado & Gibbs, 1993; Lima et al., 2018; Luebert, 2021).

### Contexto histórico e biogeográfico da Diagonal Seca

A Diagonal Seca é uma faixa de ecossistemas secos e sazonais que se estendem através da América do Sul, englobando desde a Caatinga no norte e nordeste do Brasil, o Cerrado, na região do Planalto Central, até a região do Chaco, no norte da Argentina e extremo oeste do Mato Grosso (Prado & Gibbs, 1993) (Figura 1). Essa diversidade de ecossistemas, situados entre duas florestas tropicais úmidas, a Amazônia e a Mata Atlântica, refletem uma transição ecológica complexa entre biomas de vegetação mais densa e biomas de vegetação aberta (Vanzolini, 1963; Prado & Gibbs, 1993; Lima et al., 2018).

Através da descrição de características morfológicas e padrões de distribuição geográfica de anfíbios e répteis, Schmidt & Inger (1951), foram uma das primeiras referências a sugerir um “corredor de savanas” presente na América do Sul, contribuindo com estudos posteriores sobre a distribuição de espécies da fauna sul-americana. Mais tarde, Vanzolini (1963), identificou a diagonal seca, ou diagonal de “formações abertas” como denominou, como área biogeográfica de transição, sugerindo que essa faixa limitava o intercâmbio biótico entre a Amazônia e a Mata Atlântica, favorecendo a diversificação de espécies adaptadas a climas mais secos. Posteriormente, a influência de barreiras geográficas na diversificação de *Anolis chrysolepis* relatada nos trabalhos de Vanzolini & Williams (1970), destacaram a importância da diagonal de formações abertas no desenvolvimento de adaptações morfológicas específicas para sobrevivência da espécie em diversos ambientes, ressaltando o papel dessa região como um corredor ecológico e zona de especiação, além de considerar o histórico geológico e climático da América do Sul.



**Figura 1** Mapa da Diagonal Seca Oriental e seus respectivos biomas: Caatinga, Cerrado e Chaco.

A literatura sugere que, o termo “Diagonal Seca” foi inicialmente utilizado por Prado & Gibbs (1993) para delimitar as áreas de Caatinga, Cerrado e Chaco para enfatizar o caráter árido e semiárido da vegetação presente nessa faixa. Prado & Gibbs (1993) avaliaram a hipótese de junções passadas entre os biomas da Caatinga e do Chaco, já que alguns estudos consideravam que algumas espécies da Caatinga eram derivadas do Chaco e da Mata Atlântica (Bucher, 1982). No entanto, os autores encontraram um padrão de distribuição de maiores relações entre a flora presente nas florestas secas da Caatinga, e as florestas estacionais em enclaves do Cerrado (Prado & Gibbs, 1993). Além disso, através de uma análise de cerca de 80 espécies lenhosas, Prado & Gibbs (1993) também verificaram um padrão similar de distribuição dessas florestas secas na região da América do Sul, formando quatro núcleos disjuntos.

A hipótese do “Arco Pleistocênico”, formulada primeiramente por Prado & Gibbs (1993), sugere que as florestas estacionais abrangiam áreas maiores durante as fases de glaciação do período Pleistocênico, englobando áreas que são atualmente

ocupadas pela Caatinga, Misiones e as florestas de Piedmont, formando uma vegetação contínua adaptada à seca (Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000). Durante a transição do Pleistoceno com o Holoceno, com o retorno de condições climáticas úmidas e favoráveis, essa vegetação contínua de florestas secas teria se contraído, fragmentando o “Arco Pleistocênico” em remanescentes os quais ainda possuem similaridade florística entre si (Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000).

De acordo com a “Teoria dos refúgios florestais”, a oscilação entre os ciclos glaciais e interglaciais no Quaternário gerou perturbações nos padrões de distribuição das espécies, originando núcleos de vegetação disjuntas ou enclaves ecossistêmicos em domínios florestais maiores, sendo considerados como refúgios para algumas espécies (Ab'Sáber, 1992; 2003). Nesse sentido, durante o Holoceno, em períodos mais secos, as caatingas, ou as vegetações similares que havia nesse período, teriam ocupado áreas maiores que a do cerrado, se expandido em faixas de transição (os possíveis corredores ecológicos de florestas secas) nas áreas litorâneas da extremidade atlântica, indicando o avanço de vegetação aberta e retração de florestas úmidas (Ab'Sáber, 2003; Silva, 2011). A literatura também corrobora evidências palinoecológicas da permanência de redutos de vegetação úmida, mesmo durante os períodos mais secos do Holoceno (Behling, 1997; Behling et al., 2000; Medeiros et al., 2018).

O Cerrado, que sempre ocorreu na região do Planalto Central, se estendia, também, às florestas úmidas no domínio amazônico durante os ciclos glaciais e, gradativamente, sofreu mudanças na sua configuração fitogeográfica (Ab'sáber, 2003; Lima et al., 2018). Posteriormente, ao final do período glacial, as condições pluviométricas teriam favorecido a expansão dos redutos de florestas mais úmidas, fragmentando a vegetação de florestas secas e savânicas em manchas, gerando um mosaico e a elevada biodiversidade atual (Lima et al., 2018).

De modo distinto à Caatinga e ao Cerrado, o Chaco foi moldado, principalmente, por uma dinâmica geológica distinta das regiões no entorno, sendo um bioma que evoluiu pelo acúmulo massivo de sedimentos Quaternários transportados dos Andes e da interação entre rios e dunas presentes na região, sobretudo dos rios Pilcomayo e Bermejo, além do rio Paraguai (Prado, 1993; Moretti et al., 2019). Esse processo de sedimentação ao longo dos anos originou solos relativamente planos e com diferentes características de drenagem, de arenosos a

argilosos, o que, consequentemente, diversificou o tipo de vegetação associada, compondo tanto áreas secas como inundáveis (Iriondo, 1993; Prado, 1993).

Assim, esse mosaico de biomas e suas fitofisionomias é resultado de complexos fatores históricos, climáticos e geológicos que mudaram ao longo do tempo, sendo moldados, principalmente, pela alternância climática durante o Quaternário. Nesse sentido, para evitar confusões de termos, é importante ressaltar a existência de duas Diagonais Secas na América do Sul. Conforme Luebert (2021), o termo “Diagonal Seca” é utilizado frequentemente para se referir a conceitos distintos, mas sem a devida clareza de distinção na literatura, o que pode ocasionar certa confusão de contexto. A Diagonal Seca Ocidental da América do Sul, considerada frequentemente como Diagonal Árida, é localizada ao longo da vertente ocidental dos Andes, englobando o Equador, Peru, Bolívia, Chile e Argentina, sendo composta pelos desertos do Pacífico, Puna Seca, Prepuna, Monte e Patagônia (Bruniard, 1982; Abraham et al., 2000; Baranzelli et al., 2020). Já, a Diagonal Seca Oriental da América do Sul, a qual é referida no presente artigo e, aqui sendo denominada apenas como “Diagonal Seca”, é localizada diagonalmente ao longo do Brasil, Bolívia, Paraguai e Argentina, formando uma faixa de vegetação aberta sendo composta pelos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco (Prado & Gibbs, 1993; Werneck, 2011; Neves et al., 2015; Lima et al., 2018; Collevatti et al., 2020).

#### Aspectos climáticos da Diagonal Seca

A Diagonal Seca é regida pela alternância entre estações chuvosas e secas, com um gradiente climático influenciado pelas características dos biomas que a compõem e pelas respectivas dinâmicas atmosféricas regionais sendo, portanto, caracterizada por um regime climático semiárido e sazonal (Luebert, 2021). Tal gradiente climático reflete as condições de aridez, sazonalidade e regimes de precipitação as quais estão relacionadas às particularidades de cada bioma dentro da Diagonal Seca.

A região da Caatinga, um dos biomas da Diagonal Seca e localizada no nordeste brasileiro, é caracterizada majoritariamente por um clima semiárido quente (BSh) de acordo com a classificação de Koppen-Geiger, embora haja variações locais que podem se aproximar do clima tropical sazonal (Aw) em áreas de transição (Francisco et al., 2015; Vieira et al., 2017). Além disso, a Caatinga possui uma média de precipitação anual variando abaixo de 1.000 mm, distribuídas em um período de três a seis meses (Velloso et al., 2002). A estação seca dura de 7 a 11 meses, gerando um

déficit hídrico significativo para espécies de plantas na região (Trovão et al., 2007). As temperaturas médias anuais na Caatinga oscilam de 24 a 26°C, com máximas que podem ultrapassar 40°C durante o verão (Leal et al., 2003). Além disso, a ocorrência de períodos extremos de seca é intensificada mais ao norte do Rio São Francisco do que no sul, onde as chuvas são mais distribuídas ao longo do ano (Velloso et al., 2002). Adicionalmente, a alta evapotranspiração na Caatinga, entre 1.500 mm e 2.000 mm por ano, aumenta a aridez nessa região, o que é refletido diretamente na ocorrência de vegetação adaptada a essas condições (Giulietti et al., 2004).

A região do Cerrado, localizado no Planalto Central, o clima é considerado majoritariamente como tropical de savana e inverno seco (Aw), com alternância entre verão chuvoso (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro) (Althoff et al., 2024). A precipitação varia entre 1.200 e 1.800 mm, distribuídas entre outubro e março, com períodos de seca ocorrendo de 4 a 6 meses (Sette, 2005; Nascimento & Novais, 2020). Além disso, algumas regiões do Cerrado como no Maranhão e Tocantins, em locais de transição com o bioma da Amazônia, a precipitação pode exceder esses valores, enquanto em regiões de transição com a Caatinga, a precipitação mínima anual pode atingir até 479 mm (Althoff et al., 2024). A temperatura média anual do Cerrado está entre 22 e 27 °C, podendo, também, ultrapassar 40 °C no início da estação seca (Nascimento & Novais, 2020). Quanto à evapotranspiração média anual no Cerrado, os valores variam dependendo da área de transição em que está localizada, com valores atingindo 1.080 mm entre o Cerrado e a Mata Atlântica, e 1.905 mm no Piauí (Althoff et al., 2024).

Em contrapartida, no Chaco, localizado mais ao sudoeste da Diagonal Seca, principalmente no Paraguai e Argentina, o clima é considerado predominantemente como semiárido quente (BSh) e mais ao sul como subtropical úmido (Cfa), sendo influenciado pela alternância de massas de ar de origem tropical e polar, resultando em um gradiente climático que se diferencia de leste (subtropical úmido) a oeste (semiárido) (Bruniard et al., 1975). A precipitação anual varia entre 1.200 mm na região leste, com maiores concentrações de chuvas no verão e, sendo significativamente menor na região oeste, com precipitação média anual de 400 mm (Marchesini et al., 2020). A temperatura média anual do Chaco pode ultrapassar 30 °C nos meses de verão, com máximas atingindo mais que 45 °C. (Karin, 2012). Um dos principais fatores que diferencia o Chaco dos outros biomas da Diagonal Seca é a amplitude térmica nessa região, com grande variação de temperaturas, apresentando ondas de

calor, mas também a possibilidade de geadas nos meses de inverno (Karlin, 2012). Em relação à evapotranspiração, é influenciada por contrastes marcantes da disponibilidade hídrica ao longo do gradiente latitudinal, sendo considerada alta em toda região, devido às elevadas temperaturas e à forte radiação solar (Marchesini et al., 2020). Entretanto, ocorre uma redução gradual da evapotranspiração em direção ao sul do Chaco durante a estação seca, uma vez que essa região apresenta temperaturas mais baixas, levando a condições hidrológicas mais estáveis nas plantas em relação ao norte subtropical (Marchesini et al., 2020).

A sazonalidade é, portanto, marcante em toda a região da Diagonal Seca, apresentando um clima que influencia diretamente a composição e estrutura das fitofisionomias associadas a esses biomas, bem como a posição geográfica em cada uma delas (Werneck, 2011). Com uma estação seca prolongada que pode durar até 11 meses na Caatinga, e uma estação chuvosa curta e intensa, como no Cerrado, tal sazonalidade gera disponibilidade hídrica limitada e irregular, criando um ambiente de estresse hídrico para a maioria das plantas e selecionando espécies adaptadas à escassez hídrica (Trovão et al., 2007), formando um mosaico de vegetação. Desse modo, a aridez e a forte sazonalidade presente na Caatinga, Cerrado e Chaco, ainda que possuam particularidades entre si, favorecem a ocorrência de espécies xerofíticas e tolerantes à seca, sendo compartilhadas entre os biomas, o que pode ser observado através da presença de táxons amplamente distribuídos nessa região (Collevatti et al., 2020).

#### Principais fitofisionomias associadas à Diagonal Seca

Fatores climáticos, como a elevada sazonalidade de chuvas e a alta evapotranspiração, além de condições edáficas restritivas são fatores abióticos que, associados a processos de dispersão e vicariância, resultam na coexistência de formações abertas, arbustivo-arbóreas e florestais, formando um gradiente ecológico e conectando zonas semiáridas e subúmidas da América do Sul. (Prado & Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000). Nesse contexto de fitofisionomias adaptadas à escassez hídrica sazonal ocorrente nessa região, destacam-se formações vegetais esparsadas como as formações savânicas no Cerrado, florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) em áreas de transição dos biomas, além de vegetação xerofítica nas áreas de afloramentos rochosos e bosques secos/espinhosos na

Caatinga e no Chaco, respectivamente (Sampaio, 1995; Pennington et al., 2000; Werneck, 2011; Werneck et al., 2012).

### *Florestas Estacionais*

Apenas cerca de 14% dos artigos publicados entre 1950 e 2005 a respeito de florestas tropicais abordam as florestas com estações prolongadas de seca (Sánchez-zofeifa et al., 2005), uma porcentagem pequena ainda que estes ecossistemas correspondam a 41% da superfície terrestre e abriguem cerca de 38% da população humana (Kier et al., 2005; Maestre et al., 2012).

As florestas estacionais são caracterizadas por uma pluviosidade anual entre 250 e 2.000 mm e possuem de quatro a seis meses de estiagem, os quais possuem pluviosidade abaixo de 100 mm/mês (Dirzo et al., 2011). Entretanto, a característica mais marcante dessas florestas é dada pela fenologia foliar da comunidade vegetal residente a qual, em grande parte, possui folhas caducifólias que são perdidas durante o período seco e renovadas no período chuvoso (Dirzo et al., 2011). A porcentagem de árvores caducifólias situa-se entre 20 e 50%, sendo compostas por mesofanerófitos de caule entre 2 e 8 m de altura, além de revestirem solos areníticos distróficos (IBGE, 1991). Essa fitofisionomia geralmente se apresenta de forma descontínua, em faixas de transição entre climas úmidos e secos (Veloso & Góes-Filho, 1982; Durigan & Ratter, 2006; Mews et al., 2011; Mews et al., 2012; Haidar et al., 2013).

Durante o período seco, a comunidade vegetal das florestas estacionais pode se assemelhar àquelas de florestas do Cerrado, como o cerradão (Viani, 2010). Entretanto, florestas estacionais possuem menor cobertura contínua de gramíneas e menor ocorrência de fogo natural que essas formas florestais (Dexter et al., 2015). A prevalência histórica do fogo na região do Cerrado é fator determinante para a formação de sua estrutura, assim como a ausência desse fator favorece o aparecimento de regiões florestais em áreas savânicas (Durigan & Ratter, 2016). Em um estudo realizado por Palomino et al. (2011), no qual dividiram a região neotropical em núcleos de florestas secas, foram encontradas algumas relações florísticas nos núcleos do Cerrado e de florestas estacionais adjacentes, demonstrando a importância e a presença de espécies generalistas entre esses dois ecossistemas.

A existência de florestas no perímetro da “Diagonal Seca” dependem de solos de maior umidade e maior fertilidade para suportar florestas estacionais (Neves et al.,

2015). Werneck (2011) reconhece a Caatinga como sendo o maior núcleo de florestas tropicais sazonalmente secas na América do Sul. Entretanto, é possível observar a ocorrência de florestas estacionais sobre solos mais rasos e distróficos como afloramentos rochosos, ainda que pouco estudados (Melo et al., 2014; Silva et al., 2020). Adicionalmente, as condições climáticas afetam a composição das espécies das florestas em regiões mais secas e períodos mais extremos de estiagem podem ser fatores determinantes para o estabelecimento de vegetações savânicas (Sarmento & Franca, 2018).

### *Formações savânicas*

O período de estações secas também é determinante para a distribuição de diversas fitofisionomias no bioma Cerrado (Scariot et al., 2005). O Cerrado é o segundo maior domínio fitogeográfico brasileiro tendo em sua composição a maior savana neotropical e a mais rica em espécies endêmicas. Embora tenha perdido pelo menos 50% de sua cobertura vegetal original, o suficiente para colocá-lo na lista mundial de *hotspots* em biodiversidade (Myers et al., 2000; Françoso et al., 2015). A imposição da agricultura e pecuária no Cerrado sem o devido tempo de resiliência das terras põe em risco o mosaico de fitofisionomias que compõem o bioma (Klink & Machado, 2005). Tais fitofisionomias são formadas nas áreas de planalto tendo características edáficas distintas dependentes da composição do solo, profundidade e sistema de drenagem que favorecem a heterogeneidade florística do bioma (Lopes & Cox, 1977; Marimon Junior & Haridasan, 2005). Esse domínio fitogeográfico é caracterizado por um clima predominantemente seco, com pluviosidade média anual oscilando de acordo com a sua proximidade a outros ecossistemas, mais comumente entre 1.200 e 1.800 mm (Scariot et al., 2005). Além disso, a região é composta por formações florestais, campestres e savânicas (Ribeiro & Walter, 1998), ao passo que essas formações savânicas fazem parte do cerrado sentido restrito e são subdivididas em cerrado denso, ralo, rupestre e típico (Ribeiro et al., 1983).

De acordo com o IBGE (2012), as tipologias das savanas podem ser classificadas em subtipos, sendo eles: *savana florestada* – predomínio do estrato lenhoso que variam de 5 a 12 m, com dossel e sub-bosque; *savana arborizada* – com dominância de espécies lenhosas de porte mais baixo (3 a 5 m); *savana parque* – formada pela presença de espécies lenhosas de porte baixo espaçadas e estrato gramíneo contínuo; e *savana gramíneo-lenhosa* – com domínio absoluto de flora

herbácea e plantas lenhosas isoladas. Tais tipologias não se restringem apenas às savanas do Planalto Central na região da Diagonal Seca, sendo possível observá-las, também, em manchas disjuntas dentro do domínio fitogeográfico da Amazônia (Do Amaral et al., 2019).

### **Vegetação associada a afloramentos rochosos**

A relevância de estudos que investigassem as vegetações em habitats periféricos como regiões ecotonais, ecossistemas marginais e enclaves estende-se além dos domínios fitogeográficos de alta diversidade considerados como *hotspots* (Smith et al., 2001). A preservação de ecossistemas de transição e habitats únicos fornece inúmeras oportunidades de estudo e compreensão quanto a diversidade adaptativa de espécies entre gradientes e ecótonos (Smith et al., 2001). Por instância, os afloramentos rochosos representam habitats importantes para espécies que são adaptadas a condições oligotróficas, recursos limitados e escassez hídrica de água devido ao substrato raso presente (Do Carmo & Jacobi, 2016). A heterogeneidade topográfica e os recursos edáficos desses ambientes estabelecem comunidades vegetais específicas as quais propiciam microclimas variados, diferenciando-os da vegetação no entorno (Porembski, et al., 1997).

A composição florística dos afloramentos rochosos possui fisionomias distintas e a flora que se estabelece nesses ambientes são fortemente ligadas a fatores pedológicos, os quais irão depender do tipo de rocha a que estão associados (Moura et al., 2011). Os afloramentos formados por rochas calcárias em climas sazonais parecem favorecer o estabelecimento de florestas estacionais, enquanto afloramentos de origem quartzosa são mais associados a espécies rupícolas e vegetação herbácea/arbustiva (Scariot & Sevilha, 2000; Felfili et al., 2007; Messias et al., 2012). Em um estudo de Conceição et al. (2007), a flora presente nos afloramentos demonstrou maior associação às características do solo as quais abrigavam a vegetação do que relacionadas com a distância espacial entre os locais de estudo. Isso apenas enfatiza a capacidade de diversificação desses ambientes mesmo em condições de escassez de nutrientes.

As variações de temperatura, presença de ventos dissecantes pela ausência de barreiras físicas, escassez hídrica devido a profundidade rasa do substrato, altas taxas de evaporação e escassez de nitrogênio e fósforo no solo são alguns dos fatores

abióticos que condicionam as espécies vegetais a adquirirem estratégias específicas para se adaptarem nos afloramentos rochosos (Scarano, 2007; Porembski, 2007).

Apesar de ocorrem de forma esparsada ao longo da Diagonal Seca, os afloramentos rochosos funcionam como refúgios para espécies endêmicas, oferecendo condições ecológicas e microclimáticas distintas e, permitindo a coexistência de espécies com diferentes tolerâncias à seca e temperatura (Silva, 2016). Estudos na Chapada Diamantina (BA) e na Serra do Brigadeiro (MG) destacam a presença de espécies endêmicas nos afloramentos da região, enfatizando a importância dessas fitofisionomias na Diagonal Seca (Caiafa, 2002; Conceição et al., 2007).

Assim, a diversidade de fitofisionomias na Diagonal Seca reflete uma vegetação com estratégias adaptadas à escassez hídrica sazonal e altas temperaturas, apresentando atributos diversificados como, por exemplo, folhas caducas, raízes profundas e ampla adaptação térmica das folhas (Accioly et al., 2024; Lima et al., 2010; Brum et al., 2017). Entretanto, mesmo com a diversidade de fitofisionomias presente na região, a pressão antrópica tem gerado desafios de conservação significativos.

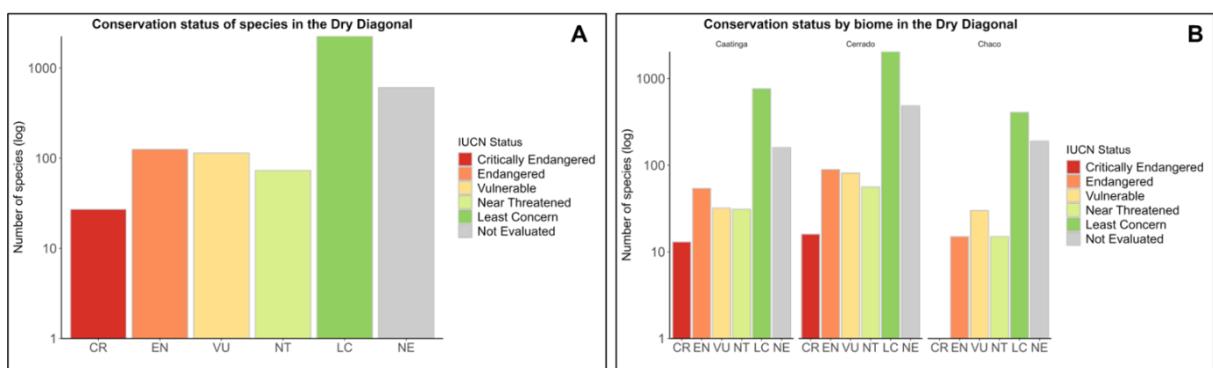
#### Pressão antrópica, mudanças climáticas e desafios de conservação

A supressão da vegetação na Diagonal Seca, principalmente no Brasil, tem sido significativamente influenciada por processos de colonização pretéritos e a urbanização contínua (Bianchi & Haig, 2013; Antongiovanni et al., 2018). O avanço da fronteira agrícola e o uso inadequado do solo aumentam a pressão sobre os ecossistemas secos, levando a degradação do solo e perda de habitats para a fauna e flora nativas (Da Silva, 2004; Prevedello & Carvalho, 2006). O desmatamento tem sido particularmente intenso em áreas de transição dos biomas Caatinga e Cerrado, onde os principais núcleos de florestas secas da América do Sul desempenham um papel crucial na manutenção da diversidade biológica e prestação de serviços ecossistêmicos essenciais (Da Silva, 2004; Machado et al., 2004; Prevedello & Carvalho, 2006).

Adicionalmente, grandes áreas de bosques secos e savanas ocorrentes na porção do Chaco argentino têm sido convertida em cultivos de soja e outras monoculturas gradativamente e em ritmo acelerado (Boletta et al., 2006). A substituição de paisagem e vegetação adaptada às condições semiáridas por lavouras

de ciclo curto, sem o devido tempo de resiliência, reduz a capacidade do solo de reter água e, consequentemente, torna essas áreas mais suscetíveis a processos de erosão e à desertificação (Klink & Machado, 2005).

A análise do status de conservação da composição florística na Diagonal Seca revela questionamentos relevantes sobre a sobrevivência de espécies nessa região (Figura 2A). Um elevado número de espécies permanece na categoria “Não Avaliado” (NE) de acordo com a IUCN (The Red List of Threatened Species, 2023), o que reflete não apenas uma lacuna de conhecimento taxonômico, mas também uma subestimação florística dos biomas secos tropicais em virtude de políticas de conservação global (Silva et al., 2019). Essa carência é especialmente crítica no Chaco e na Caatinga, onde os esforços de coleta são menores em relação ao Cerrado, como também sugerem os padrões de riqueza florística observados no presente trabalho (Figura 2B).



**Figura 2.** Status de conservação das espécies na Diagonal Seca. **A** – Número total de espécies por categoria de ameaça na Diagonal Seca. A análise considera apenas uma entrada por espécie, independentemente do bioma de ocorrência. **B** – Número de espécies por categoria de ameaça nos biomas da Diagonal Seca. A contagem considera apenas uma ocorrência por espécie por bioma. Cr Criticamente em Perigo (**CR**), Em Perigo (**EN**), Vulnerável (**VU**), Quase Ameaçada (**NT**), Pouco Preocupante (**LC**) e Não Avaliada (**NE**).

Ainda assim, é importante destacar que mesmo no Cerrado, bioma o qual apresenta elevada representatividade florística, uma parcela significativa das espécies encontra-se em categorias ameaçadas, sendo classificadas como Vulneráveis (VU), Em Perigo (EN) ou Criticamente em Perigo (CR), o que corrobora a relevância dessa região como *hotspot* de biodiversidade sob intensa pressão antrópica (Mittermeier et al., 2005; Strassburg et al., 2017). A elevada proporção de espécies categorizadas com status “Pouco preocupante (LC)” também estão ameaçadas, uma vez que tais categorizações são avaliadas em critérios amplos, não

considerando especificidades populacionais ou ameaças locais (Martinelli & Moraes, 2013). Assim, os resultados reforçam a urgência de estratégias de conservação que integrem o conhecimento florístico regional com avaliações criteriosas de risco, considerando a diversidade funcional, a distribuição ecológica e os filtros ambientais que estruturam a flora da Diagonal Seca.

Nesse sentido, a elevada proporção de espécies na categoria “Não Avaliado” ressalta a urgência de ampliar os inventários botânicos, principalmente no Chaco e na Caatinga, biomas que foram menos amostrados. É necessário, portanto, obter diagnósticos mais realistas sobre o estado de conservação da flora nessa região da Diagonal Seca. Principalmente no que se refere ao cenário de mudanças climáticas, o qual indica alterações nos padrões de precipitação e maiores períodos de estiagem, reforçando uma menor disponibilidade hídrica em várias regiões (Zarch et al., 2017). Assim, ações de restauração e conservação são fundamentais para evitar a transformação da Diagonal Seca em áreas ainda mais áridas, ocasionando não somente consequências socioeconômicas graves, mas também, impactos negativos para a flora ainda subamostrada.

### Referências bibliográficas

- Ab'Sáber, A. N. **1992**. A teoria dos refúgios: origem e significado. Revista do Instituto Florestal, Edição especial, São Paulo.
- Abraham, E. M., Garleff, K., Liebricht, H., Regairaz, A. C., Schäbitz, F., Squeo, F. A., Stingl, H., Veit, H. & Villagrán, C. **2000**. Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in Southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie: Sonderheft*, 1, 55–61.
- Ab'Sáber, A. N. **2003**. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. *Ateliê editorial*, 1.
- Accioly, N.A., Farias, R.P., Arruda, E.C.P. **2024** Plants in the caatinga possess multiple adaptative leaf morphoanatomical traits concurrently, a pattern revealed from a systematic review. *Journal Arid Environment*, 222:10512.
- Althoff, D.; Rodrigues, L. N.; Sano, E. E.; Bettoli, G. M. **2024**. O clima do Cerrado. In: Rodrigues, L. N. (ed.). *Agricultura irrigada no Cerrado: subsídios para o desenvolvimento sustentável*. 2. Embrapa, 5, 155-183.

- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., e Condamine, F. L. **2018**. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039.
- Assis, M. A., Prata, E. M. B., Pedroni, F., Eisenlohr, P. V., Martins, F. R., Santos, F. A. M. D., Tamashiro, J. Y., Alves, L. F., Vieira, S. A., Piccolo, M. C., Martins, S. C., Camargo, P. B., Carmo, J. B., Simões, E., Martinelli, L. A. & Joly, C. A. **2011**. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota neotropica*, 11, 103-121.
- Baranzelli, M. C., Cosacov, A., Rocamundi, N., Issaly, E. A., Aguilar, D. L., Camps, G. A., Andraca-Gómez, G., Petrinovic, I.A., Johnson, L.A. & Sérsic, A. N. **2020**. Volcanism rather than climatic oscillations explains the shared phylogeographic patterns among ecologically distinct plant species in the southernmost areas of the South American Arid Diagonal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 45, 125542.
- Behling, H. **1997**. Late Quaternary vegetation, climate and fire history from the tropical mountain region of Morro de Itapeva, SE Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 129(3-4), 407-422.
- Behling, H. **1998**. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of palaeobotany and palynology*, 99(2), 143-156.
- Behling, H., Arz, H. W., Pätzold, J., & Wefer, G. **2000**. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*, 19(10), 981-994.
- Bianchi, C. A., e Haig, S. M. **2012**. Deforestation Trends of Tropical Dry Forests in Central Brazil. *Biotropica*, 45(3), 395–400.
- Boletta, P. E., Ravelo, A. C., Planchuelo, A. M., & Grilli, M. **2006**. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228(1-3), 108-114.
- Borma, L. S., Costa, M. H., da Rocha, H. R., Arieira, J., Nascimento, N. C. C., Jaramillo-Giraldo, C., Ambrosio, G., Carneiro, R. G., Venzon, M., Neto, A. F., van der Hoff, R., Oliveira, B. F. A., Rajão, R., & Nobre, C. A. **2022**. Beyond carbon: The contributions of South American tropical humid and subhumid forests to ecosystem services. *Reviews of Geophysics*, 60(3), e2021RG000766.

- Bruniard, E. D. **1982**. La diagonal árida argentina: un límite climático real. *Revista Geográfica*, (95), 5-20.
- Bruniard, E. D., Osuna de Brocal, L. B., Meichtry, N., Manoiloff, R. O. A., & Rey, W. **1975**. El Gran Chaco Argentino (ensayo de interpretación geográfica).
- Brum, M., Teodoro, G. S., Abrahão, A., & Oliveira, R. S. **2017**. Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. *Plant and Soil*, 420, 467-480.
- Bucher, E. H. **1982**. Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets. In *Ecology of tropical savannas*. Springer, Berlin Heidelberg, 48-79.
- Caiava, A. N. Composição florística e estrutura da vegetação sobre um afloramento rochoso no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, MG. **2002**. 51p. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG.
- Collevatti, R. G., Lima, N. E., e Vitorino, L. C. **2020**. The diversification of extant angiosperms in the South America dry diagonal. Neotropical diversification: Patterns and processes, 547-568.
- Conceição, A. A., Giulietti, A. M., & Meirelles, S. T. **2007**. Ilhas de vegetação em afloramentos de quartzo-arenito no Morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 335-347.
- da Silva, J. M. C. **2004**. Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para conservação. Ministério do Meio Ambiente.
- Dexter, K. G., Smart, B., Baldauf, C., Baker, T. R., Balinga, M. P., Brienen, R. J. W. & Lewis, S. L. **2015**. Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. *International Forestry Review*, 17(2), 10-32.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. **2011**. Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press.
- Do Amaral, D. D., Rocha, A. E., Pereira, J. L. G., & Neto, S. V. C. **2019**. Identificação dos subtipos de savanas na Amazônia oriental (Pará e Amapá, Brasil) com uma chave dicotômica de individualização. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais*, 14(2), 183-195.

- Do Carmo, F. F., & Jacobi, C. M. **2016**. Diversity and plant trait-soil relationships among rock outcrops in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant and Soil*, 403(1), 7-20.
- Durigan, G., & Ratter, J. A. **2006**. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 63(1), 119.
- Felfili, J. M., Nascimento, A. R. T., Fagg, C. W., & Meirelles, E. M. **2007**. Floristic composition and community structure of a seasonally deciduous forest on limestone outcrops in Central Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 611-621.
- Francisco, P. R. M., Medeiros, R. D., Santos, D., & Matos, R. D. **2015**. Classificação climática de Köppen e Thornthwaite para o estado da Paraíba. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 8(4), 1006-1016.
- Françoso, R. D., Brandão, R., Nogueira, C. C., Salmona, Y. B., Machado, R. B., & Colli, G. R. **2015**. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Natureza & Conservação*, 13(1), 35-40.
- Giulietti, A. M., Bocage Neta, A. L., Castro, A. A. J. F., Gamarra-Rojas, C. F. L., Sampaio, E. V. S. B., Virgínio, J. F., ... & Harley, R. M. **2004**. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Haidar, R. F., Fagg, J. M. F., Pinto, J. R. R., Dias, R. R., Damasco, G., Silva, L. D. C. R., & Fagg, C. W. **2013**. Florestas estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins, Brasil: parâmetros estruturais, classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. *Acta Amazonica*, 43, 261-290.
- IBGE. **1991**. Manual técnico da vegetação brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Departamento de Recursos Naturais e Ambientais. 92-01. IBGE, Rio de Janeiro.
- IUCN. **2023**. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-3. Gland: International Union for Conservation of Nature.
- Iriondo, M. **1993**. Geomorphology and late quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology*, 7(4), 289-303.

- Karlin, M. S. **2012**. Cambios temporales del clima en la subregión del Chaco Árido. *Multequina*, 21(1), 3-16.
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H., & Barthlott, W. **2005**. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32(7), 1107-1116.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. **2005**. Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation biology*, 19(3), 707-713.
- Leal, I. R., Silva, J. D., Tabarelli, M. A. R. C. E. L. O., & Lacher Jr, T. E. **2005**. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *Megadiversidade*, 1(1), 139-146.
- Leal, I. R., Tabarelli, M., & da Silva, J. M. C. **2003**. Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária, UFPE.
- Ledo, R. M. D., & Colli, G. R. **2017**. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. *Journal of biogeography*, 44(11), 2551-2563.
- Ledru, M. P., Braga, P. I. S., Soubiès, F., Fournier, M., Martin, L., Sugio, K., & Turcq, B. **1996**. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123(1-4), 239-257.
- Lima, N. E. D., Carvalho, A. A., Ribeiro, M. S. L., e Manfrin, M. H. **2018**. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. *Rodriguésia*, 69(4), 2209-2222.
- Lima, A. D., & Rodal, M. J. N. **2010**. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid environments*, 74(11), 1363-1373.
- Lopes, A. S., & Cox, F. R. **1977**. Cerrado Vegetation in Brazil: An Edaphic Gradient 1. *Agronomy Journal*, 69(5), 828-831.
- Löwenberg-Neto, P., de Carvalho, C. J., & Hawkins, B. A. **2011**. Tropical niche conservatism as a historical narrative hypothesis for the Neotropics: a case study using the fly family Muscidae. *Journal of Biogeography*, 38(10), 1936-1947.

- Luebert, F. **2021**. The two South American dry diagonals. *Frontiers of Biogeography*, 13(4).
- Machado, R.B., M.B. Ramos Neto, P.G.P. Pereira, E.F. Caldas, D.A. Gonçalves, N.S. Santos, K. Tabor e M. Steininger. **2004**. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Conservação Internacional, Brasília, DF.
- Maestre, F. T., Quero, J. L., Gotelli, N. J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M. & García-Palacios, P. **2012**. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335(6065), 214-218.
- Marchesini, V. A., Nosetto, M. D., Houspanossian, J., & Jobbágy, E. G. **2020**. Contrasting hydrological seasonality with latitude in the South American Chaco: The roles of climate and vegetation activity. *Journal of hydrology*, 587, 124933.
- Marimon-Junior, B.H.; Haridasan, M. **2005**. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 19(4), 913-926.
- Martinelli, G., & Moraes, M. A. **2013**. Livro vermelho da flora do Brasil.
- Meave, J., Kellman, M., MacDougall, A. N. D. R. E. W., & Rosales, J. **1991**. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global ecology and biogeography letters*, 69-76.
- Medeiros, V. B. D., Oliveira, P. E. D., Santos, R. A., Barreto, A. M., Oliveira, M. A. D., & Pinaya, J. L. **2018**. New Holocene pollen records from the Brazilian Caatinga. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90(2 suppl 1), 2011-2023.
- Melo, J. A., Lopes, C. R., Rodrigues, L., Pedroga, J., & Fernandes, J. **2014**. Estrutura e composição florística de uma floresta tropical caducifólia sobre afloramento rochoso, Amazônia Meridional, Mato Grosso. *Encyclopédia Biosfera*, 10(18).
- Messias, M. C. T. B., Leite, M. G. P., Meira-Neto, J. A. A., & Kozovits, A. R. **2012**. Fitossociologia de campos rupestres quartzíticos e ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, 26, 230-242.
- Mews, H. A., Marimon, B. S., Maracahipes, L., & de Oliveira, E. A. **2012**. Análise temporal das distribuições de diâmetros e alturas de uma Floresta Estacional

Semidecídua na transição Cerrado-Floresta Amazônica, leste de Mato Grosso, Brasil. *Biotemas*, 25(2), 33-43.

Mews, H. A., Marimon, B. S., Pinto, J. R. R., & Silvério, D. V. **2011**. Dinâmica estrutural da comunidade lenhosa em floresta estacional semidecidual na transição cerrado-floresta amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 25(4), 845857.

Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J., & Fonseca, G. A. B. da. **2004**. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. *Conservation International*.

Moretti, L. M., Morrás, H. J. M., Pereyra, F. X., & Schulz, G. A. **2019**. Soils of the Chaco region. *The soils of Argentina*, 149-160.

Morrone, J. J., Escalante, T., Tapia, G. R., Carmona, A., Arana, M., e Gómez, J. D. M. **2022**. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 94, e20211167.

Moura, I. O., Ribeiro, K. T., & Takahasi, A. **2011**. Amostragem da vegetação em ambientes rochosos. Felfili, JM, Eisenlohr, PV, Melo, MMRF, Andrade, LA, Neto, JAAM. *Fitossociologia no Brasil*. Cap, 9, 255-294.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., e Kent, J. **2000**. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.

Nascimento, D. T. F., & Novais, G. T. **2020**. Clima do Cerrado: dinâmica atmosférica e características, variabilidades e tipologias climáticas: Cerrado climate: atmospheric dynamics and features, variability and climatic typologies. *Élisée-Revista de Geografia da UEG*, 9(2), e922021-e922021.

Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Bueno, M. L., & Oliveira Filho, A. T. **2015**. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1566-1576.

Oliveira-Filho, A. T. **2009**. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema-prático e flexível-ou uma injeção a mais de caos?. *Rodriguésia*, 60(2), 237-258.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. **1995**. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh journal of botany*, 52(2), 141-194.

- Palomino, R. L., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. **2011**. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In Seasonally dry tropical forests. 3-21. Island Press, Washington, DC.
- Pennington, T. R., Prado, D. E., e Pendry, C. A. **2000**. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Porembski, S. **2007**. Inselbergs tropicais: tipos de habitats, estratégias adaptativas e padrões de diversidade. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 579-586.
- Porembski, S., Seine, R., & Barthlott, W. **1997**. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 80, 193.
- Prado, D. E. **1993**. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*, 48(1), 145-172.
- Prado, D. E., & Gibbs, P. E. **1993**. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 902-927.
- Prance, G. T. **1973**. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta amazonica*, 3(3), 5-26.
- Prevedello, J. A., & Carvalho, C. D. **2006**. Conservação do Cerrado brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. *Natureza e Conservação*, 4(1), 39-57.
- Rezende, C. E., Kahn, J. R., Passareli, L., & Vásquez, W. F. **2015**. An economic valuation of mangrove restoration in Brazil. *Ecological Economics*, 120, 296-302.
- Ribeiro, J. F., Sano, S. M., Macedo, J., & da Silva, J. A. **1983**. Os principais tipos fitofisionômicos da região dos cerrados. Embrapa Cerrados-Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento (INFOTECA-E).
- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T. **1998**. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de (Ed.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC, 89-166.

- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T. **1998**. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de (Ed.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC, 89-166.
- Rull, V. **2020**. Neotropical diversification: historical overview and conceptual insights. *Neotropical diversification: Patterns and processes*, 13-49.
- Sampaio, E. S. B. **1995**. Overview of the Brazilian caatinga. Seasonally dry tropical forests, 35-63.
- Sánchez-Azofeifa, G. A. S., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A. & Cuevas-Reyes, P. **2005**. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 477-485.
- Santos, L. A. C., de Miranda, S. D. C., de Melo, C., & Neto, S. **2020**. Fitofisionomias do Cerrado: definições e tendências: Cerrado phytophysiognomies: definitions and trends. *Élisée-Revista de Geografia da UEG*, 9(2).
- Sarmento, C. D. e, & Franca, M. G. C. **2018**. Neotropical Forests from their Emergence to the Future Scenario of Climatic Changes. *Vegetation*, 59.
- Scarano, F. R. **2007**. Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. *Brazilian Journal of Botany*, 30(4), 561-568.
- Scariot, A., & Sevilha, A. C. **2000**. Diversidade, estrutura e manejo de florestas deciduais e as estratégias para a conservação. In Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do 51º congresso nacional de botânica, 183-188. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.
- Scariot, A., Sousa-Silva, J. C., & Felfili, J. M. **2005**. Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. Ministério do Meio Ambiente.
- Schmidt, K. P. & Inger, R. F. **1951**. Amphibians and reptiles of the Hopkins-Branner Expedition to Brazil. *Fieldiana*, 31, 439—465.
- Sette, D. M. **2005**. Os climas do cerrado do Centro-Oeste. *Revista Brasileira de Climatologia*, 1.
- Sheu, Y., Zurano, J. P., Ribeiro-Junior, M. A., Ávila-Pires, T. C., Rodrigues, M. T., Colli, G. R., & Werneck, F. P. **2020**. The combined role of dispersal and niche evolution in the diversification of Neotropical lizards. *Ecology and evolution*, 10(5), 2608-2625.

- Silva, J. M. C., Leal, I. R., & Tabarelli, M. **2019**. Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America. Springer.
- Silva, D. R. D., Soares-Lopes, C. R. A., Gressler, E., & Eisenlohr, P. V. **2020**. Woody vegetation associated with rocky outcrops in Southern Amazonia: a starting point to unveil a unique flora. *Biota Neotropica*, 20(2).
- Silva, J. B. **2016**. Panorama sobre a vegetação em afloramentos rochosos do Brasil. *Oecologia Australis*, 20(4).
- Silva, M. L. **2011**. A Dinâmica de Expansão e Retração de Cerrados e Caatingas no Período Quaternário: uma Análise Segundo a Perspectiva da Teoria dos Refúgios e Redutos Florestais. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 4(1), 57-73.
- Souza, T. S., e Ribeiro, M. S. L. **2017**. De volta ao passado: revisitando a história biogeográfica das florestas neotropicais úmidas. *Oecologia Australis*, 21(2), 93107.
- Strassburg, B. B., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., ... & Balmford, A. **2017**. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature ecology & evolution*, 1(4), 0099.
- Tabarelli, M., & Santos, A. M. M. **2004**. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba, *História Natural, Ecologia e Conservação*, 9, 17-24.
- Trovão, D. M. D., Fernandes, P. D., Andrade, L. A. D., & Dantas Neto, J. **2007**. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 11, 307-311.
- Vanzolini, P. E. **1963**. Problemas faunísticos do Cerrado. In: Simpósio sobre o Cerrado. EdUSP, São Paulo, 307-320.
- Vanzolini, P. E., & Williams, E. E. **1970**. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 19(3-4), 125-298.
- Vasconcelos, T. N., Alcantara, S., Andrino, C. O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M. F., & Pirani, J. R. **2020**. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1923), 20192933.

- Velloso, A. L., Sampaio, E. V. S. B., & Pareyn, F. G. C. **2002**. Ecorregiões propostas para o bioma caatinga. Associação Plantas do Nordeste. *The Nature Conservancy do Brasil*, Recife.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. **1982**. Fitogeografia brasileira – classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. *Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL*, Série Vegetação 1:1-80.
- Viani, R. A. G. **2010**. Atributos funcionais e a distribuição de espécies do cerradão e da floresta estacional semidecidual. 135p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP.
- Vieira, M. T., Meireles, A. C., de Oliveira, C. W., & do Nascimento, M. T. **2017**. Koppen-Geiger and Thornthwaite climatic classification for the metropolitan region of the Cariri, Ceará. *Revista Geama*, 136-143.
- Werneck, F. P. **2011**. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1630-1648.
- Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., & Costa, G. C. **2012**. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1695-1706.
- Williams, K. J., Ford, A., Rosauer, D. F., De Silva, N., Mittermeier, R., Bruce, C., Larsen F. W., e Margules, C. **2011**. Forests of East Australia: the 35th biodiversity hotspot. In Biodiversity hotspots. *Springer*, Berlin, Heidelberg. 295-310.
- Zarch, M. A. A., Sivakumar, B., Malekinezhad, H., & Sharma, A. **2017**. Future aridity under conditions of global climate change. *Journal of Hydrology*, 554, 451-469.

## **CAPÍTULO II**

## Capítulo 2 – Composição florística e distribuição fitogeográfica de espécies ocorrentes na Diagonal Seca Oriental

Vanessa Xavier<sup>1</sup>, Saulo Pireda<sup>1</sup>, Maura Da Cunha<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

### Resumo

A Diagonal Seca da América do Sul compreende um conjunto de fitofisionomias sazonalmente secas e áridas, que compõem os biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, formando uma zona de transição ecológica de elevada importância biogeográfica. Apesar de sua relevância como corredor ecológico e como refúgio de biodiversidade adaptada a estresses hídricos, a região ainda é pouco abordada de forma integrada nos estudos florísticos e fitogeográficos. Este estudo visa caracterizar a composição e distribuição florística da Diagonal Seca, com ênfase na identificação de agrupamentos fitofisionômicos e na distinção entre espécies generalistas e especialistas quanto à sua amplitude ecológica. Foram analisados dados de inventários florísticos, com atualização da nomenclatura taxonômica e construções de matrizes de presença/ausência. A similaridade florística entre as áreas foi avaliada por meio de análises de agrupamento utilizando-se a distância de Jaccard e PERMANOVA, para testar as diferenças entre os grupos formados. As espécies foram, então, classificadas conforme sua amplitude ecológica. Fabaceae apresentou a maior riqueza, seguida de Myrtaceae e Rubiaceae, refletindo a dominância dessas famílias na região. Entre os gêneros que mais se destacaram foi *Myrcia* e *Eugenia*, além de espécies de ampla distribuição como *Casearia sylvestris*, *Tocoyena formosa* e *Astronium fraxinifolium*. O Cerrado apresentou maior riqueza e diversidade florística, enquanto o Chaco apresentou baixa riqueza e menor representatividade na Diagonal Seca. Desse modo, os resultados evidenciam que a Diagonal Seca não possui composição florística homogênea, mas sim um mosaico florístico associados a diversas fitofisionomias, como florestas secas, savanas e formações arbustivas. Além disso, a dominância de Fabaceae, seguida de Myrtaceae e Rubiaceae, reforça o papel dessas famílias na manutenção da biodiversidade nessa região.

**Palavras-chave:** fitogeografia, similaridade florística, vegetação sazonal, Diagonal Seca

## Abstract

The South American Dry Diagonal comprises seasonally dry and arid vegetation types, encompassing the Caatinga, Cerrado, and Chaco biomes. Despite its ecological significance, few studies describe this region as a continuous ecological corridor. This study aims to characterize the floristic composition and distribution of the Dry Diagonal, identifying vegetation groupings and the occurrence of generalist and specialist species. Floristic inventory data were used, with updated taxonomic nomenclature and the construction of presence/absence matrices. Floristic similarities were analyzed using NMDS and UPGMA based on Jaccard distance, and PERMANOVA was applied to test for differences among the resulting groups. Fabaceae showed the highest species richness, followed by Myrtaceae and Rubiaceae, reflecting the dominance of these families in the region. Among the most prominent genera were *Myrcia* and *Eugenia*, as well as widely distributed species such as *Casearia sylvestris*, *Tocoyena formosa*, and *Astronium fraxinifolium*. The Cerrado exhibited the highest floristic richness and diversity, while the Chaco showed lower richness and representativity within the Dry Diagonal. Thus, the results show that the Dry Diagonal does not exhibit a homogeneous floristic composition, but rather a floristic mosaic associated with many vegetation types, such as dry forests, savannas, and shrub formations. Furthermore, the dominance of Fabaceae, followed by Myrtaceae and Rubiaceae, reinforces the role of these families in maintaining biodiversity in this region.

**Keywords:** Phytogeography; Floristic similarity; Seasonal vegetation; South American Dry Diagonal

## Introdução

Alguns estudos indicam que espécies em fitofisionomias sujeitas à sazonalidade hídrica, fator abiótico predominante na Diagonal Seca, compartilham atributos funcionais adaptados às essas condições ambientais específicas (Drenovsky et al., 2012; Rodríguez-Alarcón et al., 2022). No entanto, as fitofisionomias podem se diferir em sua composição florística, refletindo influências mais sensíveis de gradientes edáficos, climáticos e de trajetórias evolutivas (Pausas & Austin, 2001; Pinheiro & Durigan, 2012).

Fatores climáticos ainda hoje influenciam a vegetação na Diagonal Seca, desempenhando um papel crucial na dinâmica e formação do clima nessa região (Luebert, 2021). A convergência de ventos alísios dos hemisférios norte e sul, formada por um cinturão de baixa pressão, caracteriza o clima como semiárido marcado pela sazonalidade ao longo do ano (Luebert, 2021). Durante o verão, o aumento da precipitação e umidade são cruciais para a vegetação nessa região, como ocorre no Cerrado, onde é possível observar um aumento da floração nesse período (Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

Desse modo, a vegetação na Diagonal Seca é tipicamente xerófita, com muitas espécies caducifólias, adaptadas às condições de baixa precipitação e, solos pobres em nutrientes (Neves et al., 2015). No Cerrado, por exemplo, os solos são predominantemente ácidos e ricos em alumínio, exigindo adaptações específicas das plantas para a absorção de nutrientes (Bustamante et al., 2012). Na Caatinga, os solos são caracterizados como rasos, frequentemente pedregosos e com baixa fertilidade, com escassez de nitrogênio e fósforo, que contribuem para a formação da vegetação distribuída de modo esparso (Sampaio, 1995). Já no Chaco, os solos variam em textura e profundidade, com elevada concentração de sais em algumas regiões, além de apresentarem baixa fertilidade e limitações físicas à penetração das raízes (Prado & Gibbs, 1993). Esses fatores ambientais favorecem espécies xeromórficas e adaptadas às condições de escassez hídrica e compactação do solo, principalmente no Chaco seco (Pennington et al., 2000; Zeballos et al., 20023). Tais características edáficas também exigem que espécies lenhosas desenvolvam estratégias adaptativas para a sobrevivência em ambientes de extrema limitação de recursos (Silva & Souza, 2018).

Nesse sentido, identificar espécies ocorrentes em ecossistemas secos e avaliar a sua distribuição em um gradiente contínuo de fitofisionomias sazonais e secas, se

torna fundamental para a conservação da biodiversidade florística na região. Como exemplos, espécies como *Caryocar brasiliense* (pequi) e *Dipteryx alata* (baru), apesar de não serem endêmicas do Brasil, são amplamente distribuídas no Cerrado e possuem grande importância ecológica e econômica (Collevatti et al., 2010; 2012). Além disso, a distribuição dessas espécies é influenciada, principalmente, pela topografia, solo e ocorrência de fogo, que moldam a estrutura e a dinâmica das comunidades vegetais nesse bioma (Collevatti et al., 2010; Durigan & Ratter, 2016).

Um dos principais desafios para conservação da biodiversidade na Diagonal Seca é a degradação dos habitats, principalmente pela expansão da fronteira agrícola e pelo uso inadequado do solo. Esses fatores aumentam a pressão sobre os biomas semiáridos no Brasil, resultando na perda e deterioração de habitats nativos (Da Silva, 2004; Prevedello & Carvalho, 2006). O desmatamento sido é particularmente intenso nas áreas de transição entre Caatinga e Cerrado, e mais acentuado no Chaco, regiões que concentram os principais remanescentes de florestas secas da América do Sul (Da Silva, 2004; Machado et al., 2004; Prevedello & Carvalho, 2006).

Apesar de já existirem estudos florísticos e biogeográficos clássicos sobre a flora da Diagonal Seca (Pennington et al., 2000; Neves et al., 2015; Dexter et al., 2021), grande parte dessas abordagens foram centradas exclusivamente em fitofisionomias de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTFs), deixando outras fitofisionomias com lacunas a serem respondidas. Nessa região, ocorrem não apenas florestas estacionais, mas também savanas, formações arbustivas, vegetação associadas a afloramentos rochosos, entre outros (Neves et al., 2015).

Embora a Diagonal Seca seja uma região de considerável interesse ecológico, estudos mais abrangentes sobre a distribuição de espécies ao longo dessa região ainda são escassos comparados às florestas tropicais ombrófilas. Portanto, ainda há escassez de registros da composição florística na região. Sendo assim, esse estudo tem como objetivo proporcionar uma análise mais detalhada da composição e distribuição de espécies na Diagonal Seca, buscando responder as seguintes perguntas: “Qual é a composição florística da Diagonal Seca? Como as espécies estão distribuídas ao longo das fitofisionomias? Quais espécies são generalistas e quais são especialistas baseado na distribuição das espécies?”

## Materiais e métodos

Para o presente estudo, foram obtidos inventários florísticos de espécies arbóreas localizadas nos três biomas da Diagonal Seca Oriental (Caatinga, Cerrado e Chaco) a partir do banco de dados NeoTropTree (Oliveira-Filho, 2017). A partir disso, foi realizada a padronização taxonômica das espécies, de acordo com o Flora do Brasil (REFLORA, 2023). Para as espécies ausentes no REFLORA, foi realizada a atualização taxonômica das espécies de acordo com o Plants of the World Online (POWO, 2019). Adicionalmente, foi obtido o status de conservação das espécies, com base na Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN Red List of Threatened Species) (IUCN, 2023), a fim de identificar espécies ameaçadas ou em risco de extinção na Diagonal Seca.

## Tratamento e análise dos dados

### Análise de riqueza florística

A estimativa da riqueza florística foi realizada baseando-se no número de espécies arbóreas distintas registradas nos inventários obtidos. Para a realização da distribuição da riqueza na Diagonal Seca através de dados georreferenciados, foram considerados: 1. Bioma (Caatinga, Cerrado e Chaco); 2. Tipo de fitofisionomia e; 3. Unidade espacial. Para a representação espacial da riqueza florística, foi utilizada uma grade hexagonal (“hexagonal grid”) (Birch et al., 2007), construída com base nas coordenadas geográficas das ocorrências, através do pacote “sf” e então gerado mapas através do pacote “ggplot2”, no software R (R Core Team, 2024). Cada hexágono foi associado a um número de espécies distintas registradas em seu interior.

### Análises de Similaridade

Foi realizada a análise de Escalamento Multidimensional Não-Métrico (MNDS) para visualização e análise da similaridade dos registros de ocorrência entre as diferentes fitofisionomias na Diagonal Seca, através do software R (R Core Team, 2024). A análise foi aplicada através do pacote “vegan”, utilizando duas dimensões ( $k = 2$ ) e a distância de Jaccard para dados binários de presença/ausência (Legendre & Legendre, 2012). Em seguida, a distribuição dos dados foi visualizada utilizando o pacote “ggplot2”, onde as coordenadas resultantes do NMDS foram plotadas em um gráfico bidimensional.

Além disso, foi realizada, também, análise de dendrograma hierárquico, Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA), a fim de agrupar as fitofisionomias dos três biomas, baseando-se na similaridade de composição florística. As análises foram realizadas através do software R (R Core Team, 2024), utilizando-se a função “*hclust*” para realizar a análise de cluster hierárquico, e a distância de Jaccard para dados binários, com o método “*average*” (Legendre & Legendre, 2012). Optou-se pela distância de Jaccard por ser mais adequada para lidar com a elevada proporção de zeros na matriz binária de presencia/ausência (Real e Vargas 1996; Legendre & Legendre, 2012). Os resultados foram visualizados em um dendrograma utilizando o pacote “*dendextend*” para facilitar a interpretação das relações hierárquicas entre fitofisionomias e biomas, além do pacote “*sf*” para a construção dos mapas baseando-se nas coordenadas geográficas dos registros. Para testar diferenças entre os agrupamentos formados no dendrograma, foi realizada uma análise de variância permutacional (PERMANOVA), com 1000 permutações, utilizando a função “*adonis2*” do pacote “*vegan*”.

#### Análise de amplitude fitofisionômica e categorização funcional das espécies

Para a análise da distribuição florística na Diagonal Seca, foi construída uma matriz binária de presença e ausência, em que cada célula indicava a ocorrência (1) ou ausência (0) de uma espécie em determinada fitofisionomia. Essa matriz permitiu representar de forma direta a amplitude ecológica das espécies com base na diversidade de fitofisionomias onde ocorrem, servindo como base para as análises subsequentes de categorização funcional e padrões de composição florística entre os diferentes tipos de vegetação.

A partir da matriz binária, foram calculadas a amplitude fitofisionômica (número de fitofisionomias em que ocorrem) e a frequência de amostragem (número de registros). Com base nesses dados, as espécies foram classificadas funcionalmente em três grupos: generalistas, especialistas e intermediárias. As generalistas ocorrem em seis ou mais fitofisionomias distintas e possuem mais de 30 registros de ocorrência; as especialistas ocorrem em até três fitofisionomias, com mais de 10 registros. As demais foram consideradas como intermediárias. Os pontos de corte no diagrama de pontos foram definidos a partir da distribuição dos dados em histogramas, com o objetivo de minimizar o impacto de registros raros.

