



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS
Campus de CAMPO GRANDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
MESTRADO



LUCAS EDUARDO DA SILVA

**EFEITOS DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS SÍNDROMES DE
DISPERSÃO E DISTRIBUIÇÃO DE LEGUMINOSAS NO PANTANAL**

CAMPO GRANDE - MS

2020

LUCAS EDUARDO DA SILVA

**EEFEITOS DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS SÍNDROMES DE
DISPERSÃO E DISTRIBUIÇÃO DE LEGUMINOSAS NO PANTANAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Dra. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori.

CAMPO GRANDE - MS
2020

Ficha Catalográfica

da Silva, Lucas Eduardo

EFEITOS DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS SÍNDROMES DE DISPERSÃO E DISTRIBUIÇÃO DE LEGUMINOSAS NO PANTANAL.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato
Grosso do Sul.

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul
Instituto de Biociências

Comissão Julgadora

Prof (a). Dr. (a).
Instituição

Prof. Dr. (a)
Orientador

SUMÁRIO

Resumo	06
Introdução	07
Material e Métodos	
08	
Área de estudo	
08	
Obtenção e processamento dos dados	
09	
Modelos inferenciais	
10	
Resultados	
11	
Discussão	
13	
Considerações finais	15
Agradecimentos	16
Referências	17
Tabela	24
Figuras	25

Resumo:

Perguntas: 1) Qual a síndrome de dispersão predominante de leguminosas no Pantanal? 2) Existe relação entre as síndromes de dispersão de leguminosas e as variáveis ambientais? 3) Leguminosas com diferentes hábitos de crescimento são afetadas de modo diferente pelas variáveis ambientais?

Localização: Planície do Pantanal.

Métodos: Um banco de dados foi construído a partir da obtenção de informações selecionadas em rede de herbários *on line*. Os frutos de leguminosas do Pantanal foram classificados quanto aos tipos e posteriormente inferidos seus respectivos agentes dispersores (bióticos e abióticos). As variáveis abióticas consideradas neste estudo foram frequência de inundação, precipitação, temperatura, carbono orgânico e pH do solo. Possíveis influências das variáveis ambientais sobre os atributos e traços das espécies foram testados sob duas abordagens: 1) Modelos generalizados lineares mistos (GLMM) e 2) Modelos generalizados aditivos (GAM). Todas as análises foram realizadas no software R Core Team.

Resultados: Como síndrome de dispersão primária prevaleceu autocoria, seguida de anemocoria, zoocoria e barocoria. E como secundárias foram zoocoria, hidrocoria e anemocoria. Dentre as variáveis abióticas testadas, a precipitação média anual compôs os melhores modelos. Todos os hábitos de crescimento apresentaram diminuição na frequência média de ocorrência com o aumento dos índices de precipitação. Autocoria prevaleceu em áreas com precipitação baixa. Todos os hábitos de crescimento apresentaram diminuição na frequência média de ocorrência com o aumento dos índices de precipitação. A distribuição das leguminosas volúveis apresentou registros de maior frequência média em locais com os menores índices de carbono orgânico.

Conclusões: Síndromes abióticas são relevantes para a manutenção e o sucesso das leguminosas no Pantanal. Estudos mais detalhados devem contribuir para o entendimento da influência das síndromes secundárias na distribuição da família. As leguminosas prevalecem em locais com índices de precipitação menores, porém ocorrem em todo o domínio. Provavelmente a diversificação da família a partir de áreas secas tem contribuído para a sua ocupação em locais com uma amplitude de precipitação considerável, como é o Pantanal.

Palavras-chave: Áreas úmidas, Diásporos, Fabaceae, Semente, Unidade de dispersão.

Introdução

O sucesso de diversas plantas está relacionado com o êxito nos processos reprodutivos que incluem a polinização e a dispersão dos diásporos, de modo a evitar a competição com a planta-mãe e favorecer a ocupação de novos habitats com a expansão da população. Estes processos representam um dos estádios mais críticos da história de vida das plantas (Terborgh, 1990; Howe & Miriti, 2004) e conferem diversidade genética aos vegetais (Raven et al., 1978; Wiens, 1984; Wiens et al., 1987).

Nos trópicos, a zoocoria representa a principal via de dispersão dos diásporos (Fleming, 1979; Fleming, 1988; Howe, 1989), podendo atingir quase 90% entre as árvores e arbustos. Todavia fatores abióticos como precipitação e temperatura desempenham importante função na dispersão dos diásporos. Em áreas secas, por exemplo, a anemocoria e a autocoria são mais expressivas, pois a produção de determinados frutos requerem menor investimento energético da planta (Fleming, 1979; Griz & Machado, 2001; Tabarelli et al., 2003; Noguchi et al. 2009; Freitas et al., 2013). Nas áreas com inundações frequentes e elevados índices de precipitação a zoocoria representa o principal meio de dispersão, porém não é o único. Nestas áreas são verificados registros de síndromes abióticas como autocoria, anemocoria (Amaral et. al., 2015; Gomes, 2018) e hidrocoria (Correa et al. 2007; Nilsson et al., 2010), sendo essa última considerada muito importante na dinâmica de comunidades vegetais que margeiam ambientes aquáticos (Wolters et. al., 2004).

Dentre as áreas do globo com inundações periódicas e frequentes se destaca o Pantanal, planície sedimentar caracterizada por discreta variação altimétrica e por média anual de precipitação entre 800 a 1400 mm (Silva et al., 2000; Fick & Hijmans, 2017). A planície, presente na Bolívia, Brasil e Paraguai, corresponde ao maior sistema de áreas inundáveis do mundo e a terceira maior reserva do planeta. A maior extensão do Pantanal está no Brasil nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (da Silva & Abdon, 1998; MMA, 2019). Devido a sua relevância ecológica, o Pantanal é intitulado pela Organização das Nações Unidas para a Educação, Ciência e Cultura (UNESCO) como reserva da biosfera (UNESCO, 2019). Atualmente o Pantanal é considerado o domínio mais preservado do Brasil, com cerca de 83% de áreas nativas (MMA, 2019), com predomínio do estrato herbáceo-subarbustivo (Silva et. al., 2000).

A heterogeneidade florística do Pantanal é resultante das influências dos domínios vizinhos como a Amazônia (ao norte), Mata Atlântica (ao sul), Chaco (ao oeste) e o Cerrado (ao leste) (Adámoli, 1982, 1986; Silva et al., 2000). Dentre as famílias de Angiospermas com

maior riqueza de espécies no Pantanal se destacam Leguminosae com expressiva contribuição florística e ecológica em áreas com inundações sazonais e permanentemente inundadas (Parolin et al., 2003; Martins et al., 2008; Saravanan et al., 2008; Pott et al., 2011; Marimon et al., 2012; Kurzatkowski et al., 2015; Myster, 2018).

Um importante fator relacionado ao sucesso evolutivo e ecológico de Leguminosae é a capacidade que muitas espécies têm de fixar nitrogênio atmosférico. Esta característica favorece a colonização de representantes da família em ambientes secos e alagados, sobretudo aqueles com solo limitado em nutrientes, onde muitas vezes as espécies, em especial do estrato herbáceo-subarbustivo, são consideradas pioneiras. Além disso, a variação morfológica apresentada por membros de Leguminosae tem possibilitado o sucesso do grupo (Doyle & Luckow, 2003; Lewis et al., 2005). Distintos tipos de estruturas reprodutivas são reconhecidos para os representantes de Leguminosae, sobretudo quanto aos frutos. Embora o legume é o fruto predominante, membros da família também podem apresentar outros 13 tipos, entre frutos secos e carnosos. Dados sobre a frequência das síndromes de dispersão inexistem para esta importante família no Pantanal. Estudos relacionados a família no Chaco e na Caatinga têm evidenciado a prevalência de síndromes de dispersão abióticas em períodos do ano com baixos índices de precipitação (Griz & Machado, 2001; Tabarelli et al., 2003; Noguchi et al., 2009; Carvalho & Sartori, 2015). Em contrapartida, a zoocoria tem sido relatada como predominante para a família em períodos do ano com elevados índices de precipitação (Griz & Machado, 2001; Tabarelli et al., 2003; Noguchi et al., 2009; Carvalho & Sartori, 2015).

Com base no exposto, o estudo teve como objetivos responder as seguintes questões:

- 1) Qual a síndrome de dispersão predominante de leguminosas no Pantanal?
- 2) Existe relação entre as síndromes de dispersão de leguminosas e variáveis ambientais?
- 3) A distribuição das leguminosas no Pantanal quanto ao hábito de crescimento tem relação com variáveis ambientais?

Como hipóteses postulamos que as síndromes abióticas prevaleçam e que as síndromes e a distribuição das leguminosas no Pantanal estejam relacionadas as variáveis ambientais.

Material e Métodos:

Área de estudo

A planície do Pantanal se localiza na bacia do Alto Paraguai, na região central do continente Sul-Americano, nos limites latitudinais de 18°15' e 15°2' S e longitudinais de 61°4' e 54°43' W, em uma área de 170.510,519 Km² na Bolívia, Brasil e Paraguai (Olson et al., 2001). Destes, aproximadamente 150.000 Km² ocorrem em terras brasileiras (IBGE, 2018) com a área inundável da planície equivalente a 138.000 km² (da Silva & Abdon, 1998; Silva et al., 2000) (Figure 1).

Obtenção e processamento dos dados

Registros dos táxons de Leguminosae ocorrentes no Pantanal, em germoplasmas e herbários, foram obtidos a partir de consulta *on line* no Global Biodiversity Information Facility (GIBIF). Os registros foram selecionados com o uso do QGIS 3.4.11 Madeira considerando-se os limites do Pantanal segundo Olson et al. (2001).

Na identificação dos táxons foram considerados o nível específico e infra-específico. As identificações foram atualizadas com o uso de literaturas especializadas e o tratamento para subfamílias e gêneros seguiram a proposta mais recente para a classificação de Leguminosae (LPWG, 2017).

