



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Cambios en la composición funcional de arbustos y árboles a lo largo de la costa noreste de Brasil, mediados por la temperatura y la precipitación

Changes in the functional composition of shrubs and trees along the northeastern coast of Brazil, mediated by temperature and precipitation

de Sousa-Pinheiro, T.¹; H. Machado-Filho^{2*}; Ê. Woclyli-Dantas³; J. Caram-Sfair⁴; C. Sílvia-Zickel⁵

¹ Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Paraíba (IFPB). João Pessoa, Paraíba, Brasil.

² Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Paraíba (IFPB), Avenida Primeiro de Maio, 720, 58015-435, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

³ Universidade Estadual da Paraíba (UEPB), Rua Horácio Trajano de Oliveira, s/n, 58071-160, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

⁴ Universidade Estadual do Ceará (UECE), Avenida Monsenhor Tabosa, s/nº, 62.500-000, Itapipoca, Ceará, Brasil.

⁵ Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Rua Dom Manuel de Medeiros, s/n, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brasil.

* Autor correspondiente: <hermes@ifpb.edu.br>

Resumen

Los gradientes abióticos influyen en la organización funcional de las comunidades vegetales, especialmente en ecosistemas sujetos a fuertes restricciones ambientales como los arenales. Evaluamos cómo la composición funcional de la vegetación arbustiva-arbórea varía a lo largo de un gradiente climático de precipitación y temperatura en arenales de la costa noreste de Brasil. Analizamos los valores medios ponderados de la comunidad (CWM) de rasgos funcionales relacionados con el uso de recursos y la reproducción, y los correlacionamos con variables climáticas. Aunque la riqueza de especies no varió a lo largo del gradiente, la composición funcional mostró cambios consistentes. La temperatura y la precipitación se asociaron significativamente con los valores medios de

► Ref. bibliográfica: de Sousa-Pinheiro, T.; Machado-Filho, H.; Woclyli-Dantas, Ê.; Caram-Sfair, J.; Sílvia-Zickel, C. 2026. Cambios en la composición funcional de arbustos y árboles a lo largo de la costa noreste de Brasil, mediados por la temperatura y la precipitación. *Lilloa* 63 (2): 535-556. doi: <https://doi.org/10.30550/j.lil/2345>

► Recibido: 9 de febrero 2025 – Aceptado: 14 de septiembre 2026 – Publicado: 14 de octubre 2026.

► URL de la revista: <http://lilloa.lillo.org.ar>



OPEN ACCESS

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

rasgos vinculados al grupo ecológico y a atributos de la reproducción, lo que indica un reemplazo funcional a lo largo del gradiente abiótico. Nuestros resultados destacan el papel de los filtros ambientales en la estructuración funcional de las comunidades de arenales.

Palabras clave: Arquitectura biológica; caracteres funcionales; correlación ambiental.

Abstract

Abiotic gradients influence the functional organization of plant communities, particularly in ecosystems subject to strong environmental constraints such as coastal sand plains. In this work we evaluated how the functional composition of shrub-tree vegetation varies along precipitation and temperature gradients in coastal sand plains of northeastern Brazil. Community-weighted means (CWMs) of functional traits related to resource use and reproduction were calculated and correlated with climatic variables. Although species richness did not vary along the gradient, functional composition showed consistent changes. Temperature and precipitation were significantly associated with mean trait values related to ecological groups and reproductive attributes, indicating functional replacement along the abiotic gradient. Our results highlight the role of environmental filtering in structuring the functional organization of coastal sand-plain plant communities.

Keywords: Biological architecture; environmental correlation; functional traits.

INTRODUCCIÓN

Los procesos que subyacen a la composición y distribución de las especies han planteado desafíos a los estudios clásicos (Clements, 1905; Gleason, 1926) y a los modernos (Pavoine y Bonsall, 2011; Lecoq *et al.*, 2021; Manson *et al.*, 2022), en lo que respecta a la ecología de las comunidades biológicas. Si bien los ecólogos reconocen estas limitaciones, la organización de los ecosistemas se concibe como la interacción de tres procesos básicos: las condiciones ambientales (p. ej., temperatura y precipitación), el uso y la asignación de recursos (p. ej., relaciones ecológicas) y la capacidad de dispersión (p. ej., tipos de diásporas). Así, una comunidad está compuesta por especies capaces de llegar a un sitio, establecerse y interactuar con otras especies a su alrededor (Green *et al.*, 2008; Chave *et al.*, 2009; Larjavaara y Muller-Landau, 2010; Kraft *et al.*, 2010).

Sin embargo, estos tres procesos ejercen presión selectiva sobre los rasgos de las especies (características o atributos funcionales) que pueden conducir a la divergencia o convergencia evolutiva (Violle *et al.*, 2007; Mayfield y Levine, 2010; May *et al.*, 2013; Moles *et al.*, 2014; Violle *et al.*, 2014; Velázquez *et al.*, 2015).

Las condiciones restrictivas, como en bosques costeros (Henriques y Hay, 1998; Scarano, 2002), que experimentan luz solar intensa, escasa precipitación, vientos constantes, suelos permeables y bien drenados, además de una elevada salinidad y una baja capacidad de retención de nutrientes pueden ejercer un filtro sobre las especies vegetales, dando lugar a comunidades estructuradas por grupos filogenéticamente cercanos (con características funcionales conservadas) o grupos distantemente relacionados (con características funcionales homoplásicas) (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Davies, 2021). Por lo tanto, los ambientes con estrés ambiental crónico (Melo-Jr y Boeger, 2016), como los bosques psamófilos costeros, tienden a ejercer un filtrado ambiental más intenso sobre las especies debido a las condiciones ambientales (Wilson y Sykes, 1999; Sperandii *et al.*, 2018). Esto se ve reflejado incluso en la formación de un mosaico en el paisaje dependiendo de las proporciones de estas condiciones (Rabelo *et al.*, 2024).

Los estudios sobre estos bosques de arenales psamófilos no son tan recientes como podría pensarse. Cowles (1899) ya evaluó qué tipos de atributos serían importantes para caracterizar la flora de una duna costera. El tiempo ha transcurrido, y las conclusiones son muy similares: los entornos costeros son dinámicos, su flora siempre cambia y todo lo que se puede observar sobre ellos se percibe únicamente a través de las características expresadas en las plantas a través de sus rasgos (Tansley, 1935; Willis, 1989): crecimiento rápido, tamaño pequeño, succulencia de órganos, órganos especializados en la excreción de sal, tallos subterráneos, frutos y semillas ligeros, etc. Incluso cuando el propio entorno cambia, como en el caso del cambio climático reciente (Prisco *et al.*, 2013; Gómez-Guerrero *et al.*, 2021), los rasgos de las plantas se conservan (Voronkova *et al.*, 2008) o experimentan una fuerte selección asociada a procesos de adaptación (Guo *et al.*, 2022).

En el extremo oriental de Brasil, también se encuentran estas llanuras costeras arenosas, que albergan una formación vegetal, conocida en la región como “*restinga*” (Gentry, 1982; Rizzini, 1997) o simplemente como arenales, que presentan variaciones en su composición taxonómica, con predominio de especies provenientes de ecosistemas de contacto (Mata Atlántica y Caatinga), que están adaptadas a las severas condiciones de las zonas costeras (Scarano, 2002). En este sentido, estos ensambles de especies podrían considerarse altamente predecibles en términos de su composición; sin embargo, estudios basados en inventarios forestales indican lo contrario, evidenciando una mayor heterogeneidad latitudinal en la flora de los arenales, asociada principalmente a gradientes caracterizados por temperaturas medias anuales más bajas y mayor disponibilidad de agua en comparación con las áreas más cálidas y secas del gradiente (Henriques y Hay, 1998; Oliveira-Filho y Fontes, 2000; Santos-Filho *et al.*, 2013).

