UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLGIA VEGETAL

FABACEAE NO CHACO: RIQUEZA, DISTRIBUIÇÃO E DISPERSÃO

GIOVANI CARLOS ANDRELLA

Dissertação apresentada como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal junto ao Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Orientadora: Prof. Dra. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori

Campo Grande
2019

Agradecimentos

Aos meus pais, Luiz Carlos Andrella e Izabel Sicuti Andrella, por todo apoio que recebi nestes dois anos, sempre me incentivando e demonstrando todo amor que pais pode dar a um filho.

A minha família, em especial, meus irmãos Fabrício Sicuti Andrella e João Luiz Andrella, que, das poucas vezes em que pudemos nos reunir nestes anos de estudo, sempre demonstraram apoio e orgulho pelo meu trabalho.

A minha orientadora, Prof. Dra. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori pela paciência e todos os ensinamentos, que vão muito além de conceitos dentro da biologia vegetal ou de leguminosas, e que levarei para vida toda.

A minha turma de mestrado, que por muitas vezes, através de risos em meio as adversidades, tornaram tudo mais leve e garantindo o prazer em se fazer o que se ama. Em especial, aos amigos Letícia e Diego, que além do companheirismo, me auxiliaram em inúmeras etapas do desenvolvimento do trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, que de forma direta ou indireta, auxiliaram na minha formação como pesquisador e que me inspiram de forma significativa aos caminhos da docência.

Ao pesquisador Evaldo Benedito de Souza por toda ajuda que recebi e pelas ideias de análises.

Ao pesquisador Thomaz Ricardo Favreto Sinani pelo suporte que me foi dado no processamento dos dados, ajudando de forma significatica no desenvolvimento do trabalho.

Aos meus amigos de Auriflama, Natália Pinhabel, André Marinho e Jorge Gomes, que demonstraram apoio imcomparável, mesmo a distância.

Aos amigos de longa data e que acompanharam de perto o desenvolvimento deste trabalho, Mariana Oliveira e Marco Ântonio Benites Filho, muito obrigado pelo suporte em todas as estapas da minha formação.

Ao técnico do Laboratório de Sistemática Vegetal, João Fabri, agradeço imensamente por sempre manter o bom humor e tornar os dias de trabalho mais prazerosos, além de toda a ajuda no decorrer do mestrado.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram para que aqui estivesse neste momento, muito obrigado.

Sumário

Página

Resumo geral.....1
Abstract.....2
Introdução geral.....3
Referências.....6
Considerações finais.....54

CAPÍTULO I. Leguminosas arbóreas e arbustivas no Chaco: riqueza, distribuição e distinção taxonômica

Resumo.....9
Introdução.....10
Métodos.....11
Resultados.....12
Discussão.....13
Considerações finais.....18
Referências.....19
Tabelas e figuras.....23

CAPÍTULO II. Espectro de Dispersão em Fabaceae: Evidências da dispersão por fatores abióticos

Resumo.....36
Introdução.....37
Métodos.....39
Resultados.....41
Discussão.....43
Considerações finais.....46
Referências.....47
Figuras.....52

RESUMO GERAL

O Chaco, domínio exclusivamente sul-americano, ocorre na região centro-norte da Argentina, sudeste da Bolívia, oeste do Paraguai e borda oeste do Brasil. Este domínio agrega dois setores, seco e úmido, conforme o gradiente de precipitação. Fabaceae, considerada cosmopolita, possui expressiva riqueza nas formações chaquenhas, aspecto possivelmente resultante de diferentes estratégias morfológicas, anatômicas e fisiológicas dos seus representantes. Adicionalmente, estudos têm evidenciado a predominância de dispersão de diásporos por meio de fatores abióticos em locais com baixos índices de pluviosidade e a predominância de zoocoria em regiões com elevados índices de pluviosidade. O presente estudo, para as leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco, está organizado em dois capítulos. O primeiro teve como objetivos verificar a riqueza de leguminosas arbóreas e arbustivas em setores do Chaco sob distintos regimes de precipitação, evidenciar padrões de distribuição dos táxons, comparar valores de distinção taxonômica do Chaco com os de outros domínios, avaliar qual o setor do Chaco tem maior filtragem de espécies. O segundo teve como objetivos definir os tipos de síndromes de dispersão, primárias e secundárias e avaliar se existe relação entre as síndromes de dispersão, tipos de frutos e hábitos de crescimento com o gradiente de precipitação. Os dados de ocorrências de espécies de Fabaceae no Chaco foram obtidas em consultas ao site *Global Biodiversity Information* (GBIF) e os dados climáticos foram retirados do repositório *online* www.worldclim.org. As leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco totalizam 295 espécies distribuídas em 80 gêneros, com diferentes padrões de distribuição geográfica. A distinção taxonômica indica filtragem em regiões mais secas do Chaco. Síndromes abióticas prevalecem entre as leguminosas confirmadas no Chaco em relação ao gradiente de precipitação e a precipitação de fato é modeladora da distribuição das espécies de leguminosas.