Os traços e respectivos atributos (entre parêntesis) considerados foram: hábito de crescimento (arbóreo-arbustivo, herbáceo-subarbustivo e volúveis), frutos (legume articulado, legume deiscente, legume indeiscente e sâmara), unidade de dispersão, síndromes de dispersão primária (anemocoria, autocoria, barocoria e zoocoria) e secundária (anemocoria, hidrocoria, zoocoria). Os frutos foram classificados conforme terminologia proposta por Barroso et al. (1999) e, posteriormente considerados em 4 grupos, de acordo com semelhanças morfológicas. As síndromes de dispersão primária e secundária foram baseadas em van der Pijl (1982) e, complementadas com o estudo de Terborgh (1990), principalmente para vetores bióticos, quando as síndromes foram inferidas de acordo com caracteres morfológicos dos diásporos (frutos e sementes) e das unidades de dispersão. Quando não observado síndrome de dispersão secundária o atributo foi considerado ausente.

Neste estudo, as variáveis ambientais consideradas incluem a precipitação, temperatura, frequência de inundação, teor de carbono orgânico do solo e pH em H₂O. Os mapas de precipitação média anual, temperatura média anual, ambas com resolução de 1km e período de 30 anos de 1970-2000 (Fick & Hijmans, 2017), frequência de inundação, com resolução de 250m e período de 10 anos de 2000-2009 (Padovani, 2010), teor de carbono orgânico do solo (fração terrestre fina em grama por quilograma) e pH em H₂O ambos obtidos

a 15cm de profundidade e com resolução de 1km (Hengl et al., 2014) foram elaborados no software QGIS 3.4.11-Madeira. Utilizamos essas variáveis como preditores por não apresentarem autocorrelação de acordo com teste de correlação de Pearson, onde selecionamos aquelas com correlação menor que 0.8.

Modelos inferenciais

Para a investigação de relação entre as variáveis ambientais e a distribuição dos diversos traços e atributos estudados foram utilizadas duas abordagens distintas: 1) Modelos generalizados lineares mistos (GLMM) e 2) Modelos generalizados aditivos (GAM).

Para os GLMM, inicialmente geramos três grades de 2.5, 5 e 11 km sobre toda a extensão do Pantanal; cada grade foi considerada como unidade amostral para os modelos. A frequência de ocorrência de cada espécie de leguminosa e dos traços avaliados foram considerados nas diferentes grades. A média de cada variável preditora foi calculada a partir dos valores associados a cada registro do banco de dados que ocorreram em cada unidade das grades. As relações entre os traços e as variáveis preditoras foram verificadas em modelos distintos para cada escala, para evitar distorções na interpretação dos resultados. Foram considerados somente os resultados positivos em duas ou mais grades.

Os GLMM seguiram a mesma estrutura para as diferentes escalas (2.5, 5 e 11 km), onde obtivemos modelos distintos para cada traço, tendo a frequência de ocorrência do traço como variável dependente, o traço aninhado com cada preditor (variável ambiental) de forma aditiva, como efeito fixo e as unidades da grade como efeito aleatório. Como a frequência de ocorrência é uma contagem, utilizamos distribuição de erros Poisson em nossos modelos. Comparamos nosso modelo completo (traço e atributo) com um modelo nulo por meio da razão de verossimilhança e quando encontramos diferenças do esperado, ao acaso, testamos a significância dos efeitos fixos, com teste de qui quadrado de Wald (Anova Tipo II). A partir dos resultados desse último teste, fizemos uma simplificação dos modelos eliminando as variáveis que não apresentaram relação significativa, uma por vez, com os traços estudados e selecionados os modelos com menor valor de AIC (critério de informação Akaike). O modelo final foi aquele composto somente pelas variáveis significativas, conforme determinado pelo teste de Wald e então fizemos um teste a posteriori de Tukey, para identificar quais atributos foram relacionados às variáveis ambientais. Distintos modelos foram obtidos para cada traço e cada grade. Os modelos mistos foram gerados com o auxílio do pacote *lme4* (Bates et al. 2015), o teste de Wald com o pacote *car* (Fox & Weisber, 2019), e os testes a posteriori com o pacote *multcomp* (Hothorn et al. 2008).

O modelo generalizado aditivo (GAM) foi usado por meio do pacote *VGAM* (Yee, 2010). Modelos multinominais usam todos os pares de categorias simultaneamente especificando as probabilidades de ocorrência de uma categoria em relação a outra. A ordem das categorias é irrelevante. Para cada traço e atributo foi estabelecido um modelo comparado ao modelo nulo, com ajustes para os interceptos. Para tanto foi usado o teste de razão de verossimilhança (likelihood-ratio test) por meio da função *lrtest* (Agresti, 2019). Para a seleção do melhor modelo e a significância de cada variável preditora utilizamos a mesma metodologia de GLMM. Após a seleção de modelos, os melhores foram submetidos a um pós-teste utilizando a função *glht* do pacote *multcomp* (Hothorn et al. 2008).

A fim de minimizar os problemas com auto correlação espacial e viés de localização dos registros, realizamos uma filtragem espacial. A filtragem foi feita para cada espécie separadamente utilizando o pacote *spThin* (Aiello-Lammens et. al., 2015) e a função *thin*. A filtragem é feita por um algoritmo de randomização (*thin.algorithm*) que remove registros de ocorrência, de modo que dois não estejam mais próximos que uma distância linear predeterminada, o que resulta em uma distância mínima com o vizinho mais próximo.

Para determinar a distância, lançamos mão do critério arbitrário de extensão de área disponível para cada registro. Assim, dividimos a quantidade de registros dentro da planície pela área total: (Número de registros/Área). Obtivemos o valor de densidade demográfica de 63,64 km² para cada ocorrência. Uma vez que a função utiliza a distância linear a partir de um determinado ponto, calculamos o raio da área com a fórmula: $\sqrt{63,64/\pi}$, que resulta em 4,5 km de raio. Para todas as análises utilizamos o software R Core Team (2020).

Resultados

Maior número de registros de leguminosas no Pantanal ocorreu nas regiões norte e sudoeste (Figura 2a). Nas margens leste e oeste do Pantanal os índices de precipitação média anual foram mais elevados (Figura 2b) e a temperatura média anual menor (Figura 2c), formando um corredor “seco” no centro de acordo com essas variáveis. A frequência de inundação é maior na região centro-oeste (Figura 2d). O carbônico orgânico e o pH apresentaram níveis menores nas margens leste e oeste, com aumento para a região centro-oeste, com o pH mais próximo ao neutro (Figura 2e e 2f).

Foram considerados 2237 registros, datados de 1906 a 2018, com uma riqueza de 408 táxons de leguminosas no Pantanal. Espécies arbórea-arbustivas foram registradas em 174

táxons e herbácea-subarbustivas em 159. Espécies volúveis, ocorreram em 75 táxons. Frutos secos totalizaram 78% dos táxons ao considerarmos legume articulado, legume deiscente e sâmara. Frutos carnosos/fibrosos somaram 22% e foram representados por legume indeiscente.

O estrato arbóreo-arbustivo de leguminosas corresponderam a 58% dos frutos carnosos/fibrosos, seguidos de herbáeo-subarbustivos com 35% e volúveis com 7%. Já para frutos secos 40% do total correspondem ao estrato herbáeo-subarbustivo, seguidos do arbóreo-arbustivo com 38% e das plantas volúveis com 22%.

Quanto à síndrome de dispersão primária verificamos predomínio de autocoria (63,7%), seguida de anemocoria (15,2%), zoocoria (11,3%) e barocoria (9,8%). Para a síndrome de dispersão secundária, 70% das espécies não apresentaram nenhum tipo de dispersão. A zoocoria foi predominante em 21% das espécies, seguida de hidrocoria e anemocoria com 6% e 3%, respectivamente. A semente foi o diásporo mais representativo (65% dos táxons), seguida pelo fruto (35%).

Dentre os preditores considerados, a precipitação compôs os melhores modelos (Tabela 1), incluindo pelo menos duas grades no modelo GLMM e quando aportado do GAM para todos os traços testados: hábito de crescimento, tipo de fruto, síndromes de dispersão primária, secundária e unidade de dispersão. Ao considerarmos os traços separadamente, verificamos os melhores resultados para o hábito de crescimento, incluindo o componente lenhoso (arbóreo-arbustivo), não lenhoso (herbáeo-subarbustivo) e volúvel. O modelo GAM apresentou resultados significativos em todos os atributos (Figura 3), mesmo com os resultados variando de acordo com os interceptos.

Em todos os modelos, a precipitação apresentou influência no traço fruto. No pós-teste, somente no GLMM foi verificado resultado significativo para o legume deiscente, com diminuição de ocorrência à medida que aumentaram os índices de precipitação média anual. O modelo GAM apresentou significância para o legume indeiscente, com aumento de probabilidade de ocorrência em locais onde foram mais elevados os índices médios anuais; a mudança do intercepto não alterou os resultados significativos (Figura 4).

A precipitação compôs também o melhor modelo para síndrome de dispersão primária no modelo GLMM, em todas as grades. No pós-teste para os atributos, apenas autocoria foi significativa com o preditor, diminuindo a frequência de ocorrência em regiões com índices de precipitação próximos a 1500 mm (Figura 5). Na síndrome de dispersão secundária o preditor foi significativo nas grades de 2,5km e 5km em GLMM, sendo que o atributo das

espécies sem síndrome secundária foi o único significativo, mostrando diminuição da frequência de ocorrência dos táxons sem síndrome secundária conforme se elevaram os índices de precipitação (Figura 6). O modelo GAM também contou com o preditor na composição do melhor modelo para síndrome secundária, porém nenhum atributo foi significativo (Figure 6).

Precipitação foi significativa nos melhores modelos para unidade de dispersão, tanto em GLMM (todas as grades) quanto na GAM (Figura 7). No modelo multinomial também verificamos resultado significativo para a semente, como diásporo principal. Neste modelo observamos expressiva diminuição de ocorrência de semente como unidade dispersora com o aumento dos índices médios anuais de precipitação.