Por lo tanto, dada la hipótesis del estrés ambiental crónico (Melo-Jr y Boeger, 2016) y esta relación entre la variación latitudinal y las diferentes fisonomías forestales encontradas en los ecosistemas costeros en el extremo oriente de Brasil (región noreste), esperamos encontrar una mayor riqueza de especies leñosas en áreas con condiciones más amenas (p. ej., menor temperatura y mayor precipitación). Paralelamente, esperamos encontrar un conjunto de rasgos funcionales relacionados con gradientes contrastantes de disponibilidad de recursos en áreas costeras que difieren en el grado de restricción ambiental, determinado principalmente por la temperatura media anual y la disponibilidad hídrica (precipitación), ya que las comunidades vegetales de estos bancos de arena son sensibles a distintos niveles de exposición a estos factores (Wright *et al.*, 2004; Poorter, 2009), y la relación entre temperatura y precipitación se asocia comúnmente con patrones de riqueza y diversidad (Moles *et al.*, 2014).

En este contexto, el presente estudio investiga cómo la riqueza de especies, la composición taxonómica y la composición funcional de la vegetación arbustivo-arbórea en arenales varían a lo largo de gradientes de temperatura media anual y precipitación en la costa oriental de Brasil. Específicamente, se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

- (1) la riqueza de especies aumenta en áreas con condiciones climáticas menos estresantes;
- (2) la disimilitud taxonómica y funcional se incrementa con la distancia geográfica y el contraste ambiental;
- (3) comunidades sometidas a temperaturas más elevadas están dominadas por estrategias funcionales asociadas a especies pioneras, frutos de menor tamaño y síndromes reproductivas menos especializadas; y
- (4) comunidades ubicadas en áreas con mayor precipitación presentan una mayor proporción de especies secundarias y estrategias reproductivas asociadas a polinizadores especializados.

Al integrar datos florísticos regionales con métricas de diversidad funcional, este estudio contribuye a la comprensión de los mecanismos de ensamblaje de comunidades vegetales en ecosistemas costeros sometidos a un fuerte filtrado ambiental.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Los arenales son ecosistemas costeros y se encuentran a lo largo del litoral brasileño. La costa oriental de Brasil (Fig. 1), con una longitud aproximada de 3300 km, donde se seleccionaron 17 comunidades, desde Maranhão (02°24'09"S; 44°01'19"O) hasta el sur de Bahía (17°40'22"S/39°09'46"O) (Fig. 1).

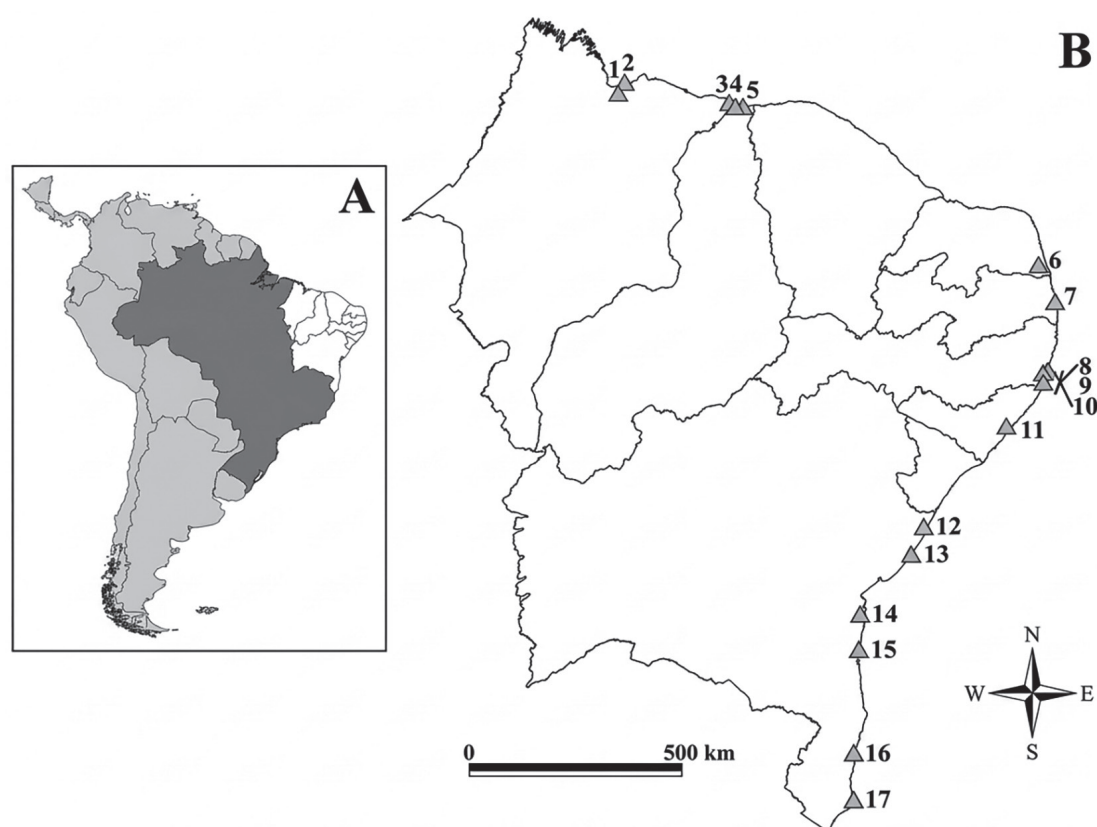


Fig. 1. América Latina, con énfasis en la Región oriental del Brasil (A). Distribución espacial de las 17 áreas de arenales (restingas) muestreadas a lo largo de la costa noreste (B), las comunidades muestreadas se identifican por los nombres de los municipios donde se ubican en el estado de Maranhão: Raposa (1) y São José do Ribamar (2); en Piauí: Ilha Grande (3), Parnaíba (4) y Luiz Correia (5); en Rio Grande do Norte: Tibau do Sul (6); en Paraíba: Cabedelo (7); en Pernambuco: Ipojuca (8), Sirinhaém (9), Tamandaré (10); en Alagoas: Marechal Deodoro (11); en el estado de Bahía: Massarandupió (12), Diogo (13), Ituberá (14), Serra Grande (15), Trancoso (16) y Caravelas (17).

Fig. 1. Latin America, with emphasis on the Northeastern Region of Brazil (A). Spatial distribution of the 17 coastal sand-plain areas (restingas) sampled along the northeastern coast (B), the sampled communities are identified by the names of the municipalities in which they are located in the state of Maranhão: Raposa (1) and São José do Ribamar (2); in Piauí: Ilha Grande (3), Parnaíba (4) and Luiz Correia (5); in Rio Grande do Norte: Tibau do Sul (6); in Paraíba: Cabedelo (7); in Pernambuco: Ipojuca (8), Sirinhaém (9), Tamandaré (10); in Alagoas: Marechal Deodoro (11); in the state of Bahia: Massarandupió (12), Diogo (13), Ituberá (14), Serra Grande (15), Trancoso (16) and Caravelas (17).