Palavras – Chave: Leguminosae; florestas sazonalmente secas; síndromes de dispersão; biogeografia.

ABSTRACT

Chaco, an exclusively South American domain, occurs in central-northern Argentina, southeastern Bolivia, western Paraguay, and the western edge of Brazil. This domain aggregates two sectors, dry and wet, according to the precipitation gradient. Fabaceae, considered cosmopolitan, has significant richness in Chaco formations, possibly resulting from different morphological, anatomical and physiological strategies of its representatives. Additionally, studies have evidenced the predominance of diaspore dispersion by abiotic factors in places with low rainfall and the predominance of zoochory in regions with high rainfall. This study, for Chaco's tree and shrub legumes, is organized into two chapters. The first objective was to verify the richness of tree and shrub legumes in Chaco sectors under different precipitation regimes, to show patterns of tax distribution, to compare Chaco taxonomic distinction values with those of other domains and to evaluate which Chaco sector has greater filtering of species. The second aimed to define the types of primary and secondary dispersion syndromes and to evaluate whether there is a relationship between dispersion syndromes, fruit types and growth habits with the precipitation gradient. Occurrence data for Fabaceae species in Chaco were obtained from the Global Biodiversity Information (GBIF) site and climate data were taken from the online repository www.worldclim.org. The Chaco tree and shrub legumes totaled 295 species distributed in 80 genera, with different geographic distribution patterns. The taxonomic distinction indicates filtering in drier regions of the Chaco. Abiotic syndromes prevail among Chaco legumes in relation to the precipitation gradient, and precipitation is indeed a model for the distribution of legume species.

Key – Words: Leguminosae; Seazonally dry forests; dispersal syndrome; biogeography
.

INTRODUÇÃO GERAL

Domínio exclusivamente sul-americano, o Chaco é uma planície sedimentar que ocorre entre o centro-norte da Argentina, sudeste da Bolívia, oeste do Paraguai e borda oeste do Brasil, totalizando cerca de 1.080.000km² (Olson *et al*. 2001), sendo a segunda maior formação vegetacional de florestas secas da América do Sul (Bucher & Huszar 1999). Segundo Prado (1993), o Chaco representa uma área de transição entre o clima tropical para o temperado, com áreas de florestas secas, savanas e campos, com clima árido e semiárido e de forma geral, a vegetação é composta por estrato arbóreo, arbustivo e o herbáceo se apresentando descontínuo (Bucher 1982). A planície chaquenha apresenta diferentes fitofisionomias e um alto grau de heterogeneidade taxônomica de espécies (Adamoli *et al.* 1990; Spichiger *et al.* 1991).

Os fatores que contribuem para as especificidades do Chaco incluem a sazonalidade bem marcada, com uma estação quente e úmida, chegando a temperaturas de cerca de 48.9ºC, a invernos frios e secos, com média anual da estação seca de 16ºC, além da ocorrência de eventuais geadas anuais (Prado 1993; Rossi 2010). Quanto à flora da planície chaquenha, tendo em vista sua extensão e as variações abióticas, é consideravelmente diversificada em termos taxonômicos (Prado 1993), com predominância de espécies de Fabaceae, sobretudo pertencentes às subfamílias Caesalpinioideae clado Mimosóide e Caesalpinioideae (LPWG 2017; Lima *et al.* 2015; Pennington *et al.* 2000).

Fabaceae é uma família de distribuição cosmopolita, incluindo cerca de 650 gêneros e aproximadamente 19.000 espécies (Lewis *et al.* 2005), sendo encontradas em diversas formações vegetacionais dos trópicos e da zona temperada, com pontos de alta diversificação em florestas tropicais pluviais e sazonais, florestas subtropicais e cerrado (Doyle 2003). Na América do Sul, Fabaceae é a família que apresenta maior riqueza nas formações sazonalmente secas, totalizando 515 espécies, sendo que destas, 324 são encontradas somente no domínio chaquenho (Lima *et al.* 2015).