## Resultados

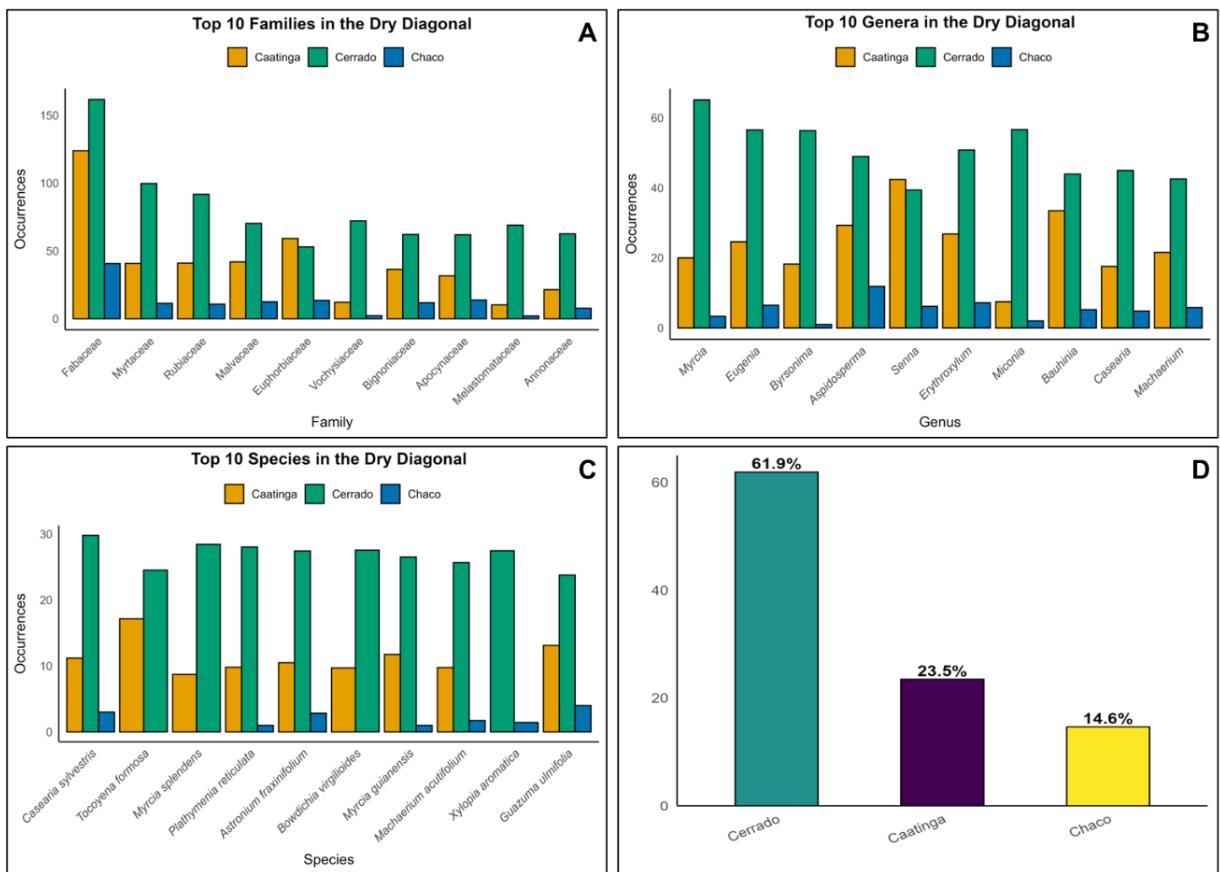
### *Frequências de ocorrência das famílias, gêneros e espécies da Diagonal Seca*

As famílias Fabaceae, Myrtaceae e Rubiaceae apresentaram a maior riqueza de espécies na Diagonal Seca (Figura 1A) com elevados registros de ocorrências, principalmente no Cerrado. A Euphorbiaceae também figura dentre as famílias de maior riqueza florística, ocorrendo, principalmente na Caatinga, seguido do Cerrado e Chaco (Figura 1A) (Material Suplementar – Tabela S1). Em contrapartida, o Chaco permaneceu com números de ocorrências das famílias mais representativas significativamente inferior quando comparado aos outros dois biomas, evidenciando um padrão florístico menos representado ao longo da Diagonal Seca (Figura 1A).

O gênero *Myrcia* (Myrtaceae) apresentou a maior quantidade de ocorrências na Diagonal Seca (Figura 1B), principalmente no Cerrado (Material Suplementar – Tabela S2), estando presente entre os gêneros de maior riqueza de espécies (Figura 1B). Outros gêneros também apresentaram elevada frequência no Cerrado, como *Byrsonima*, *Aspidosperma*, *Erythroxylum* e *Miconia* (Figura 1B).

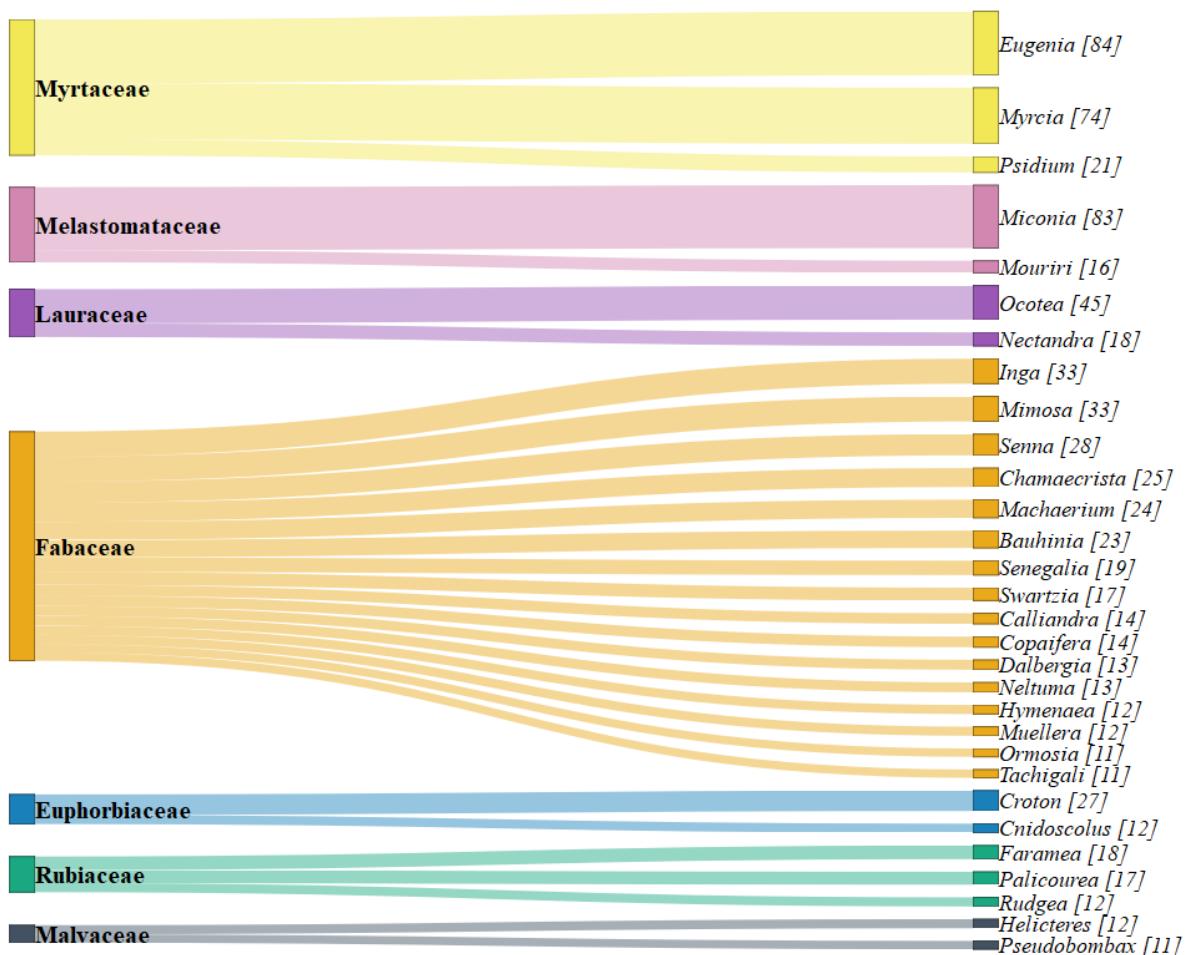
Espécies como *Casearia sylvestris*, *Tocoyena formosa*, *Myrcia splendens*, *Plathymenia reticulata* e *Astronium fraxinifolium* se destacaram como as espécies mais ocorrentes na Diagonal Seca, a partir dos registros obtidos (Figura 1C). Embora algumas dessas espécies, como *Tocoyena formosa* e *Myrcia splendens*, também ocorram na Caatinga, a quantidade de registros para essas espécies no Chaco foi mínima ou inexistente, reforçando a flora distinta presente nesse bioma.

Ao todo foram encontradas 127 famílias, 704 gêneros e 3.201 espécies de plantas distribuídas nos três biomas da Diagonal Seca Oriental (Caatinga, Cerrado e Chaco). Das 3.201 espécies encontradas, 61,9% ocorrem no Cerrado, 23,5% ocorrem na Caatinga e 14,6% ocorrem no Chaco (Figura 1D).



**Figura 1. A.** Famílias mais frequentes. **B.** Gêneros mais frequentes. **C.** Espécies mais frequentes. **D.** Distribuição percentual das espécies registradas por bioma na Diagonal Seca. As barras indicam A-C. o número total de registros de ocorrências por família, gênero e espécie em cada bioma (Caatinga, Cerrado e Chaco); **D.** a proporção relativa de espécies presentes em cada bioma com base na matriz de presença/ausência construída a partir dos inventários florísticos.

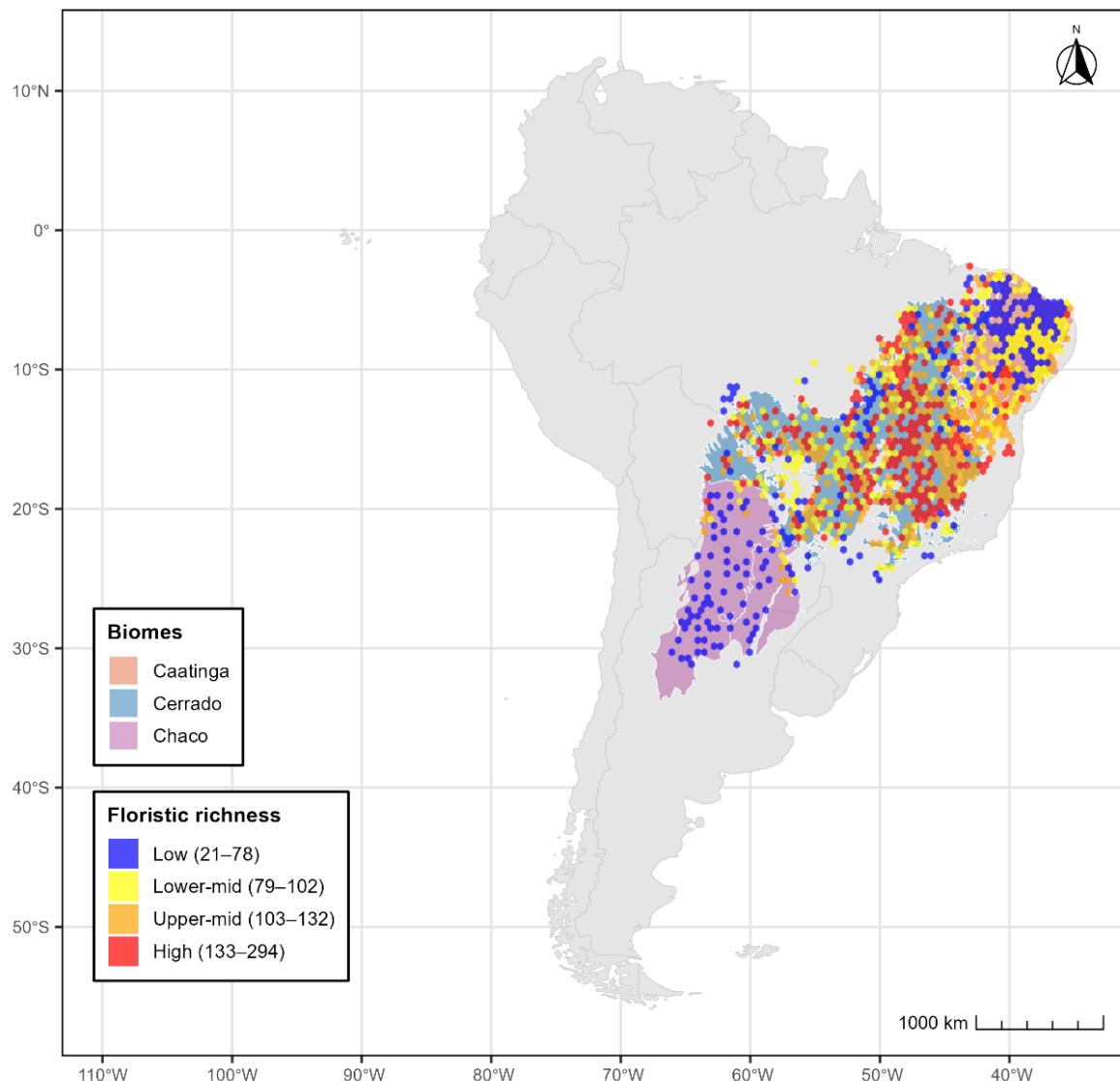
O diagrama de Sankey revelou a contribuição relativa das sete famílias mais diversas em número de espécies na Diagonal Seca, destacando a predominância de Fabaceae, seguida por Myrtaceae (Figura 2). A largura dos fluxos representou visualmente a riqueza interna de cada família, evidenciando gêneros com mais espécies como *Eugenia* e *Myrcia* (Figura 2).



**Figura 2:** Diagrama de Sankey mostrando as conexões entre as 7 famílias botânicas mais ricas (coluna da esquerda) e os 30 gêneros mais representativos em número de espécies (coluna da direita) na Diagonal Seca. A largura dos fluxos é proporcional ao número de espécies distintas associadas a cada família-gênero. As cores dos fluxos indicam a família de origem de cada gênero. Números entre colchetes indicam a riqueza de cada gênero.

#### *Distribuição da riqueza de espécies na Diagonal Seca*

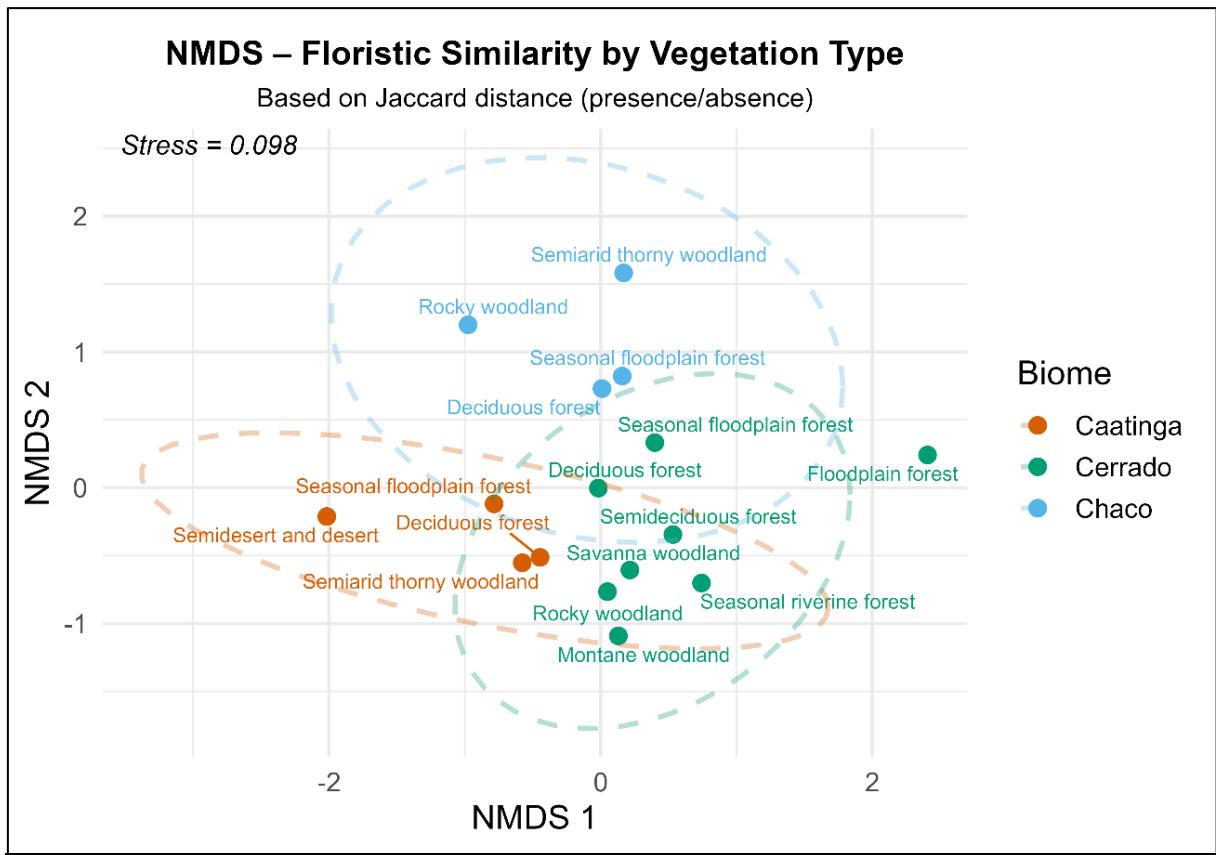
As áreas com maior riqueza florística se concentram principalmente no centro do Cerrado (Figura 3). Em contraste, os biomas da Caatinga e do Chaco apresentaram uma menor riqueza quando comparados ao Cerrado (Figura 3). Nesse sentido, a variação na riqueza de espécies observada ao longo da Diagonal Seca reflete um possível efeito seletivo dos filtros ambientais presentes na região, mesmo considerando espécies que são amplamente distribuídas.



**Figura 3:** Distribuição da riqueza florística ao longo da Diagonal Seca. A riqueza é representada pelo número de espécies distintas registradas dentro de cada hexágono utilizando-se os dados de ocorrência georreferenciados.

### Análises de Similaridade

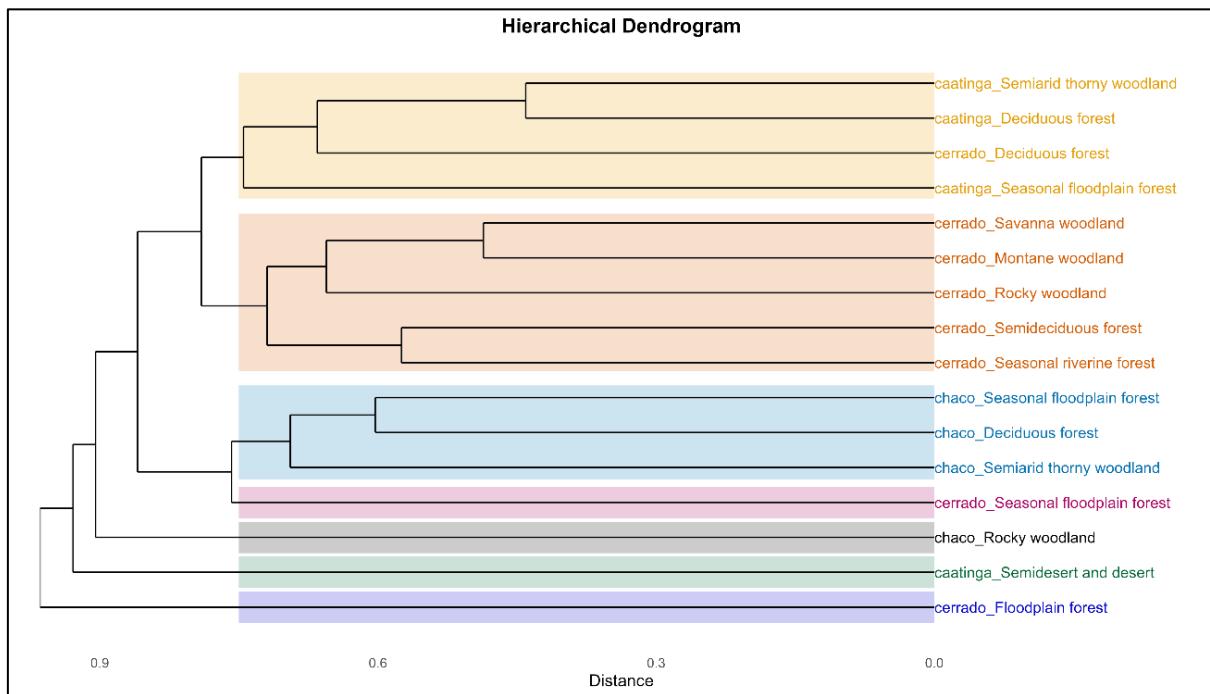
A análise NMDS revelou uma separação parcial entre os três biomas, apresentando áreas de interseção entre a Caatinga e o Cerrado, enquanto as fitofisionomias do Chaco ficaram um pouco mais distantes, sugerindo maior dissimilaridade florística (Figura 4).



**Figura 4:** Análise NMDS, utilizando a distância de Jaccard, representando a dissimilaridade florística das espécies baseadas nas fitofisionomias encontradas nos três biomas da Diagonal Seca. Valor de Stress = 0.098.

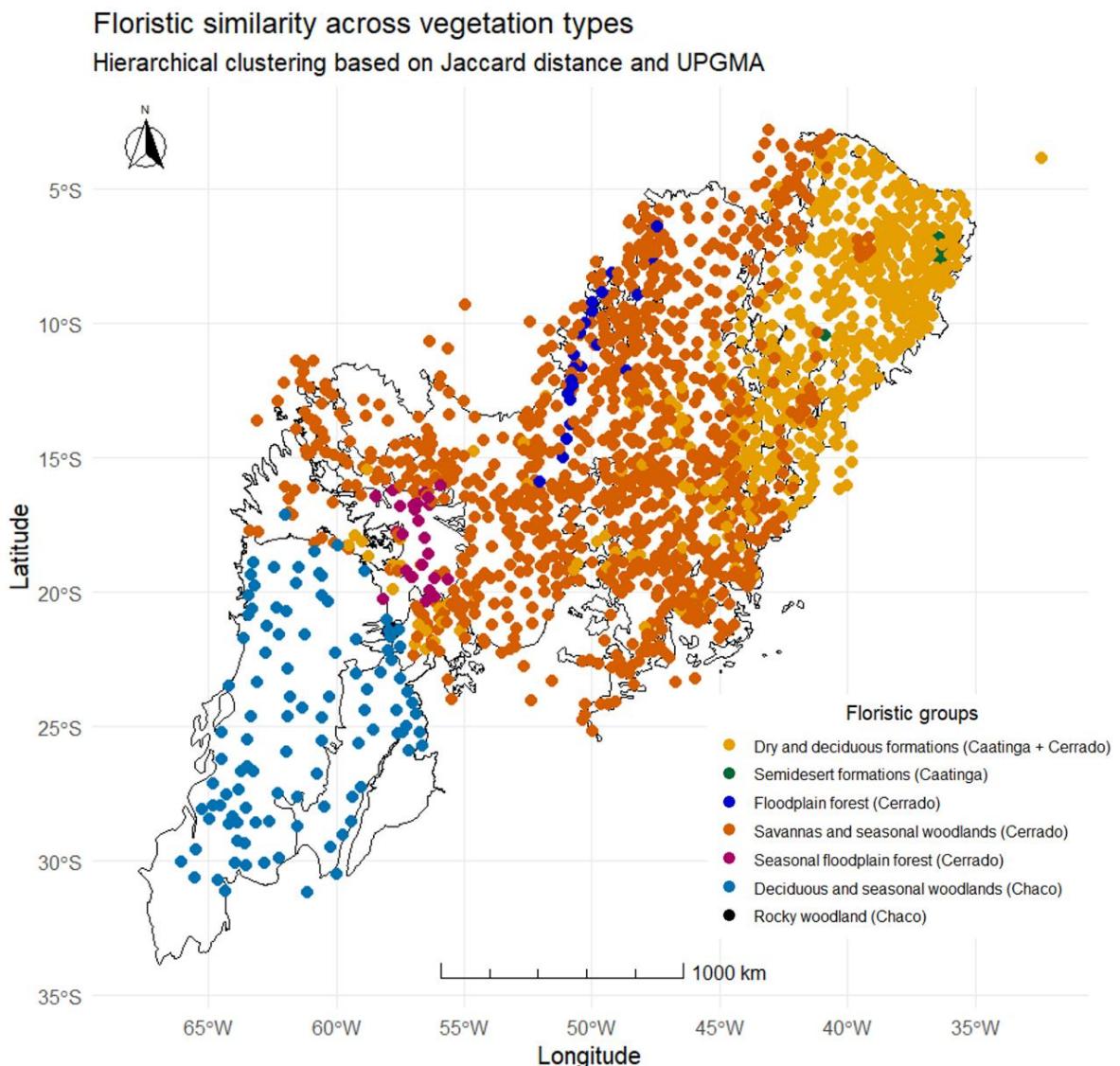
As três elipses observadas na análise NMDS evidenciam a formação de três grupos distintos. Entretanto, os pontos de convergência entre a Caatinga e o Cerrado indicam que há um compartilhamento de espécies adaptadas a um gradiente de sazonalidade hídrica e edáfico entre esses dois biomas.

A análise de agrupamento hierárquico (UPGMA) revelou 7 agrupamentos (ou clusters) de composição florística distintas na Diagonal Seca (Fig. 5).



**Figura 5:** Análise do dendrograma (UPGMA), utilizando a distância de Jaccard, para verificar a similaridade florística entre fitofisionomias da Diagonal Seca.

A análise PERMANOVA (Material Suplementar – Tabela S4) confirmou que houve diferenças significativas entre os sete grupos florísticos em termos de composição de espécies ( $p = 0.001$ ). Além disso, a elevada proporção de variância explicada ( $R^2 = 0,622$ ) evidencia que 62,2% da variação total das fitofisionomias pode ser explicada pelos agrupamentos obtidos através da UPGMA. Nesse sentido, os agrupamentos florísticos formados refletiram diferenças significativas relacionadas à composição de espécies, ainda que haja sobreposição de pontos entre algumas fitofisionomias, como gradientes ecológicos e de compartilhamento florístico em comum (Figura 6).

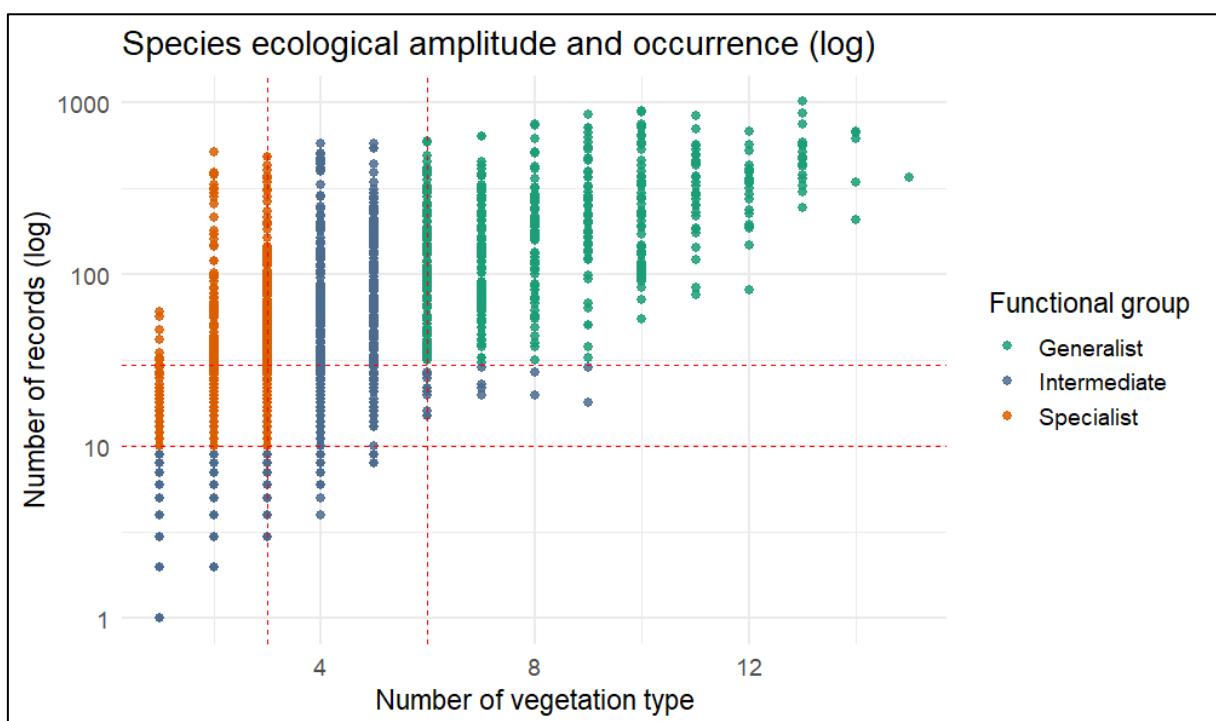


**Figura 6:** Agrupamentos florísticos formados através da análise de similaridade com distância de Jaccard e dendrograma hierárquico UPGMA. As cores representam conjuntos de fitofisionomias mais semelhantes, independentemente dos biomas.