Métodos

En este estudio se utilizaron datos de estudios fitosociológicos recopilados de estudios previos (Vicente *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2008; Medeiros, 2010; Almeida Jr. *et al.*, 2011; Almeida Jr. y Zickel, 2012; Cantarelli *et al.*, 2012; Santos, 2013; Santos-Filho *et al.*, 2013; Serra *et al.*, “com. pers.”, 2026; Monielle *et al.*, “com. pers.”, 2026). Todas las áreas muestreadas son Áreas de Preservación Permanente (APP) (Brasil, 2002).

Se realizó un muestreo mediante cuadrantes centrados en un punto (Cottam y Curtis, 1956) en todas las comunidades a lo largo de cinco transectos paralelos y con 10 cuadrantes centrados en cada uno, con un total de 200 individuos por comunidad. Debido a la falta de acceso a los datos de abundancia de las 17 áreas muestreadas, solo se utilizaron datos binarios de presencia y ausencia en los análisis estadísticos.

Las 273 especies utilizadas para analizar la composición funcional de los arenales en la costa noreste de Brasil pertenecen a 147 géneros y 57 familias. Las familias con el mayor número de especies fueron Fabaceae (23 géneros y 42 especies) y Myrtaceae (10 géneros y 36 especies). El género con el mayor número de especies fue *Eugenia* (5 spp., Myrtaceae). Las especies más frecuentes fueron *Manilkara salzmanii* (A.DC.) H. J. Lam y *Anacardium occidentale* L., presentes en 11 y 10 comunidades, respectivamente, de las 17 muestreadas. Aproximadamente el 44 % de las especies se registraron en una sola comunidad.

En esta escala de muestreo, es posible observar un gradiente formado por la precipitación media anual, que varía de 1200 mm a 2443 mm, y la temperatura media anual, que varía de 23,8 °C a 27,5 °C (Tabla 1). Aunque la correlación entre la precipitación y la temperatura media anual fue positiva, no resultó estadísticamente significativa ($r = 0,46$, $p = 0,64$).

Tabla 1. Arenaes muestreados y sus respectivos valores medios de factores abióticos. La clasificación climática se basó en la propuesta de Köppen-Geiger (1948). Datos de precipitación media en milímetros (P) y temperatura en grados Celsius (T). Estados brasileños: AL (Alagoas), BA (Bahia), MA (Maranhão), PB (Paraíba), PE (Pernambuco), PI (Piauí) y RN (Rio Grande do Norte).

Table 1. Sampled coastal sand plains and their mean values of abiotic factors. Climate classification was based on the Köppen-Geiger (1948) system. Average precipitation data in millimeters (P) and temperature in degrees Celsius (T). Brazilian states: AL (Alagoas), BA (Bahia), MA (Maranhão), PB (Paraíba), PE (Pernambuco), PI (Piauí), and RN (Rio Grande do Norte).

Arenaes	Coordenadas geográficas	Clima	P (mm)	T (°C)
Raposa - MA	02°24'09"S/44°01'19"W	Aw	1.861	27,1
São José de Ribamar - MA	02°38'47"S/44°09'05"W	Aw	2.000	27,5
Ilha Grande - PI	02°50'24"S/41°47'39"W	Aw	1.223	27,5
Parnaíba - PI	02°55'48"S/41°40'07"W	Aw	1.223	27,5
Luiz Correia - PI	02°55'29"S/41°30'49"W	Aw	1.223	27,5
Tibau do Sul - RN	06°17'30"S/35°12'30"W	As'	2.075	25,9
Cabedelo - PB	07°03'47"S/34°51'14"W	As'	2.141	25,6
Ipojuca - PE	08°31'48"S/35°01'05"W	As'	2.443	24,8
Sirinhaém - PE	08°35'21"S/35°06'55"W	As'	2.443	24,7
Tamandaré - PE	08°47'20"S/35°06'45"W	As'	2.443	23,8
Marechal Deodoro - AL	09°42'36"S/35°53'42"W	As'	2.183	25
Massarandupió - BA	10°27'42"S/40°11'14"W	As'	1.200	25
Diogo - BA	12°26'28"S/37°56'02"W	As'	1.200	25
Ituberá - BA	13°42'44"S/39°00'26"W	Af	1.700	24
Serra Grande - BA	14°27'49"S/39°02'06"W	Af	1.700	24
Trancoso - BA	16°39'53"S/39°08'34"W	Af	1.767	24
Caravelas - BA	17°39'22"S/39°09'46"W	Af	1.600	24

A pesar de la correlación significativa entre la distancia geográfica y la temperatura ($r = 0,78$, $p < 0,05$), la precipitación no está correlacionada con la distancia geográfica ($r = 0,11$; $p = 0,10$).

Atributos funcionales

Se seleccionaron los siguientes atributos funcionales relacionados con el uso de recursos y el ciclo de vida de las especies (Pérez-Harguindeguey *et al.*, 2013, 2016):

- (A) Densidad de la madera: una baja densidad de la madera se asocia con un rápido crecimiento de la planta y la capacidad de acumular agua en el tronco. Una mayor densidad de la madera confiere mayor resistencia biótica y a las perturbaciones mecánicas, así como mayor resistencia a la pérdida hídrica (Chave *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2010). Los valores de densidad de la madera para cada especie se obtuvieron de datos bibliográficos (Lorenzi, 1998a, 1998b, 2009, 2010; Lorenzi *et al.*, 2003; Lorenzi *et al.*, 2004). Cuando no se pudo encontrar un valor específico para la especie, se consideró el promedio del género (véase Sfair *et al.*, 2016 para un enfoque similar).
- (B) Forma de vida (árbol/arbusto) consultada en línea en <http://florado-brasil.jbrj.gov.br/> así como observaciones de los autores de los trabajos fitosociológicos (Raunkiaer, 1934; Ellenberg y Müller-Dombois, 1967).
- (C) Grupo ecológico, según la clasificación de Leitão-Filho *et al.* (1993), como una simplificación del concepto de tipos funcionales de plantas, que relaciona la ocurrencia de la planta con el tipo de ambiente (Díaz y Cabido, 1997) – las especies pioneras ocurren con mayor frecuencia en ambientes perturbados o con un dosel menos denso, mayor incidencia de luz y calor (Carreño-Rocabado *et al.*, 2012), las especies secundarias en un nivel intermedio de cobertura del dosel y las secundarias tardías en hábitats sombreados con un microclima suave (Leitão-Filho *et al.*, 1993).
- (D) Síndrome de polinización (Fenster *et al.*, 2004), considerando las categorías anemofilia (polinización por viento), cantofilia (polinización por escarabajos), falenofilia (polinización por lepidópteros nocturnos), melitofilia (polinización por abejas), ornitofilia (polinización por aves, principalmente colibríes) y quiropterofilia (polinización por murciélagos) a partir de datos secundarios.
- (E) y (F) Las clases de tamaño de fruto y semilla (Tabarelli y Peres, 2002). Los autores consideran cuatro clases de tamaño, nosotros adaptamos y consideramos los dos tamaños más pequeños como “p” (frutos y semillas de hasta 1,5 cm se consideraron pequeños), y diásporas con un tamaño a partir de 1,6 cm se consideraron grandes).