Segundo datação fóssil, a família é de origem antiga (Lavin *et al.* 2005), com as primeiras leguminosas datadas a cerca de 56 milhões de anos, no Paleoceno superior

(Herendeen 2001), tendo seu alto ponto de diversificação no Terciário inferior (Herendeen *et al.* 1992). Eventos ocorridos durante o Eoceno (35 a 55 milhões de anos) ou posteriormente, ocasionaram a distribuição atual das leguminosas (Doyle 2003). A hipótese Boreotrópica explica que durante o período previamente citado, se formou uma única massa de terra, unindo África, América do Norte e Europa. Durante esta época, o hemisfério norte era mais quente e úmido em relação aos dias de hoje, e neste contexto climático e geológico, a América do Norte possuía florestas tropicais úmidas e temperadas, contendo, portanto, plantas adaptadas aos climas diversos (Doyle 2003). Os clados de Fabaceae hoje encontrados na América do Sul são provenientes de Florestas tropicais e temperadas da América do Norte (Doyle 2003), com os representantes em ambientes áridos e semiáridos, como a Caatinga e o Chaco, detentores de características xeromórficas. Isso pode ser confirmado quando analisadas as adaptações morfológicas e fisiológicas a climas secos e quentes que estas plantas apresentam, como folhas compostas, testa da semente mais enrijecida, longos períodos de dormência e viabilidade de sementes, frutos e sementes adaptados à dispersão pelo vento ou fatores abióticos, além da capacidade de armazenamento e fixação de nitrogênio, fator este de relevância quando considerada a amplitude de distribuição da família (Sprent 2007).

A dispersão de sementes é uma fase extremamente importante no ciclo de vida das Angiospermas, além do que, representa um estágio crítico na manutenção das populações vegetais e da estruturação das comunidades envolvidas (Janzen 1970). Os mecanismos de dispersão são essenciais na distribuição natural das espécies em seu ambiente, além de permitir o fluxo gênico entre populações (Abraham de Noir *et al.* 2002). As síndromes de dispersão são nomeadas segundo o seu agente, que pode ser tanto biótico (zoocoria) quanto abiótico (anemocoria, barocoria, hidrocoria) (Van der Pijl 1982). As leguminosas presentes no Chaco claramente demonstram relevante adaptação a climas secos e quentes, e sua extensa distribuição (Lima *et al.* 2015) sugere que as síndromes de dispersão presentes são extremamente eficazes para que as populações naturais sejam mantidas com tamanha abrangência. Entretanto, é preciso levar em conta as variaçoes ambientais ao longo de toda sua distribuição, uma vez que a frequencia das sindromes de dispersao pode variar conforme a disponibilidade de recursos hidricos. (Prado 1993). Em florestras tropicais, onde há maior disponibildiade de recursos hidricos, a zoocoria é a estrategia de dispersao adotada por mais de 80% das especies, e sua

ocorrencia tende (Fleming 1979), e sua ocorrência tende a diminuir em ambientes áridos e semiáridos.

Segundo Huntley & Walker (1982), a diversidade biológica vegetal e animal segue o padrão estabelecido pelo gradiente de precipitação. No Chaco é bem conhecido que ocorre um gradiente de precipitação no sentido oeste -leste, explicando sua divisao em dois setores, um mais umido a leste e outro mais seco a oeste. Assim, poderiam ser esperados padrões (Prado 1993), de dispersão distintos para as leguminosas no Chaco. Além disso, estudos realizados no Chaco em território brasileiro, região considerada úmida registram 40% de espécies zoocóricas (Noguchi *et al.* 2009; Carvalho & Sartori 2014). Segundo Freitas *et al.* (2013), na estação chuvosa predomina a dispersão zoocórica e na estação seca a anemocórica e autocórica. Portanto, acredita-se que a zoocoria esteja ligada ao gradiente de precipitação de determinado local, sugerindo que as síndromes de dispersão por meio abiótico, anemocoria e autocoria, prevaleçam em regiões com gradientes de precipitação inferiores, comparados a regiões mais úmidas do Chaco