Os seguintes grupos tiveram separação florística em relação aos outros grupos da Diagonal Seca (Figuras 5 e 6): formações semiáridas da Caatinga, florestas estacionais aluviais do Cerrado e os afloramentos rochosos do Chaco. Isso sugere que a composição de espécies nesses ramos do dendrograma está associada a filtros ambientais mais distintos do resto do grupo. Assim, a formação de alguns núcleos florísticos e o isolamento de outros não são reflexos apenas de um distanciamento biogeográfico, mas também refletem filtros ambientais regionais que são inerentes à composição das espécies residentes.

*Categorização funcional das espécies em generalistas e especialistas de acordo com a amplitude fitofisionômica*

A relação entre a amplitude fitofisionômica das espécies e sua frequência de ocorrência na Diagonal Seca revelou três categorias funcionais distintas (Figura 7). Espécies generalistas, caracterizadas por ampla distribuição entre as fitofisionomias ( $\geq 6$  fitofisionomias) e alta frequência de ocorrências ( $\geq 30$  registros), ocuparam o quadrante superior direito do gráfico, indicando ocorrência em diferentes fitofisionomias. Por outro lado, espécies especialistas, definidas pela ocorrência fitofisionômica restrita ( $\leq 3$  fitofisionomias) e com frequência acima de 10 registros, concentraram-se no quadrante inferior esquerdo, refletindo uma limitação de ocorrência fitofisionômica. Além disso, as espécies com amplitudes e frequências intermediárias foram distribuídas entre os intervalos. Esses resultados, embora descriptivos, revelam que há uma clara relação entre espécies de maior amplitude fitofisionômica e maior quantidade de registros de ocorrências. Além disso, é possível observar que as espécies especialistas são definidas mais pela limitação de amplitude fitofisionômica do que especificamente pela baixa frequência.



**Figura 7:** Diagrama de pontos mostrando a distribuição das espécies da Diagonal Seca de acordo com sua amplitude fitofisionômica (eixo X) e frequência de registros de ocorrência (eixo Y, na escala logarítmica). As espécies foram classificadas em três grupos: generalistas (amplitude  $\geq 6$  e frequência  $\geq 30$ ), especialistas (amplitude  $\leq 3$  e frequência  $\geq 10$ ) e intermediárias. Linhas tracejadas indicam pontos de corte utilizados nessa categorização.

## Discussão

A diferença percentual observada entre os biomas é refletida pela maior diversidade de espécies no Cerrado, corroborando a literatura que destaca sua rica biodiversidade (Furley, 1999; Klink & Machado, 2005). Com cerca de 2.036.448 km<sup>2</sup>, o Cerrado é o segundo maior domínio fitogeográfico do Brasil e abriga diversas fitofisionomias, incluindo a mais rica savana neotropical em espécies endêmicas (IBGE, 2004; Scariot et al., 2005; Bustamante et al., 2012). Essa heterogeneidade favorece tanto espécies especializadas quanto espécies generalistas, consolidando o Cerrado como um importante centro de diversificação de espécies na Diagonal Seca (Castilho & Chaveiro, 2010; Carnicer et al., 2012). Já a Caatinga, com uma extensão territorial de 844.453 km<sup>2</sup>, é caracterizada por condições ambientais mais limitantes às espécies residentes, as quais são selecionadas a partir de filtros abióticos que exigem maior capacidade de adaptação ao estresse, como a escassez hídrica sazonal (Santos et al., 2021). Além disso, em áreas de transição com o Cerrado, por exemplo, observa-se a ocorrência de diversas fitofisionomias sazonalmente secas, incluindo enclaves de savanas e florestas estacionais, as quais possuem certa similaridade florística entre si, portanto, representando uma transição gradual entre dois biomas distintos (Neves et al., 2016).

Apesar de sua ampla extensão territorial (1.075.000 km<sup>2</sup>) e de ter a segunda maior floresta da América do Sul, o Chaco sofre com uma das maiores taxas de desmatamento do mundo (Nori et al., 2016). Essa degradação ameaça espécies endêmicas ainda pouco conhecidas, devido as lacunas de amostragem na região (Kuemmerle et al., 2017; Mosciaro et al., 2022), o que justifica a baixa proporção de espécies encontradas nos dados florísticos para essa região. O Chaco abriga um mosaico de vegetação xerófila, adaptada ao déficit hídrico, distribuída entresavanas, pastagens, e ecótonos entre áreas úmidas e áridas (Mosciaro et al., 2022). Suas condições ambientais mais restritivas, como solos drenados e precipitação sazonal, também limitam o número de espécies adaptadas (Assunção et al., 2022), contribuindo para a menor diversidade florística. Nesse sentido, a diferença de condições abióticas e interações ecológicas distintas presentes nos três biomas da Diagonal Seca não se limitam apenas à amplitude territorial, mas também à riqueza funcional de grupos taxonômicos que nela residem.

### *Famílias, gêneros e espécies representativos da Diagonal Seca*

A alta representatividade da família Fabaceae deve-se a diversas estratégias adaptativas, especialmente à capacidade de fixar de nitrogênio, por meio da simbiose com bactérias, como as do gênero *Rhizobium*, presentes em nódulos radiculares (Dias et al., 2020). Esta adaptação é fundamental em solos pobres em nitrogênio ou de baixa fertilidade natural, comuns em fitofisionomias da Diagonal Seca, como em savanas ou florestas estacionais (Procópio & Barreto, 2021; Waring et al., 2021; Rivero-Villar et al., 2022). Este fator permite o desenvolvimento de espécies mesmo em ambientes limitantes, como, por exemplo, a espécie *Mimosa tenuiflora*, com ocorrência elevada na Caatinga (Material Suplementar – Tabela S3), forma nódulos radiculares com bactérias do gênero *Paraburkholderia*, capazes de converter o nitrogênio em formas assimiláveis pela planta (Dias et al., 2021). Além disso, a família Fabaceae é uma das maiores e mais antigas famílias, com uma história evolutiva de rápida diversificação e que remonta ao Cretáceo (Koenen et al., 2021). Na Diagonal Seca, a diversidade de Fabaceae é, portanto, um reflexo da sua capacidade de adaptação em condições climáticas adversas, desde solos de baixo teor nutricional a adaptação em climas mais áridos (El Sabagh et al., 2020).

A família Myrtaceae, a segunda família de maior riqueza de espécies e a segunda de maior ocorrência, é amplamente reconhecida por sua diversidade em fitofisionomias contrastantes, desde florestas úmidas a florestas secas e savanas (Galván-Cisneros et al., 2023; Santos et al., 2023). Algumas espécies da família possuem adaptações foliares que permitem o seu desenvolvimento em ambientes com baixa precipitação e escassez hídrica, fatores abióticos predominantes na Diagonal Seca (Dörken & Passos, 2023; Souza et al., 2023).

A família Euphorbiaceae se destaca pela elevada representatividade na Diagonal Seca, especialmente na Caatinga. Suas espécies apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas, como folhas reduzidas, cutículas espessas e resposta estomática rápida à escassez hídrica (Accioly et al., 2024), favorecendo sua sobrevivência em ambientes com limitações abióticas. Além disso, a autocoria, dispersão por mecanismos próprios da planta, é uma síndrome comum na Caatinga, com a Euphorbiaceae entre os principais grupos que a apresentam (Barbosa et al., 2003; Lima et al., 2008).

Embora não esteja entre as famílias mais representativas na Diagonal Seca como um todo, a Cactaceae apresentou alta frequência na Caatinga e no Chaco

(Material Suplementar – Tabela S1). Esse padrão se deve às suas estratégias funcionais, que favorecem a sobrevivência em ambientes com déficit hídrico prolongado, alta irradiância e temperaturas extremas (Carvalho et al., 2022; Zeballos et al., 2023; Taylor et al., 2024). Espécies da família apresentam adaptações morfofisiológicas típicas de ambientes xeromórficos, como: estrutura caulinar fotossintetizante (cladódios), redução ou ausência de folhas, tecidos especializados no armazenamento de água, e estômatos m depressões da epiderme, que minimizam as perdas por transpiração (Barthlott & Hunt, 1993; Arruda et al., 2005; Dettke & Milaneze-Gutierrez, 2008). Essas adaptações garantem eficiência no uso da água, e resiliência em fitofisionomias áridas, comuns tanto no semiárido brasileiro quanto no Chaco seco (Boke, 1980; Arruda et al., 2005; Carvalho et al., 2022; Zeballos et al., 2023; Taylor et al., 2024).

*Myrcia* é o terceiro gênero mais rico em espécies na Diagonal Seca, ocorrendo em diversas fitofisionomias, de florestas úmidas a savanas, graças a atributos funcionais que favorecem sua resiliência a diferentes condições edafoclimáticas (Staggemeier et al., 2010; Lucas et al., 2011; Borges, 2017; Pireda & Da Cunha, 2024). Sua frequência e riqueza sugerem maior tolerância abiótica a variações ambientais em comparação a outros gêneros. Segundo Oliveira et al. (2019), a diversidade do gênero *Myrcia* no Cerrado tende a se deslocar espacialmente diante das mudanças climáticas, com projeções de redução de área e concentração futura de riqueza em regiões atualmente dominadas pela Mata Atlântica.

A presença expressiva de *Eugenia* na Caatinga indica a existência de espécies com maior tolerância a ambientes mais secos, destacando o potencial gênero para análises comparativas de amplitude ecológica e de vulnerabilidade frente à degradação e às mudanças climáticas. Além disso, espécies do gênero possuem estratégias adaptativas que lhes conferem resistência à ocorrência de fogo, comum no Cerrado. Tais estratégias conferem à essas espécies um potencial de rebrota pós-fogo através da proteção de gemas aéreas, ou pela presença de fenóis e flavonoides em estruturas subterrâneas, favorecendo o rebrotamento após incêndios (Silva, 2018).

Espécies dos gêneros *Senna*, *Mimosa* e *Senegalia* (Fabaceae) estão frequentemente associadas a ecossistemas mais secos (Dunlop et al., 2006; Santos-Silva et al., 2015; Sarr, 2017). Além disso, *Senegalia* também apresentou a terceira maior ocorrência de gênero dentro do Chaco (Material Suplementar – Tabela S2),

indicando elevada capacidade de resiliência sob estresse hídrico (Sarr, 2017) em fitofisionomias semelhantes. Tanto a Caatinga quanto o Chaco compartilham características de baixa precipitação anual, alta sazonalidade hídrica, e vegetação decídua (Trovão et al., 2007; Marchesini et al., 2020), o que explica os resultados observados para esse gênero. Desse modo, *Senegalia* reflete o conceito de especialismo com distribuição entre biomas, como proposto por Fridley et al. (2007). A ocorrência do gênero em biomas semelhantes e territorialmente distantes na Diagonal Seca, portanto, sugere que a presença no gênero não é apenas uma questão geográfica, mas também está associada a filtros ambientais específicos.

A ampla plasticidade ecológica de *Casearia sylvestris* permite o crescimento em diversas condições abióticas, desde regiões úmidas até áreas mais secas (Carvalho, 2007), bem como em solos de baixa fertilidade ou maior retenção hídrica (Carvalho, 2007). A segunda espécie de maior ocorrência na Diagonal Seca, principalmente no Cerrado, *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), ocorre desde margens de florestas de galeria a formações vegetais xeromórficas, como savanas, afloramentos rochosos e até habitat perturbados, evidenciando ampla distribuição e resiliência (Delprete, 2008).

As espécies *Myrcia splendens* e *Myrcia guianensis*, também representativas na Diagonal Seca, apresentam ampla distribuição geográfica e ocupam diferentes gradientes climáticos no Brasil (Aguiar et al., 2021; Santos et al., 2021). Em especial, *Myrcia guianensis* possui estratégias adaptativas à ambientes secos, como folhas com cutículas espessas, que minimizam a perda de água por transpiração (Lemos et al., 2020).

Os resultados obtidos para espécies de maior ocorrência na Diagonal Seca indicam que há uma tendência de maior concentração de registros de espécies nas diferentes fitofisionomias do Cerrado. Ao mesmo tempo, espécies representantes do Chaco são escassas ou ausentes. Essa maior concentração sugere uma assimetria de representatividade taxonômica entre os biomas, refletindo possíveis diferenças de riqueza florística.

A ausência ou a baixa ocorrência de espécies como *Casearia sylvestris*, *Tocoyena formosa*, *Myrcia splendens*, entre outras, no Chaco revela uma importante distinção florística com os outros biomas na Diagonal Seca, diferentemente dos achados de Neves et al. (2015) para a núcleos de florestas estacionais nessa região. O Chaco é caracterizado por uma precipitação sazonal mais acentuada, com elevadas

temperaturas, e altitude mais elevada em comparação ao Cerrado e a Caatinga (Lewis, 1991; Assunção et al., 2022). Além disso, o histórico de degradação ambiental nessa região, principalmente em regiões da Argentina e do Paraguai, aumenta a seletividade de atributos funcionais por parte das espécies adaptadas, para além das condições naturais já ocorrentes (Kuemmerle et al., 2017; Mosciaro et al., 2022). Essa seletividade reforça à hipótese de que filtros ambientais mais severos favorecem espécies especializadas, com atributos funcionais específicos adaptados ao estresse local (Rusch et al., 2003; Deák et al., 2018; Švamberková & Lepš, 2020).

As áreas ecotonais entre Caatinga e Cerrado apresentam riqueza moderada de espécies (Figura 3; Material Suplementar – Figura S1), sendo regiões de transição entre biomas florestados e abertos, como as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs) (Werneck, 2011; Neves et al., 2015). Essa riqueza significativa é favorecida pela sobreposição de fatores abióticos e condições climáticas gradualmente intermediárias, como a precipitação mínima anual, que pode alcançar 479 mm nessas áreas de transição (Neves et al., 2015; Althoff et al., 2024). Além disso, heterogeneidade de fitofisionomias do Cerrado, influenciadas por gradientes edáficos, como composição, profundidade e drenagem, amplia a disponibilidade de nichos, favorecendo a coexistência de espécies com diferentes atributos funcionais (Lopes & Cox, 1977; Marimon Junior & Haridasan, 2005; Walter, 2006; Moreno et al., 2008).

Adicionalmente, é importante lembrar que há um esforço amostral elevado para o Cerrado, com cerca de 142.972 registros de ocorrência, comparados a 43.968 da Caatinga e 6.065 do Chaco. Mesmo com elevados registros de ocorrência e riqueza de espécies, o Cerrado ainda está associado à expansão urbana acelerada e, consequentemente, à degradação antrópica, o que caracteriza o bioma como um dos principais *hotspots* de biodiversidade na América do Sul (Myers et al., 2000; Françoso et al., 2015).

Apesar do bioma Chaco apresentar menor representatividade florística, essa região possui elevado grau de endemismo (Fernandes et al., 2020). Muitas espécies do bioma são capazes de tolerar condições climáticas extremas, com altas temperaturas e baixa precipitação, principalmente em ecótonos entre áreas úmidas e secas, como na transição com o Cerrado (Morales et al., 2019; 2025). Além disso, a Caatinga, caracterizada por um clima também mais árido, sob estresse hídrico sazonal, com solos rasos ou sobre afloramentos rochosos, abriga espécies adaptadas a esses fatores edafoclimáticos limitantes, com formas de crescimento variadas, e

conferindo uma elevada taxa de endemismo nas fitofisionomias presentes (Fernandes et al., 2020).

### *Agrupamentos de similaridade florística*

A análise de similaridade apresentou o Chaco em uma região mais isolada, indicando uma composição florística distinta, devido à fatores edafoclimáticos mais seletivos (Zeballos et al., 2023). Esses resultados corroboram com estudos de Prado & Gibbs (1993) e Pennington et al. (2000), os quais indicam que as florestas secas dessa região estão organizadas em um gradiente de composição florística, sendo influenciado por fatores abióticos como precipitação, tipo de solo, e histórico biogeográfico.

Neves et al. (2015) também sugerem a existência de um gradiente florístico entre os núcleos de florestas estacionais da Diagonal Seca mais ao sul, no Cerrado, e as florestas do Chaco. Entretanto, os dados do presente estudo indicam uma separação um pouco mais acentuada entre esses dois biomas, indicando que as florestas decíduas do Cerrado e da Caatinga são distintas das florestas decíduas do Chaco, em termos de composição florística (Figura 7). Essa divergência pode ser atribuída a diferenças de metodologia. Neves et al. (2015) realizaram análises com foco exclusivo em vegetação arbórea de florestas sazonalmente secas (SDTFs). Porém, o presente estudo inclui, também, outras fitofisionomias presentes na Diagonal Seca como savana lenhosa, vegetação arbustiva aberta, além de formações campestres e aluviais, obtendo, assim, uma maior heterogeneidade florística. Nesse sentido, a vegetação do Chaco se apresenta dissociada, com a decomposição de espécies submetidas a filtros abióticos mais estressantes e seletivos, resultando em uma alta dissimilaridade em relação a fitofisionomias adjacentes, mesmo que com menor número de espécies (Weiher & Keddy, 1999; Morales et al., 2019), como apresentado no UPGMA.

O dendrograma indicou que fitofisionomias do Chaco não compartilham agrupamentos com o Cerrado, mesmo quando esses dois biomas são próximos geograficamente. Morales et al. (2019) interpretam esse isolamento como reflexo de condições ambientais regionais e seletivas como a aridez, extremos térmicos e solos salinos, por exemplo, que limitam o avanço de espécies generalistas, isto é, de alta amplitude fitofisionômica e de elevada plasticidade fenotípica, favorecendo a ocorrência de espécies endêmicas.

As espécies generalistas são aquelas com alta capacidade de adaptação a diversas condições ambientais, utilizando-se de atributos funcionais com elevada plasticidade fenotípica, como demonstrado por Denelle et al. (2020) para comunidades vegetais em gradientes heterogêneos. No presente estudo, as espécies generalistas encontradas como *Casearia sylvestris*, *Astronium fraxinifolium* e *Guazuma ulmifolia* exibiram elevada amplitude de ocorrência entre as fitofisionomias observadas, ocorrendo nos três biomas (Material Suplementar Tabela S5). Tal amplitude fitofisionômica pode ser associada à combinação de atributos funcionais que conferem elevada plasticidade e resiliência à essas espécies, especialmente em fitofisionomias do Cerrado (Viani, 2010), onde tiveram maior ocorrência.

Por outro lado, espécies especialistas, como *Swartzia parvipetala*, *Colubrina cordifolia* e *Maytenus spinosa*, apresentam distribuição restrita a uma ou poucas fitofisionomias (Material Suplementar Tabela S6), provavelmente por filtros ambientais específicos (Fridley et al., 2007). Entre esses filtros abióticos limitantes na Diagonal Seca, destacam-se características típicas da Caatinga, como escassez hídrica sazonal, solos arenosos ou argilosos de baixo teor nutricional, também comuns no Chaco (Trovão et al., 2007; Morales et al., 2019).

O maior isolamento florístico do Chaco é consistente com a literatura que apresenta espécies adaptadas às condições edafoclimáticas extremas da região (Morales et al., 2025). Tais condições favorecem a seleção de espécies especialistas, as quais, muitas vezes, possuem adaptações morfoanatômicas específicas, como folhas esclerenquimáticas, sistemas radiculares profundos e estratégias de eficiência hídrica (Dexter et al., 2021).

Em contraste, o Cerrado, com maiores registros de ocorrência e maior riqueza de espécies, apresenta uma elevada proporção de espécies generalistas, devido à elevada heterogeneidade ambiental e fitofisionômica (Klink & Machado, 2005). O mosaico de savanas, florestas estacionais, e vegetação sobre afloramentos rochosos fornece nichos ecológicos distintos, mas com menor restrição abiótica como ocorre na Caatinga e no Chaco (Pinheiro & Durigan, 2012).

## **Conclusão**

O Cerrado destacou-se como o bioma com maior riqueza e número de registros florísticos, evidenciando seu papel como centro de diversidade dentro da Diagonal Seca. Em contrapartida, os dados sugerem a necessidade de intensificação do

esforço amostral nas regiões do Chaco e da Caatinga, cujas floras ainda permanecem sub-representadas. A análise de agrupamento UPGMA revelou a formação de grupos fitofisionômicos distintos, o que reforça a influência de filtros edafoclimáticos na estruturação da composição vegetal. A avaliação da amplitude ecológica das espécies demonstrou predomínio de espécies especialistas, geralmente restritas a condições abióticas específicas e a poucas fitofisionomias. Embora menos frequentes, as espécies generalistas desempenham papel funcional relevante nas zonas de transição entre biomas, contribuindo para a conectividade ecológica e a resiliência das paisagens secas sul-americanas.

Assim, o presente estudo fornece uma importante compreensão e visão holística da composição e distribuição de espécies ao longo da Diagonal Seca. Apesar da existência de trabalhos clássicos sobre a região, ainda existem lacunas de conhecimento na relação da ocorrência de espécies sob a influência de microclimas nas fitofisionomias dos biomas, além da desigualdade de esforço amostral entre os biomas, justificando a necessidade de estudos contínuos sobre o tema.

## Referências

- Accioly, A. N., de Paiva Farias, R., & de Arruda, E. C. P. **2024**. Plants in the caatinga possess multiple adaptative leaf morphoanatomical traits concurrently, a pattern revealed from a systematic review. *Journal of Arid Environments*, 222, 105162.
- Aguiar, J. T. D., Higuchi, P., & Silva, A. C. D. **2021**. Climatic niche determines the geographic distribution of Myrtaceae species in Brazilian subtropical Atlantic Forest. *Revista Árvore*, 45, e4501.
- Althoff, D.; Rodrigues, L. N.; Sano, E. E.; Bettoli, G. M. **2024**. O clima do Cerrado. In: Rodrigues, L. N. (ed.). Agricultura irrigada no Cerrado: subsídios para o desenvolvimento sustentável. 2. *Embrapa*, 5, 155-183.
- Arruda, E., Melo-de-Pinna, G. F., & Alves, M. **2005**. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. *Brazilian Journal of Botany*, 28, 589-601.
- Assunção, V. A., Sartori, Â. L. B., & Mansano, V. D. F. **2022**. Floristic structuring of woody plants from the Chaco in light of abiotic factors. *Rodriguésia*, 73, e00262019.

Barbosa, D. D. A., Barbosa, M. D. A., & Lima, L. D. **2003**. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga*, 657-693.

Barthlott, W., & Hunt, D. R. **1993**. Cactaceae. In Flowering Plants· Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. 161-197. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Birch, C. P., Oom, S. P., & Beecham, J. A. **2007**. Rectangular and hexagonal grids used for observation, experiment and simulation in ecology. *Ecological modelling*, 206(3-4), 347-359.

Boke, N. H. **1980**. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience*, 30(9), 605-610.

Borges, N. L. Atributos funcionais foliares de *Myrcia insularis* Gardner O. Berg (Myrtaceae) em Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramento Rochoso e Restinga. **2017**. Dissertação, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes.

Bustamante, M. M. D. C., Nardoto, G. B., Pinto, A. D. S., Resende, J. C. F., Takahashi, F. S. C., & Vieira, L. C. G. **2012**. Potential impacts of climate change on biogeochemical functioning of Cerrado ecosystems. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 655-671.

Carnicer, J., Brotons, L., Stefanescu, C., & Penuelas, J. **2012**. Biogeography of species richness gradients: linking adaptive traits, demography and diversification. *Biological Reviews*, 87(2), 457-479.

Carvalho, C. E., Menezes, M. O., Araújo, F. S., & Sfair, J. C. **2022**. High endemism of cacti remains unprotected in the Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 31(4), 1217-1228.

Carvalho, P. E. R. **2007**. Cafezeiro-do-mato: *Casearia sylvestris*. Colombo: Embrapa Florestas, 16.

Castilho, D., & Chaveiro, E. F. **2010**. Por uma análise territorial do Cerrado. Cerrados: perspectivas e olhares. Goiânia: Editora Vieira, 35-50.

Collevatti, R. G., Lima, J. S., Soares, T. N., & Telles, M. D. C. **2010**. Spatial genetic structure and life history traits in Cerrado tree species: inferences for conservation. *Nat Conserv*, 8, 54-59.

Collevatti, R. G., Lima-Ribeiro, M. S., Souza-Neto, A. C., Franco, A. A., Oliveira, G. D., & Terribile, L. C. **2012**. Recovering the demographical history of a Brazilian Cerrado tree species *Caryocar brasiliense*: coupling ecological niche modeling and coalescent analyses. *Natureza & Conservação*, 10(2), 169-176.

da Silva, J. M. C. **2004**. Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para conservação. Ministério do Meio Ambiente.

Deák, B., Valkó, O., Török, P., Kelemen, A., Bede, Á., Csathó, A. I., & Tóthmérész, B. **2018**. Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands. *Landscape Ecology*, 33, 1117-1132.

Delprate, P. G. **2008**. Revision of *Tocoyena* (Rubiaceae: Gardenieae) from the states of Goiás and Tocantins and a new species endemic to white-sand areas in the brazilian cerrado. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 983-993.

Denelle, P., Violle, C., DivGrass Consortium, & Munoz, F. **2020**. Generalist plants are more competitive and more functionally similar to each other than specialist plants: insights from network analyses. *Journal of Biogeography*, 47(9), 1922-1933.

Dettke, G. A., & Milaneze-Gutierrez, M. A. **2008**. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. *Hoehnea*, 35, 583-595.

Dias, M. A. M., Bomfim, C. S. G., Rodrigues, D. R., da Silva, A. F., Santos, J. C. S., do Nascimento, T. R., ... & Fernandes-Júnior, P. I. **2021**. *Paraburkholderia* spp. are the main rhizobial microsymbionts of *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. in soils of the Brazilian tropical dry forests (Caatinga biome). *Systematic and Applied Microbiology*, 44(3), 126208.

Dias, S. D. M., ANDRADE, A. P. D., SOUZA, A. P. D., Magalhães, A. L. R., Bruno, R. D. L. A., & Valenca, R. D. L. **2020**. Morphophysiology of rhizobia isolated from native forage of fabaceae of the Caatinga. *Revista Caatinga*, 32, 904-914.

Dörken, V. M., Ladd, P. G., & Parsons, R. F. **2023**. Convergent morphology and anatomy in the microphyllous leaves of selected heathland Myrtaceae and Asteraceae. *Trees*, 37(4), 1225-1247.

Drenovsky, R. E., Khasanova, A., & James, J. J. 2012. Trait convergence and plasticity among native and invasive species in resource-poor environments. *American Journal of Botany*, 99(4), 629-639.

Dunlop, E. A., Wilson, J. C., & Mackey, A. P. **2006**. The potential geographic distribution of the invasive weed *Senna obtusifolia* in Australia. *Weed Research*, 46(5), 404-413.

Durigan, G., & Ratter, J. A. **2016**. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 11-15.

El Sabagh, A., Hossain, A., Islam, M. S., Fahad, S., Ratnasekera, D., Meena, R. S., ... & Hasanuzzaman, M. **2020**. Nitrogen fixation of legumes under the family Fabaceae: adverse effect of abiotic stresses and mitigation strategies. *The Plant Family Fabaceae: Biology and Physiological Responses to Environmental Stresses*, 75-111, Springer, Singapore.

Farias, V. D., Rocha, L. D., Preussler, K. H., & Maranho, L. T. **2009**. Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) LR Landrum, Myrtaceae. *Acta Botanica Brasilica*, 23, 398-406.

Fernandes, M. F., Cardoso, D., & de Queiroz, L. P. **2020**. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid environments*, 174, 104079.

Françoso, R. D., Brandão, R., Nogueira, C. C., Salmona, Y. B., Machado, R. B., & Colli, G. R. **2015**. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Natureza & Conservação*, 13(1), 35-40.

Fridley, J. D., Vandermast, D. B., Kuppinger, D. M., Manthey, M., & Peet, R. K. **2007**. Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: A new approach for the measurement of niche width. *Journal of ecology*, 95(4), 707-722.

Furley, P. A. **1999**. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8(3-4), 223-241.

Galván-Cisneros, C. M., Montaño, L. R. S., Ojeda-Rodríguez, A. E., & Meira-Neto, J. A. A. **2023**. Structures of tropical dry forests in the Andes: forest conservation, composition and the role of Fabaceae and Myrtaceae. *Cerne*, 29, e-1033189.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Mapa de Biomas do Brasil. **2004**. Rio de Janeiro: IBGE.

IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. **2023**. Version-3. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/>. Acesso em: 15 julho 2025.

Klink, C. A., & Machado, R. B. **2005**. Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation biology*, 19(3), 707-713.

Koenen, E. J., Ojeda, D. I., Bakker, F. T., Wieringa, J. J., Kidner, C., Hardy, O. J., ... & Hughes, C. E. **2021**. The origin of the legumes is a complex paleopolyploid phylogenomic tangle closely associated with the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) mass extinction event. *Systematic biology*, 70(3), 508-526.

Kuemmerle, T., Altrichter, M., Baldi, G., Cabido, M., Camino, M., Cuellar, E., ... & Zak, M. **2017**. Forest conservation: remember gran chaco. *Science*, 355(6324), 465-465.

Legendre, P., & Legendre, L. **2012**. Numerical ecology, 24. Elsevier.

Lemos, V. D. O. T., Lucena, E. M. P. D., Bonilla, O. H., Edson-Chaves, B., & Freitas, M. A. **2020**. Ecological anatomy of *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC. leaf in Restinga in Ceará state. *Ciência Florestal*, 30(2), 307-322.