- (G) Síndrome de dispersión de la diáspora (biótico/abiótico) basado en las características de la diáspora (van der Pijl, 1982). El síndrome de dispersión fue clasificado como biótico o abiótico con base en las características morfológicas y funcionales de la diáspora, considerando principalmente la presencia o ausencia de estructuras atractivas para animales (pulpa carnosa, arilos, colores vistosos u olores), el tamaño y la masa de semillas o frutos, así como la presencia de adaptaciones para la dispersión física, tales como alas, vilanos o estructuras que facilitan la flotación o el transporte por viento o agua.
- (H) Finalmente, el tipo de fruto carnoso/seco. Las áreas en etapas sucesionales tardías tienden a presentar especies con frutos más grandes y carnosos, con dispersión biótica (Tabarelli y Peres, 2002; Santos *et al.*, 2008). Lo contrario suele ocurrir en áreas en la etapa temprana de regeneración: las especies en estos ambientes suelen presentar frutos y semillas más pequeños, que se dispersan típicamente por pequeños vertebrados y aves, o por el viento (dispersión abiótica) (Tabarelli y Peres, 2002).

Análisis estadísticos

Utilizamos un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución de Poisson para determinar si la relación entre la riqueza de especies de la comunidad se ve influenciada por la temperatura y la precipitación. También calculamos la disimilitud taxonómica entre las áreas muestreadas mediante la distancia de Sørensen. La disimilitud funcional de Sørensen se calculó utilizando el índice propuesto por Ricotta *et al.* (2016). El índice varía de cero, cuando dos áreas son funcionalmente similares, a uno, cuando son completamente diferentes. Las ventajas de este índice radican en que no utiliza la distancia funcional media ni la mínima en su cálculo, a diferencia de otros índices (p. ej., Pavoine y Ricotta, 2014), y está diseñado exclusivamente para datos binarios (Ricotta *et al.*, 2016). Además, realizamos una prueba de correlación de la matriz de Mantel entre la disimilitud taxonómica y funcional. La disimilitud funcional y taxonómica también se correlacionó mediante la misma prueba con la distancia geográfica, la distancia euclidiana en temperatura y la precipitación entre las áreas de estudio (Moro y Martins, 2011; Meira-Neto, 2011).

Para analizar la media ponderada de la composición funcional (Community Weighted Mean, CWM), consideramos la presencia y ausencia de especies en las comunidades vegetales muestreadas (Garnier *et al.*, 2004). Para atributos continuos, como la densidad de la madera, la CWM corresponde al promedio de los valores del atributo de las especies presentes en cada comunidad, ponderado por su abundancia relativa cuando esta información está disponible.

Para atributos categóricos, calculamos la proporción de especies que presentan el atributo (ver Pla *et al.*, 2012 para detalles del cálculo). La CWM de cada atributo se relacionó con la precipitación y la temperatura media anual de las comunidades utilizando un GLM con una distribución gaussiana (en el caso de la variable de respuesta CWM de la densidad de la madera) y una distribución binomial en el caso de las variables categóricas.

Finalmente, se realizó un Análisis de Redundancia Basado en la Distancia (dbRDA). Esta técnica estadística multivariante permite evaluar cómo los factores ambientales explican las variaciones morfológicas y fenotípicas en las comunidades biológicas. Este análisis, desarrollado por Legendre y Anderson (1999), combina la flexibilidad de las medidas de distancia ecológica, como la de Bray-Curtis, con las capacidades de modelado lineal del análisis de redundancia (RDA). Posteriormente, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) sobre la matriz de distancias, seguido de un RDA para correlacionar las coordenadas principales obtenidas con las variables ambientales explicativas. La colinealidad de las variables explicativas se probó utilizando el factor de inflación de la varianza (VIF), considerando valores de $VIF < 5$. Se utilizó la función `ordistep` para seleccionar las variables para el modelo final.

Los análisis se realizaron utilizando los paquetes `vegan` (<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>) y `FD` (ver <http://www.elaliberte.info/publications>) en el entorno de programación R (R Core Team, 2016, <https://www.R-project.org/>).

RESULTADOS

La riqueza de las especies de arbustos y árboles en los 17 arenales analizados no mostró una relación significativa ni con la precipitación media anual (GLM, $p = 0,64$) ni con la temperatura media anual (GLM, $p = 0,53$). Estos resultados indican que, a lo largo del gradiente climático evaluado, la variación ambiental no se traduce en cambios sistemáticos en el número de especies por área.

A pesar de la estabilidad en la riqueza, la composición taxonómica varió sustancialmente entre las áreas estudiadas. El análisis de disimilitud taxonómica reveló agrupamientos consistentes entre áreas geográficamente próximas, destacándose la mayor similitud entre los arenales del estado de Piauí, que formaron un grupo distinto en relación con las demás áreas. En contraste, algunas áreas geográficamente distantes presentaron una composición taxonómica similar, lo que indica que la proximidad espacial no constituye el único factor estructurador de la composición florística (Fig. 2).

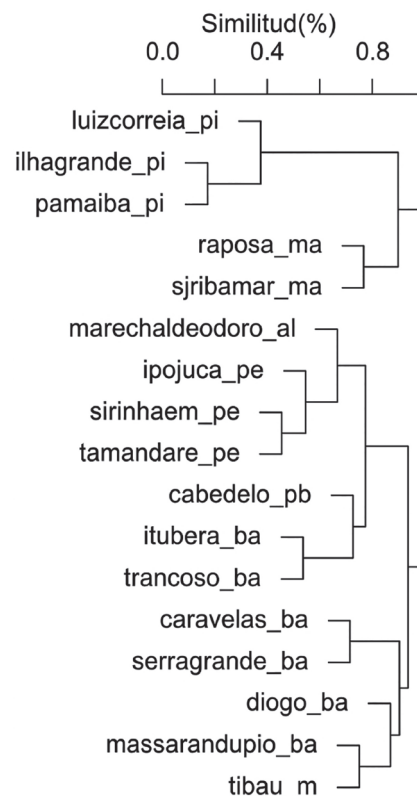


Fig. 2. Agrupaciones formadas según la composición florística en función de la distancia geográfica entre los arenales costeros muestreados. Referencias: raposa_ma (Monielle et al., "com. pers.", 2026); sjribamar_ma (Serra et al., "com. pers.", 2026); ilhagrade_pi (Santos-Filho et al., 2013); luizcorreia_pi (Santos-Filho et al., 2013); parnaiba_pi (Santos-Filho et al., 2013); tibau_rn (Almeida Jr. e Zickel, 2012); cabedelo_pb (Vicente et al., 2003); ipojuca_pe (Almeida Jr. et al., 2011); sirinhaem_pe (Cantarelli et al., 2012); tamandare_pe (Silva et al., 2008); marechaldeodoro_al (Medeiros et al., 2010); caravelas_ba (Santos, 2013); diogo_ba (Santos, 2013); itubera_ba (Santos, 2013); massarandupio_ba (Santos, 2013); serragrande_ba (Santos, 2013); trancoso_ba (Santos, 2013).

Fig. 2. Groups based on the floristic composition as a function of the geographic distance among the sampled coastal sand plain. References: raposa_ma (Monielle et al., "pers. comm.", 2026); sjribamar_ma (Serra et al., "pers. comm.", 2026); ilhagrade_pi (Santos-Filho et al., 2013); luizcorreia_pi (Santos-Filho et al., 2013); parnaiba_pi (Santos-Filho et al., 2013); tibau_rn (Almeida Jr. and Zickel, 2012); cabedelo_pb (Vicente et al., 2003); ipojuca_pe (Almeida Jr. et al., 2011); sirinhaem_pe (Cantarelli et al., 2012); tamandare_pe (Silva et al., 2008); marechaldeodoro_al (Medeiros et al., 2010); caravelas_ba (Santos, 2013); diogo_ba (Santos, 2013); itubera_ba (Santos, 2013); massarandupio_ba (Santos, 2013); serragrande_ba (Santos, 2013); trancoso_ba (Santos, 2013).