Pesquisas da fenologia da frutificação em áreas de Chaco (Freitas *et al.* 2013; Carvalho & Sartori 2014), Carrasco (Vasconcelos *et al.* 2010) e Florestas Secas (Ragusa-Netto & Silva 2007) registram maior quantidade de espécies com frutos carnosos e dispersão zoocórica durante a estação chuvosa, e picos de frutificação de espécies com frutos secos como legume, craspédio e folículo na estação seca, relacionados à dispersão por fatores abióticos. Na Caatinga, também foi constatado que 69% dos frutos são secos (Griz & Machado 2001) e, portanto, condizem com a premissa de que ambientes com baixa umidade apresentem maior número de espécies com frutos secos e dispersão por fatores abióticos. Vale ressaltar que em Fabaceae a diversidade de frutos é elevada havendo além de frutos do tipo legume também espécies com fruto do tipo sâmara, lomento, folículo ou drupa (Judd *et al.* 2009; Souza & Lorenzi 2012).

Estudos que relacionam síndromes de dispersão e a heterogeneidade climática são escassos, principalmente quando se trata de países como Paraguai e Bolívia. Este fato torna o presente trabalho de suma importância para o estabelecimento de uma rede de conhecimento que interligue diversas áreas, como a taxonomia, ecologia, biogeografia, dentre outras, além de subsidiar estudos relacionados às formações vegetacionais da América do Sul de forma geral.

Esta dissertação está organizada em dois capítulos. O primeiro intitula-se Leguminosas arbóreas e arbustivas no Chaco: riqueza, distribuição e distinção

taxonômica. O segundo versa sobre o Espectro de Dispersão em Fabaceae: Evidências da dispersão por fatores abióticos.

REFERÊNCIAS

Abraham de Noir F, Bravo S & Abdala R. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. Quebracho-Revista de Ciencias Forestales.

Adamoli J, Sennhauser E, Acero JM & Rescia A. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. Journal of Biogeography, p. 491-500.

Bucher EH & Huszar PC. 1999. Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. Journal of Environmental Management, 57(2) p. 99-108.

Bucher EH. 1982. Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets. Ecology of tropical savanas. Springer Berlin Heidelberg p. 48-79.

Carvalho FS & Sartori ÂLB. 2014. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. Journal of Vegetation Science, 26(2), p. 302-311.

Doyle JJ & Luckow MA. 2003. The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. Plant Physiology, 131(3) p. 900-910.

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

Freitas TG, Souza CS, Aoki C, Arakaki LMM, Stefanello TH., Sartori ÂLB & Sigrist MR. 2013. Flora of Brazilian humid Chaco: composition and reproductive phenology. Check List, 9(5) p. 973-979.

Griz LMS & Machado ICS. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. Journal of Tropical Ecology, p. 303-321.

Herendeen PS, Crepet WL & Dilcher DL. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographical implications. Advances in Legume Systematics v. 4, p. 16-303.

Herendeen PS. 2001. Structural evolution in the Caesalpinioideae (Leguminosae). Advances in Legume Systematics: part 9 p. 45-64.

Huntley BJ & Walker BH. (Eds.). 1982. Ecology of tropical savanas. 42nd ed., Springer Science & Busines.

Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist, p. 501-528.

Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF & Donoghue MJ. 2009. 3th ed., Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético. Artmed Editora.

Lavin M, Herendeen PS & Wojciechowski, MF. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. Systematic Biology, 54(4) p. 575-594.

Lewis G, Schrire B, Mackinder B & Lock M. (Eds.). 2005. Legumes of the World Vol. 577. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew.

Lima JR, Tozzi AM & Mansano VF. 2015. A checklist of woody Leguminosae in the South American Corridor of Dry Vegetation. Phytotaxa, 207(1) p. 1-38.

Noguchi DK, Nunes GP & 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, p. 353-365.

Pennington RT. Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. Journal of Biogeography, 27(2) p. 261-273.

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

Prado DE. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II: A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. Candollea, 48(2) p. 615-629.

Rossi CA. 2010. El Sistema Silvopastoril en la Región Chaqueña Arida y Semiárida Argentina. Inta, Buenos Aires, p.1-22.

Silva MCNA & Rodal MJN. 2009. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. Acta Botanica Brasilica, p. 1040-1047.

Souza VC & Lorenzi H. 2012. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das plantas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG III. 3th ed., Instituto Plantarum, Nova Odessa.

Spichiger R, Ramella L, Palese R & Mereles F. 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. III. Candollea, 46(2) p. 541-564.