A temperatura compôs os melhores modelos na síndrome primária e na unidade de dispersão. Na síndrome de dispersão primária verificamos que as grades de 5km e 11km nas análises GLMM e GAM, que mesmo sendo importantes na composição do melhor modelo, o preditor não desempenhou influência sobre nenhum atributo. A temperatura foi significativa nas análises GLMM em todas as grades, considerando a semente como unidade de dispersão. Nas grades de 2,5km e 5km a semente como diásporo foi significativa, diminuindo a frequência de ocorrência em locais onde a temperatura se apresentou mais elevada, próximos a 27°C (Figura 8). Mesmo com resultado negativo, a grade de 11km apresentou resultado próximo, com $p = 0.0792$.

Dos preditores de solo, carbono orgânico foi o único que apresentou significância em todas as grades GLMM. Este preditor apresentou resultados significativos somente em plantas volúveis, nas grades de 2,5km e 5km, com maior frequência de ocorrência em locais com os menores índices de carbono orgânico, diminuindo a ocorrência em locais com índices mais elevados, próximos a 80g/Kg (Figura 9).

Discussão

Leguminosae, considerada cosmopolita, apresenta expressiva representatividade em distintos domínios como Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal, (Parolin et al., 2003; Martins et al., 2008; Saravanan et al., 2008; Pedreira & de Sousa 2011; Pott et al., 2011; Marimon et al., 2012; Kurzatkowski et al., 2015; Myster, 2018). Nestes domínios representantes da família têm sido registrados em locais com índices de precipitação superior ao registrado no Pantanal, como na Amazônia, onde a precipitação média anual pode atingir

2300 mm (PDBFF, 2020), cerca de 800 mm a mais. Em contrapartida, representantes de leguminosas também ocorrem em ambientes com baixos índices de precipitação, como na Caatinga e no Chaco cuja a precipitação média anual pode atingir valores inferiores a 300 mm (Griz & Machado 2001; Tabarelli et. al 2003; Morales et al. 2019), ou seja, cerca de 600 mm a menos do que a média anual mínima registrada no Pantanal.

Os registros de ocorrência de todos os hábitos de crescimento diminuem à medida que é verificado aumento dos índices de precipitação, principalmente as leguminosas volúveis, que dentre os hábitos de crescimento é a que apresenta a maior diminuição na frequência média de ocorrência. Provavelmente o estabelecimento em regiões com menores índices de precipitação está relacionado ao fato de que mais de 60% da composição florística do Pantanal tenha recebido influência do Cerrado e Chaco, facilitados pelo corredor savântico sul-americano (Adámoli 1982; 1986; Pennington et al., 2000; Alves & Sartori, 2009; Freitas et al., 2013, BFG, 2015; Flora do Brasil 2020 em construção). Adicionalmente, o amplo conjunto de características morfológicas tem possibilitado a ocorrência de representantes da família em ambientes adversos sob distintos regimes de temperatura, precipitação e de estresse hídrico. Determinadas espécies resistem aos alagamentos por períodos prolongados, principalmente as arbóreas e as subarbustivas e são comuns na Floresta Amazônica, em regiões onde a precipitação média anual ultrapassa os 2000 mm (Reboita et. al., 2010).

Síndromes como autocoria, anemocoria e barocoria correspondem a 89% das síndromes e estão relacionadas aos frutos secos como legume deiscente, legume articulado e sâmara. Síndromes abióticas são relevantes não somente no Pantanal, mas também em outros domínios, sobretudo os que possuem índices menores de precipitação como o Chaco (Noguchi et al., 2009; Freitas et al., 2013; Carvalho & Sartori, 2015) e a Caatinga (Machado et. al., 1997; Griz & Machado, 2001; Tabarelli et al., 2003).

Nos neotrópicos a síndrome zoocórica tem relação com os frutos carnosos em mais de 80% da comunidade vegetal e ocorre principalmente em espécies do componente arbóreo-arbustivo (Fleming, 1979; Howe, 1989); nas florestas tropicais a zoocoria é considerada como a síndrome predominante (Fleming, 1979; Fleming, 1988; Howe, 1989; Walkar et al., 2012). Os frutos carnosos confirmados para as leguminosas devem conter fibras, açúcares e proteínas, o que constitui fonte de alimento para agentes dispersores como aves e mamíferos. De fato, a dispersão de leguminosas com essas características efetuada por vertebrados, tem sido relatada em diversos estudos específicos em comunidades de plantas (Galetti & Rodrigues, 1992; Galetti, 1993; 2004; Ragusa-Netto, 2004; Ragusa-Netto & Fecchio, 2006;

Barcelos et al., 2013; Carvalho & Sartori, 2015). Frutos com endocarpo enrijecido, quando maduros, se desprendem da planta-mãe (barocoria) e representam potencial fonte de alimento à fauna (Griz & Machado, 2001). Deste modo, mais de uma via para a dispersão de diásporos pode ser estabelecida com a dispersão secundária. Devido à falta ou a escassez de recursos alimentares os animais podem recorrer aos frutos disponíveis, principalmente em se tratando de vertebrados terrestres, como a anta (*Tapirus terrestris*), queixada (*Tayassu tajacu*), cutias (*Dasyprocta spp.*) e até mesmo ruminantes como cervídeos (Griz & Machado, 2001; Donatti et. al., 2007; Zorzi, 2009). Na margem de rios ou em áreas alagadas os frutos servem de alimento para a comunidade aquática, principalmente para os peixes (Kubitzki & Ziburski, 1994).

Algumas espécies de plantas possuem frutos com tecidos corticícolas que possibilitam a flutuação e viabilizam a hidrocoria como uma das principais vias de dispersão de comunidades arbóreas em áreas inundáveis, como na Amazônia (Kubitzki & Ziburski, 1994). No Pantanal a hidrocoria verificada em 5% das espécies de leguminosa não corresponde a síndrome predominante. Entretanto, é evidenciada em frutos com tecido corticícola presente em alguns legumes articulados e sâmaras com alas reduzidas, sendo que a maioria dos táxons com síndrome hidrocórica deste estudo (96%) é proveniente do estrato herbáceo-subarbustivo. Algumas espécies em ambientes secos podem apresentar síndromes de dispersão zoocórica e anemocórica e, se estabelecidas em ambientes com inundação podem desenvolver diásporos hidrocóricos como estratégia de dispersão (Kubitzki & Ziburski, 1994). Neste sentido, estudos adicionais podem elucidar se esta condição ocorre no Pantanal com as leguminosas, considerando a diversidade de frutos, das síndromes associadas e dos distintos locais de ocorrência.

Em distintas comunidades vegetais é verificado um predomínio na produção de frutos secos com a redução dos índices de precipitação (Griz & Machado, 2001; Tabarelli et al., 2003; Correa et al., 2015). Na comunidade de leguminosas do Pantanal os altos índices de autocoria, resultante da prevalência do legume deiscente ocorre em regiões com baixos índices de precipitação. Frutos secos como legumes deiscentes e legumes articulados expõem as sementes pela desidratação e rompimento de tecidos, o que favorece a projeção da semente que constitui a unidade de dispersão. Nestes casos, as sementes não apresentam atributos morfológicos que auxiliem em uma síndrome alternativa, o que resulta na ausência de síndromes secundárias para a maioria das leguminosas.

Considerações finais

Síndromes abióticas são relevantes para a manutenção e o sucesso das leguminosas no Pantanal. Estudos mais detalhados devem contribuir para o entendimento da influência das síndromes secundárias na distribuição da família. As leguminosas prevalecem em locais com índices de precipitação menores, porém ocorrem em todo o domínio. A precipitação compõe os melhores modelos em todos os atributos e traços testados no estudo. Provavelmente a diversificação da família a partir de áreas secas tem contribuído para a sua ocupação em locais com uma amplitude de precipitação considerável, como é o Pantanal.

Agradecimentos

À CAPES pela bolsa de estudo concedida, ao PPGBV da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul pelo apoio logístico, ao Doutorando Evaldo Benedito de Souza e ao Dr. Nicolay Leme da Cunha pelo auxílio nas análises estatísticas, ao Msc. Thomaz Ricardo Favreto Sinani pelo auxílio nas planilhas e as amizades estabelecidas na pós-graduação.

Referências

- Adámoli, J. (1982). O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados: discussão sobre o conceito de complexo do Pantanal. In Anais do 32º Congresso nacional da Sociedade Botânica do Brasil, Teresina, Universidade Federal do Piauí, p.109-119.
- Adámoli, J. (1986). Fitogeografia do Pantanal. In Anais do I Simpósio sobre recursos naturais e socioeconômicos do Pantanal. Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, Corumbá, MS, p.90-106.
- Agresti, A. (2019). An Introduction to Categorical Data Analysis. New York: Wiley, 3nd ed. 375 pp.
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541-545.
- Aiello-Lammens, M. E., Robert A. Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2019). spThin: Functions for Spatial Thinning of Species Occurrence Records for Use in Ecological Models. R package version 0.1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=spThin>.
- Alves, F. D. M., & Sartori, Â. L. B. (2009). Caesalpinoideae (Leguminosae) of a Chaco remnant in Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Rodriguésia*, 60(3), 531-550.
- Amaral, D. D., Jardim, M. A. G., Costa_Neto, S. V., & do Carmo Bastos, M. D. N. (2015). Síndromes de dispersão de propágulos e a influência da floresta amazônica na composição de espécies lenhosas de uma restinga no litoral norte brasileiro. *Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)*, 5(3), 28-37.
- Barcelos, A. R., Bobrowiec, P. E. D., Sanaíotti, T. M., & Gribel, R. (2013). Seed germination from lowland tapir (*Tapirus terrestris*) fecal samples collected during the dry season in the northern Brazilian Amazon. *Integrative zoology*, 8(1), 63-73.

Barroso, G. M., Morim, M. P., Peixoto, A. L., Ichasso, C. L. F. (1999). Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Imprensa Universitária, Viçosa, 443p.