La disimilitud taxonómica se correlacionó positivamente tanto con la distancia geográfica ($r = 0,68$; $p < 0,05$) como con la diferencia de temperatura entre las áreas ($r = 0,68$; $p < 0,05$), pero no mostró relación significativa con la precipitación $r = 0,11$; $p = 0,08$). De igual forma, la similitud funcional también se correlacionó con la distancia geográfica ($r = 0,51$; $p < 0,05$) y la temperatura ($r = 0,39$; $p < 0,05$), pero no con la precipitación ($r = 0,03$; $p = 0,36$). La disimilitud taxonómica se correlaciona significativamente con la disimilitud funcional ($r = 0,81$; $p < 0,05$).

El análisis de redundancia basado en distancia (dbRDA) indicó que la temperatura media anual fue la única variable ambiental seleccionada en el modelo final, explicando el 30,4% de la variación en la composición funcional de las comunidades (dbRDA, $F = 6,55$; $p < 0,01$). El primer eje del dbRDA representó un gradiente térmico claro, separando arenales del estado de Piauí —asociadas a temperaturas más elevadas— de las áreas localizadas principalmente en Paraíba, Maranhão y el sur de Bahía (Fig. 3).

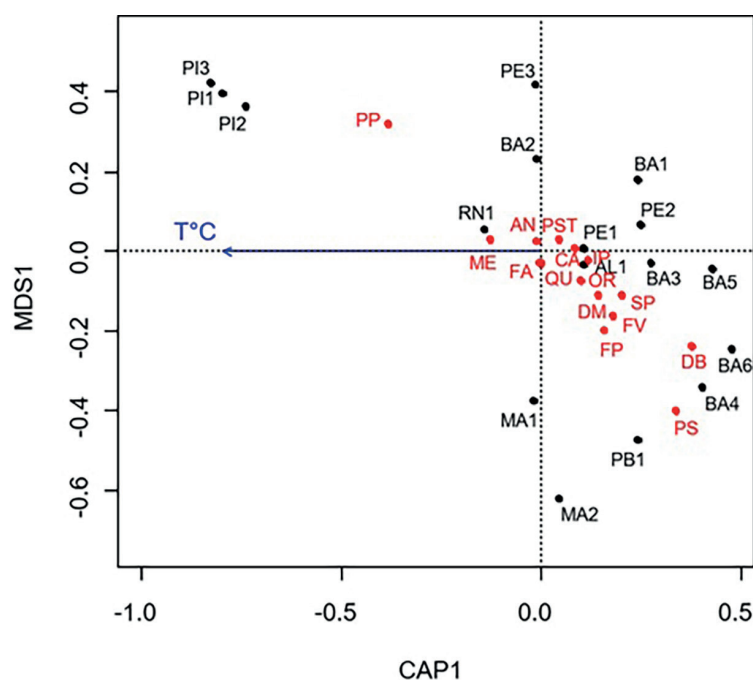


Fig. 3. Análisis de Redundancia Basado en la Distancia que evalúa la relación entre las variables ambientales y la similitud de las áreas analizadas de los arenales costeros brasileños. Referencias: Densidad de la madera (DM); Forma de vida (FV); Grupo ecológico: pionero (PP), secundario (PS), secundario tardío (PST); anemofilia (NA), cantarofilia (CA), varios insectos pequeños (PI), falenofilia (FA), melitofilia (ME), ornitofilia (OR), quiroptero-filia (QU); fruto pequeño (FP), semilla pequeña (SP), dispersión biótica (DB); MA1 (Moniella *et al.*, "com. pers.", 2026); MA2 (Serra *et al.*, "com. pers.", 2026); PI1 (Santos-Filho *et al.*, 2013); PI2 (Santos-Filho *et al.*, 2013); PI3 (Santos-Filho *et al.*, 2013); RN1 (Almeida Jr. e Zickel, 2012); PB1 (Vicente *et al.*, 2003); PE1 (Almeida Jr. *et al.*, 2011); PE2 (Cantarelli *et al.*, 2012); PE3 (Silva *et al.*, 2008); AL1 (Medeiros *et al.*, 2010); BA1 (Santos, 2013); BA2 (Santos, 2013); BA3 (Santos, 2013); BA4 (Santos, 2013); BA5 (Santos, 2013); BA6 (Santos, 2013).

Fig. 3. Distance-based Redundancy Analysis evaluating the relationship between environmental variables and the similarity of the analyzed areas of Brazilian coastal sand plains. References: Wood density (DM); Life form (FV); Ecological group: pioneer (PP), secondary (PS), late secondary (PST); anemophily (NA), cantharophily (CA), various small insects (PI), phalaenophily (FA), melitophily (ME), ornithophily (OR), chiropterophily (QU); small fruit (FP), small seed (SP), biotic dispersion (DB); MA1 (Moniella *et al.*, "pers. comm.", 2026); MA2 (Serra *et al.*, "pers. comm.", 2026); PI1 (Santos-Filho *et al.*, 2013); PI2 (Santos-Filho *et al.*, 2013); PI3 (Santos-Filho *et al.*, 2013); RN1 (Almeida Jr. and Zickel, 2012); PB1 (Vicente *et al.*, 2003); PE1 (Almeida Jr. *et al.*, 2011); PE2 (Cantarelli *et al.*, 2012); PE3 (Silva *et al.*, 2008); AL1 (Medeiros *et al.*, 2010); BA1 (Santos, 2013); BA2 (Santos, 2013); BA3 (Santos, 2013); BA4 (Santos, 2013); BA5 (Santos, 2013); BA6 (Santos, 2013).

Las áreas con temperaturas más elevadas mostraron una mayor asociación con especies pioneras, mientras que las áreas con temperaturas más moderadas se caracterizaron por una mayor proporción de especies secundarias y más tardías y estrategias reproductivas vinculadas a la dispersión biótica.

La disimilitud funcional se correlacionó positivamente con la distancia geográfica ($r = 0,51$; $p < 0,05$) y con la diferencia de temperatura ($r = 0,39$; $p < 0,05$), pero no con la precipitación ($p > 0,05$). Además, la disimilitud funcional mostró una fuerte correlación con la disimilitud taxonómica ($r = 0,81$; $p < 0,05$).

La densidad media de la madera en las comunidades fue de $0,63 \pm 0,06 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$. Los árboles representaron, en promedio, el 72% de las especies, y la dispersión biótica fue predominante (71%). Los demás atributos representaron menos del 50 % de la composición funcional de los arenales del noreste de Brasil (Tabla 2).

Las comunidades sometidas a temperaturas más elevadas presentaron una mayor proporción de especies pioneras, frutos de menor tamaño y una menor frecuencia de especies polinizadas por escarabajos y aves ($p < 0,05$). En contraste, las áreas con mayor precipitación media anual presentaron una mayor proporción de especies secundarias y una mayor asociación con polinización por mariposas nocturnas y murciélagos ($p < 0,05$).

Tabla 2. Proporción de la composición de atributos funcionales en arenales, en este caso, ponderada por la presencia de especies en las comunidades vegetales muestreadas. DM (densidad de la madera), DPI (polinización adaptada a diversos insectos pequeños). CWM (media ponderada de la comunidad) $\pm$ DE (desviación estándar).