Sprent JI. 2007. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. New Phytologist, 174(1) p. 11-25.

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

Ragusa-Netto, J., & Silva, R. R. (2007). Canopy phenology of a dry forest in western Brazil. Brazilian Journal of Biology, 67(3), 569-575.

de Vasconcelos, S. F., de Araújo, F. S., & Lopes, A. V. (2010). Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. Biodiversity and Conservation, 19(8), 2263-2289.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... & Loucks, C. J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. BioScience, 51(11), 933-938.

Leguminosas arbóreas e arbustivas no Chaco: riqueza, distribuição e distinção taxonômica

Resumo

Fabaceae é uma das famílias mais representativas no Chaco, segunda maior formação de vegetação seca da América do Sul. Dois setores são considerados para o Chaco, conforme a precipitação. O presente trabalho tem como objetivos verificar a riqueza de leguminosas arbóreas e arbustivas em setores do Chaco sob distintos regimes de precipitação, evidenciar padrões de distribuição dos táxons, comparar valores de distinção taxonômica do Chaco com os de outros domínios e avaliar qual o setor do Chaco tem maior filtragem de espécies. Os dados provenientes da construção de um banco de dados a partir do *Global Biodiversity Information* (GBIF) foram compilados para a elaboração do *checklist* composto de leguminosas arbóreas e arbustivas, presentes no Chaco, além da análise de distribuição de táxons e distinção taxonômica. Neste estudo, registramos 295 espécies e 80 gêneros, sendo que das seis subfamílias de Fabaceae, cinco estão presentes na ecorregião. Os gêneros mais representativos foram *Mimosa* L. (50 táxons), *Senna* Raf. (29 táxons) e *Prosopis* L. (27 táxons). Dentre as subfamílias, as mais ricas são Caesalpinioideae e Papilionoideae. Gêneros confirmados no Chaco possuem elevada riqueza e diversificação em florestas secas. Alguns, anteriormente incluídos em *Caesalpinia*, são restritos ao setor seco do Chaco. Outros gêneros, que também possuem predileção por regiões secas, possuem maior riqueza em locais mais úmidos do Chaco, como *Mimosa* e *Calliandra*. A distinção taxonômica revela considerável filtragem de espécies no Chaco, com ênfase no setor seco. Encontramos padrões para distribuição de táxons e verificamos que determinados gêneros, atualmente no Chaco, não estão bem amostrados. Espécies endêmicas, com requerimentos específicos para se estabelecerem, têm sido impactadas devido a redução das áreas nativas. Tais aspectos sugerem que a ocorrência e diversidade de táxons de distribuição ampla ou restrita estão fortemente ameaçadas. Neste sentido, são recomendáveis políticas de preservação de áreas de Chaco em toda a Ameríca do Sul.

Palavras – Chave: Fabaceae, precipitação, biogeografia, Leguminosae

Introdução

Fabaceae, com cerca de 19.500 espécies, configura como a terceira família mais rica de Angiospermas (Lewis *et al.* 2005). Estudos filogenéticos têm reconhecido o monofiletismo de Fabaceae (Chappill 1995; Doyle 1995; LPWG 2013; Wojciechowsk *et al.* 2004). Tradicionalmente a família agrega três subfamílias (Polhill 1981; Lewis *et al.* 2005). Mais recentemente em uma nova proposta de classificação, seis subfamílias são reconhecidas para Fabaceae (LPWG 2017).

De extrema importância econômica, a família se destaca como uma valorosa fonte de alimento, principalmente em relação a produção de proteína vegetal (Lewis *et al.* 2005). Fabaceae possui distribuição cosmopolita (DRYFLOR 2017) com representantes na maioria dos ecossistemas, onde geralmente lidera em riqueza de espécies. Além disso, a família possui como centro de diversidade as florestas secas (Doyle & Luckow 2003).

Nas formações sazonalmente secas da América do Sul as leguminosas se destacam não somente em diversidade (Lima *et al.* 2015) mas também em riqueza, como verificado no Cerrado, Caatinga e Chaco (Weiser & Godoy 2001; Felfili & Fagg 2007; Noguchi *et al.* 2009, Sartori *et al.* 2018). Na estrutura das comunidades vegetais do Chaco, Fabaceae representa um componente essencial (Ramella & Spichiger 1989; Spichiger *et al.* 1991). Apresentando ainda alto grau de endemismo, com cerca de 60% de espécies exclusivas (Lima *et al.* 2015).