BFG. (2015). Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. Rodriguésia 66: 1085-1113.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente MMA (2019). Unesco declara Pantanal Reserva da Biosfera. Recuperado de <http://www.mma.gov.br/informma/item/1019-unesco-declara-pantanal-reserva-da-biosfera>.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente MMA (2019). Biodiversidade Brasileira. Recuperado de <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/biodiversidade-brasileira>.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente MMA (2019). Pantanal. Recuperado de <http://www.mma.gov.br/biomas/pantanal>.

Carvalho, F. S., & Sartori, Â. L. (2015). Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. *Journal of vegetation science*, 26(2), 302-311.

Correa, S. B., Winemiller, K. O., Lopez-Fernandez, H., & Galetti, M. (2007). Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *Bioscience*, 57(9), 748-756.

Correa, D. F., Álvarez, E., & Stevenson, P. R. (2015). Plant dispersal systems in Neotropical forests: availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoolochorous fruits? *Global Ecology and Biogeography*, 24(2), 203-214.

da Silva, J. D. S. V., & Abdon, M. M. (1998). Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa agropecuária brasileira*, v. 33, n. 13: p. 1703–1711.

Bates, D.; Maechler M.; Bolker B.; Walker S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Donatti, C. I., Galetti, M., Pizo, M. A., Guimaraes Jr, P. R., & Jordano, P. (2007). Living in the land of ghosts: fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* Dennis AJ, Green RJ, Schupp EW, Westcott DA, 104-123.

Doyle, J. J.; Luckow, M. A. (2003). The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology*, v. 131, n. 3, p. 900–910.

Fick, S.E. & R.J. Hijmans, (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.

Fleming, T. H. (1979). Do tropical frugivores compete for food? *American Zoologist*, 19(4), 1157-1172.

Fleming, T. H. (1988). The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press.

Flora do Brasil 2020 em construção (2018). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Recuperado de <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>.

Fox, J. & Weisberg, S. (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage: URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

Freitas, T. G., Souza C. S., Aoki, C., Arakaki L. M. M., Stefanello T. H., Sartori Â. L. B., & Sigrist M. R. (2013). Flora of Brazilian humid Chaco: composition and reproductive phenology. *Check List*, v. 9, n. 5, p. 973–979.

Galetti, M., & Rodrigues, M. (1992). Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica*, 24(2), 222-224.

Galetti, M. (1993). Diet of the scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, 419-425.

GBIF.org (2019) GBIF Occurrence Download: <https://doi.org/10.15468/dl.mi1uzp>

Gomes, L. C. (2018). Síndromes de dispersão do estrato arbóreo-arbustivo em dois fragmentos florestais do pantanal sul, ms. *Biodiversidade*, 17(2).

Griz, L. M. S., & Machado, I. C. S. (2001). Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of tropical Ecology*, 17(2), 303-321.

Hengl, T., de Jesus, J. M., MacMillan, R. A., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B., Ribeiro, E., Alessandro Samuel-Rosa, Bas Kempen, Johan G. B. Leenaars, Markus G. Walsh, &

Gonzalez, M. R. (2014). SoilGrids1km—global soil information based on automated mapping. *PloS one*, 9(8), e105992.

Hothorn, T.; Bretz, F. & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346--363.

Howe, H. F. (1989). Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, 79(3), 417-426.

Howe, H. F., & Miriti, M. N. (2004). When seed dispersal matters. *AIBS Bulletin*, v. 54, n. 7, p. 651–660.

Kubitzki, K., & Ziburski, A. (1994). Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*, 30-43.

Kurzatkowski, D., Leuschner, C., & Homeier, J. (2015). Effects of flooding on trees in the semi-deciduous transition forests of the Araguaia floodplain, Brazil. *Acta Oecologica*, 69, 21-30.

Lewis, G., Schrine, B., Mackinder, B., Lock, M. (2005). Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 577.

LPWG, Legume Phylogeny Working Group (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66: p. 44–77.

Machado, I. C., Barros, L. M., & Sampaio, E. V. (1997). Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica*, 29(1), 57-68.

MAPA de Biomas do Brasil: IBGE, (2018). Área Territorial Oficial Consulta por Unidade da Federação.

Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Mews, H. A., Jancoski, H. S., Franczak, D. D., Lima, H. S., Lenza, E., Rossete, A. N. & Moresco, M. C. (2012). Floristics of floodplain'murundus' of the Pantanal of Araguaia, Mato Grosso, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 26(1), 181-196.

Martins, S. V., Brito, E. R., Oliveira Filho, A. T. D., Silva, A. F. D., & Silva, E. (2008). Floristic composition of two wetland forests in Araguaian Plain, State of Tocantins, Brazil, and comparison with other areas. *Revista Árvore*, 32(1), 129-141.

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

Myster, R. W. (2018). What we Know about the Composition and Structure of Igapó Forests in the Amazon Basin. *The Botanical Review*, 84(4), 394-410.

Nilsson, C., Brown, R. L., Jansson, R., & Merritt, D. M. (2010). The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*, 85(4), 837-858.

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*, 353-365.

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., Wettengel, W. W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51, 933–938.

Parolin, P., Adis, J., Silva, M. F. D., Amaral, I. L. D., Schmidt, L., & Piedade, M. T. F. (2003). Floristic composition of a floodplain forest in the Anavilhanas archipelago, Brazilian Amazonia. *Amazoniana*, 17(3/4), 399-411.

Padovani, C. R. (2010). Dinâmica espaço-temporal das inundações do Pantanal. Embrapa Pantanal-Tese/dissertação (ALICE).

PDBFF: [Project Biological Dynamics of Forest Fragments, Manaus, Amazonas, Brazil.] (2020). (<http://pdbff.inpa.gov.br>. Access: 11/05/2020). [In Portuguese]

Pedreira, G., & Sousa, H. C. D. (2011). Comunidade arbórea de uma mancha florestal permanentemente alagada e de sua vegetação adjacente em Ouro Preto-MG, Brasil. *Ciência Florestal*, 21(4), 663-675.

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

Pott, V. J., Pott, A., Lima, L. C. P., Moreira, S. N., & Oliveira, A. K. M. (2011). Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1), 255-263.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ragusa-Netto, J. (2004). Flowers, fruits, and the abundance of the Yellow-chevroned Parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the south Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 64(4), 867-877.

Ragusa-Netto, J., & Fecchio, A. (2006). Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 66(4), 1021-1032.

Raven, P. H., Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (1978). *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Dois.

Reboita, M. S., Gan, M. A., Rocha, R. P. D., & Ambrizzi, T. (2010). Regimes de precipitação na América do Sul: uma revisão bibliográfica. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 25(2), 185-204.

Saravanan, K. R., Ilangoan, K., & Khan, A. B. (2008). Floristic and macro faunal diversity of Pondicherry mangroves, South India. *Tropical ecology*, 49(1), 91.

Silva, M. P. D., Mauro, R., Mourão, G., & Coutinho, M. (2000). Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista brasileira de Botânica*, v. 23, n. 2: p. 143–152.

Tabarelli, M., Vicente, A., & Barbosa, D. C. A. (2003). Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 53(2), 197-210.

Terborgh, J. (1990). Seed and fruit dispersal—commentary. *Reproductive ecology of tropical forest plants*, 7, 181-190.

Thomas W. Yee (2019). VGAM: Vector Generalized Linear and Additive Models. R package version 1.1-1. Recuperado de: <https://CRAN.R-project.org/package=VGAM>.

UNESCO - Pantanal conservation area (2019). Recuperado de <https://whc.unesco.org/en/list/999>.

van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal. 3th ed., Berlin: Springer-Verlag.

Walkar, T., Medhavi, D., Joglekar, A. M., Mhaskar, M., Kanade, R. B., Chavan, B., ... & Patwardhan, A. A. (2012). Dispersal modes of woody species from the northern Western Ghats, India. *Tropical Ecology*, 53(1).

Wiens, D., Calvin, C. L., Wilson, C. A., Davern, C. I., Frank, D., & Seavey, S. R. (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71(4), 501-509.

Wiens, D. (1984). Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia*, 64(1), 47-53.

Wolters, M., Geertsema, J., Chang, E. R., Veeneklaas, R. M., Carey, P. D., & Bakker, J. P. (2004). Astroturf seed traps for studying hydrochory. *Functional Ecology*, 141-147.

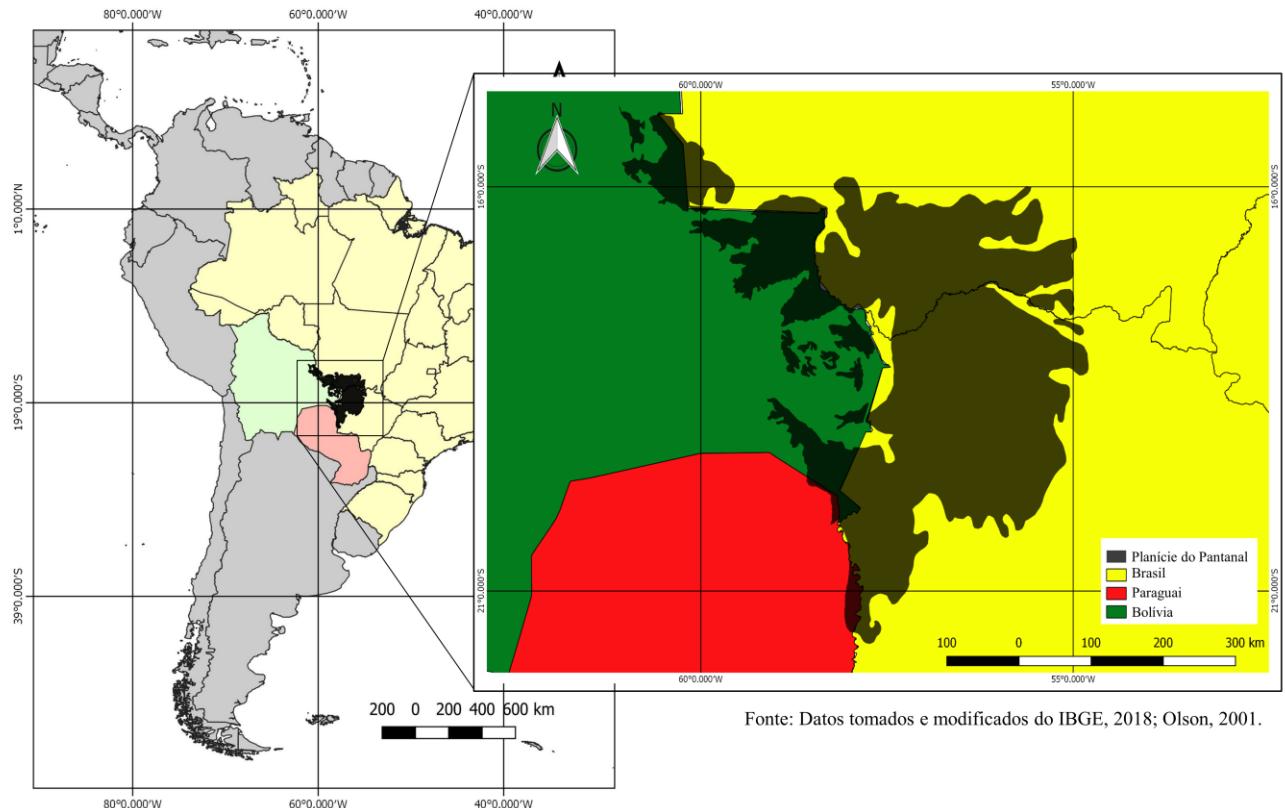
Zorzi, B. T. (2009). Frugivoria por *Tapirus terrestris* em três regiões do Pantanal, Brasil. Tese/Dissertação.