Table 2. Proportion of functional attribute composition in restingas, in this case, weighted by species occurrence within the sampled plant communities. DM (wood density), DPI (pollination adapted to various small insects). CWM (community-weighted mean) $\pm$ DE (standard deviation).

Atributos funcionales	CWM $\pm$ DP
DM	$0.63 \pm 0,06$
árbol	$0.72 \pm 0,07$
pionero	$0.42 \pm 0,13$
secundario	$0.47 \pm 0,13$
clímax	$0.06 \pm 0,04$
anemófilo	$0.02 \pm 0,02$
cantarófilo	$0.03 \pm 0,04$
DPI	$0.15 \pm 0,07$
falenófilo	$0.03 \pm 0,02$
melitófilo	$0.41 \pm 0,09$
ornitófilo	$0.04 \pm 0,04$
quiropterófilo	$0.05 \pm 0,01$
fruto pequeño (0-1,5 cm)	$0.48 \pm 0,02$
semilla pequeña (0-1,5 cm)	$0.36 \pm 0,08$
dispersión biótica	$0.71 \pm 0,10$

DISCUSIÓN

Este artículo demuestra que, aunque la riqueza de especies arbustivo-arbóreas no varía a lo largo del gradiente climático de la costa noreste de Brasil, la composición taxonómica y funcional de las comunidades de arenales responde marcadamente a la variación ambiental, particularmente a la temperatura media anual. Estos resultados refuerzan la noción de que las métricas funcionales pueden ser más sensibles que las métricas taxonómicas para detectar respuestas ecológicas a gradientes ambientales en ecosistemas sometidos a un fuerte filtrado abiótico, donde la sustitución de especies ocurre sin cambios significativos en la riqueza total.

La ausencia de una relación directa entre la riqueza de especies y las variables climáticas sugiere que procesos regionales, como la dispersión histórica y la influencia de biomas adyacentes, pueden establecer un nivel regional relativamente constante de riqueza de especies. Sin embargo, la pronunciada variación en la composición taxonómica y funcional indica que las especies se reemplazan a lo largo del gradiente, manteniendo niveles similares de riqueza, pero modificando sustancialmente las estrategias ecológicas dominantes. Este patrón es consistente con modelos de ensamblaje comunitario en los que el filtrado ambiental actúa principalmente sobre los rasgos funcionales, más que sobre el número de especies presentes.

La temperatura emergió como el principal eje estructurador de la composición funcional, mientras que la precipitación tuvo una contribución menor, lo que concuerda con estudios macroecológicos que señalan a la temperatura como un determinante clave de los rasgos funcionales vegetales, particularmente aquellos relacionados con estrategia de vida, crecimiento y reproducción (Moles *et al.*, 2014). En los arenales con temperaturas medias más elevadas, se observó una mayor proporción de especies pioneras, capaces de tolerar una alta incidencia lumínica y condiciones térmicas extremas (Maciel *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2015). Estas especies presentan características funcionales similares a las observadas en ambientes perturbados, como claros y bordes, evidenciando alta tolerancia a condiciones microclimáticas heterogéneas (Leitão-Filho *et al.*, 1993; Díaz y Cabido, 1997; Maciel *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2015).

La predominancia de frutos pequeños en comunidades sometidas a temperaturas más altas puede explicarse por la estrategia reproductiva típica de especies pioneras, caracterizada por elevada producción de frutos y semillas favorecida por alta irradiancia, pero no necesariamente por mayor disponibilidad hídrica (Lima *et al.*, 2015). Así, aunque los frutos sean carnosos, presentan menor contenido de pulpa y tamaño reducido comparado con el de las especies de etapas sucesionales más tardías (Zama *et al.*, 2012).

La correlación negativa con especies polinizadas por escarabajos y aves indica un predominio de relaciones generalistas, ya que las especies pioneras, con periodos de reproducción casi continuos y recursos hídricos limitados, priorizan el número sobre el tamaño de las flores para maximizar el éxito reproductivo (Oliveira-Filho y Fontes, 2000).

Las comunidades expuestas a las temperaturas elevadas y escasa precipitación se encuentran principalmente en los arenales de Piauí, Maranhão y norte de Bahía, donde la geomorfología y la historia climática del Cuaternario han generado extensos campos de dunas y suelos expuestos (Villwock *et al.*, 2005). Estos arenales presentan una vegetación agrupada, con una fisonomía similar a la de los matorrales inmersos en el bosque, además de sectores sin cobertura vegetal (datos obtenidos mediante observación personal).

En contraste, las especies secundarias se asocian con ambientes más húmedos, donde las condiciones microclimáticas permiten mayores tasas de crecimiento y una mayor inversión de carbono en el desarrollo del tallo, procesos energéticamente costosos (Clarke y Gaston, 2006; Chave *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2010). Estas especies suelen tras la colonización inicial y después de eventos de perturbación, cuando la temperatura y la desecación del suelo cuando las condiciones térmicas y la desecación del suelo son menos restrictivas (Maciel *et al.*, 2003; Falster y Westoby, 2005; Lima *et al.*, 2015). Así, la combinación de temperatura y precipitación emerge como determinante clave de la disponibilidad hídrica y del modelado funcional de las comunidades vegetales (Bartlett *et al.*, 2012).

El litoral de Bahía ejemplifica la interacción entre temperatura y precipitación. Aunque no presenta la mayor precipitación media anual, las temperaturas más bajas del sur generan microclimas favorables para el crecimiento vegetal (Bartlett *et al.*, 2012; Bartholomeus *et al.*, 2011). La costa norte es más seca, mientras que los arenales del sur (Ituberá, Serra Grande, Trancoso, Caravelas) muestran vegetación de copas densas y árboles con alturas cercanas a los 20 m, en contraste con Piauí, donde la escasez hídrica y la evapotranspiración intensa limitan la altura arbórea a menos de 6 m (Santos, 2013; Santos-Filho *et al.*, 2013).

La polinización por mariposas y murciélagos se correlaciona positivamente con áreas de mayor precipitación (>2000 mm), donde estos polinizadores aprovechan la abundancia de recursos florales y las características morfológicas de las flores (Martins y Gribel, 2007; Rech *et al.*, 2014).

La fuerte correlación entre disimilitud taxonómica y funcional indica que la sustitución de especies a lo largo del gradiente implica simultáneamente cambios en estrategias funcionales, evidenciando filtrado ambiental regional.

Si bien el uso exclusivo de datos de presencia-ausencia se reconoce como una limitación potencial para estimar la contribución relativa de las especies hiperdominantes en el ecosistema, en estudios de escala macroecológica y amplios gradientes geográficos (c. 3300 km), los datos cualitativos ofrecen

una señal ecológica sumamente robusta. A esta resolución espacial, la presencia de un rasgo funcional determinado refleja de forma directa el filtrado ambiental crónico ejercido por factores climáticos como la temperatura. Por el contrario, las fluctuaciones en la abundancia suelen responder a dinámicas estocásticas o perturbaciones que operan a escala local, las cuales podrían enmascarar los patrones biogeográficos regionales aquí identificados.