Fabaceae agrega um conjunto de características que estão relacionadas ao seu surgimento em florestas estacionais deciduais e que favorecem o seu estabelecimento, tais como folhas compostas, testa da semente enrijecida, longos períodos de dormência e viabilidade de sementes, frutos e sementes adaptados à dispersão pelo vento ou fatores abióticos, além da capacidade de armazenamento e fixação de nitrogênio, fator este de relevância quando considerada a amplitude de distribuição da família (Sprent 2007). Tais características podem ser responsáveis pelos altos limites de tolerância apresentado pela família, contribuindo com o aumento dos níveis de riqueza, dominância e endemismo de espécies em áreas de florestas secas.

O Chaco é uma ecorregião que possui cerca de 1,080,000 km² (Olson *et al.* 2001) e é considerada a segunda maior formação de florestas secas da América do Sul (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000; Werneck 2011; Oakley & Prado 2011). A pluviosidade no Chaco forma um gradiente de leste a oeste, sendo que nas proximidades da cordilheira dos Andes são verificados valores inferiores a 400mm/ano e no sudeste do

Paraguai os valores chegam a 1500mm/ano. Dois setores são considerados no Chaco: o setor seco corresponde as áreas com médias pluviométricas de até 700mm/ano (Prado 1993; Pennington *et al.* 2000; Adamoli *et al.* 1990) e inclui grandes extensões do Paraguai, parte da Argentina e Bolívia; o setor úmido com mais de 1200mm/ano de pluviosidade/ano, inclui a Argentina e a borda oeste do Brasil.

Nas últimas décadas as formações chaquenhas têm sido gradativamente devastadas com o avanço da pecuária e agricultura em toda a sua extensão, o que tem colocado em risco a biodiversidade. Segundo Hueck & Walter (1966) uma área de 80.000km² foi estimada para o Chaco brasileiro, na década de 60. Posteriormente, nos anos 2000 os estudos estimam 8.000 km² de área (Abdon *et al.* 2007), ou seja, áreas discrepantes em termos de extensão o que sugere que a ecorregião tem recebido alto nível de degradação. Além disso, na Argentina, país que concentra a maior área de Chaco, este tipo de vegetação vem sendo devastada em ritmo crescente (Gasparri & Grau 2009; Gasparri *et al.* 2008).

O presente trabalho tem como objetivos responder as seguintes perguntas: (1) Qual é a diversidade de leguminosas arbóreas e arbustivas no Chaco? (2) Quais são os padrões de distribuição das Leguminosas no Chaco? (3) Existe filtragem de espécies no Chaco baseado na comparação entre setores e outras formações vegetacionais?

Material e métodos

Dados de ocorrências de espécies de Fabaceae no Chaco foram obtidas em consultas ao site *Global Biodiversity Information* (GBIF). Estes dados foram triados a partir das palavras-chave: Fabaceae e Leguminosae. Como filtro foram selecionadas apenas as ocorrências com dados de coordenadas geográficas. As ocorrências encontradas dentro dos limites estabelecidos do Chaco foram evidenciadas com a ajuda do software Qgis 2.18.

O hábito de crescimento foi considerado de acordo com a informação do coletor, e quando ausente, verificada em literatura especializada ou consulta a exsicatas de herbários *online*, sendo consideradas as plantas arbóreas e arbustivas. As espécies foram identificadas com base em literatura taxonômica, consulta ao material tipo e comparação com espécimes de herbários *online* (NY, MO, P), previamente identificados por especialistas. Os nomes botânicos foram verificados e atualizados em herbários *online* e/ou em literatura especializada mais recente.

A delimitação adotada para o Chaco segue Olson *et al.* (2001). Todos os dados de registros foram selecionados utilizando o software QGIS 2.18, onde foram evidenciadas as coletas presentes dentro dos limites da ecorregião do Chaco. Os dados de precipitação foram triados no QGIS 2.18, sendo possível a delimitação dos diferentes setores baseados na precipitação, encontrados no Chaco. Os dados climáticos foram obtidos a partir do banco de dados www.worldclim.org, onde foram utilizados dados das médias de precipitação anual entre os anos de 1970 a 2000.