Tabela

Tabela 1. Resultado das análises modelos generalizados lineares mistos GLMM e Modelos generalizados aditivos GAM dos traços e atributos de leguminosas do Pantanal em relação as variáveis ambientais. Valores considerados no modelo são de $p < 0,05$. Células sem dados estão representados por -.

		Precipitação				Temperatura				pH do solo				Carbono orgânico				Inundação			Anova II	
		GAM	GLMM 2,5KM	GLMM 5KM	GLMM 11KM	GAM	GLMM 2,5KM	GLMM 5KM	GLMM 11KM	GAM	GLMM 2,5KM	GLMM 5KM	GLMM 11KM	GAM	GLMM 2,5KM	GLMM 5KM	GLMM 11KM	GAM	GLMM 2,5KM	GLMM 5KM	GLMM 11KM	
Traço	Hábito de crescimento	9.798e-10	5.323e-06	2.2e-16	5.364e-15	0.0003626	-	-	0.033766	-	0.0004244	-	8.475e-07	-	5.984e-07	3.577e-06	4.560e-06	-	-	-	-	0.003774
Atributo	Arbóreo-arbustivo	0.00536	0.0486	0.001	<0.01	0.00571	-	-	1.000	-	0.6934	-	0.9991	-	0.1265	0.64283	0.6397	-	-	-	-	0.0724
Atributo	Herbáceo-subarbustivo	0.001	<0.01	0.02446	<0.01	0.00414	-	-	0.9991	-	0.8407	-	0.1031	-	1.0	0.99462	0.9802	-	-	-	-	0.9988
Atributo	Volátil	0.00601	<0.01	0.00209	<0.01	0.00671	-	-	0.7580	-	0.2145	-	0.0875	-	0.0476	0.00817	0.0604	-	-	-	-	1.0000
Traço	Tipo de fruto	1.022e-07	0.006728	< 2.2e-16	1.854e-07	0.0266	-	0.0001588	-	-	-	3.499e-12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atributo	Legume indeíscente	<0.001	0.99998	1.0000	0.8857	-	-	1.0000	-	-	-	0.9963	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atributo	Legume descente	-	0.00149	<0.01	<0.01	-	-	0.5322	-	-	-	<0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atributo	Legume articulado	-	0.99961	0.0928	0.0944	-	-	0.2551	-	-	-	<0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atributo	Sâmara	-	0.99512	0.9742	0.9956	-	-	0.0999	-	-	-	0.9996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Traço	Síndrome primária	-	1.387e-06	2.2e-16	1.32e-11	0.0001275	-	1.407e-15	0.0344	0.0202121	-	3.672e-11	-	-	-	0.006543	-	-	-	-	-	-
Atributo	Autocoria	-	<0.01	<0.01	<0.01	-	-	<0.01	0.2989	-	-	<0.01	-	-	-	1.000	-	-	-	-	-	-
Atributo	Anemocoria	-	1.000	1.000	0.9998	-	-	<0.01	0.8430	-	-	0.884	-	-	-	0.928	-	-	-	-	-	-
Atributo	Barocoria	-	0.717	0.172	0.9335	-	-	0.902	0.9777	-	-	1.000	-	-	-	1.000	-	-	-	-	-	-
Atributo	Zoocoria	-	0.987	1.000	0.9720	-	-	1.000	0.9510	-	-	0.582	-	-	-	0.183	-	-	-	-	-	-
Traço	Síndrome secundária	0.001425	6.044e-07	x	3.414e-09	0.030963	-	-	-	-	5.519e-10	-	-	-	-	-	0.042166	-	-	-	-	Anova II
Atributo	Anemocoria	-	0.749	x	0.650	-	-	-	-	-	< 1e-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Atributo	Hidrocoria	-	0.580	x	0.873	-	-	-	-	-	< 1e-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Pós-teste
Atributo	Zoocoria	-	0.998	x	0.905	-	-	-	-	-	< 1e-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Pós-teste
Atributo	Ausente	-	<0.01	x	<0.01	-	-	-	-	-	< 1e-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Traço	Unidade de dispersão	0.0005965	3.151e-05	< 2.2e-16	2.056e-07	-	0.01763	9.741e-11	0.004292	-	-	0.02883	-	-	-	-	-	0.1038035	-	-	-	Anova II
Atributo	Fruto	0.00119	0.5139	0.0872	0.2366	-	1.0000	0.9850	0.8506	-	-	0.2012	-	-	-	-	-	0.19585	-	-	-	Pós-teste
Atributo	Semente	0.00120	<0.01	<0.01	<0.01	-	0.0395	<0.01	0.0792	-	-	0.0648	-	-	-	-	-	0.19586	-	-	-	-

Figuras



Fonte: Datos tomados e modificados do IBGE, 2018; Olson, 2001.

Figura 1. Localização da Planície do Pantanal na América do Sul.

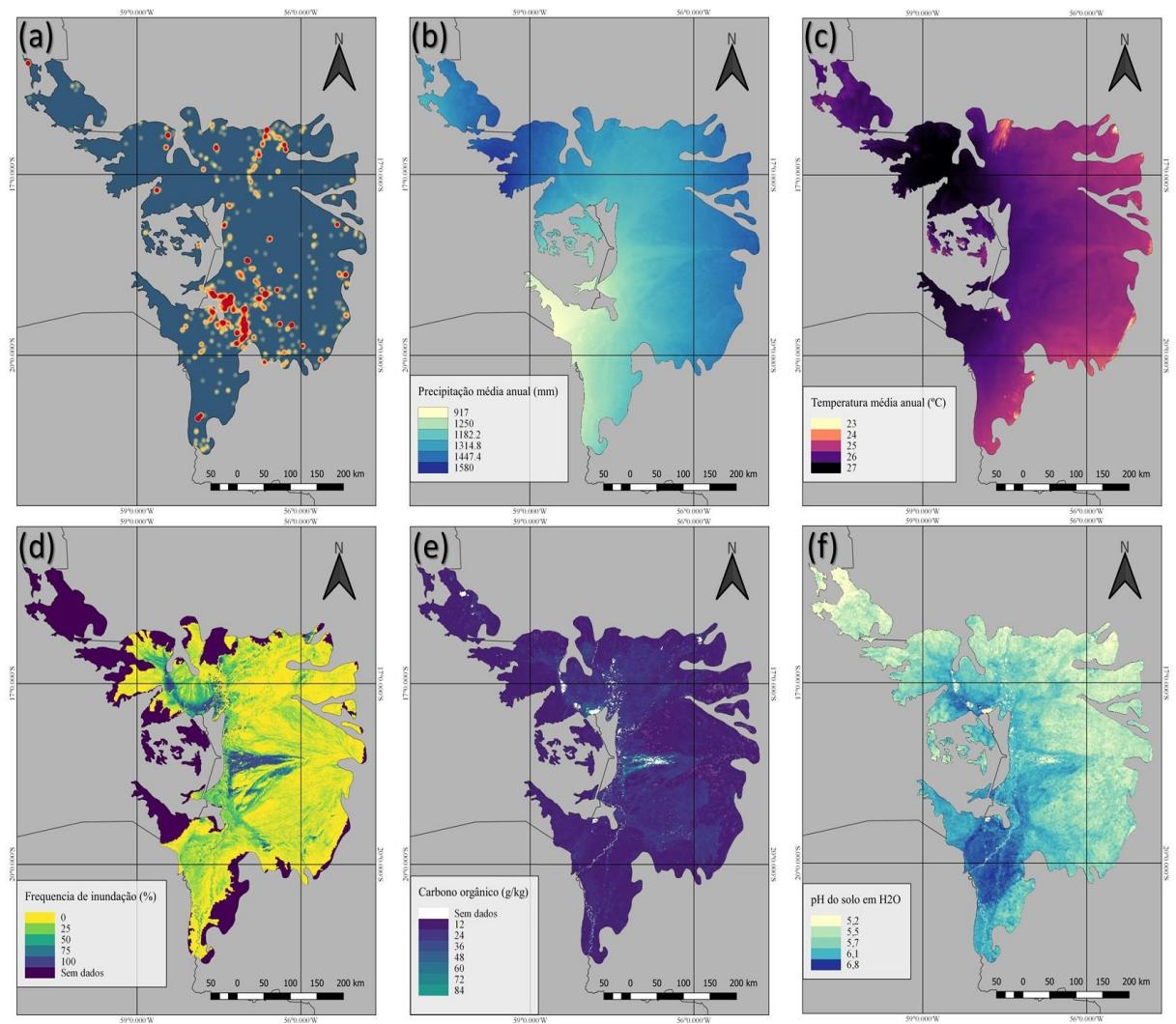


Figura 2. Mapas do Pantanal. **(a)** Ocorrência de leguminosas no Pantanal evidenciando que nos locais intensamente corados há maior número de registros. **(b)** Gradiente de precipitação média anual (mm). **(c)** Gradiente de temperatura média anual (°C). **(d)** Frequência de inundação (%). **(e)** Carbono orgânico do solo (g/Kg). **(f)** pH do solo em H₂O.