Lewis, J. P. **1991**. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2(1), 125-130.

Lima, L. C. M., de Alencar Barbosa, D. C., & de Alencar Barbosa, M. C. **2008**. Floração e frutificação das espécies lenhosas de Leguminosae e Euphorbiaceae na Caatinga em Pernambuco. *SITIENTIBUS série Ciências Biológicas*, 8(2), 235-246.

Lopes, A. S., & Cox, F. R. **1977**. Cerrado Vegetation in Brazil: An Edaphic Gradient 1. *Agronomy Journal*, 69(5), 828-831.

Lucas, E. J., Amorim, B. S., Lima, D. F., Lima-Lourenço, A. R., Nic Lughadha, E. M., Proença, C. E. B., ... & Sobral, M. **2018**. A new infra-generic classification of the species-rich Neotropical genus *Myrcia* sl. *Kew Bulletin*, 73, 1-12.

Lucas, E. J., Matsumoto, K., Harris, S. A., Nic Lughadha, E. M., Benardini, B., & Chase, M. W. **2011**. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcia* sl (Myrtaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 172(7), 915-934.

Luebert, F. **2021**. The two South American dry diagonals. *Frontiers of Biogeography*, 13(4).

Machado, R.B., M.B. Ramos Neto, P.G.P. Pereira, E.F. Caldas, D.A. Gonçalves, N.S. Santos, K. Tabor e M. Steininger. **2004**. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Conservação Internacional, Brasília, DF.

Marchesini, V. A., Nosedo, M. D., Houspanossian, J., & Jobbágy, E. G. **2020**. Contrasting hydrological seasonality with latitude in the South American Chaco: The roles of climate and vegetation activity. *Journal of hydrology*, 587, 124933.

Marimon-Junior, B.H.; Haridasan, M. **2005**. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 19(4), 913-926.

Morales, M., Oakley, L., Sartori, A. L., Mogni, V. Y., Atahuachi, M., Vanni, R. O., ... & Prado, D. E. **2019**. Diversity and conservation of legumes in the Gran Chaco and biogeographical inferences. *PLoS One*, 14(8), e0220151.

Morales, M., Sartori, A. L. B., Prado, D. E., & Fortunato, R. H. **2025**. Identifying areas and centers of endemism in the Gran Chaco with Fabaceae as a diversity indicator. *Scientific Reports*, 15(1), 9572.

Moreno, M. I. C., Schiavini, I., & Haridasan, M. **2008**. Fatores edáficos influenciando na estrutura de fitofisionomias do Cerrado. *Caminhos de Geografia*, 9(25), 173-194.

Mosciaro, M. J.; Calamari, N. C.; Peri, P. L.; Flores Montes, N.; Seghezzo, L.; Ortiz, E.; Rejalaga, L.; Barral, P.; Villarino, S.; Mastrangelo, M.; Volante, J. **2022**. Future scenarios of land use change in the Gran Chaco: how far is zero-deforestation? *Regional Environmental Change*, 22, 115, 1–17.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., e Kent, J. **2000**. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.

Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Bueno, M. L., & Oliveira Filho, A. T. **2015**. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1566-1576.

Neves, S. P. S., Funch, R., Conceição, A. A., Miranda, L. A. P., & Funch, L. S. **2016**. Quais são os fatores mais importantes na determinação de diferentes tipos de vegetação na Chapada Diamantina, Brasil? *Brazilian Journal of Biology*, 76, 315-333.

Nori, J., Torres, R., Lescano, J. N., Cordier, J. M., Periago, M. E., & Baldo, D. **2016**. Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions*, 22(12), 1212-1219.

Oliveira, H. R., Staggemeier, V. G., Quintino Faria, J. E., de Oliveira, G., & Diniz-Filho, J. A. F. **2019**. Geographical ecology and conservation of *Eugenia* L. (Myrtaceae) in the Brazilian Cerrado: Past, present and future. *Austral ecology*, 44(1), 95-104.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. **2002**. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna, 91-120. Columbia University Press.

Oliveira-Filho, A.T. **2017**. NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais. Disponível em: <http://www.neotrop-tree.info/>. Acesso em: 15 julho 2025.

Pausas, J. G., & Austin, M. P. **2001**. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 153-166.

Pennington, T. R., Prado, D. E., e Pendry, C. A. **2000**. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.

Pinheiro, E. D. S., & Durigan, G. **2012**. Diferenças florísticas e estruturais entre fitofisionomias do cerrado em Assis, SP, Brasil. *Revista Árvore*, 36, 181-193.

Pireda, S., & Da Cunha, M. **2024**. Unraveling subcellular functional traits: Adaptive insights into chloroplast ultrastructure in nonmodel species. *American Journal of Botany*, 111(10), e16415.

POWO. 2019. Plants of the World Online. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em: <https://powo.science.kew.org/>. Acesso em: 15 julho 2025.

Prado, D. E., e Gibbs, P. E. **1993**. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 902-927.

Prevedello, J. A., & Carvalho, C. D. **2006**. Conservação do Cerrado brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. *Natureza e Conservação*, 4(1), 39-57.

Procópio, L., & Barreto, C. **2021**. The soil microbiomes of the Brazilian Cerrado. *Journal of Soils and Sediments*, 21, 2327-2342.

Real, R., & Vargas, J. M. **1996**. The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic biology*, 45(3), 380-385.

REFLORA, Flora e Funga do Brasil. **2023**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Rivero-Villar, A., de la Peña-Domene, M., Rodríguez-Tapia, G., Giardina, C. P., & Campo, J. **2022**. A pantropical overview of soils across tropical dry forest ecoregions. *Sustainability*, 14(11), 6803.

Rodrigues, A. V., & Duarte, L. **2024**. Mapping species richness and evolutionary regions of the genus *Myrcia*. *Journal of Biogeography*, 51(5), 827-839.

Rodríguez-Alarcón, S., Tamme, R., & Carmona, C. P. **2022**. Intraspecific trait changes in response to drought lead to trait convergence between—but not within—species. *Functional Ecology*, 36(8), 1900-1911.

Rusch, G. M., Pausas, J. G., & Lepš, J. **2003**. Plant functional types in relation to disturbance and land use: introduction. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 307-310.

Sampaio, E. S. B. **1995**. Overview of the Brazilian caatinga. Seasonally dry tropical forests, 35-63.

Santos, L. L., Forest, F., Lima, D. F., Sales, M. F., Vasconcelos, T. N., Staggemeier, V. G., & Lucas, E. **2021**. Phylogenetic and biogeographic analysis in *Myrcia* sect. *Myrcia* (*Myrcia* sl, Myrtaceae) with focus on highly polyphyletic *Myrcia splendens*. *International Journal of Plant Sciences*, 182(9), 778-792.

Santos, P. S. N., Rossatto, D. R., de Oliveira, M. I. U., do Couto-Santos, A. P. L., & Funch, L. S. **2023**. Functional traits in Myrteae species: the role of habitat heterogeneity and genus in humid and seasonal tropical environments. *Australian Journal of Botany*, 71(1), 43-53.

Santos, W. R., de Souza, L. S. B., Pacheco, A. N., da Rosa, A. M., Jardim, F., & da Silva, T. G. F. **2021**. Eficiência do Uso da Água para Espécies da Caatinga: Uma Revisão Para o Período de 2009-2019. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 14(05), 2573-2591.

Santos-Silva, J., Fragomeni, S. M., & Tozzi, A. M. G. D. A. **2015**. Revisão taxonômica das espécies de *Mimosa* ser. *Leiocarpae* sensu lato (Leguminosae-Mimosoideae). *Rodriguésia*, 66(1), 95-154.

Sarr, M. S. **2017**. Morphological and Physiological Responses of *Senegalia senegal* (L.) Britton Provenances to Drought, Salinity, and Fertility.

Scariot, A., Sousa-Silva, J. C., & Felfili, J. M. **2005**. Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. Ministério do Meio Ambiente.

Silva, A. C., & Souza, A. F. **2018**. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS One*, 13(4), 0196130.

Silva, G. S. **2018**. Estruturas relacionadas ao potencial de rebrotamento de duas espécies de Myrtaceae do Cerrado: análises morfoanatômicas e químicas. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Souza, I. L., Santos, R. N., Faria-Silva, L., & Silva, D. M. **2023**. Drought, heat, and their combined effect on the photosynthetic performance of *Psidium myrtoides* O. Berg (Myrtaceae). *Revista Ceres*, 70(5), e70502.

Staggemeier, V. G., Diniz-Filho, J. A. F., & Morellato, L. P. C. **2010**. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of ecology*, 98(6), 1409-1421.

Švamberková, E., & Lepš, J. **2020**. Experimental assessment of biotic and abiotic filters driving community composition. *Ecology and evolution*, 10(14), 7364-7376.

Taylor, N. P., Zappi, D. C., Lowry, M., & Albuquerque-Lima, S. **2024**. Additions and corrections to Cacti of Eastern Brazil (4). *Bradleya*, 2024(42), 86-114.

Trovão, D. M. D., Fernandes, P. D., Andrade, L. A. D., & Dantas Neto, J. **2007**. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 11, 307-311.

Velloso, A. L., Sampaio, E. V. S. B., & Pareyn, F. G. C. **2002**. Ecorregiões propostas para o bioma caatinga. Associação Plantas do Nordeste. *The Nature Conservancy do Brasil*, Recife.

Viani, R. A. G. **2010**. Atributos funcionais e a distribuição de espécies do cerradão e da floresta estacional semidecidual. 135p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP.

Walter, B.M.T. Fitofisionomias do Bioma Cerrado: Síntese Terminológica e relações florísticas. **2006**. Ph.D. Dissertation, Universidade de Brasilia, Brasilia, DF, Brazil.

Waring, B. G., De Guzman, M. E., Du, D. V., Dupuy, J. M., Gei, M., Gutknecht, J., ... & Powers, J. S. **2021**. Soil biogeochemistry across Central and South American tropical dry forests. *Ecological Monographs*, 91(3), e01453.

Weiher, E., & Keddy, P. **1999**. Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, 251-271.

Werneck, F. P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1630-1648.

Zeballos, S. R., Acosta, A. T., Agüero, W. D., Ahumada, R. J., Almirón, M. G., Argibay, D. S., ... & Cabido, M. R. **2023**. Vegetation types of the Arid Chaco in Central-Western Argentina. *Vegetation Classification and Survey*, 4, 167-188.

## MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO II

Este material suplementar apresenta dados adicionais que complementam os resultados descritos no capítulo intitulado “*COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E DISTRIBUIÇÃO FITOGEOGRÁFICA DE ESPÉCIES OCORRENTES NA DIAGONAL SECA ORIENTAL*”.

**Tabela S1.** As 15 famílias mais frequentes por bioma na Diagonal Seca. Valores entre parênteses indicam o número de registros de ocorrência em cada bioma.

Caatinga	Cerrado	Chaco
Fabaceae (15353)	Fabaceae (26131)	Fabaceae (1657)
Euphorbiaceae (3497)	Myrtaceae (9944)	Cactaceae (313)
Cactaceae (1960)	Rubiaceae (8419)	Anacardiaceae (261)
Malvaceae (1755)	Vochysiaceae (5213)	Solanaceae (248)
Rubiaceae (1682)	Malvaceae (4938)	Capparaceae (206)
Myrtaceae (1664)	Melastomataceae (4755)	Polygonaceae (193)
Anacardiaceae (1436)	Annonaceae (3922)	Apocynaceae (188)
Bignoniaceae (1329)	Bignoniaceae (3857)	Euphorbiaceae (181)
Cordiaceae (1254)	Apocynaceae (3831)	Zygophyllaceae (162)
Capparaceae (1070)	Malpighiaceae (3711)	Malvaceae (156)
Apocynaceae (1003)	Chrysobalanaceae (2985)	Sapindaceae (154)
Combretaceae (935)	Moraceae (2909)	Rhamnaceae (149)
Rutaceae (779)	Euphorbiaceae (2803)	Bignoniaceae (140)
Erythroxylaceae (720)	Lauraceae (2723)	Myrtaceae (130)
Solanaceae (676)	Sapindaceae (2651)	Nyctaginaceae (130)

**Tabela S2.** Os 15 gêneros mais frequentes por bioma na Diagonal Seca. Valores entre parênteses indicam o número de registros de ocorrência em cada bioma.

Caatinga	Cerrado	Chaco
<i>Senna</i> (1797)	<i>Myrcia</i> (4241)	<i>Neltuma</i> (231)
<i>Mimosa</i> (1556)	<i>Miconia</i> (3210)	<i>Vachellia</i> (176)
<i>Senegalia</i> (1205)	<i>Eugenia</i> (3201)	<i>Senegalia</i> (163)
<i>Bauhinia</i> (1121)	<i>Byrsonima</i> (3176)	<i>Prosopis</i> (161)
<i>Croton</i> (973)	<i>Erythroxylum</i> (2584)	<i>Aspidosperma</i> (141)
<i>Cenostigma</i> (963)	<i>Aspidosperma</i> (2399)	<i>Lycium</i> (138)
<i>Cordia</i> (888)	<i>Qualea</i> (2189)	<i>Schinopsis</i> (122)
<i>Aspidosperma</i> (859)	<i>Casearia</i> (2022)	<i>Celtis</i> (111)
<i>Erythroxylum</i> (720)	<i>Bauhinia</i> (1931)	<i>Sarcomphalus</i> (89)
<i>Combretum</i> (676)	<i>Terminalia</i> (1864)	<i>Bougainvillea</i> (87)
<i>Handroanthus</i> (665)	<i>Machaerium</i> (1810)	<i>Cereus</i> (83)
<i>Cnidoscolus</i> (660)	<i>Vochysia</i> (1798)	<i>Ruprechtia</i> (80)
<i>Eugenia</i> (606)	<i>Pouteria</i> (1616)	<i>Parkinsonia</i> (79)
<i>Cynophalla</i> (593)	<i>Senna</i> (1552)	<i>Tabebuia</i> (78)
<i>Pilosocereus</i> (544)	<i>Annona</i> (1457)	<i>Libidibia</i> (74)

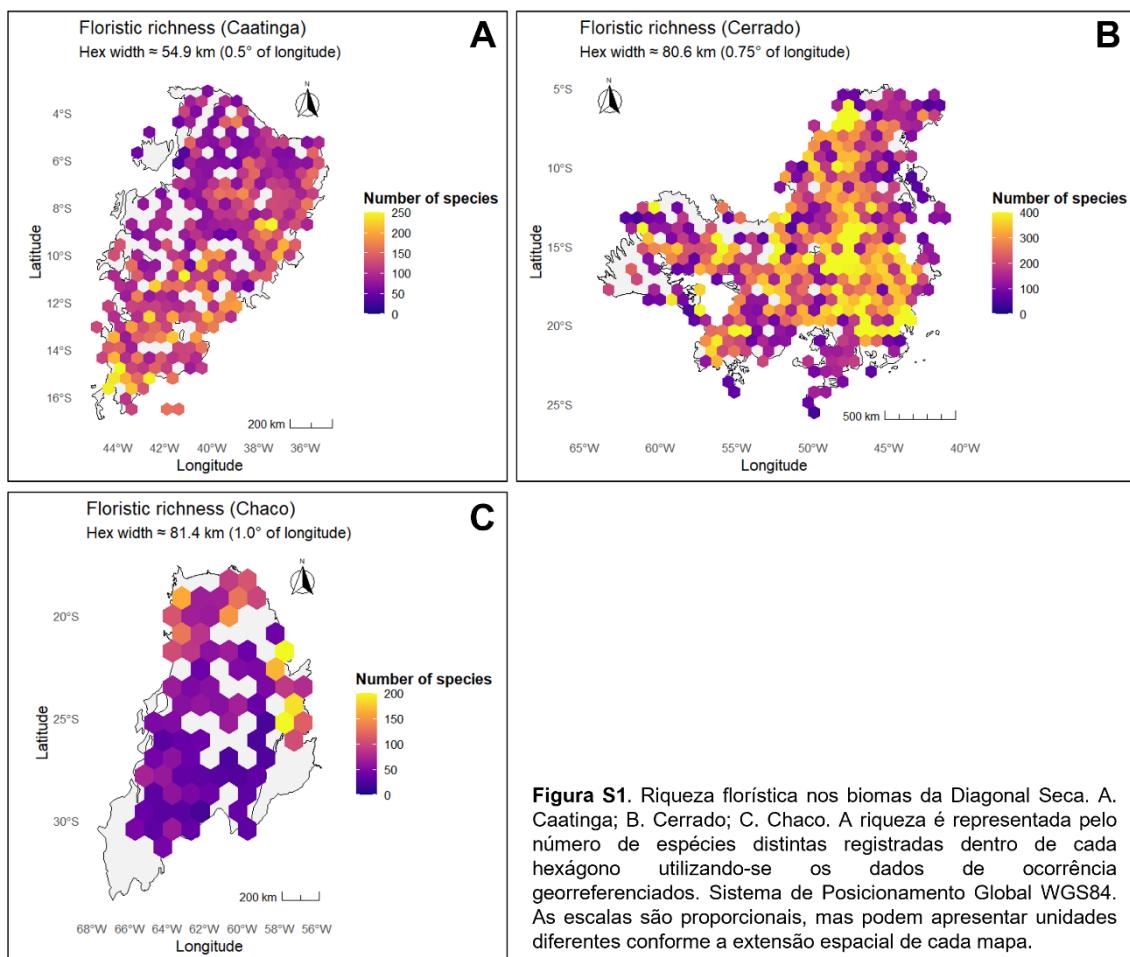
**Tabela S3.** As 15 espécies mais frequentes por bioma na Diagonal Seca. Valores entre parênteses indicam o número de registros de ocorrência em cada bioma.

Caatinga	Cerrado	Chaco
<i>Sarcomphalus joazeiro</i> (508)	<i>Casearia sylvestris</i> (888)	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> (78)
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> (393)	<i>Myrcia splendens</i> (808)	<i>Libidibia paraguariensis</i> (74)
<i>Astronium urundeuva</i> (391)	<i>Plathymenia reticulata</i> (786)	<i>Sarcomphalus mistol</i> (73)
<i>Jatropha mollissima</i> (383)	<i>Bowdichia virgilioides</i> (759)	<i>Senegalia praecox</i> (73)
<i>Senna macranthera</i> (379)	<i>Xylopia aromatic</i> (754)	<i>Prosopis nigra</i> (70)
<i>Cereus jamacaru</i> (362)	<i>Astronium fraxinifolium</i> (752)	<i>Celtis iguanaea</i> (69)
<i>Spondias tuberosa</i> (345)	<i>Roupala montana</i> (737)	<i>Castela coccinea</i> (66)
<i>Anadenanthera colubrina</i> (344)	<i>Pouteria ramiflora</i> (704)	<i>Stetsonia coryne</i> (63)
<i>Senna spectabilis</i> (315)	<i>Myrcia guianensis</i> (703)	<i>Tabebuia nodosa</i> (58)
<i>Croton blanchetianus</i> (311)	<i>Diospyros lasiocalyx</i> (700)	<i>Achatocarpus praecox</i> (56)
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (311)	<i>Guettarda viburnoides</i> (660)	<i>Geoffroea decorticans</i> (56)
<i>Cynophalla hastata</i> (310)	<i>Machaerium acutifolium</i> (659)	<i>Prosopis ruscifolia</i> (56)
<i>Mimosa tenuiflora</i> (308)	<i>Qualea multiflora</i> (641)	<i>Vachellia caven</i> (56)
<i>Commiphora leptophloeos</i> (307)	<i>Protium heptaphyllum</i> (634)	<i>Schinopsis lorentzii</i> (53)
<i>Cenostigma pyramidale</i> (304)	<i>Platypodium elegans</i> (623)	<i>Lycium glomeratum</i> (52)

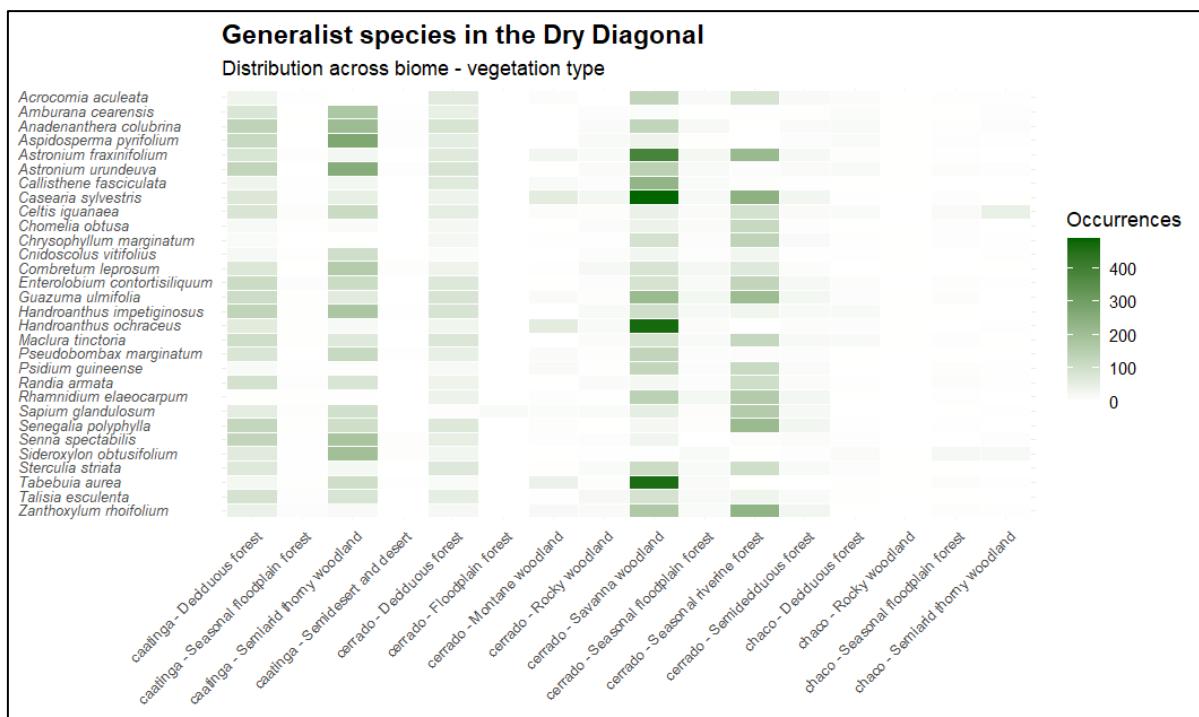
**Tabela S4.** Resultado da análise de variância permutacional (PERMANOVA), com base na distância Euclidiana, aplicada entre os grupos definidos pela análise de agrupamento UPGMA. O valor de  $R^2 = 0,622$  indica que 62,2% da variação total foi explicada pelos agrupamentos funcionais, enquanto os graus de liberdade ( $Df = 6$  para os grupos e 9 para os resíduos) refletem o número de grupos comparados e a variabilidade residual (37,8%).

**Tabela S4.** Análise de variância permutacional (PERMANOVA) baseada na distância de Jaccard (presença/ausência) entre grupos definidos pela análise de agrupamento florístico. Valores de  $p < 0,01$  indicam que a composição florística difere estatisticamente entre os grupos.

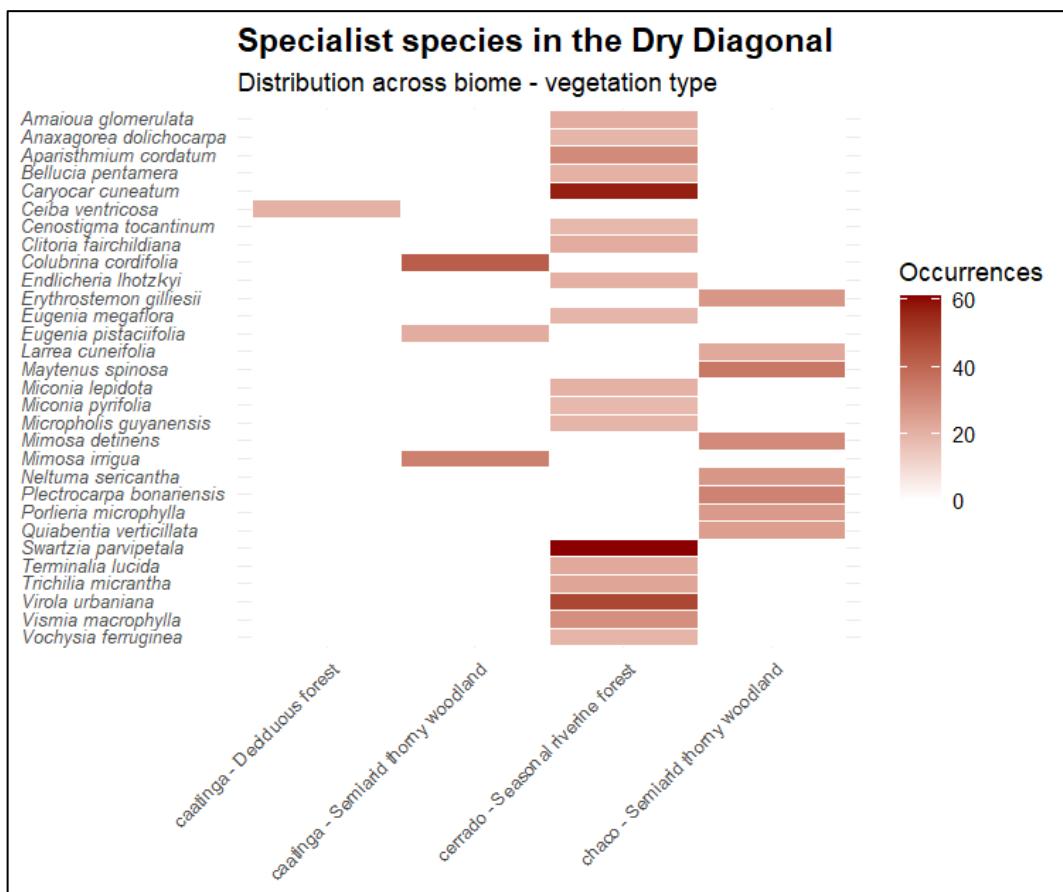
Fator	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)
as.factor(grupo_floristico)	6	3,369	0,622	2,469	0,001
Residual	9	2,047	0,378		
Total	15	5,415	1,000		



**Figura S1.** Riqueza florística nos biomas da Diagonal Seca. A. Caatinga; B. Cerrado; C. Chaco. A riqueza é representada pelo número de espécies distintas registradas dentro de cada hexágono utilizando-se os dados de ocorrência georreferenciados. Sistema de Posicionamento Global WGS84. As escalas são proporcionais, mas podem apresentar unidades diferentes conforme a extensão espacial de cada mapa.



**Figura S2:** Heatmap representando a distribuição de espécies generalistas da Diagonal Seca entre diferentes combinações de bioma e tipo de vegetação. As células mostram o número de registros florísticos para cada espécie (eixo y) em cada fitofisionomia (eixo x), considerando apenas espécies classificadas como generalistas, ou seja, com ampla amplitude ecológica e ocorrência em múltiplas fitofisionomias. A escala de cor varia de branco (baixa frequência) a verde escuro (alta frequência), indicando a intensidade de ocorrência por célula. O gráfico permite visualizar padrões de distribuição ampla e recorrência florística dessas espécies ao longo da Diagonal Seca, reforçando seu papel em zonas de transição e sua maior tolerância a diferentes condições ambientais.



**Figura S3:** Heatmap representando a distribuição de espécies especialistas da Diagonal Seca entre diferentes combinações de bioma e tipo de vegetação. As células indicam o número de registros florísticos para cada espécie (eixo y) em cada combinação fitofisionômica (eixo x), considerando apenas espécies classificadas como especialistas com base em sua amplitude ecológica restrita. A escala de cor varia de branco (menor frequência) a vermelho escuro (maior frequência), refletindo a intensidade de ocorrência por célula. Este padrão permite visualizar quais espécies especialistas são restritas a determinadas fitofisionomias e onde se concentram seus registros, evidenciando a distribuição assimétrica e seletiva desses táxons ao longo da Diagonal Seca.