En conjunto, nuestros resultados muestran que las estrategias funcionales ligadas al uso de recursos proporcionan información crucial sobre la organización de comunidades y ecosistemas frente a la variación ambiental. Incluso en ecosistemas edáficamente restrictivos como arenales, se identificaron patrones funcionales coherentes de la vegetación arbustivo-arbórea a gradientes abióticos regionales, destacando el valor de la ecología funcional para comprender patrones biogeográficos y ecológicos más allá de las comparaciones taxonómicas tradicionales.

CONCLUSIONES

Aunque la riqueza de especies arbustivo-arbóreas en arenales del extremo este de Brasil se mantiene relativamente constante a lo largo del gradiente climático, la composición taxonómica y funcional responde claramente a la variación ambiental, siendo la temperatura media anual la principal variable asociada a estos patrones. Áreas más cálidas se asociaron con especies pioneras y estrategias reproductivas generalistas, mientras que áreas más húmedas y templadas se asociaron con una mayor proporción de especies secundarias con estrategias más especializadas, evidenciando que el filtrado ambiental modifica la composición funcional de las comunidades sin alterar la riqueza total.

Estos resultados destacan la importancia de las métricas funcionales para comprender la organización y dinámica de las comunidades vegetales, revelando patrones ecofisiológicos que no se detectan mediante análisis taxonómicos tradicionales. La correlación entre disimilitud taxonómica y funcional sugiere que la sustitución de especies conlleva cambios simultáneos en estrategias de vida y reproducción, reflejando la influencia de factores abióticos regionales.

Futuros estudios podrían incorporar datos de abundancia y seguimiento temporal, así como interacciones bióticas y respuestas a perturbaciones, para profundizar en los mecanismos que sustentan estos patrones. Comprender estas respuestas es clave para predecir la resiliencia de las comunidades vegetales frente al cambio climático, consolidando la ecología funcional como una herramienta relevante para comprender patrones de distribución biogeográfica y organización de las comunidades vegetales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la CAPES por la concesión de la beca doctoral a la autora principal TSP y por el apoyo al período de estancia “sándwich” del autor HMF, que hicieron posible la realización de este estudio.

CONFLICTOS DE INTERÉS

Los autores declaran que no presentan conflicto de intereses.

BIBLIOGRAFÍA

- Almeida Jr, E. B., Santos-Filho, F. S., de Lima Araújo, E. y Zickel, C. S. (2011). Structural characterization of the woody plants in restinga of Brazil. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 3 (3): 95-103.
- Almeida Jr, E. B. y Zickel, C. S. (2012). Análise fitossociológica do estrato arbustivo-arbóreo de uma floresta de restinga no Rio Grande do Norte. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 7 (2): 286-291. <https://doi.org/10.5039/agraria.v7i2a1218>
- Bartholomeus, R. P., Witte, J. P. M., van Bodegom, P. M., van Dam, J. C. y Aerts, R. (2011). Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 116 (G4): 1-14. <https://doi.org/10.1029/2011JG001693>
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C. y Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology letters* 15 (5): 393-405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>
- BRASIL (2002). Conselho Nacional do Meio Ambiente. Resolução nº 303, de 20 de março de 2002. *Dispõe sobre parâmetros, definições e limites de Áreas de Preservação Permanente*. Diário Oficial da União DOU de 13 de maio de 2002. Brasília DF, 2002.
- Cantarelli, J. R. R., de Almeida Jr, E. B., Santos-Filho, F. S. y Zickel, C. S. (2012). Tipos fisionômicos e flora vascular da restinga da APA de Guadalupe, Pernambuco, Brasil. *Insula Revista de Botânica* (41): 95-117. <https://doi.org/10.5007/2178-4574.2012n41p95>
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J. C. y Poorter, L. (2012). Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology* 100 (6): 1453-1463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02015.x>
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. y Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12 (7): 693-715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>

- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12 (4): 351-366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Clarke, A. y Gaston, K. J. (2006). Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1599): 2257-2266. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3545>
- Clements, F. E. (1905). *Research Methods in Ecology*. University Publishing Company. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.59795>
- Cottam, G. y Curtis, J. T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37 (3): 451-460. <https://doi.org/10.2307/1930167>
- Cowles, H. C. (1899). The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I.-Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical Gazette* 27 (2): 95-117. <https://doi.org/10.1086/327812>
- Davies, T. J. (2021). Ecophylogenetics redux. *Ecology Letters* 24 (5): 1073-1088. <https://doi.org/10.1111/ele.13682>
- Díaz, S. y Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8 (1): 463-474. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1997.tb00842.x>
- Ellenberg, H. y Müller-Dombois, D. (1967). A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Berichte des geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel* 37 (1): 56-73.
- Falster, D. S. y Westoby, M. (2005). Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* 93 (3): 521-535. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2005.00992.x>
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. y Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35 (1): 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M. y Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85 (9): 2630-2637. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0799>
- Gentry, A. H. (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical garden* 69 (3): 557-593. <https://doi.org/10.2307/2399084>
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
- Gómez-Guerrero, A., Correa-Díaz, A. y Castruita-Esparza, L. U. (2021). Cambio climático y dinámica de los ecosistemas forestales. *Revista fitotecnica mexicana* 44 (4): 673-682. <https://doi.org/10.35196/rfm.2021.4.673>

- Green, J. L., Bohannan, B. J. y Whitaker, R. J. (2008). Microbial biogeography: From taxonomy to traits. *Science* 320 (5879): 1039-1043. <https://doi.org/10.1126/science.1153475>
- Guo, Z., Xu, S., Xie, W., Shao, S., Feng, X., He, Z. y Shi, S. (2022). Adaptation to a new environment with pre-adaptive genomic features—Evidence from woody plants colonizing the land-sea interface. *The Plant Journal* 111 (5): 1411-1424. <https://doi.org/10.1111/tpj.15899>
- Henriques, R. P. B. y Hay, J. D. (1998). The plant communities of a foredune in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Botany* 76 (8): 1323-1330. <https://doi.org/10.1139/b98-097>
- Kraft, N. J., Metz, M. R., Condit, R. S. y Chave, J. (2010). The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist* 188 (4): 1124-1136. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x>
- Larjavaara, M. y Muller-Landau, H. C. (2010). Comparison of decay classification, knife test, and two penetrometers for estimating wood density of coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research* 40 (12): 2313-2321. <https://doi.org/10.1139/X10-170>
- Lecoq, L., Ernault, A. y Mony, C. (2021). Past landscape structure drives the functional assemblages of plants and birds. *Scientific Reports* 11 (1): 3443. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>
- Legendre, P. y Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69 (1): 1-24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)
- Leitão Filho, H. D. F., Pagano, S. N., Cesar, O., Timoni, J. L. y Rueda, J. J. (1993). *Ecologia da mata atlântica em Cubatão*. São Paulo: EDUSP. 184 p.
- Lima, P. B., Lima, L. F., Santos, B. A., Tabarelli, M. y Zickel, C. S. (2015). Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 191 (1): 588-595. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.014>
- Lorenzi, H. (1998a). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 1. Nova Odessa: Plantarum, 352p.
- Lorenzi, H. (1998b). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 2. Nova Odessa: Plantarum, 352p.
- Lorenzi, H. (2009). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 368 <https://doi.org/10.1590/S0100-39842009000300014>
- Lorenzi, H. (2010). *Flora brasileira Lorenzi: Arecaceae* (palmeiras). Plantarum, Nova Odessa, 368 p.
- Lorenzi, H., Souza, H. M., Torres, M. A. V. y Bacher, L. B. (2003). *Árvores exóticas no Brasil: madeiras, ornamentais e aromáticas*. Plantarum, Nova Odessa, 368 p.