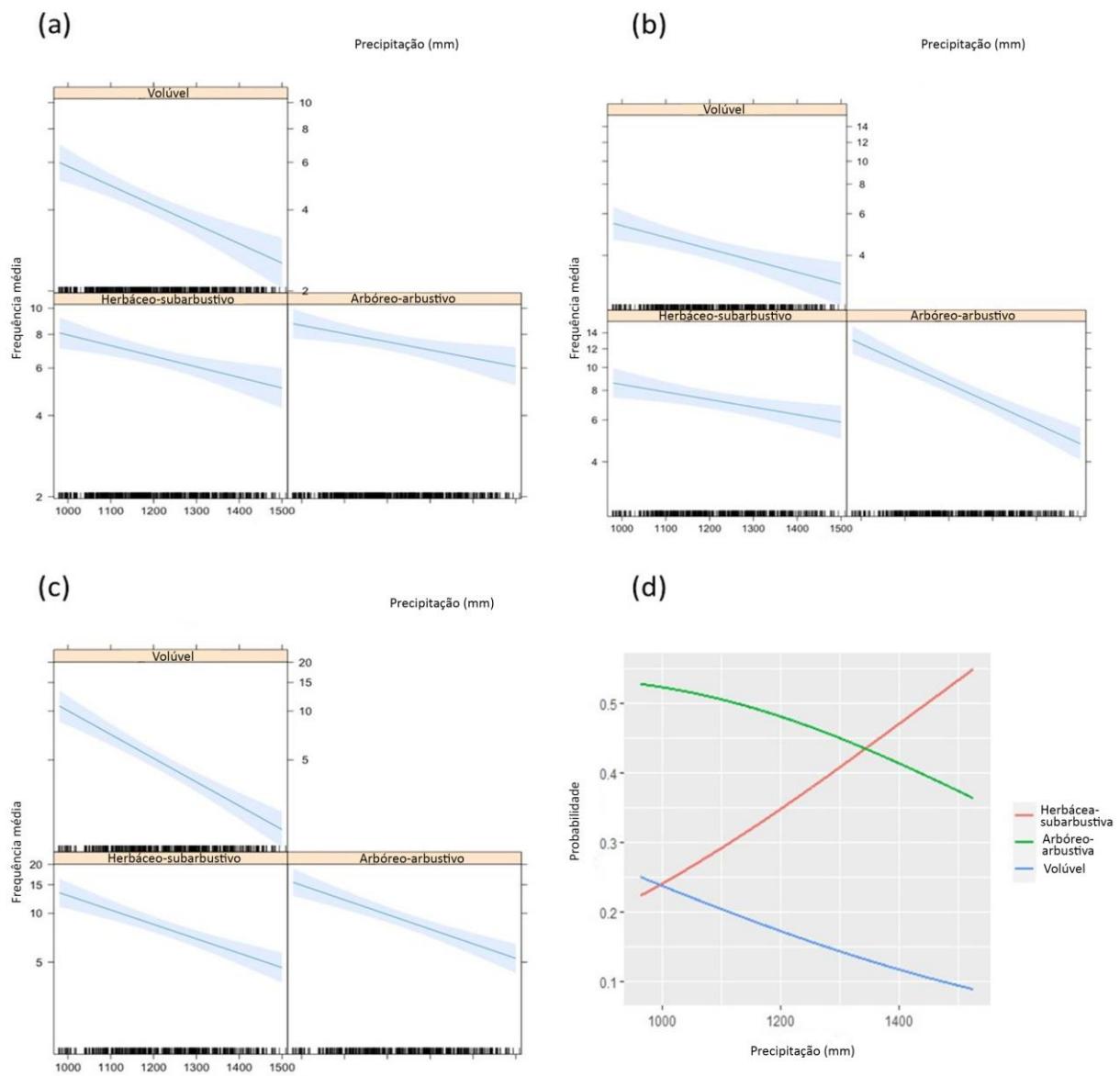


Figura 3. Influência da precipitação média anual, em milímetros, sobre a frequência media nas análises GLMM (a-c) e probabilidade na análise GAM (d) dos diferentes hábitos de crescimento: (a) Grade com 2,5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (arbóreo-arbustivo, $p < 0,05$; herbáceo-subarbustivo, $p < 0,05$; volúvel, $p < 0,05$); (b) Grade de 5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (arbóreo-arbustivo, $p < 0,005$; herbáceo-subarbustivo, $p < 0,005$; volúvel, $p < 0,05$); (c) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (arbóreo-arbustivo, $p < 0,05$; herbáceo-subarbustivo, $p < 0,05$; volúvel, $p < 0,05$); (d) GAM, ANOVA II, $p < 0,0005$. As linhas sólidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança. A probabilidade (d) é somada entre os atributos pelo gradiente, com resultado sempre em 1.

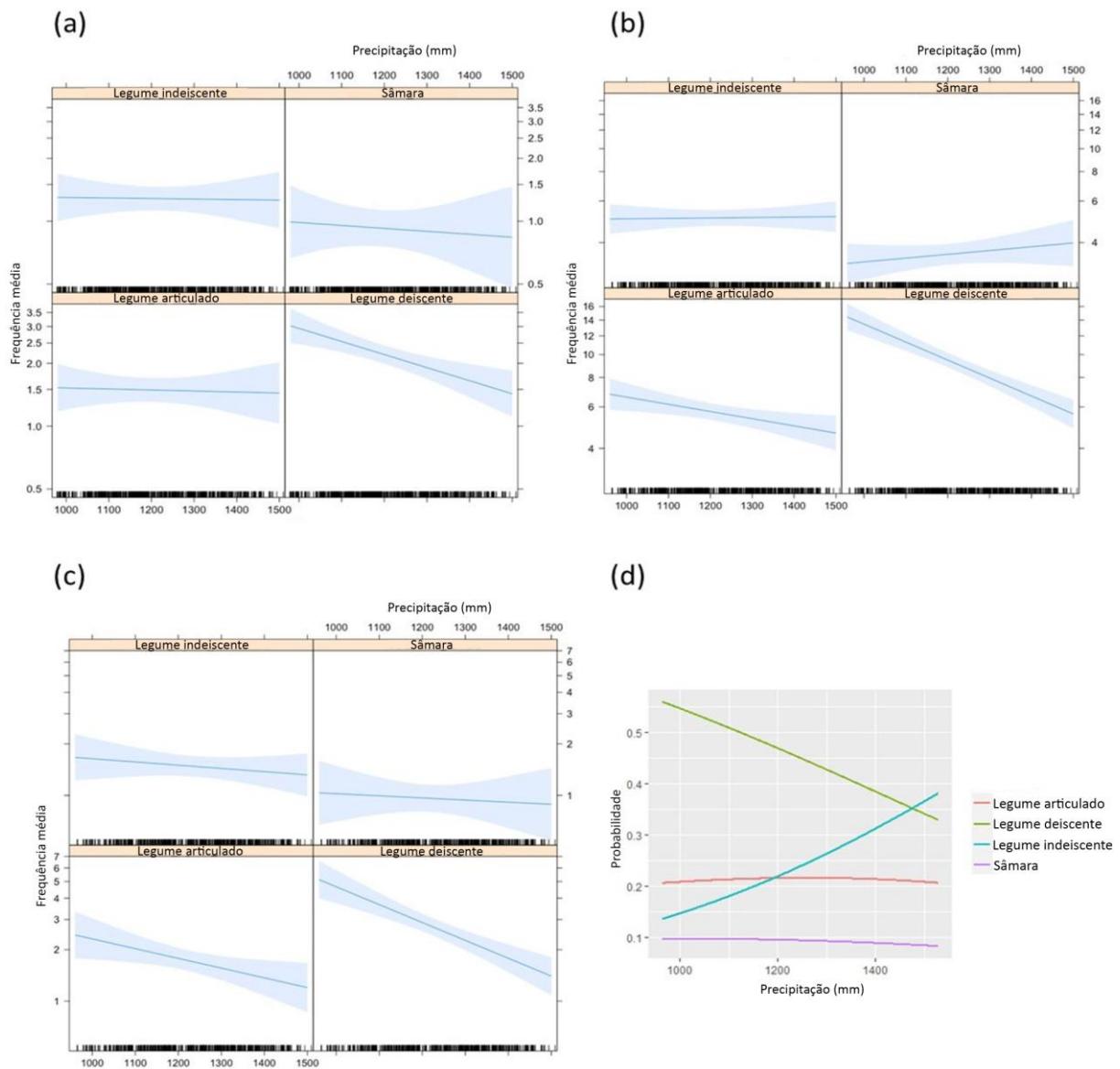


Figura 4. Influência da precipitação média anual, em milímetros, sobre a frequência média nas análises GLMM (a-c) e probabilidade na análise GAM (d) dos diferentes tipos de fruto: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,05$ (legume deiscente, $p < 0,005$); (b) Grade de 5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (legume deiscente, $p < 0,05$); (c) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (legume deiscente, $p < 0,05$); (d) GAM, ANOVA II, $p < 0,0005$. As linhas sólidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança. A probabilidade (d) é somada entre os atributos pelo gradiente com resultado sempre em 1.