**Tabela S5.** Espécies generalistas da Diagonal Seca. CAA: Caatinga; CER: Cerrado; CHA: Chaco.

species	n_vegetation	n_registros	biome
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	15	370	CAA, CER, CHA
<i>Astronium urundeuva</i>	14	687	CAA, CER, CHA
<i>Tabebuia aurea</i>	14	673	CAA, CER, CHA
<i>Anadenanthera colubrina</i>	14	624	CAA, CER, CHA
<i>Amburana cearensis</i>	14	345	CAA, CER, CHA
<i>Cnidoscolus vitifolius</i>	14	208	CAA, CER, CHA
<i>Casearia sylvestris</i>	13	1022	CAA, CER, CHA
<i>Astronium fraxinifolium</i>	13	870	CAA, CER, CHA
<i>Guazuma ulmifolia</i>	13	753	CAA, CER, CHA
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	13	586	CAA, CER, CHA
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	13	567	CAA, CER, CHA
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	13	565	CAA, CER, CHA
<i>Maclura tinctoria</i>	13	514	CAA, CER, CHA
<i>Celtis iguanaea</i>	13	484	CAA, CER, CHA
<i>Combretum leprosum</i>	13	473	CAA, CER, CHA
<i>Sapium glandulosum</i>	13	443	CAA, CER, CHA
<i>Sterculia striata</i>	13	426	CAA, CER, CHA
<i>Randia armata</i>	13	379	CAA, CER, CHA
<i>Acrocomia aculeata</i>	13	365	CAA, CER, CHA
<i>Psidium guineense</i>	13	331	CAA, CER, CHA

**Tabela S6.** Espécies especialistas da Diagonal Seca. CER: Cerrado; CAA: Caatinga; CHA: Chaco; SRF: Floresta Sazonal Aluvial; STW: Vegetação arbustiva espinhosa.

species	n_vegetation	n_registros	biome	vegetation_type
<i>Swartzia parvipetala</i>	1	61	CER	SRF
<i>Caryocar cuneatum</i>	1	57	CER	SRF
<i>Virola urbaniana</i>	1	48	CER	SRF
<i>Colubrina cordifolia</i>	1	42	CAA	STW
<i>Maytenus spinosa</i>	1	35	CHA	STW
<i>Mimosa irrigua</i>	1	33	CAA	STW
<i>Plectrocarpa bonariensis</i>	1	32	CHA	STW
<i>Aparisthium cordatum</i>	1	30	CER	SRF
<i>Mimosa detinens</i>	1	30	CHA	STW
<i>Vismia macrophylla</i>	1	29	CER	SRF
<i>Erythrostemon gilliesii</i>	1	27	CHA	STW
<i>Neltuma sericantha</i>	1	27	CHA	STW
<i>Porlieria microphylla</i>	1	26	CHA	STW
<i>Quiabentia verticillata</i>	1	25	CHA	STW
<i>Trichilia micrantha</i>	1	23	CER	SRF
<i>Larrea cuneifolia</i>	1	22	CHA	STW
<i>Terminalia lucida</i>	1	22	CER	SRF
<i>Amaioua glomerulata</i>	1	21	CER	SRF
<i>Clitoria fairchildiana</i>	1	21	CER	SRF
<i>Eugenia pistaciifolia</i>	1	21	CAA	STW

## CAPÍTULO III

## **Capítulo 3 – Estratégias ecológicas entre espécies generalistas e especialistas da Diagonal Seca Oriental**

*Vanessa Xavier<sup>1</sup>, Saulo Pireda<sup>1</sup>, Maura Da Cunha<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

### **Resumo**

A Diagonal Seca Oriental constitui uma complexa zona de transição ecológica entre os biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco, caracterizada por condições ambientais desafiadoras, como déficit hídrico acentuado, solos de baixa fertilidade e elevada heterogeneidade fitosionômica. Esses fatores atuam como filtros ecológicos que influenciam fortemente a composição florística. Neste contexto, distinguir espécies generalistas e especialistas permite avançar na compreensão de como diferentes estratégias ecológicas estão associadas às condições ambientais locais. O objetivo deste capítulo foi caracterizar os perfis funcionais de espécies generalistas e especialistas da Diagonal Seca, avaliando se suas estratégias estão associadas a filtros ambientais impostos pelas diferentes fitofisionomias. Foram selecionadas 14 espécies com base em sua amplitude fitofisionômica. A partir do banco de dados TRY Plant Trait, analisaram-se quatro atributos funcionais (SLA, Leaf N, SSD e altura). Para isso, foram realizadas análises de agrupamento hierárquico (UPGMA) associadas aos componentes principais (PCA) com base nos atributos funcionais para identificar perfis ecológicos distintos entre as espécies. Foram realizados, também, mapas interpolados dos valores médios dos atributos por ocorrência georreferenciada, permitindo visualizar gradientes funcionais e potenciais *hotspots* ecológicos ao longo da Diagonal Seca. Posteriormente, foi realizada análise de variância (ANOVA) para testar diferenças significativas entre fitofisionomias contrastantes. Os resultados revelaram a existência de agrupamentos funcionais distintos entre especialistas e generalistas. As espécies especialistas apresentaram maior investimento estrutural, como maior altura, estando associadas predominantemente a floresta estacional ribeirinha, onde há maior sombreamento e estabilidade hídrica relativa. Por outro lado, as espécies generalistas ocuparam preferencialmente formações abertas e com solos mais bem drenados, apresentando estratégias mistas entre aquisitivas e conservativas. Esses achados reforçam que as estratégias funcionais de generalistas

e especialistas estão fortemente condicionadas aos filtros ambientais como disponibilidade de água, luz e nutrientes, e evidenciam a importância de se compreender as respostas funcionais das espécies em ecossistemas sazonalmente secos.

**Palavras-chave:** Estratégias aquisitivas, estratégias conservativas, filtros ambientais, florestas estacionais ribeirinhas, vegetação semiárida

## Abstract

The Eastern Dry Diagonal comprises a complex transitional zone among the Caatinga, Cerrado, and Chaco biomes, where environmental factors such as water deficit, low soil fertility, and physiognomic heterogeneity impose strong ecological filters on vegetation. In this context, the distinction between generalist and specialist species helps to fill knowledge gaps by allowing investigation into how different ecological strategies relate to local environmental conditions. The aim of this chapter was to characterize the functional profiles of generalist and specialist species within the Dry Diagonal, assessing whether their strategies are associated with environmental filters imposed by the distinct vegetation types. Fourteen species were selected based on their physiognomic breadth. Using data from the TRY Plant Trait Database, four key functional traits were analyzed: specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (Leaf N), stem specific density (SSD), and plant height. To identify distinct ecological profiles among species, hierarchical clustering (UPGMA) combined with principal component analysis (PCA) was conducted based on these traits. Interpolated maps of mean trait values per georeferenced occurrence were also generated, allowing the visualization of functional gradients and potential ecological hotspots across the Dry Diagonal. Subsequently, analysis of variance (ANOVA) was performed to test for significant differences among contrasting vegetation types. The results revealed distinct functional groupings between specialists and generalists. Specialists exhibited higher structural investment, associated with the environmental characteristics of seasonal riverine forests in which they occur. In contrast, generalist species preferentially occupied open formations with better-drained soils and exhibited both acquisitive and conservative strategies, reflecting the environmental heterogeneity of their habitats. Thus, the functional strategies of generalist and specialist species are strongly linked to the environmental filters of the Dry Diagonal, reflecting divergent adaptations to different regimes of light, water, and soil. These findings highlight the importance of understanding species' ecological categories in dry and seasonal environments.

**Keywords:** Acquisitive strategies, conservative strategies, environmental filters, seasonal riverine forests, semi-arid vegetation.

## Introdução

As estratégias ecológicas das plantas são atribuídas a um conjunto de atributos funcionais os quais são moldados por processos evolutivos de seleção juntamente com pressões ambientais (Reich et al., 2003; Díaz et al., 2016). Em regiões onde a sazonalidade é pronunciada, como na Diagonal Seca Oriental, a qual é marcada por gradientes edafoclimáticos e fitofisionômicos intensos, essa diversidade funcional pode ser refletida como uma resposta aos filtros ambientais presentes (Keddy, 1992; Lavorel & Garnier, 2002; Grime, 2006). Além disso, a região da Diagonal Seca, a qual abrange os biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco, é considerada uma faixa diagonal de elevado estresse hídrico e sazonalidade climática marcada (Pennington et al., 2000; Werneck, 2011; Werneck et al., 2012), o que pode refletir estratégias ecológicas particulares da flora residente.

Nesse sentido, o conceito de espécies generalistas e especialistas é dependente de escala, podendo variar de acordo com a área geográfica, ambiental ou taxonômica (Devictor et al., 2010). Assim, a diferenciação entre espécies generalistas e especialistas tem sido fundamental para compreender padrões de distribuição e estratégias ecológicas de espécies em ambientes heterogêneos (Devictor et al., 2010; Clavel et al., 2011; Denelle et al., 2020). Enquanto generalistas tendem a apresentar maior amplitude fitofisionômica, especialistas estão mais restritos a condições ambientais específicas (Poisot et al., 2011; Denelle et al., 2020). Essa distinção é de extrema relevância em regiões onde o estresse hídrico, a fertilidade do solo e a drenagem variam abruptamente entre diferentes fitofisionomias (Pennington et al., 2000; Werneck, 2011; Werneck et al., 2012).

O espectro de economia foliar e do lenho (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009), tem enfatizado que atributos como, área foliar específica (SLA), teor de nitrogênio foliar (Leaf N), altura e densidade do caule (SSD) podem refletir *trade-offs* como estratégias ecológicas por parte das espécies, podendo ser: aquisitivas, que priorizam o crescimento rápido e uso eficiente de recursos; ou conservativas, com maior investimento estrutural e maior tolerância ao estresse (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009; Díaz et al., 2016). No contexto da Diagonal Seca, espera-se que tais estratégias estejam associadas à diferentes amplitudes de ocorrências nas fitofisionomias, ou seja, ambientes mais úmidos e sombreados tenderiam a favorecer

espécies aquisitivas, enquanto formações mais secas e selecionariam espécies conservativas (Pausas & Austin, 2001; Hoffmann et al., 2012).

Apesar da crescente disponibilidade de dados florísticos para a Diagonal Seca, poucos estudos têm integrado essas informações com atributos funcionais das espécies em associação à diferentes fitofisionomias. A lacuna é ainda mais evidente quando se busca entender como as estratégias ecológicas respondem às variações das condições locais em fitofisionomias distintas. Diante disso, este capítulo propõe responder às seguintes perguntas: 1. *Qual é o perfil ecológico das espécies generalistas e especialistas da Diagonal Seca? Elas adotam estratégias mais conservativas ou aquisitivas?*; 2. *Essas estratégias estão relacionadas aos filtros ambientais impostos pelas diferentes fitofisionomias da região?* Desse modo, compreender como espécies com diferentes amplitudes ecológicas respondem a esses filtros é essencial para aprofundar o entendimento sobre a estrutura e funcionamento das comunidades vegetais em ambientes sazonalmente secos. Além disso, essa abordagem pode fornecer subsídios importantes para o desenvolvimento de estratégias mais eficazes de conservação e manejo da biodiversidade em ecossistemas altamente vulneráveis como os que integram a Diagonal Seca.

## Materiais e Métodos

Para este capítulo, a composição de espécies foi obtida através dos resultados das análises florísticas desenvolvidas no Capítulo 2. A seleção considerou a amplitude de distribuição dessas espécies ocorrentes nas diferentes fitofisionomias da Diagonal Seca (Material Suplementar Tabela S1).

Os dados dos atributos funcionais das espécies foram obtidos a partir do banco de dados TRY Plant Trait (Kattge et al., 2020), através de uma solicitação de acesso aos dados públicos disponibilizados. Para a obtenção do arquivo, foram selecionados um grupo de espécies generalistas e especialistas, baseando-se na quantidade de registros disponíveis no banco de dados. Foi realizada, então, uma filtragem dos registros correspondentes às espécies e atributos de interesse, considerando registros válidos e rastreáveis (com referência). Foram priorizados atributos que pudessem responder as estratégias ecológicas das espécies às condições de sazonalidade e escassez hídrica da Diagonal Seca.

Após a triagem foram obtidas as seguintes identificações de atributos (TraitName): *Leaf area per leaf dry mass (specific leaf area, SLA or 1/LMA)*: *petiole*

*excluded* (Área Foliar Específica, SLA); *Leaf nitrogen (N) content per leaf dry mass* (Teor de Nitrogênio na Folha, N); *Stem specific density (SSD, stem dry mass per stem fresh volume) or wood density* (Densidade do Específica do Caule, SSD); e *Plant height vegetative* (Altura da Planta).

Os dados obtidos foram padronizados, de acordo com a unidade correspondente ao atributo funcional: “cm<sup>2</sup>/g” para SLA, “%” para teor de nitrogênio, “g/cm<sup>3</sup>” para densidade do caule, e “m” para altura da planta, e prontos para realização das análises subsequentes.

### Análises estatísticas

Para analisar as estratégias ecológicas das espécies, foi realizada uma análise de agrupamento hierárquico aglomerativo (UPGMA), com base na matriz de distâncias euclidianas (Legendre & Legendre, 2012). Utilizou-se quatro atributos funcionais para todas as 14 espécies: área foliar específica (SLA), teor de nitrogênio foliar (Leaf N), densidade do caule (SSD) e altura da planta (Height). Esses atributos foram selecionados por sua relevância ecológica nas estratégias de aquisição e uso de recursos (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2016). Os valores dos atributos foram previamente padronizados na distribuição z (média 0 e desvio padrão igual a 1) devido às unidades distintas.

A divisão dos grupos (clusters) foi definida baseando-se no princípio da parcimônia, obtendo-se as distinções funcionais relevantes, bem como a simplificação dos agrupamentos. Assim, o ponto de corte no dendrograma foi estabelecido em k = 5. Posteriormente, foi utilizada uma análise de variância permutacional (PERMANOVA) com 999 permutações, a fim de verificar as diferenças entre os clusters, utilizando como variável explicativa o agrupamento resultante da UPGMA. Posteriormente, os clusters obtidos foram submetidos à análise de componentes principais (PCA), padronizados por z-score, para visualização da distribuição das espécies em relação aos atributos funcionais.

Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team, 2023), utilizando-se os pacotes “vegan” para análises multivariadas (Oksanen et al., 2013), além de “ggplot2” e “ggdendro” para visualizações gráficas. A normalidade dos dados foi verificada através do teste de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) e a homoscedasticidade entre grupos foi verificada através do teste de Levene, com o pacote “car” (Fox & Weisberg, 2018).

### *Tratamento dos dados para visualização geoespacial*

Para relacionar as estratégias ecológicas às fitofisionomias de ocorrência, foram elaborados mapas interpolados dos valores médios dos atributos funcionais das espécies, atribuindo essas médias ao seu perfil funcional. O valor médio do atributo funcional foi realizado independentemente da localização geográfica, a partir dos registros obtidos pelo TRY Plant Database (Kattge et al., 2020). Posteriormente, essas médias foram associadas às fitofisionomias de ocorrência das espécies na Diagonal Seca, a partir dos registros georreferenciados, obtidos pelo banco de dados NeoTropTree (Oliveira-Filho, 2017).

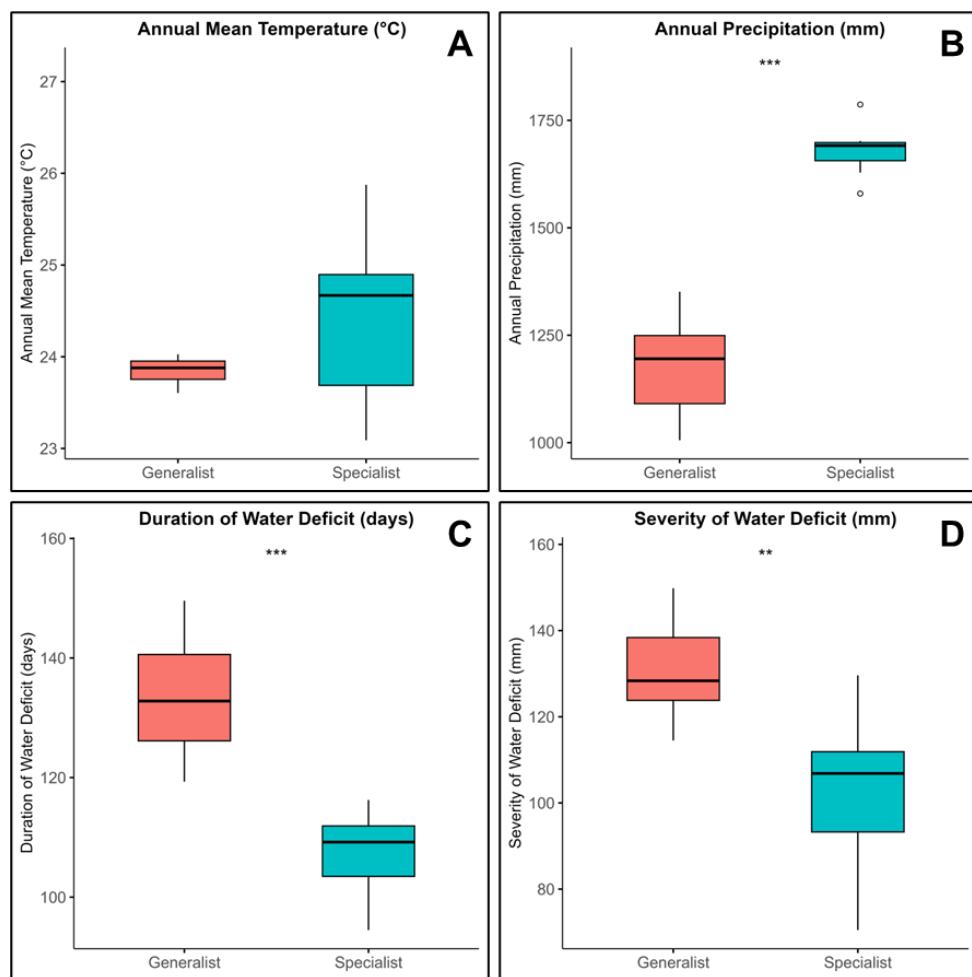
Os dados obtidos dessa junção foram convertidos em objeto espacial através do pacote “sf”, utilizando o sistema de referência geográfica WGS84 (EPSG:4326). Em seguida, foram realizadas a construção de mapas por meio de agregação espacial em células hexagonais, através do pacote “ggplot2” (Birch et al., 2007), utilizando-se o software R (R Core Team, 2024).

Para estimar a variação espacial contínua dos atributos funcionais ao longo da Diagonal Seca (DS), foi aplicada a interpolação bilinear por spline de malhas irregulares através do pacote “Akima”, no software R (R Core Team, 2024) (Akima & Gebhardt, 2015). Após a interpolação, os dados foram convertidos novamente para objeto espacial usando “sf” e recortados conforme o *shapefile* da Diagonal Seca, gerado no Capítulo 2, a partir das ecorregiões terrestres propostas por Olson et al. (2001) e World Wildlife Fund – WWF (2017). Posteriormente, foram gerados mapas de distribuição interpolada das médias dos atributos funcionais e visualizados através do pacote “ggplot2” no software R (R Core Team, 2024).

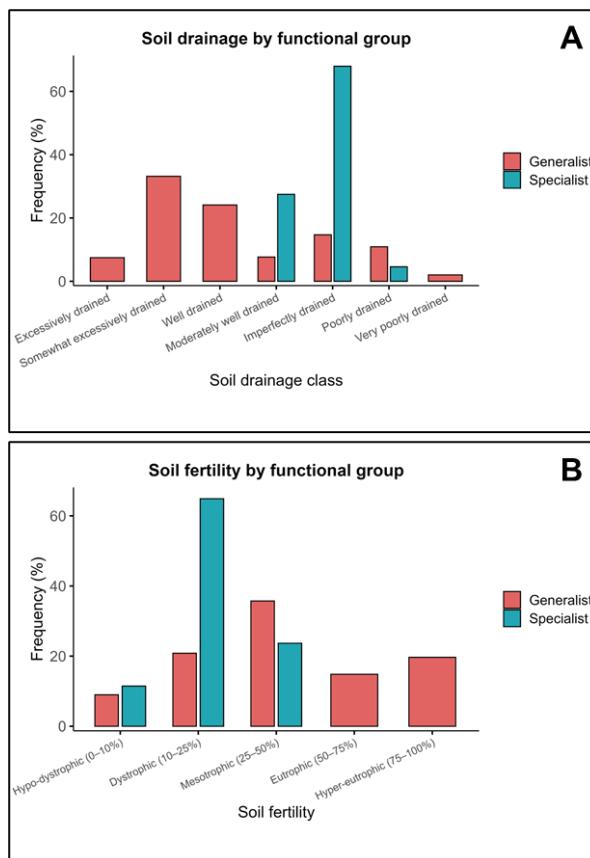
## **Resultados**

A análise comparativa dos fatores edafoclimáticos de onde as espécies generalistas e especialistas ocorrem revelou diferenças significativas em três das quatro variáveis climáticas analisadas (Figura 1). As espécies especialistas estão associadas a locais com maior precipitação anual (Figura 1B) e menor estresse hídrico (Figuras 1C e D) comparadas às espécies generalistas, refletindo sua distribuição em fitofisionomias mais úmidas. Além disso, não houve diferenças significativas de temperatura entre os grupos (Figura 1A). No que se refere às variáveis edáficas (Figura 2), as espécies especialistas têm ocorrência em solos de baixa drenagem

(Figura 2A) e baixa fertilidade (Figura 2B), sugerindo limitação nutricional mais acentuada nos seus locais de ocorrência.



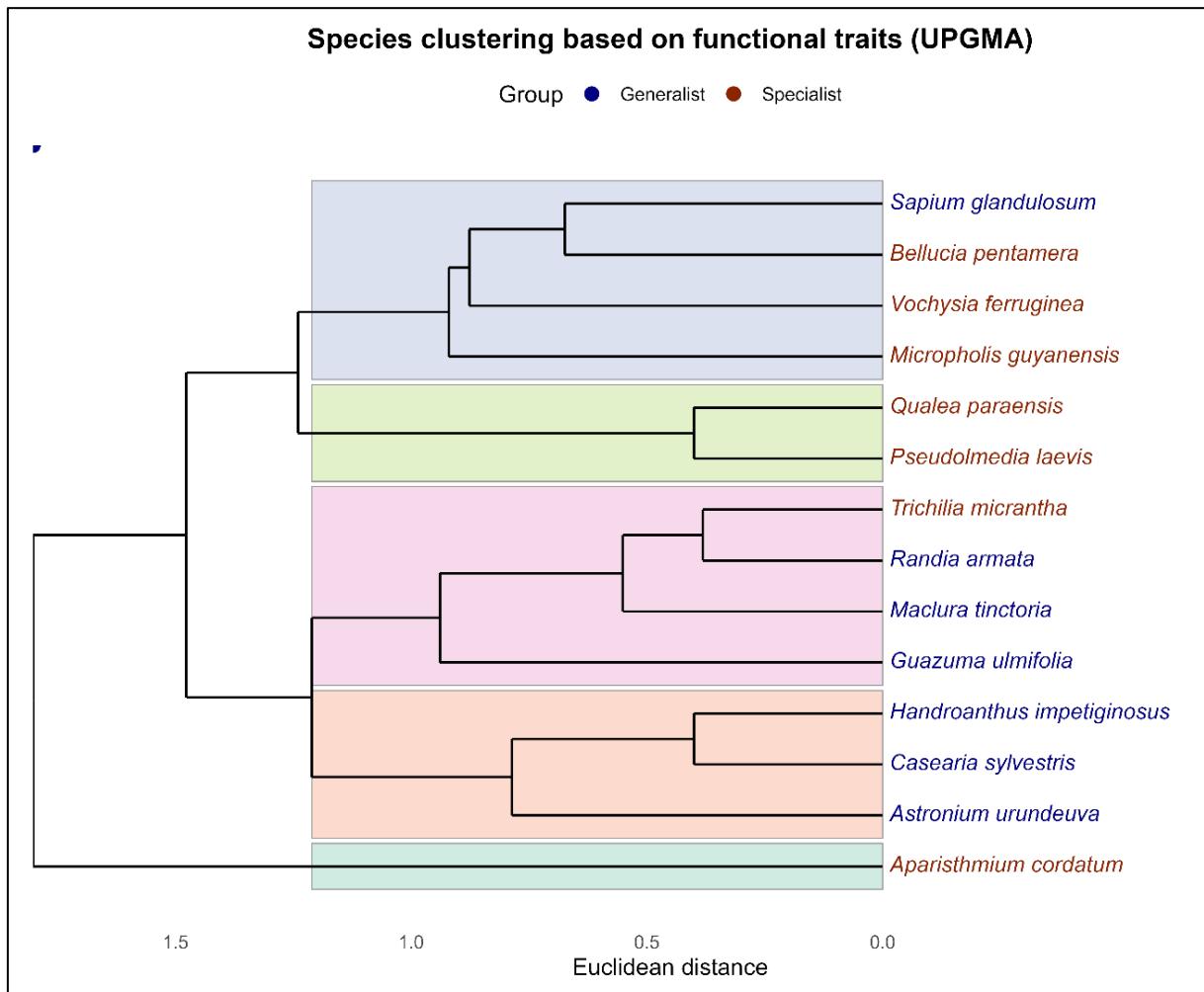
**Figura 1.** Valores médios dos fatores climáticos entre espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca. **A – D:** Boxplots das variáveis climáticas. **A.** Temperatura média anual (°C); **B.** Precipitação anual (mm); **C.** Duração do déficit hídrico (dias); **D.** Severidade do déficit hídrico (mm). Os valores representam médias por espécie e os asteriscos indicam diferenças significativas entre os grupos (*t-test*,  $P < 0,01^{**}$ ;  $P < 0,001^{***}$ ).



**Figura 2. A – B:** Distribuição edáfica das espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca, com base nas fitofisionomias onde ocorrem. **A.** Classes de drenagem do solo, variando de "excessivamente drenado" a "muito mal drenado" (EMBRAPA, 2018 – Sistema de Classificação de Solos); **B.** Classes de fertilidade do solo, expressas em função da saturação por bases (TBS%), de "hipo-distrófico (0–10%)" a "hiper-eutrófico (75–100%)". As barras representam a proporção relativa (%) de espécies em cada classe, por grupo funcional.

#### Análise de similaridade funcional (UPGMA) e de Componentes Principais (PCA)

A análise de similaridade (UPGMA) resultou em cinco grupos funcionais distintos (Figura 3), cuja diferenciação foi confirmada por análise de variância permutacional (PERMANOVA) entre os agrupamentos das espécies (Material Suplementar, Tabela S2).

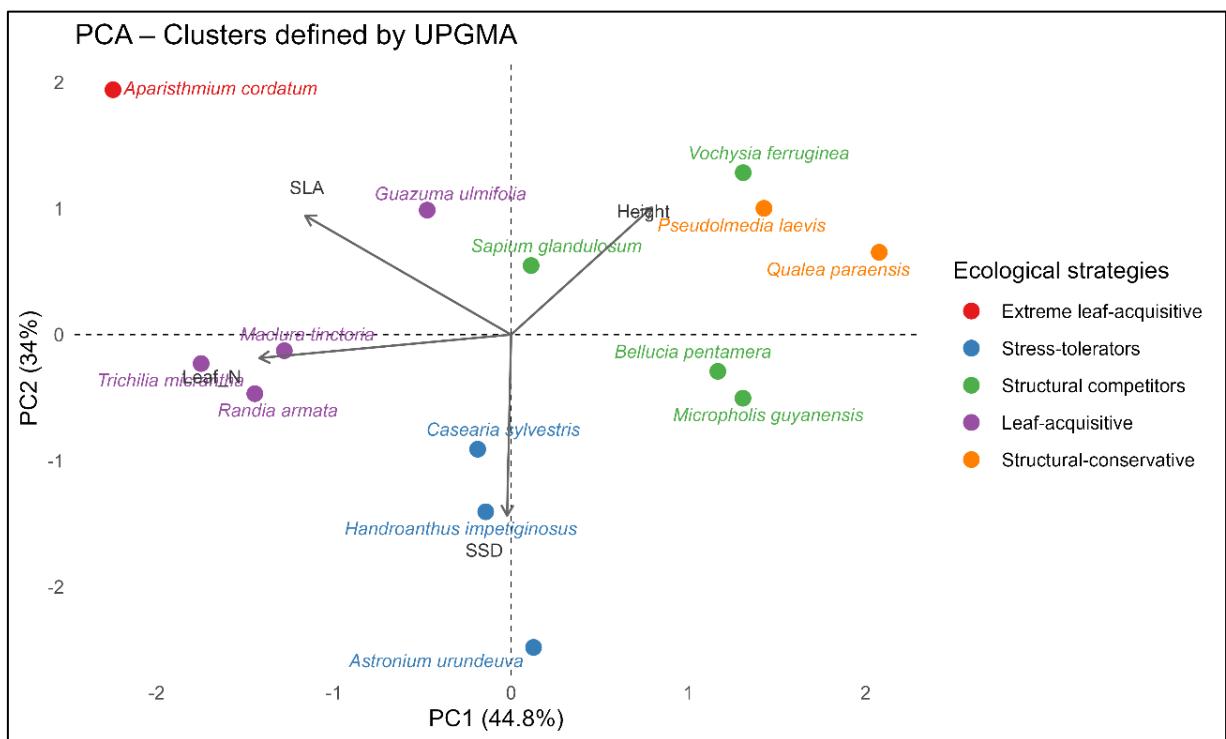


**Figura 3:** Dendrograma gerado por agrupamento hierárquico (UPGMA) dos atributos funcionais (área foliar específica, teor de nitrogênio foliar, densidade do caule e altura da planta) de espécies da Diagonal Seca, baseando-se na distância Euclidiana. Espécies em vermelho indicam especialistas e, em azul, espécies generalistas. Faixas coloridas de fundo representam os cinco agrupamentos resultantes do corte no dendrograma ( $\text{cutree} = 5$ ), utilizados para interpretação complementar dos agrupamentos funcionais.

Os grupos obtidos da UPGMA apresentaram estratégias ecológicas contrastantes de investimento foliar e estrutural, representando padrões distintos do espectro de economia foliar (Wright et al., 2004) e espectro econômico do lenho (Chave et al., 2009).