- Lorenzi, H., Souza, H. M., Cerqueira, L.S.C., Costa, J.T.M. y Ferreira, E. (2004). *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Plantarum, Nova Odessa, pp. 416.
- Maciel, M. D. N. M., Watzlawick, L. F., Schoeninger, E. R. y Yamaji, F. M. (2003). Classificação ecológica das espécies arbóreas. *Revista Acadêmica Ciência Animal* 1 (2): 69-78. <https://doi.org/10.7213/cienciaanimal.v1i2.14922>
- Manson, D. S., Baruzzi, C. y Lashley, M. A. (2022). Passive directed dispersal of plants by animals. *Biological Reviews* 97 (5): 1908-1929. <https://doi.org/10.1111/brv.12875>
- Martins, R. L. y Gribel, R. (2007). Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.(Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. *Brazilian Journal of Botany* 30 (1): 37-45. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000100005>
- May, F., Giladi, I., Ristowa, M., Zivd, Y. y Jeltsch, F. (2013) Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15 (6): 304-318. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.08.002>
- Mayfield, M. M. y Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13 (1): 1085-1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- Medeiros, D. P. W., Santos-Filho, F. S., Almeida Jr., E. B., Pimentel, R. M. M. y Zickel, C. S. (2010). Estrutura do Componente Lenhoso de uma Restinga no Litoral Sul de Alagoas, Nordeste, Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física* 3 (1): 155-159.
- Meira-Neto, J. A. A. (2011). *Fitossociologia no Brasil - Métodos e estudos de casos*. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa.
- Melo-Junior, J. C. F. y Torres Boeger, M. R. (2016). Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana* 21 (1): 51-62. <https://doi.org/10.15446/abc.v21n1.47621>
- Moles, A. T., Perkins, S. E., Laffan, S. W., Flores-Moreno, H., Awasthy, M., Tindall, M. L. y Bonser, S. P. (2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25 (1): 1167-1180. <https://doi.org/10.1111/jvs.12190>
- Moro M. F. y Martins F. R. (2011). Métodos de levantamento do componente arbóreo-arbustivo. In: Felfili J. M., Eisenlohr P. V., Melo M. M. R. F., Andrade L. A., Meira-Neto J. A. A. (eds). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso*. Volume I. Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. pp. 174-212.
- Oliveira-Filho, A.T. y Fontes, M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 32 (4b): 793-810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>

- Pavoine, S. y Bonsall, M. B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86 (4): 792-812. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x>
- Pavoine, S. y C. Ricotta. (2014). Functional and phylogenetic similarity among communities. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (1): 666-675. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12193>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. y Gurvich, D. E. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61 (1): 167-234. <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. y Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 64 (8): 715-716. http://dx.doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Pla, L., Casanoves, F. y Di Rienzo, J. (2012). *Quantifying functional biodiversity*. Springer Science & Business Media. Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2648-2>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J. y Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182 (3): 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Prisco, I., Carboni, M. y Acosta, A. T. (2013). The fate of threatened coastal dune habitats in Italy under climate change scenarios. *PLoS One* 8 (1): e68850. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068850>
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rabelo, S. T., Fernandes, M. F. y Moro, M. F. (2024). Biogeography of restinga vegetation in Northern and Northeastern Brazil and their floristic relationships with adjacent ecosystems. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 96 (2): e20230925. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202420230925>
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, Clarendon.
- Rech, A. R., Avila Jr, R. D. y Schlindwein, C. (2014). Síndromes de polinização: especialização e generalização. In A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira & I. C. Machado (orgs.) *Biologia da Polinização*. Projeto Cultural, Rio de Janeiro.
- Ricotta, C., Podani, J. y Pavoine S. (2016). A family of functional dissimilarity measures for presence and absence data. *Ecology and Evolution* 6 (15): 5383-5389. <https://doi.org/10.1002/ece3.2214>
- Rizzini, C. T. (1997). *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. 2 ed. Âmbito Cultural Edições, Rio de Janeiro.

- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P. y Tabarelli, M. (2008). Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 141 (1): 249-260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.018>
- Santos, V. J. (2013). *Restingas do estado da Bahia: riqueza, diversidade e estrutura*. Tese (Doutorado em Botânica). - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife, 145p.
- Santos-Filho, F. S., Almeida Jr., E. B. y Zickel, C. S. (2013). Do edaphic aspects alter vegetation structures in the Brazilian restinga? *Acta Botanica Brasilica* 27 (1): 613-623. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000300019>
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90 (4): 517-524. <https://doi.org/10.1093/aob/mcfl89>
- Sfair, J. C., Rosado, B. H. P. y Tabarelli, M. (2016). The effects of environmental constraints on plant community organization depend on which traits are measured. *Journal of Vegetation Science* 27 (6): 1264-1274. <https://doi.org/10.1111/jvs.12453>
- Silva, S. S. L., Zickel, C. S. y Cestaro, L. A. (2008). Flora vascular e perfil fisionômico de uma restinga no litoral sul de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22 (1): 1123-1135. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000400023>
- Sperandii, M. G., Prisco, I. y Acosta, A. T. R. (2018). Hard times for Italian coastal dunes: insights from a diachronic analysis based on random plots. *Biodiversity and Conservation* 27 (3): 633-646. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1454-1>
- Tabarelli, M. y Peres, C. A. (2002). Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* 106 (2): 165-176. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00243-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00243-9)
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16 (3): 284-307. <https://doi.org/10.2307/1930070>
- van der Pijl, L. (1982). *Principles of Dispersal in Higher Plants*. second ed Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>
- Velázquez, E., Paine, C. E. T., May, F. y Wiegand, T. (2015). Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 26 (1): 1068-1079. <https://doi.org/10.1111/jvs.12313>
- Vicente, A., Lira, S. S., Cantarelli, J. R. R. y Zickel, C. S. (2003). Estrutura do componente lenhoso de uma restinga no município de Tamandaré, Pernambuco, Nordeste do Brasil. pp. 170-172. In: *Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil (Ecossistemas aquáticos, costeiros e continentais)*. Fortaleza: Sociedade Brasileira de Ecologia (SBE).

- Villwock, J. A., Lessa, G. C., Suguio, K., Angulo, R. J. y Dillenburg, S. R. (2005). Geologia e geomorfologia de regiões costeiras. *Quaternário do Brasil* 378 (1): 1-14.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116 (5): 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J. y Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (1): 13690-13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Voronkova, N. M., Burkovskaya, E. V., Bezdeleva, T. A. y Burundukova, O. L. (2008). Morphological and biological features of plants related to their adaptation to coastal habitats. *Russian Journal of Ecology* 39 (1): 1-7. <https://doi.org/10.1134/S1067413608010013>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. y Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 (1): 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Willis, A. J. (1989). Coastal sand dunes as biological systems. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Biological Sciences* 96 (1): 17-36. <https://doi.org/10.1017/S0269727000010836>
- Wilson, J. B. y Sykes, M. T. (1999). Is zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. *Ecology Letters* 2 (4): 233-236. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00084.x>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F. y Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428 (6985): 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zama, M. Y., Bovolenta, Y. R., Carvalho, E. S., Rodrigues, D. R., Araujo, C. G., Sorace, M. A. F. y Luz, D. E. (2012). Florística e síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no Parque Estadual Mata São Francisco, PR, Brasil. *Hoehnea* 39 (1): 369-378. <https://doi.org/10.1590/S2236-89062012000300002>