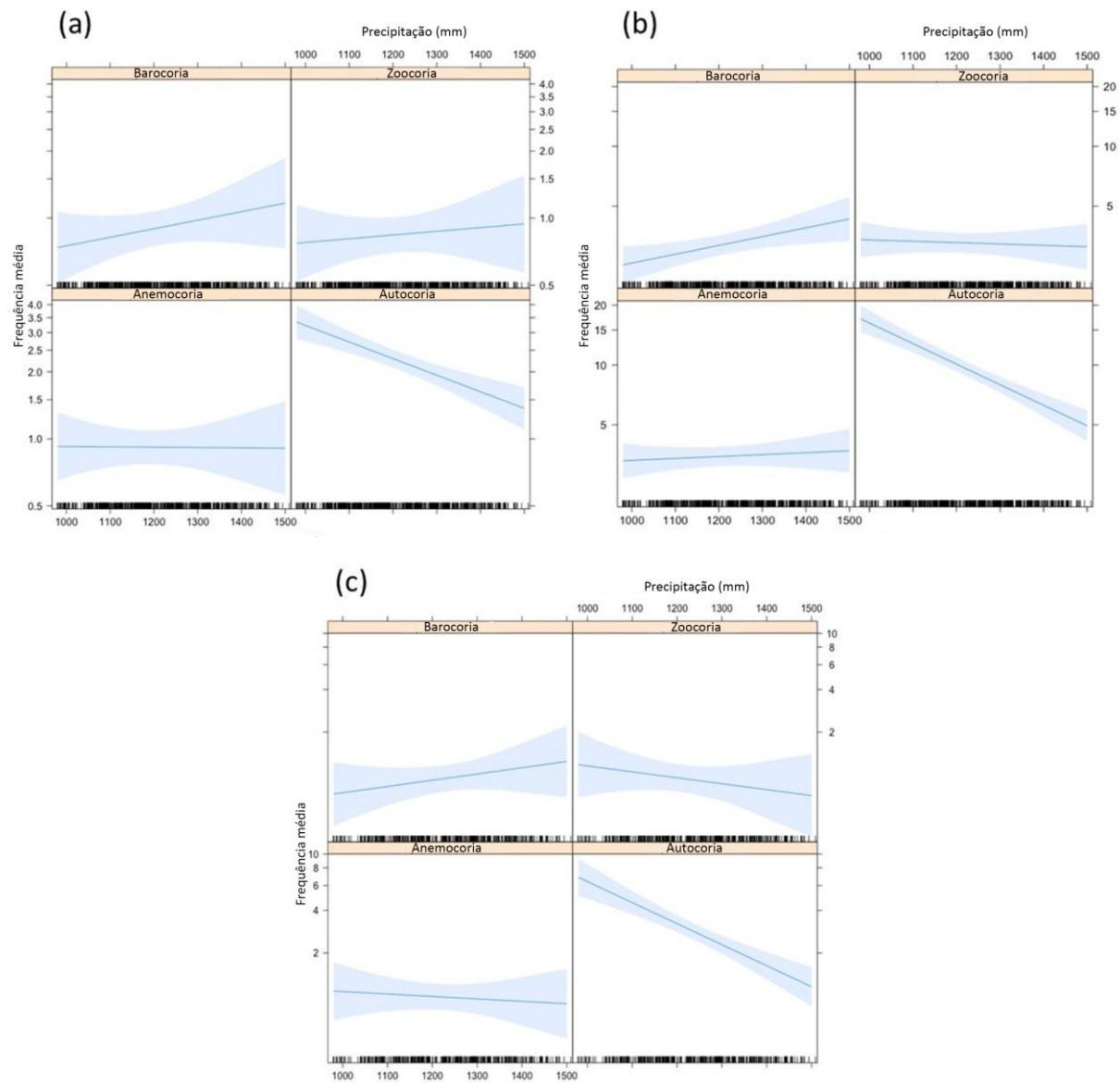


Figura 5. Influência da precipitação média anual, em milímetros, sobre a frequência média nas análises GLMM (a-c) dos diferentes tipos de síndrome de dispersão primária: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (autocoria, $p < 0,05$); (b) Grade de 5km ANOVA II, $p < 0,0005$ (autocoria, $p < 0,05$); (c) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (autocoria, $p < 0,05$). As linhas solidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança.

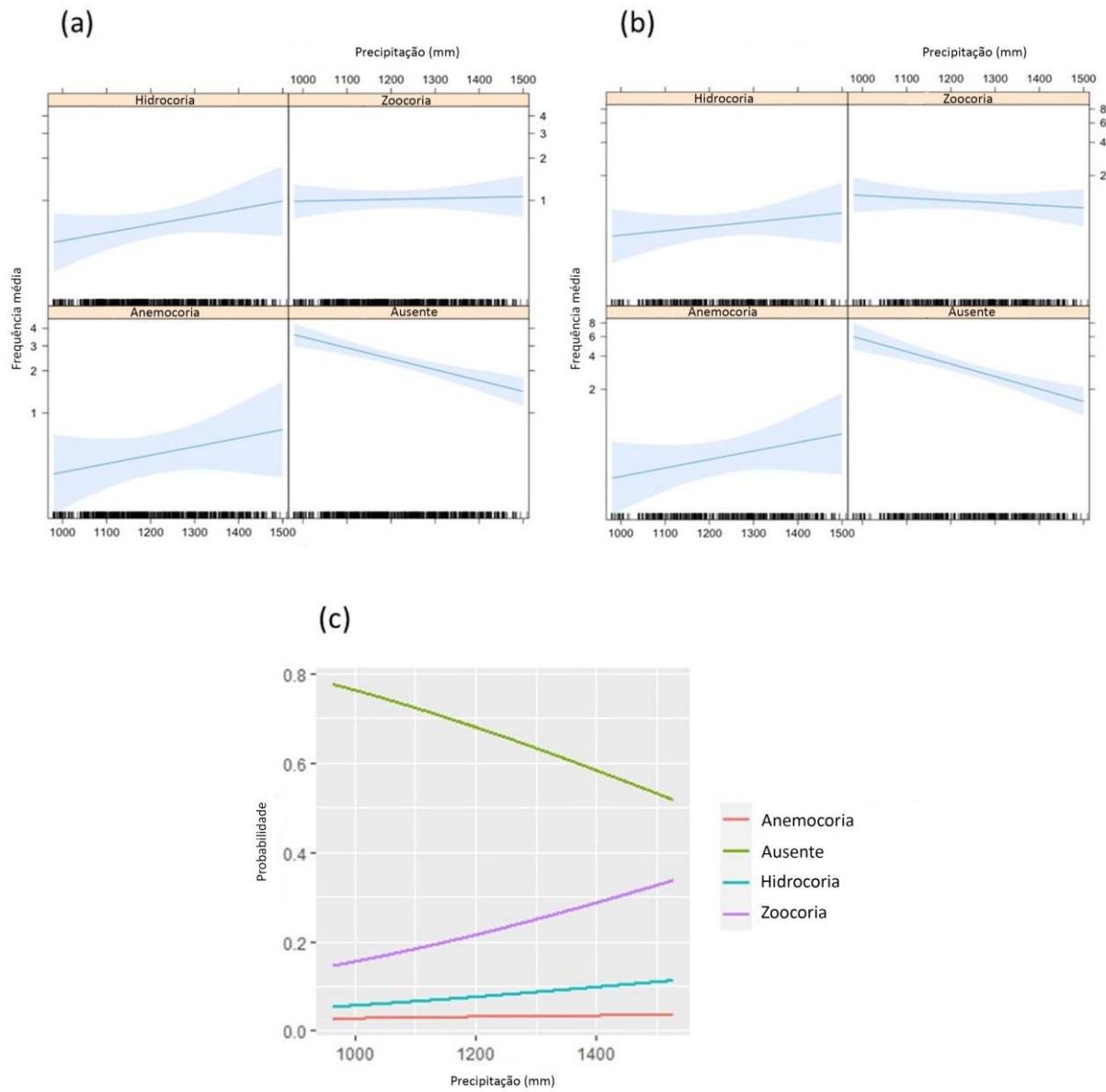


Figura 6. Influência da precipitação média anual, em milímetros, sobre a frequência média nas análises GLMM (a-b) e probabilidade na análise GAM (c) dos diferentes tipos de síndrome de dispersão secundária: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (ausente, $p < 0,05$); (b) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (ausente, $p < 0,05$); (c) GAM, ANOVA II, $p < 0,005$. As linhas solidas (a-b) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança. A probabilidade (c) é somada entre os atributos pelo gradiente resultando sempre em 1.