A análise de Componentes Principais (PCA) explicou 78,8% da variação total do conjunto de dados (Figura 4). O primeiro componente principal (PC1) explicou 44,8% da variação, enquanto o segundo componente (PC2) explicou 34% (Material Suplementar, Tabela S3). O PC1 foi influenciado, principalmente, por SLA (negativamente) e Leaf N (negativamente) (Material Suplementar, Tabela S4), refletindo um gradiente entre espécies com estratégias aquisitivas de elevado

investimento foliar, como *Aparisthmium cordatum*, *Guazuma ulmifolia*, *Maclura tinctoria*, *Randia armata* e *Trichilia micrantha* (Figura 4). Já a PC2, foi influenciada por SLA (positivamente) e pela altura (positivamente), refletindo espécies também aquisitivas e de investimento em dominância vertical, como *Sapium glandulosum*, *Vochysia ferruginea* e *Bellucia pentamera*, (Material Suplementar, Tabela S5; Figura 4). Adicionalmente, a PC2 foi fortemente associada à densidade do caule, SSD (negativamente), distinguindo espécies com estratégias mais conservativas voltadas para a resistência estrutural e menor investimento foliar, como *Casearia sylvestris*, *Handroanthus impetiginosus* e *Astronium urundeava* (Figura 4). A PC3 revelou, ainda, uma influência (positiva) em altura e SSD, indicando *Pseudolmedia laevis* e *Qualea paraensis* como espécies conservativas com forte ênfase estrutural, em crescimento vertical e longitudinal (Material Suplementar, Tabela S5; Figura 4). Por fim, a PC4 destacou as espécies *Trichilia micranta* e *Micropholis guyanensis* em maior teor de nitrogênio foliar, porém, em diferentes espectros do eixo de aquisição. *M. guyanensis* apresentou menor SLA (Figura 4), indicando a possibilidade de ser uma espécie tolerante à sombra.

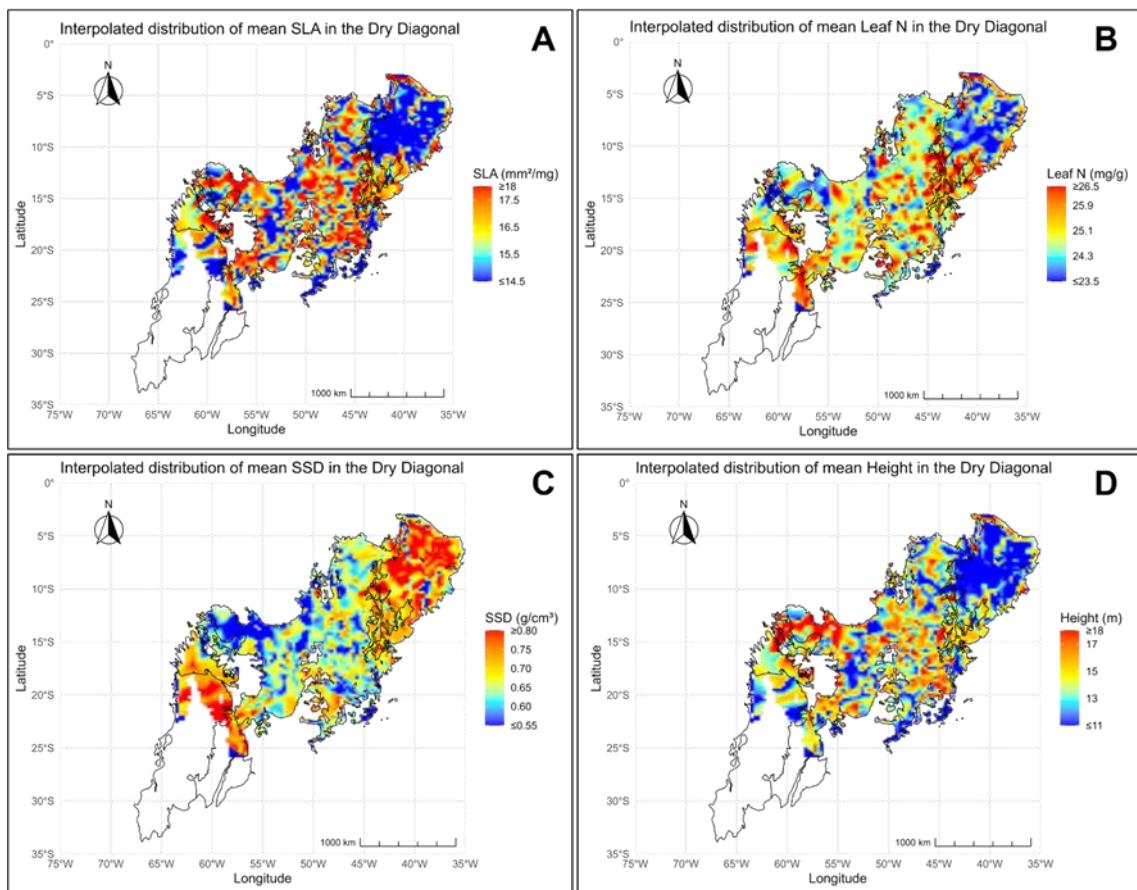


**Figura 4:** Análise de componentes principais (PCA) baseada em quatro atributos funcionais das espécies ocorrentes na Diagonal Seca, padronizados por z-score. A ordenação indica gradientes funcionais associados a estratégias aquisitivas e conservativas de uso de recursos. Os cinco agrupamentos funcionais foram obtidos a partir do dendrograma hierárquico aglomerativo (UPGMA) considerando as estratégias ecológicas das espécies: estrategista extrema de investimento foliar (em vermelho), conservativas tolerantes ao estresse (em azul), estrategistas estruturais (em verde),

aquisitivas de investimento foliar (em roxo), e conservativas de investimento em altura (em laranja). SLA – área foliar específica (Specific Leaf Area); Leaf N – teor de nitrogênio foliar; SSD – densidade do caule (Stem Specific Density); Height – altura da planta.

#### *Análise espacial dos atributos funcionais nas diferentes fitofisionomias da DSO*

Os mapas dos atributos funcionais a partir das ocorrências das espécies revelaram alguns contrastes entre os biomas e fitofisionomias da Diagonal Seca (Figura 5). Os *hotspots* de estratégias aquisitivas (alto SLA e alto Leaf N) ocorreram na planície central do Cerrado e na transição com florestas estacionais ribeirinhas (Material Suplementar Figuras S1 e S2; Figuras 5A e 5B). Em contraste, as áreas de transição do Cerrado com o Chaco e as áreas da Caatinga apresentaram *hotspots* de estratégias mais conservativas (alto SSD e baixo SLA) (Material Suplementar, Figuras S1 e S3; Figuras 5A e 5C). Adicionalmente, foram observados *coldspots* de investimento vertical (baixa altura) nas áreas de vegetação aberta e esparsa, como áreas centrais da Caatinga, áreas de savana arbustiva, cerrado montanhoso e afloramentos rochosos (Material Suplementar, Figura S4; Figura 5D). As 14 espécies analisadas apresentaram baixa ocorrência para o bioma do Chaco, não tendo apresentado uma representação significativa entre as fitofisionomias presentes nessa região.



**Figura 5.** Distribuição espacial interpolada dos atributos funcionais ao longo da Diagonal Seca Oriental (DSO). A interpolação foi feita a partir dos valores médios das 14 espécies selecionadas, com base em pontos de ocorrência georreferenciados. A interpolação foi realizada utilizando o método de Akima com resolução de  $100 \times 100$  células regulares, e os resultados foram recortados no limite da Diagonal Seca (Caatinga, Cerrado e Chaco). Para suavização de áreas com baixa densidade de pontos, os pixels situados a mais de 100 km do ponto real mais próximo foram removidos. A escala de cores representa a variação dos atributos, com tons quentes indicando valores mais elevados e tons frios indicando valores mais baixos. As superfícies interpoladas representam uma estimativa dos atributos funcionais ao longo dos gradientes ambientais da DSO, não correspondendo, portanto, às médias exatas de comunidades locais. **A** – Área foliar específica (SLA, mm<sup>2</sup>/mg); **B** – Teor de nitrogênio foliar (Leaf N, mg/g); **C** – densidade específica do caule (SSD, g/cm<sup>3</sup>); e **D** – altura máxima da planta (Height, m).

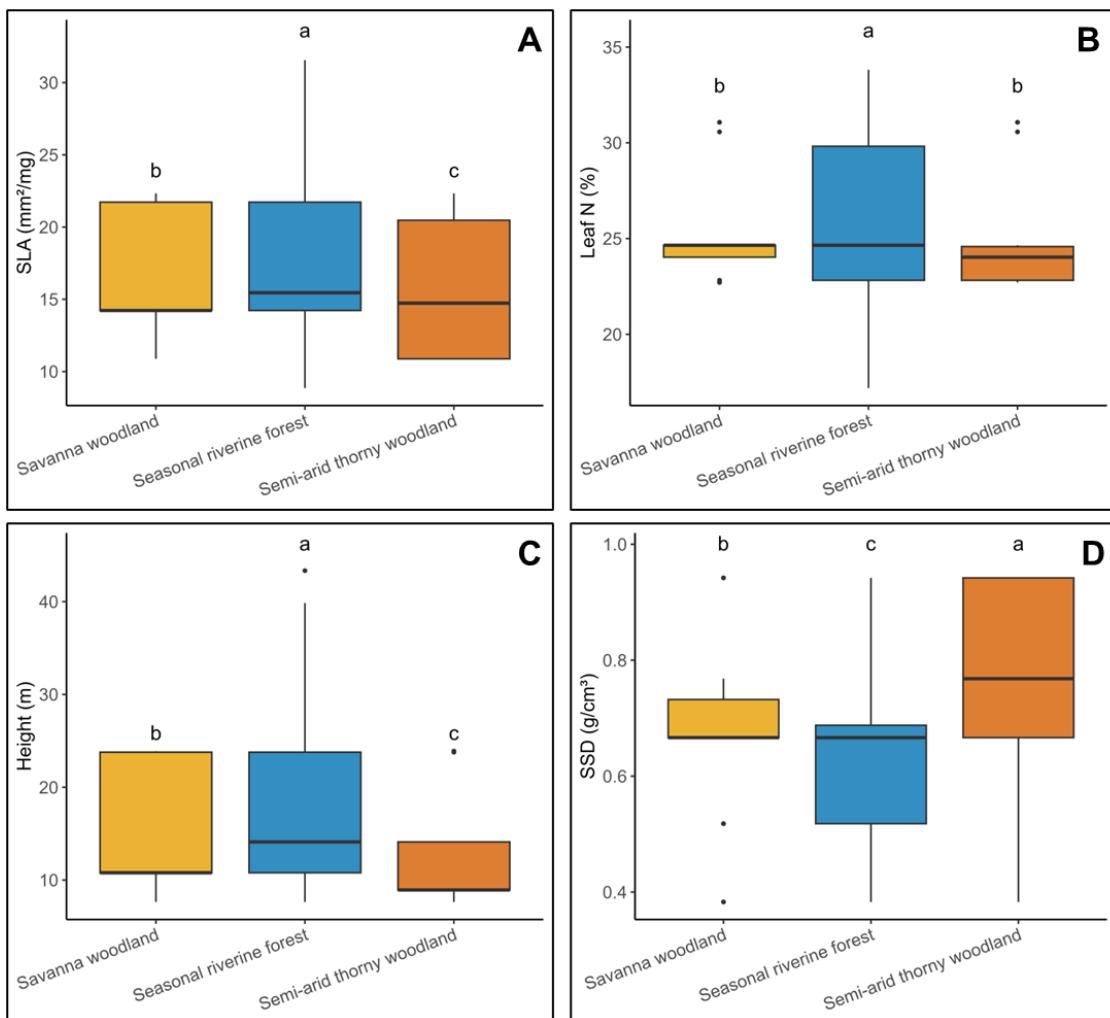
Espécies associadas às florestas estacionais ribeirinhas apresentaram os maiores valores de SLA e altura, enquanto fitofisionomias mais secas, como a caatinga hiperxerófila e vegetações espinhosas semiáridas, concentraram menores valores para esses atributos (Tabela 1). O teor de nitrogênio foliar (Leaf N) foi mais elevado nas florestas estacionais e decíduas, apresentando redução nas vegetações mais secas, como a caatinga hiperxerófila (Tabela 1). Já a densidade do caule (SSD) apresentou padrão inverso, com valores mais altos em fitofisionomias secas e espinhosas, e os menores valores associados às formações florestais mais úmidas, como a floresta aluvial (Tabela 1).

**Tabela 1.** Valores médios ( $\pm$  desvio-padrão) dos atributos funcionais das 14 espécies por fitofisionomia na Diagonal Seca. **SLA** – Área foliar específica ( $\text{mm}^2/\text{mg}$ ); **Leaf N** – Teor de nitrogênio foliar ( $\text{mg/g}$ ); **Height** – Altura (m); e **SSD** – Densidade específica do caule ( $\text{g/cm}^3$ ). Valores em negrito correspondem aos valores máximos e mínimos encontrados.

**Tabela 1.** Valores médios dos atributos funcionais associados às espécies da Diagonal Seca em relação às fitofisionomias nos quais elas ocorrem.

Fitofisionomias	SLA	Leaf N	Height	SSD
Floresta decídua	$17.13 \pm 4.37$	$25.77 \pm 3.26$	$14.71 \pm 6.82$	$0.71 \pm 0.15$
Floresta aluvial	$14.74 \pm 0.00$	<b><math>22.82 \pm 0.00</math></b>	$13.24 \pm 0.00$	<b><math>0.38 \pm 0.00</math></b>
Cerrado montano	$15.43 \pm 2.87$	$24.48 \pm 0.91$	$12.87 \pm 4.44$	$0.61 \pm 0.11$
Vegetação sobre afloramentos rochosos	$16.17 \pm 3.63$	$25.45 \pm 3.11$	$12.96 \pm 5.34$	$0.68 \pm 0.16$
Savana arborizada	$16.17 \pm 3.94$	$24.91 \pm 2.09$	$13.97 \pm 6.13$	$0.67 \pm 0.14$
Floresta estacional aluvial	$17.58 \pm 4.20$	<b><math>25.82 \pm 3.15</math></b>	$15.41 \pm 6.59$	$0.67 \pm 0.15$
Floresta estacional ribeirinha	<b><math>18.00 \pm 4.59</math></b>	$25.57 \pm 3.74$	<b><math>17.24 \pm 6.82</math></b>	$0.59 \pm 0.13$
Vegetação espinhosa semiárida	$15.31 \pm 4.09$	$24.95 \pm 2.90$	$12.28 \pm 5.56$	$0.74 \pm 0.18$
Vegetação de caatinga hiperxerófila	<b><math>11.95 \pm 1.98</math></b>	$23.70 \pm 0.61$	<b><math>8.61 \pm 0.60</math></b>	<b><math>0.90 \pm 0.08</math></b>
Floresta semidecídua	$17.29 \pm 4.01$	$25.43 \pm 3.00$	$15.42 \pm 6.40$	$0.64 \pm 0.16$

A análise de variância dos atributos funcionais revelou diferenças significativas entre as três fitofisionomias mais contrastantes da Diagonal Seca (Figura 6). As espécies ocorrentes na Floresta Estacional Ribeirinha apresentaram maiores valores de SLA, teor de nitrogênio foliar e altura, além de menores valores de densidade do caule (Figuras 6A, B e C, respectivamente). Em contrapartida, as espécies de vegetação espinhosa semiárida apresentaram os maiores valores de densidade do caule (Figura 6D). Já a savana arborizada apresentou valores intermediários para os quatro atributos analisados (Figura 6).



**Figura 6.** Diferenças nos atributos funcionais das espécies da Diagonal Seca entre três fitofisionomias: Savana arborizada (Savanna woodland), Vegetação espinhosa semiárida (Semi-arid thorny woodland) e Floresta Estacional Ribeirinha (Seasonal riverine forest). Atributos funcionais: área foliar específica (SLA), teor de nitrogênio foliar (Leaf N), altura da planta (Height) e densidade da madeira (SSD). Letras diferentes indicam grupos distintos (ANOVA, teste de Tukey,  $p < 0,05$ ).

## Discussão

### Estratégias ecológicas de aquisição e uso de recursos

A análise funcional obtida pelo agrupamento hierárquico (UPGMA) revelou a existência de cinco grupos de espécies com estratégias ecológicas contrastantes, refletindo a heterogeneidade ambiental presente na Diagonal Seca. Além disso, foi possível observar que a distribuição e similaridade funcional de generalistas e especialistas, previamente categorizadas, corroboram a hipótese de que os atributos funcionais estão fortemente relacionados às estratégias de alocação de recursos inerentes à espécie (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009).

O eixo PC1 observado pela PCA, representa tipicamente um gradiente de estratégias aquisitivas rápidas, conforme proposto por Wright et al. (2004) sobre o espectro econômico foliar. Esse gradiente reflete investimentos em área foliar específica (SLA) e conteúdo de nitrogênio foliar (Leaf N), os quais estão fortemente associados a uma alta taxa fotossintética e vida útil da biomassa aérea da planta, resultando em estratégias de "retorno rápido" (Reich et al., 1997; Wright et al., 2004). Espécies generalistas posicionadas no extremo esquerdo desse eixo, como *Guazulma ulmifolia* e *Maclura tinctoria*, apresentaram estratégias aquisitivas, indicando um claro investimento na rápida aquisição de luz e capacidade fotossintética, uma vez que a síntese de Rubisco é dependente da disponibilidade de nitrogênio na folha (Luo et al., 2021). Essa estratégia ecológica é consistente com o padrão ambiental de generalistas, as quais são funcionalmente mais semelhantes entre si do que espécies especialistas, indicando um perfil funcional em comum para obter maior amplitude de nicho (Denelle et al., 2020). Adicionalmente, espécies categorizadas como especialistas, *Aparisthium cordatum* e *Trichilia micrantha*, presentes nesse eixo aquisitivo refletiram um padrão coerente com fitofisionomias de florestas ripárias (ou florestas sazonais ribeirinhas), onde estão inseridas. Embora localizadas em uma região condicionada à sazonalidade hídrica, a Diagonal Seca, as florestas ripárias mantêm um microambiente úmido e relativamente estável devido à proximidade com cursos d'água e lençol freático elevado, o que gera nichos favoráveis às espécies capazes de apresentar alto SLA, mesmo durante estações mais secas (Hoffman et al., 2005).

Por outro lado, o extremo positivo do PC1, ocupado pelas espécies especialistas *Pseudolmedia laevis* e *Qualea paraensis*, refletem um *trade-off* de maior alocação de biomassa para o crescimento vertical, ao custo de baixos valores de SLA e teor de nitrogênio na folha (Figura 4). Westoby (1998) e Díaz et al. (2016) discorrem sobre a altura máxima de uma planta estar positivamente associada à sua competitividade por aquisição de luz, especialmente em comunidades florestais, ou ainda, em áreas savânicas com alta densidade florística. Esse investimento em altura, entretanto, exige um custo energético de construção e manutenção de tecidos do lenho, como fibras e elementos de vaso (Díaz et al., 2016). Falster et al. (2003) considera a SLA (assim como a altura) como parte dos atributos que conferem vantagem competitiva na aquisição de luz através do “poder de sombreamento”. Essas estratégias são mantidas evolutivamente por seleção natural e influenciam a

assimetria competitiva por preemptsão à luz, projetando uma “corrida armamentista evolutiva e ecológica” e moldando a estrutura vertical das comunidades (Falster et al., 2003).

Espécies como *Casearia sylvestris*, *Handroanthus impetiginosus* e *Astronium urundeuva*, posicionadas no extremo conservativo do PC2, apresentaram alta SSD (Figura 4). Díaz et al. (2016) considera a densidade específica do caule (SSD) como um dos atributos principais para descrever a ecologia funcional de plantas, indicando o SSD como índice fundamental de custos de construção e força estrutural, incluindo investimentos em segurança hidráulica e resistência mecânica, além da resistência à agentes bióticos. Além disso, madeiras de alta densidade conferem proteção aos vasos do xilema contra implosão quando a escassez sazonal cria potenciais hídricos negativos, conferindo vantagem adaptativa à essas espécies em ambientes sazonalmente mais secos (Hacke et al., 2001; Chave et al., 2009).

A literatura mostra uma correlação positiva entre a densidade do lenho e o espectro conservativo-aquisitivo de estratégias funcionais das plantas (Chave et al., 2009). Espécies com valores elevados de densidade específica do caule (SSD) ou de densidade da madeira (Wood Specific Gravity, WSG) tendem a apresentar estratégias mais conservativas, de crescimento lento, maior resistência a estresses físicos e maior tolerância à cavitação, principalmente em ecossistemas secos e savânicos (Hacke et al., 2001; Simioni et al., 2021). Em contraste, espécies com baixa densidade priorizam rapidez no crescimento e eficiência hidráulica, mas ao custo de maior vulnerabilidade hídrica e menor resistência mecânica (Hacke et al., 2001; Simioni et al., 2021).

Os altos valores de SLA e altura nas florestas sazonais ribeirinhas sugerem uma estratégia funcional mais aquisitiva, associada à maior capacidade de crescimento vertical e à eficiência na captação de luz, características geralmente favorecidas em ambientes mais úmidos e com maior disponibilidade de recursos hídricos.

#### *Atributos funcionais em função dos filtros ambientais regionais*

A diferenciação dos atributos funcionais entre espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca pode ser claramente associada ao espectro econômico foliar e da madeira (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009; Díaz et al., 2016). É observada entre as fitofisionomias uma relação clara de *trade-offs* adquiridos pelas espécies: ter estratégias aquisitivas, as quais estão associadas a uma elevada

área foliar específica e maiores teores de nitrogênio foliar, o que se associa a uma maior capacidade de interceptação de luz buscando eficiência fotossintética; e ter estratégias mais conservativas, com maior investimento na densidade do caule, sendo associadas à uma maior tolerância ao estresse hídrico (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009; Denelle et al., 2020). Nesse sentido, as condições ambientais em cada fitofisionomia exercem elevada força de influência sob as espécies ocorrentes, as quais projetam atributos funcionais capazes de sobrepor os limites edafoclimáticos regionais (Grime, 2006; Weiher et al., 2011).

Os altos valores de SLA em espécies consideradas como aquisitivas foliares, como *Aparisthmium cordatum* e *Guazulma ulmifolia*, refletem a forte especialização desse grupo em fitofisionomias mais florestadas, os quais tiveram ocorrências predominantes (Tabela 1). A estratégia aquisitiva observada neste grupo confirma a atuação de filtros ambientais seletivos, voltadas à otimização da captação de luz em ambientes onde o dossel denso impõe forte pressão competitiva por radiação fotossinteticamente ativa (Reich et al., 2014). Em tais condições, plantas de menor espessura e maior área foliar conseguem absorver mais luz por unidade de biomassa investida, apresentando alta eficiência fotossintética em curto prazo (Wright et al., 2004; Poorter et al., 2008).

As espécies especialistas com ocorrência em florestas estacionais ribeirinhas refletem a busca por condições mais favoráveis, do ponto de vista regional, em uma fitofisionomia de maior disponibilidade hídrica inserida em uma região predominantemente mais seca (Héault & Honnay, 2005). Em contrapartida, espécies generalistas ocorreram em uma ampla gama de fitofisionomias e, portanto, refletem estratégias funcionais de maior tolerância à escassez hídrica, conforme já documentado na literatura (Denelle et al., 2020). Esses resultados corroboram com a hipótese de que os filtros ambientais mais restritivos, como déficit hídrico prolongado, promovem a seleção convergente de atributos mais conservativos (Le Bagousse-Pinguet et al., 2017; Denelle et al., 2020). Nessas condições, são favorecidas espécies generalistas com baixa SLA, altura reduzida e elevada densidade do caule, atributos que garantem economia de recursos e maior resistência às flutuações hídricas sazonais (Grime, 2001; Chave et al., 2009; Díaz et al., 2015).

Nesse sentido, o recorte regional da Diagonal Seca revela que a especialização ecológica não é dicotômica, apresentando espécies generalistas com estratégias ecológicas mistas. A existência de um gradiente de diferentes grupos ecológicos na

Diagonal Seca evidencia, também, a forte heterogeneidade ambiental da região, bem como a vulnerabilidade de fitofisionomias dependentes de flutuações sazonais, como as florestas estacionais ribeirinhas, as quais fornecem refúgio ecológico para espécies especialistas, diante de condições climáticas naturais (Rood et al., 2008; Czapiewska et al., 2019).

## Conclusão

Em síntese, as estratégias funcionais adotadas por espécies generalistas e especialistas refletem respostas adaptativas distintas às condições ambientais da Diagonal seca. As espécies generalistas tendem a adotar estratégias mistas sendo aquisitivas e conservativas, caracterizadas por baixo SLA, maior densidade de madeira e menor teor de nitrogênio foliar, atributos que favorecem a tolerância à escassez hídrica e à limitação de nutrientes em fitofisionomias mais secas e abertas, como as savanas e vegetações arbustivas. Por outro lado, as especialistas apresentam estratégias aquisitivas, com maior SLA, altura e teor de nitrogênio, o que indica maior capacidade de captura e uso eficiente de recursos, favorecendo sua ocorrência em ambientes relativamente mais favoráveis, como florestas estacionais ribeirinhas. Essas estratégias não são aleatórias, mas sim moldadas por filtros ambientais locais, como regime hídrico, tipo de solo, luminosidade e frequência de distúrbios, que diferem entre as fitofisionomias e exercem forte influência sobre a composição e estrutura das comunidades vegetais. Dessa forma, a distribuição funcional das espécies na Diagonal Seca está diretamente associada à heterogeneidade ambiental da região, revelando padrões de especialização e generalização que se relacionam com a resiliência ecológica dos diferentes habitats.

Associar atributos funcionais às estratégias ecológicas das espécies no contexto ambiental regional é fundamental para compreender sua vulnerabilidade frente a distúrbios antrópicos, como desmatamento, queimadas e fragmentação, e às mudanças climáticas previstas para áreas semiáridas e sazonais. Além disso, essa abordagem fornece subsídios valiosos para o planejamento de ações de conservação mais eficazes, que considerem a variabilidade funcional e fitofisionômica da Diagonal Seca, promovendo a manutenção da diversidade ecológica e dos serviços ecossistêmicos associados.

## Referências

- Akima, H. & Gebhardt, A. **2015**. Akima: Interpolation of Irregularly and Regularly Spaced Data. R package version, 0.5-12.
- Anderson, M. J., **2001**. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology*, 26(1), 32-46.
- Birch, C. P., Oom, S. P., & Beecham, J. A. **2007**. Rectangular and hexagonal grids used for observation, experiment and simulation in ecology. *Ecological modelling*, 206(3-4), 347-359.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. **2009**. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. **2011**. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228.
- Czapiewska, N., Dyderski, M. K., & Jagodziński, A. M. **2019**. Seasonal dynamics of floodplain forest understory—impacts of degradation, light availability and temperature on biomass and species composition. *Forests*, 10(1), 22.
- Denelle, P., Violle, C., DivGrass Consortium, & Munoz, F. **2020**. Generalist plants are more competitive and more functionally similar to each other than specialist plants: insights from network analyses. *Journal of Biogeography*, 47(9), 1922-1933.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., ... & Mouquet, N. **2010**. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15-25.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. **2016**. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Falster, D. S., & Westoby, M. **2003**. Plant height and evolutionary games. *Trends in ecology & evolution*, 18(7), 337-343.
- Fox, J., & Weisberg, S., **2018**. An R companion to applied regression. Sage publications.

Grime, J. P. **2006**. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester, UK: John Wiley and Sons.

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. **2001**. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457-461.

Héault, B., & Honnay, O. **2005**. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography*, 32(12), 2069-2081.

Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. **2005**. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932-940.

Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C., Lau, O. L., ... & Franco, A. C. **2012**. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15(7), 759-768.

Kattge, J, Boenisch, G, Diaz, S, et al., **2020**. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol.* 26: 119-188.

Keddy, P. A. **1992**. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.

Laliberté, E., Legendre, P., **2010**. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 1, 299–305.

Lavorel, S., & Garnier, E. **2002**. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.

Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F. T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C. R., ... & Liancourt, P. **2017**. Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105(4), 1058-1069.

Legendre, P., & Legendre, L. **2012**. Numerical ecology, 24. Elsevier.

Luo, X., Keenan, T. F., Chen, J. M., Croft, H., Colin Prentice, I., Smith, N. G., ... & Zhang, Y. **2021**. Global variation in the fraction of leaf nitrogen allocated to photosynthesis. *Nature Communications*, 12(1), 4866.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Wagner, H. **2013**. Community ecology package. *R package version*, 2(0), 321-326.

Oliveira-Filho, A.T. **2017**. NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettenberg, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R. **2001**. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience*, 51(11):933-938.

Pausas, J. G., & Austin, M. P. **2001**. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 153-166.

Pennington, T. R., Prado, D. E., e Pendry, C. A. **2000**. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.

Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H., & Hochberg, M. E. **2011**. A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology letters*, 14(9), 841-851.

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Wright, I. J. **2008**. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.

Reich, P. B. **2014**. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology*, 102(2), 275-301.

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. **1997**. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730-13734.

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(S3), S143-S164.

Rood, S. B., Pan, J., Gill, K. M., Franks, C. G., Samuelson, G. M., & Shepherd, A. **2008**. Declining summer flows of Rocky Mountain rivers: Changing seasonal hydrology and probable impacts on floodplain forests. *Journal of Hydrology*, 349(3-4), 397-410.

Santos, H. G.; Jacomine, P. K. T.; Anjos, L. H. C.; Oliveira, V. A.; Lumbreras, J. F.; Coelho, M. R.; Almeida, J. A. Araújo Filho, J. C.; Oliveira, J. B.; Cunha, T. J. F. **2018**. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Brasília, *Embrapa*, 5, 355.

Shapiro, S.S., Wilk, M.B. **1965**. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*. 52, 591–611.

Simioni, P., Campbell, G., Pinto, V. D., Castelar, J. V. D. S., Pessoa, M. J. G., Silva, I. V. D., & Da Cunha, M. **2021**. Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savannah? *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 155(3), 498-509.

Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. **2011**. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413.

Werneck, F. P. **2011**. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1630-1648.

Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., & Costa, G. C. **2012**. Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, 39(9), 1695-1706.

Westoby, M. **1998**. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199, 213-227.

World Wildlife Fund – WWF. **2017**. Terrestrial Ecoregions of the World – Shapefile dataset. Washington, DC: WWF. Disponível em: <https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. **2004**. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

## MATERIAL SUPLEMENTAR – CAPÍTULO III

Este material suplementar apresenta dados adicionais que complementam os resultados descritos no capítulo intitulado “*ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS DE ESPÉCIES GENERALISTAS E ESPECIALISTAS OCORRENTES NA DIAGONAL SECA ORIENTAL*”.

**Tabela S1.** Frequência absoluta de registros (n) e proporção relativa (%) em cada fitofisionomia da Diagonal Seca Oriental. **SRF** – Floresta Estacional Ribeirinha; **DF** – Floresta Decídua; **MW** – Cerrado Montano; **RW** – Vegetação sobre Afloramentos Rochosos; **SW** – Savana Arborizada; **SFF** – Floresta Estacional Aluvial; **STW** – Vegetação Espinhosa Semiarida; **SDD** - Vegetação de Caatinga hiperxerófila; **SF** – Floresta Semidecídua; **FF** – Floresta Aluvial.

<b>Tabela S1.</b> Frequência de ocorrência das espécies generalistas e especialistas na Diagonal Seca por fitofisionomias.											
<b>Species</b>	<b>SRF</b>	<b>DF</b>	<b>MW</b>	<b>RW</b>	<b>SW</b>	<b>SFF</b>	<b>STW</b>	<b>SDD</b>	<b>SF</b>	<b>FF</b>	<b>Total</b>
<i>Aparisthium cordatum</i>	30 (100%)										30
<i>Astronium urundeuva</i>	8 (1.2%)	224 (32.6%)	1 (0.1%)	12 (1.7%)	141 (20.5%)	21 (3.1%)	263 (38.3%)	6 (0.9%)	11 (1.6%)		687
<i>Bellucia pentamera</i>	20 (100%)										20
<i>Casearia sylvestris</i>	239 (23.4%)	110 (10.8%)	58 (5.7%)	25 (2.4%)	487 (47.7%)	27 (2.6%)	49 (4.8%)		27 (2.6%)		1022
<i>Guazuma ulmifolia</i>	206 (27.4%)	195 (25.9%)	11 (1.5%)	6 (0.8%)	212 (28.2%)	35 (4.6%)	63 (8.4%)		25 (3.3%)		753
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	31 (5.3%)	227 (38.7%)		17 (2.9%)	99 (16.9%)	22 (3.8%)	174 (29.7%)	2 (0.3%)	14 (2.4%)		586
<i>Maclura tinctoria</i>	121 (23.5%)	189 (36.8%)		10 (1.9%)	85 (16.5%)	23 (4.5%)	68 (13.2%)		18 (3.5%)		514
<i>Micropolis guyanensis</i>	19 (100%)										19
<i>Pseudolmedia laevis</i>	10 (100%)										10
<i>Qualea paraensis</i>	10 (100%)										10
<i>Randia armata</i>	102 (26.9%)	129 (34%)	1 (0.3%)	13 (3.4%)	22 (5.8%)	21 (5.5%)	82 (21.6%)		9 (2.4%)		379
<i>Sapium glandulosum</i>	160 (36.1%)	60 (13.5%)	10 (2.3%)	13 (2.9%)	53 (12%)	13 (2.9%)	99 (22.3%)		20 (4.5%)	15 (3.4%)	443
<i>Trichilia micrantha</i>	23 (100%)										23
<i>Vochysia ferruginea</i>	19 (100%)										19
<b>TOTAL</b>	<b>998 (22.1%)</b>	<b>1134 (25.1%)</b>	<b>81 (1.8%)</b>	<b>96 (2.1%)</b>	<b>1099 (24.3%)</b>	<b>162 (3.6%)</b>	<b>798 (17.7%)</b>	<b>8 (0.2%)</b>	<b>124 (2.7%)</b>	<b>15 (0.3%)</b>	<b>4515</b>

**Tabela S2.** Resultado da análise de variância permutacional (PERMANOVA), com distância Euclidiana, entre os grupos definidos pela UPGMA. A fonte de variação *grupo\_cluster* apresentou valor de  $F = 9,17$  com  $p < 0,001$ , indicando diferenças estatisticamente significativas entre os grupos formados pela UPGMA. O valor de  $R^2$  de 0,80 representa a proporção da variação total (80,3%) explicada pelos agrupamentos funcionais, enquanto os graus de liberdade ( $Df = 4$  para os grupos e 9 para os resíduos) refletem o número de grupos comparados e a variabilidade residual (19,7%). Os resultados obtidos reforçam que as espécies agrupadas compartilham assinaturas funcionais distintas entre cada grupo.

---

**Tabela S2.** Resultado da análise de variância permutacional (PERMANOVA), com base na distância Euclidiana, entre os cinco grupos funcionais definidos por UPGMA, a partir de quatro atributos funcionais (SLA, Leaf N, SSD e Height) das espécies da Diagonal Seca. Valores de  $p < 0,001$  indicam diferença estatisticamente significativa entre os grupos.

Fonte	Df	Soma dos Quadrados	R <sup>2</sup>	F	p-valor
grupo_cluster	4	41,757	0,80301	9,172	0,001 ***
Resíduo	9	10,243	0,19699		
Total	13	52		1	

**Tabela S3.** A tabela acima apresenta os desvios-padrão dos valores (Standard deviation), a proporção da variância explicada por cada componente (Proportion of variance) e a proporção acumulada (Cumulative proportion) da Análise de Componentes Principais (PCA). Os componentes PC1 e PC2 explicam conjuntamente 78,8% da variância total dos dados, sendo, portanto, os mais informativos para a representação da distribuição espacial baseada nos atributos funcionais das espécies.

---

**Tabela S3.** Proporção da variância dos componentes principais obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA) com base em atributos funcionais de espécies da Diagonal Seca.

Medida	PC1	PC2	PC3	PC4
Standard deviation	1,338	1,167	0,847	0,363
Proportion of Variance	0,448	0,340	0,179	0,033
Cumulative Proportion	0,448	0,788	0,967	1

**Tabela S4.** Valores de *loadings* dos atributos funcionais nos quatro primeiros componentes principais (PC1 a PC4) obtidos pela PCA, com base nos atributos: área foliar específica (SLA), nitrogênio foliar (Leaf N), densidade da madeira (SSD) e altura da planta (Height). Valores mais altos (positivos ou negativos) indicam maior contribuição do atributo para o respectivo componente.

---

**Tabela S4.** Valores de loadings da Análise de Componentes Principais (PCA) referentes aos atributos funcionais das espécies ocorrentes na Diagonal Seca.

---

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>
<b>SLA</b>	-0,581	0,472	0,243	-0,617
<b>Leaf_N</b>	-0,710	-0,093	0,188	0,672
<b>SSD</b>	-0,011	-0,717	0,634	-0,288
<b>Height</b>	0,397	0,504	0,710	0,291

---

**Tabela S5.** Valores de scores dos componentes principais (PC1 a PC4) obtidos a partir dos atributos funcionais das 14 espécies analisadas. A PCA foi realizada com base em quatro atributos principais: área foliar específica (SLA), teor de nitrogênio foliar (Leaf N), densidade da madeira (SSD) e altura máxima (Height).

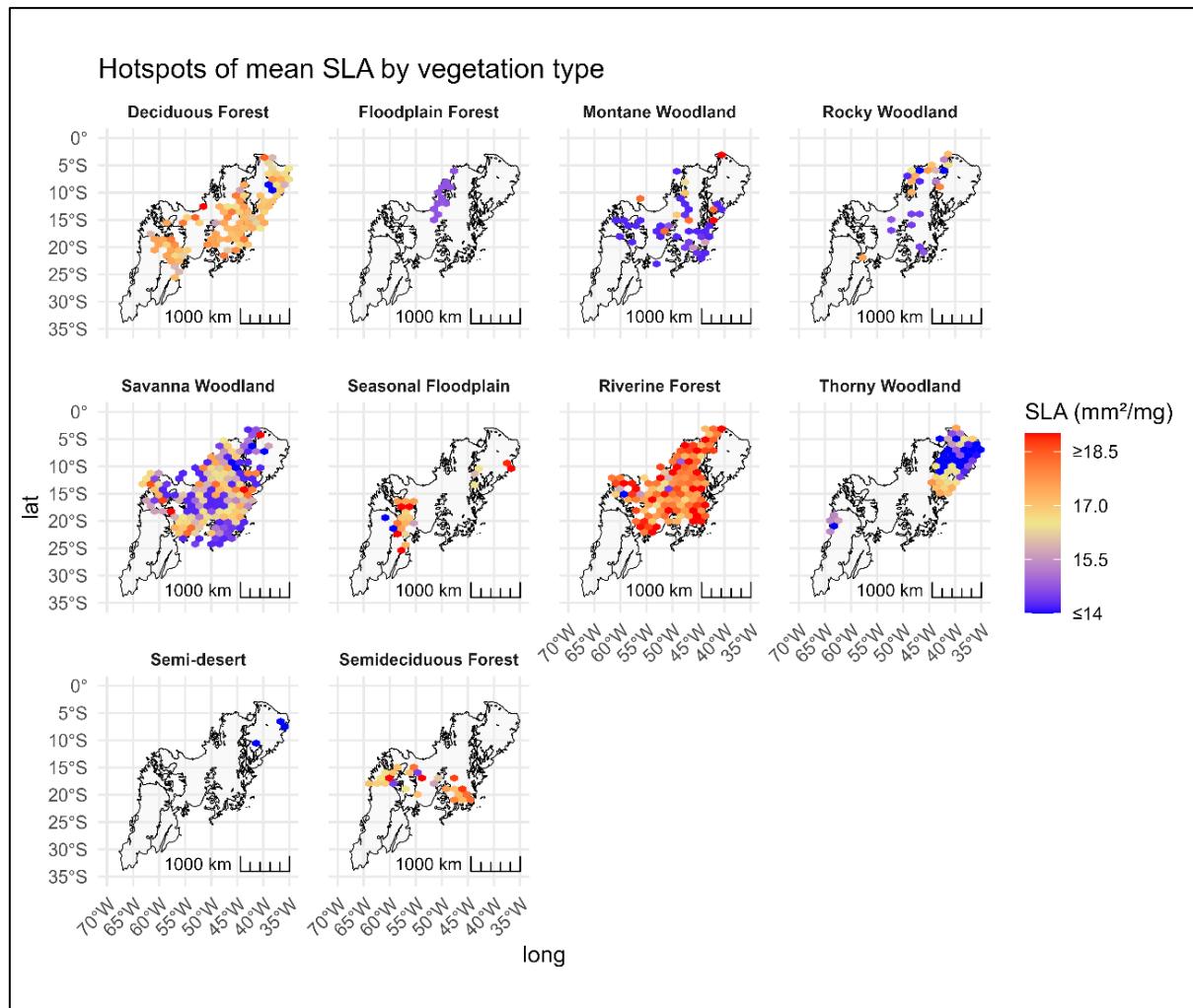
---

**Tabela S5.** Valores de scores dos componentes principais (PCA) das 14 espécies da Diagonal Seca com base nos atributos funcionais analisados.

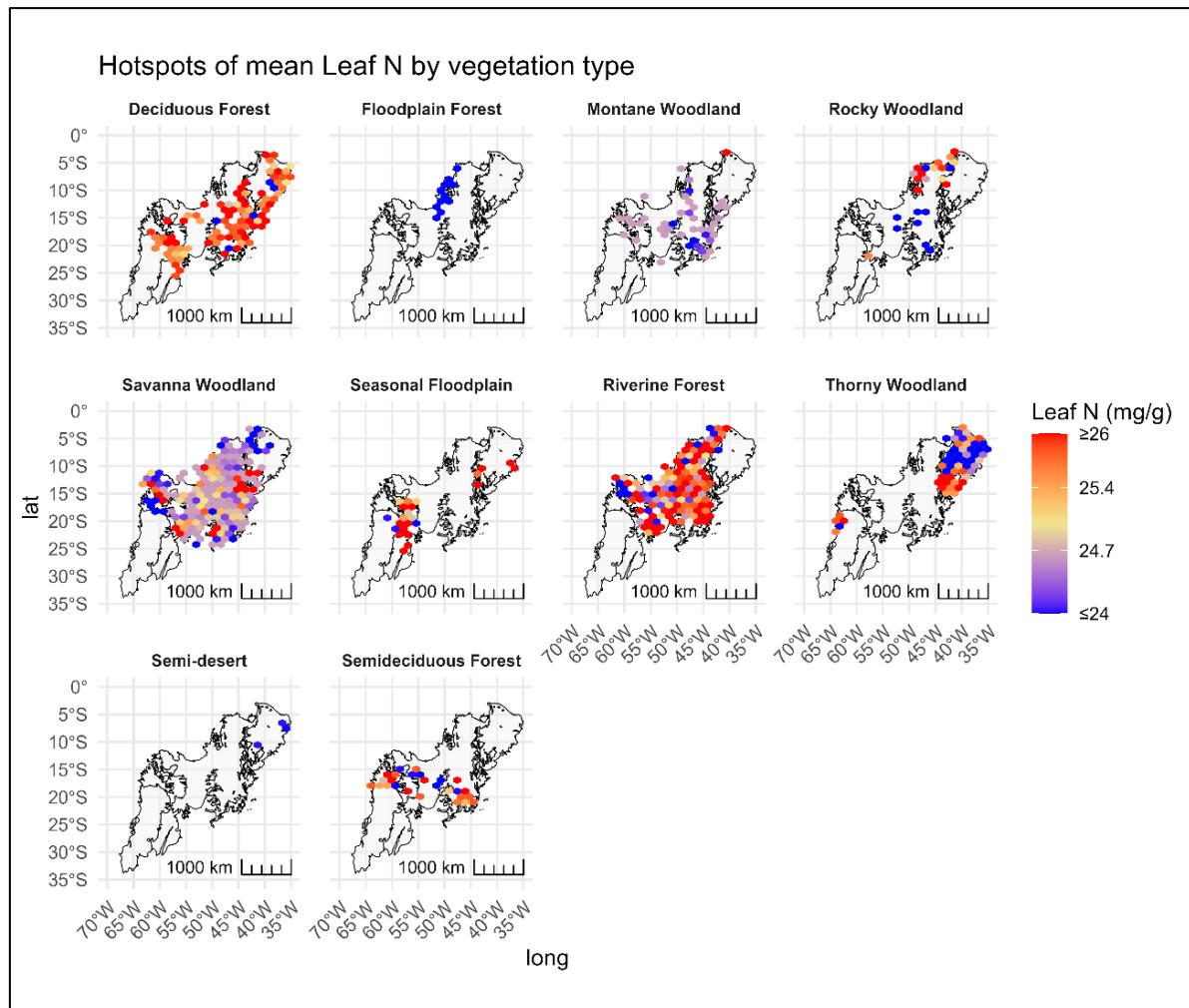
---

<b>Especie</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>
<i>Aparisthium cordatum</i>	-2,246	1,941	-0,232	-0,462
<i>Astronium urundeuva</i>	0,127	-2,480	0,361	-0,327
<i>Bellucia pentamera</i>	1,166	-0,291	-1,407	0,212
<i>Casearia sylvestris</i>	-0,189	-0,909	-0,457	-0,043
<i>Guazuma ulmifolia</i>	-0,473	0,987	0,120	-0,261
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	-0,143	-1,405	-0,288	-0,646
<i>Maclura tinctoria</i>	-1,280	-0,128	1,178	0,224
<i>Micropholis guyanensis</i>	1,308	-0,504	-0,025	0,369
<i>Pseudolmedia laevis</i>	1,427	1,001	1,031	-0,050
<i>Qualea paraensis</i>	2,077	0,653	1,330	0,034
<i>Randia armata</i>	-1,446	-0,468	0,299	0,109
<i>Sapium glandulosum</i>	0,112	0,548	-1,464	0,255
<i>Trichilia micrantha</i>	-1,749	-0,229	0,165	0,753
<i>Vochysia ferruginea</i>	1,309	1,284	-0,612	-0,167

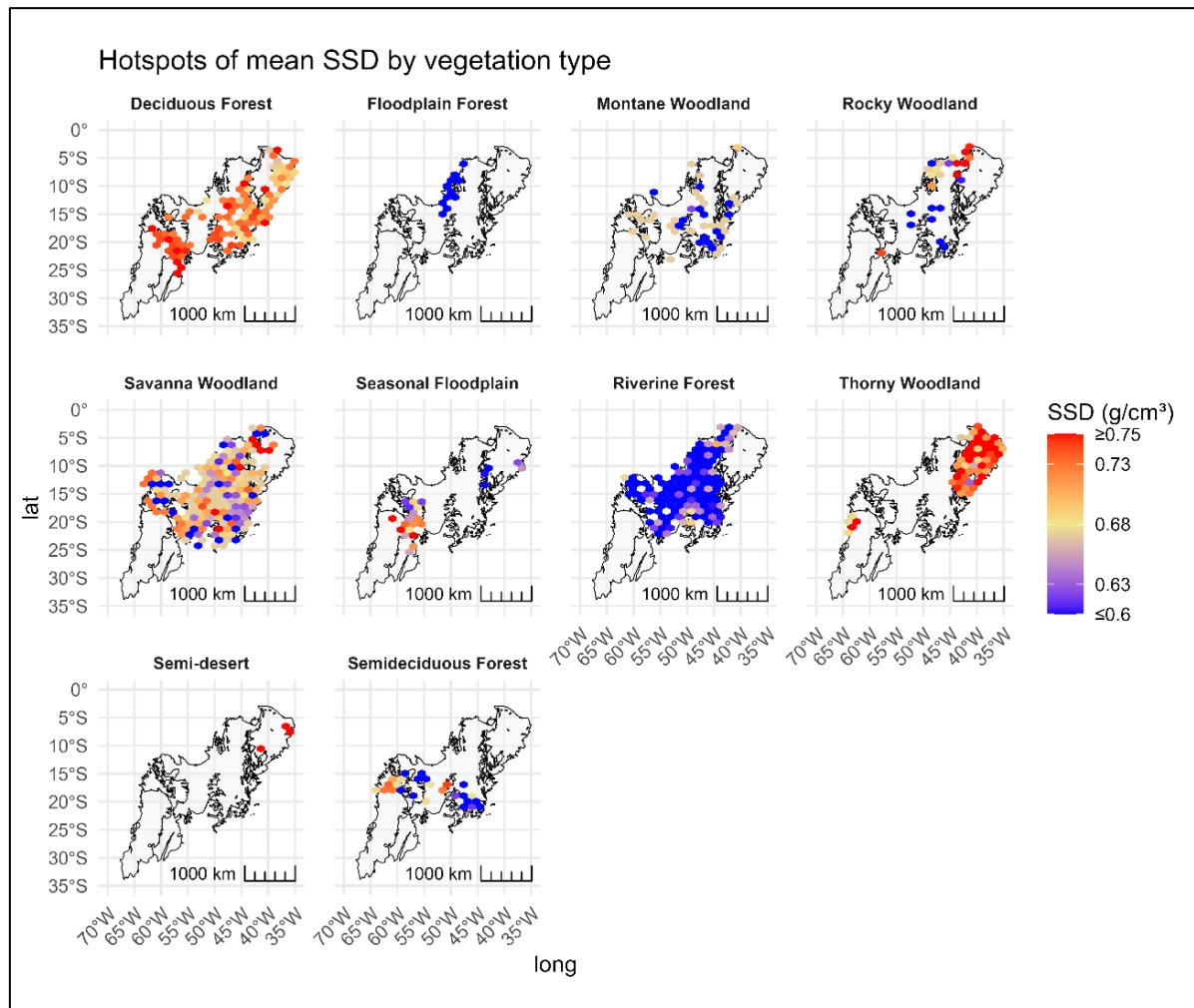
---



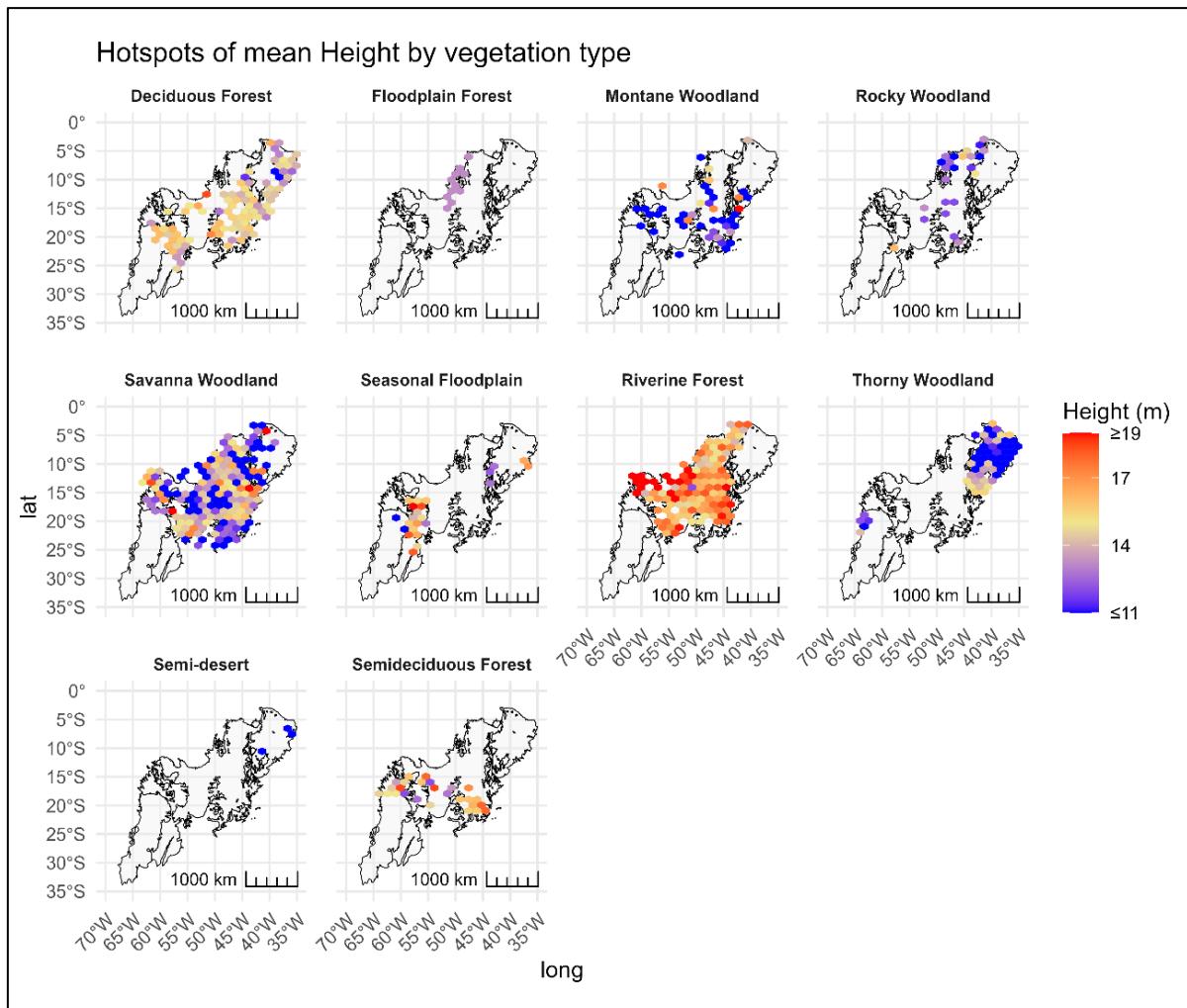
**Figura S1: Distribuição espacial das médias de Área Foliar Específica (SLA,  $\text{mm}^2/\text{mg}$ ), representada por mapas facetados conforme as fitofisionomias da Diagonal Seca.** Os valores correspondem às médias observadas nas ocorrências das 14 espécies selecionadas, agregadas em hexágonos regulares (bins = 20). O gradiente de cores indica variações locais, destacando regiões com maiores (*hotspots*) ou menores (*coldspots*) valores do atributo. A resolução espacial dos hexágonos é de 0,5°, com área em quilômetros quadrados variável conforme a latitude, devido à curvatura da Terra.



**Figura S2: Distribuição espacial das médias de teor de Nitrogênio foliar (Leaf N, mg/g), representada por mapas facetados conforme as fitofisionomias da Diagonal Seca.** Os valores correspondem às médias observadas nas ocorrências das 14 espécies selecionadas, agregadas em hexágonos regulares (bins = 20). O gradiente de cores indica variações locais, destacando regiões com maiores (*hotspots*) ou menores (*coldspots*) valores do atributo. A resolução espacial dos hexágonos é de 0,5°, com área em quilômetros quadrados variável, conforme a latitude, devido à curvatura da Terra.



**Figura S3: Distribuição espacial das médias de densidade específica do caule (SSD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ ), representada por mapas facetados conforme as fitofisionomias da Diagonal Seca.** Os valores correspondem às médias observadas nas ocorrências das 14 espécies selecionadas, agregadas em hexágonos regulares (bins = 20). O gradiente de cores indica variações locais, destacando regiões com maiores (*hotspots*) ou menores (*coldspots*) valores do atributo. A resolução espacial dos hexágonos é de  $0,5^\circ$ , com área em quilômetros quadrados variável, conforme a latitude, devido à curvatura da Terra.



**Figura S4: Distribuição espacial das médias de altura (m), representada por mapas facetados conforme as fitofisionomias da Diagonal Seca.** Os valores correspondem às médias observadas nas ocorrências das 14 espécies selecionadas, agregadas em hexágonos regulares (bins = 20). O gradiente de cores indica variações locais, destacando regiões com maiores (*hotspots*) ou menores (*coldspots*) valores do atributo. A resolução espacial dos hexágonos é de 0,5°, com área em quilômetros quadrados variável, conforme a latitude, devido à curvatura da Terra.

#### 4. Considerações finais

A Diagonal Seca Oriental configura-se como uma das regiões mais ecologicamente complexas da América do Sul, compreendendo fitofisionomias com diferentes restrições ambientais, como baixa disponibilidade hídrica, solos empobrecidos e elevada sazonalidade climática. A combinação desses fatores atua como filtro ambiental determinante na composição florística, restringindo o estabelecimento de espécies e favorecendo estratégias funcionais tanto aquisitivas quanto conservativas. Não existe um padrão fixo de distribuição para as espécies ao longo da Diagonal Seca, mas percebe-se transições contínuas entre fisionomias, evidenciando o papel de gradientes ecológicos na estruturação da biodiversidade regional.

Os resultados observados para as fitofisionomias da Caatinga, Cerrado e Chaco apontam para a coexistência de espécies com diferentes amplitudes ecológicas e estratégias adaptativas. Espécies com distribuição ampla, comumente associadas a estratégias generalistas, podem apresentar atributos funcionais conservativos quando expostas a ambientes mais extremos, como solos mais rasos ou de maior déficit hídrico. Isso sugere a existência de um generalismo funcional restrito, moldado por fatores edafoclimáticos mais do que pela simples versatilidade ecológica. Em contraste, algumas espécies com distribuição restrita, associadas a habitats mais úmidos e férteis, como as florestas estacionais ribeirinhas, encontram um refúgio climático em meio a fitofisionomias secas, exibindo estratégias mais aquisitivas. Tal especialização também ocorre em ambientes mais favoráveis, sendo categorizadas funcionalmente em aquisitivas ou conservativas, a depender do nível de escala fitogeográfica.

Do ponto de vista funcional, observa-se uma clara separação entre grupos de espécies quanto à eficiência no uso de recursos, altura da planta e densidade da madeira ou área foliar específica e teor de nitrogênio foliar, refletindo estratégias contrastantes de aquisição versus conservação. Esses atributos estruturam o espectro econômico da folha e do lenho em escala regional, e sua variação espacial revela a existência de gradientes funcionais coerentes com os padrões ambientais mais amplos. Esses resultados, portanto, têm implicações diretas para o conhecimento da resiliência ecológica, da dinâmica de montagem de comunidades e, principalmente, da resposta das espécies frente às mudanças climáticas e às perturbações antrópicas.

Assim, é necessário um maior reconhecimento da Diagonal Seca como uma unidade ecológica integrada, não constando apenas fitofisionomias de transição, mas sim, contendo diversidade de espécies com diferentes estratégias ecológicas. Além disso, a incorporação de atributos funcionais às análises florísticas e espaciais tem se mostrado fundamental para compreender os mecanismos ecológicos subjacentes à distribuição das espécies e à montagem das comunidades em larga escala. Perspectivas futuras incluem o aprofundamento de análises intraespecíficas de plasticidade funcional, a integração de dados anatômicos e fisiológicos e o uso de abordagens filogenéticas para testar hipóteses sobre convergência adaptativa e evolução de nichos em ambientes secos.