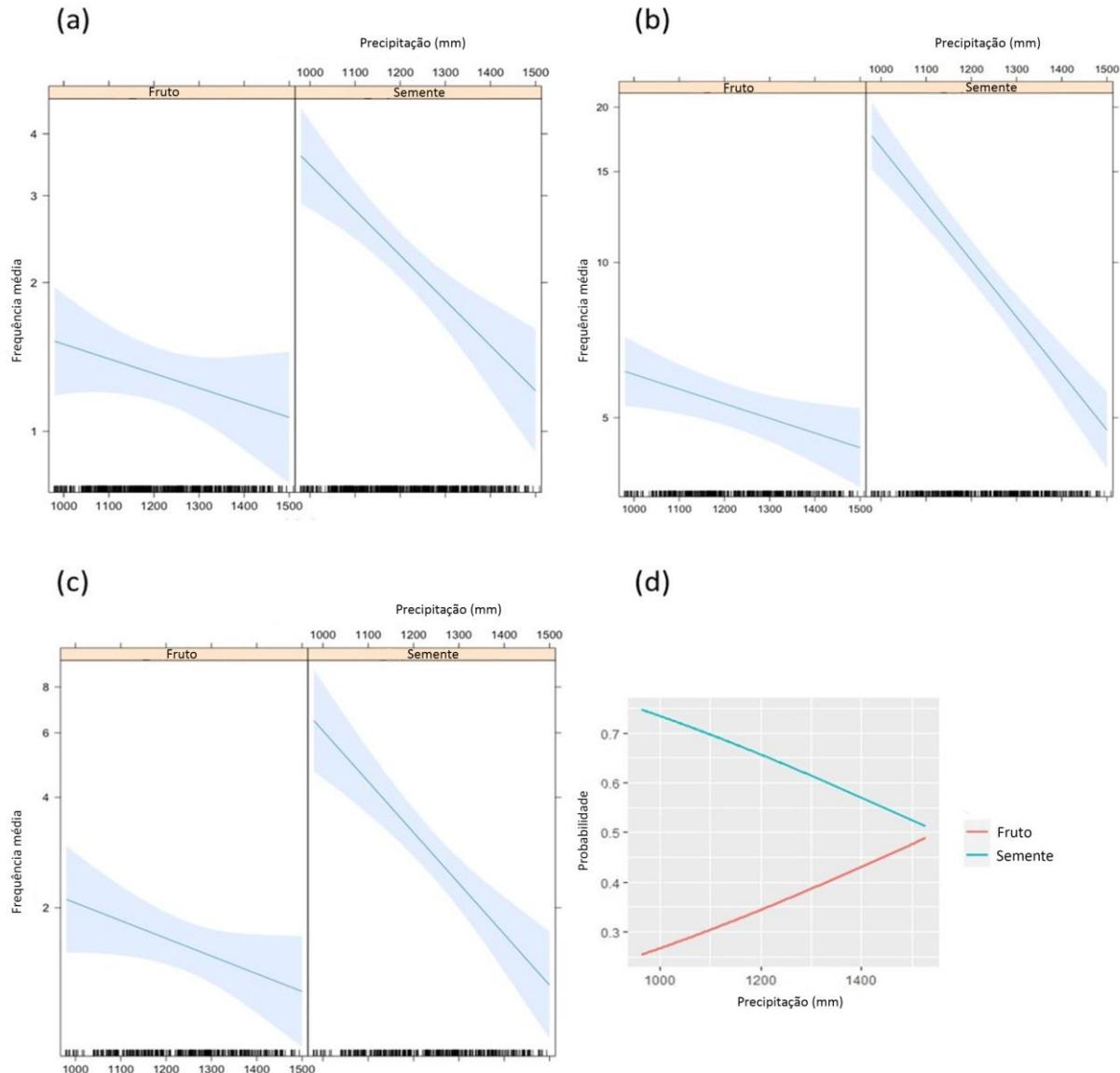


Figura 7. Influência da precipitação média anual, em milímetros, sobre a frequência média nas análises GLMM (a-c) e probabilidade na GAM (d) dos diferentes tipos de unidade de dispersão: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,05$ (semente, $p < 0,05$); (b) Grade de 5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (semente, $p < 0,05$); (c) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (semente, $p < 0,05$); (d) GAM, ANOVA II, $p < 0,0005$. As linhas sólidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança. A probabilidade (d) é somada entre os atributos pelo gradiente resultando sempre em 1.

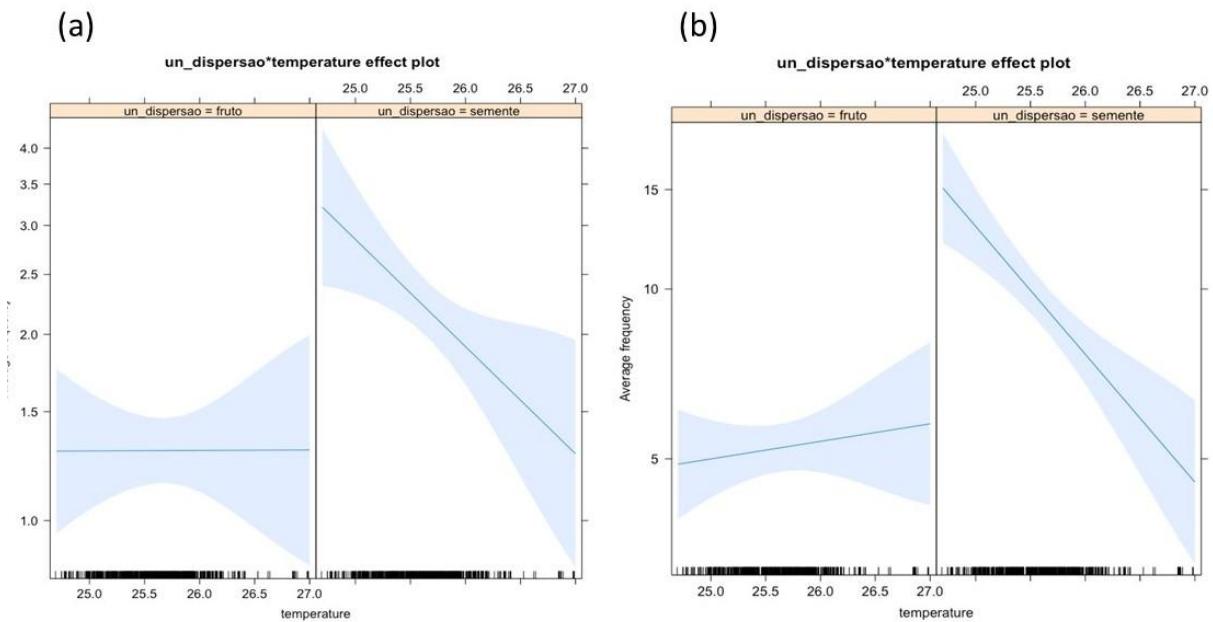


Figura 8. Influência da temperatura média anual, em graus Celsius, sobre a frequência média nas análises GLMM (a-b) dos diferentes do tipos de unidade de dispersão: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,05$ (semente, $p < 0,05$); (b) Grade de 5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (semente, $p < 0,05$). As linhas sólidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança.

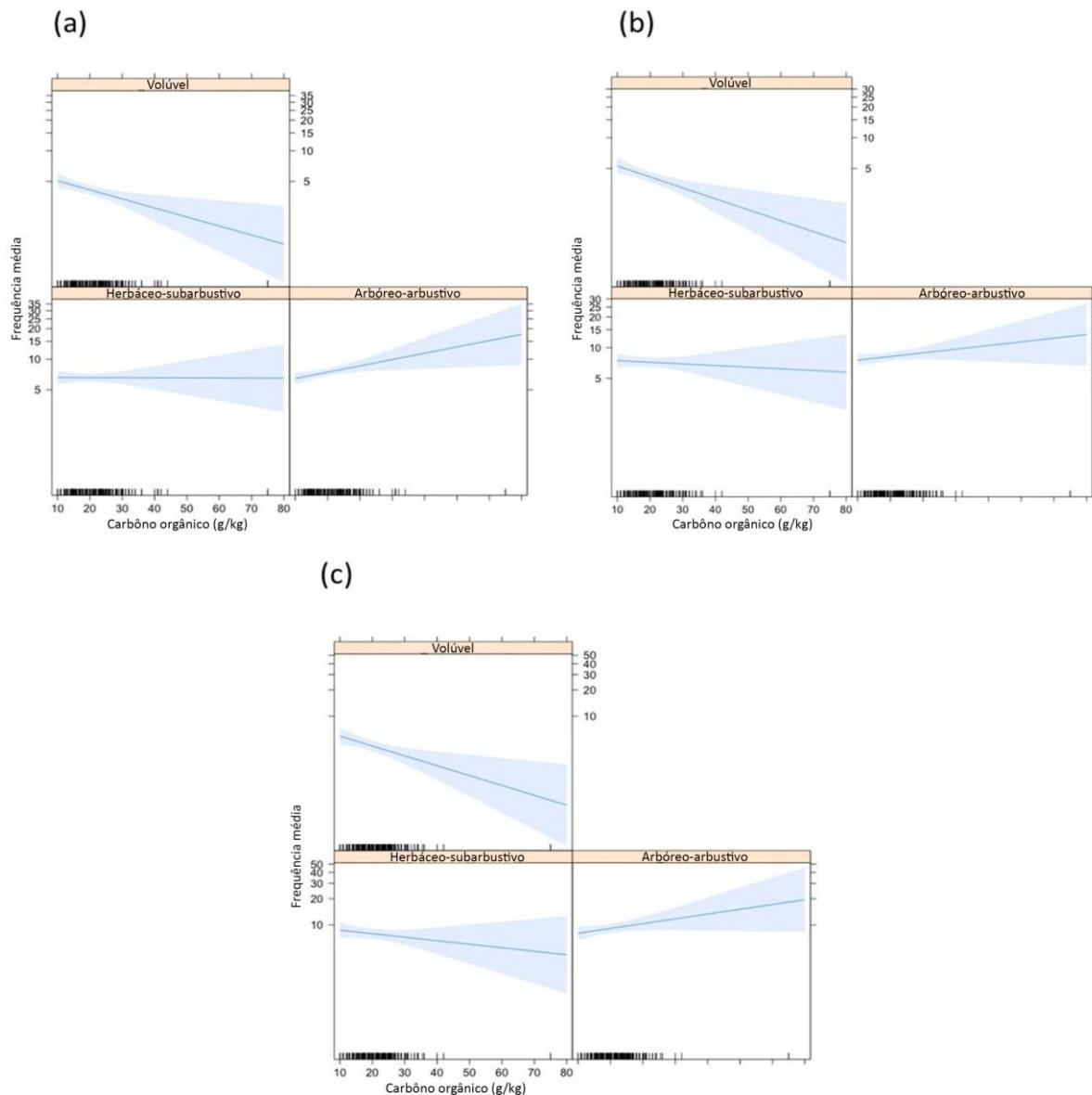


Figura 9. Influência do carbono orgânico do solo, grama por quilo, sobre frequência média nas análises GLMM (a-c) dos diferentes hábitos de crescimento: (a) Grade de 2,5km, ANOVA II, $p < 0,0005$ (volúvel, $p < 0,05$); (b) Grade de 5km, ANOVA II, $p < 0,005$ (volúvel, $p < 0,005$); (c) Grade de 11km, ANOVA II, $p < 0,0005$. As linhas sólidas (a-c) representam a frequência média, e as bordas mais claras representam o intervalo de confiança.