O reconhecimento de dois setores, seco e úmido, não inclui o intervalo de pluviosidade entre 700 a 1200mm/ano conforme estudos anteriores. Neste estudo são considerados três setores: seco entre 358.8mm/ano a 700mm/ano, semiúmido entre 701mm/ano e 1200mm/ano e úmido de 1201mm/ano a 1541mm/ano, conforme a pluviosidade média anual.

A distribuição dos táxons foi evidenciada utilizando o *software* Qgis 2.18, de forma que todos os registros foram levados em consideração. Para a avaliação de diferentes padrões de distribuição, consideramos os gêneros mais ricos, embora todos os gêneros tenham sido avaliados. Os padrões para amplamente distribuídos, predileção por áreas úmidas e áreas secas foi baseado no número de espécies e distribuição do táxon como um todo entre os três setores.

A distinção taxonômica (Δ *) foi calculada usando o Programa PAST (Hammer *et al.* 2001). A principal premissa de Δ * é que este valor tende a ser maior em comunidades onde as espécies, por exemplo, mais distintas em termos taxonômicos, pertencem ao maior agrupamento. Os dados foram categorizados em níveis taxonômicos: espécie, gênero e subfamília.

Resultados

Foram confirmados 295 táxons de leguminosas arbóreas e arbustivas, distribuídos em cinco subfamílias e 80 gêneros. Caesalpinioideae detém a maior riqueza com 199 táxons (69%), seguida por Papilionoideae com 62 táxons (21%)

O setor semiumido, com 246 táxons, foi o que apresentou maior riqueza de leguminodas, seguido pelo setor úmido, com 174 táxons e o setor seco, com 123 táxons.

Caesalpinioideae possui ampla distribuição em todos os setores (Figura 1A) sendo também a mais rica nos setores seco (78% das espécies), semiúmido (67%) e úmido

(64%) (Figura 1A). Papilionoideae apresentou e abundância de espécies desta subfamília nos setores semiúmido e úmido (Figura 1B). Cercidoideae possui distribuição relativamente uniforme em todos os setores do Chaco, com baixa riqueza (Figura 1C). Detarioideae ocorre em áreas mais úmidas do Chaco, sendo que no setor seco representa 2% dos táxons, 4% no setor semiúmido e 5% no setor úmido (Figura 1D). Em relação a subfamília Dialioideae, está presente apenas nos setores semiúmido e úmido, com baixa riqueza e abundância (Figura 1E). Dentre os gêneros confirmados se destacam em riqueza *Mimosa* (50 táxons), *Senna* (28), *Prosopis* (27) e *Bauhinia* (20).

Os gêneros mais ricos citados anteriormente, além da elevada riqueza também são amplamente distribuídos no Chaco. Gêneros com ocorrência em todos os setores incluem *Mimosa*, *Senegalia*, *Senna*, *Prosopis*, *Vachellia* e *Bauhinia* (Figura 2). Quando excluídos os gêneros amplamente distribuídos e de maior riqueza, observamos maior riqueza nos setores semiúmido e úmido de *Inga*, *Calliandra* e *Machaerium* (Figura 3). No setor seco é verificada maior riqueza de espécies apenas para os gêneros que foram desmembrados de *Caesalpinia* nos últimos trabalhos de filogenia Gagnon *et al.* (2016), como *Cenostigma* (3 táxons), *Denisophytum* (1) e *Erythrostemon* (5) (Figura 4).

Prosopis e *Mimosa*, apesar de amplamente distribuídos e de representarem dois dos gêneros mais ricos no Chaco, diferem quanto à riqueza em relação aos setores. *Prosopis* é mais rico no setor seco (23 táxons), diminuindo o número de espécies no setor semiúmido (17) e úmido (8). *Mimosa*, no setor seco possui menor riqueza (14 táxons) se comparado aos setores semiúmido (44) e úmido (30). Dentre os 80 gêneros confirmados, seis apresentam distribuição restrita e poucos registros, como: *Apurimacia*, *Otholobium*, *Prosopidastrum*, *Ramorinoa*, *Sophora* e *Zuccagnia* (Figura 5).

De todos os gêneros analisados, com exclusão dos já citados anteriormente, 37, o padrão de distribuição não responde às premissas adotadas para este trabalho, 24 possuem predileção por áreas úmidas e 3 gêneros predileção por áreas secas.

Nos setores de maior riqueza, semiúmido e úmido, ocorrem 271 táxons. Dentre estes, 54% dos táxons são compartilhados. Nos setores seco e úmido é verificado o menor compartilhamento de táxons. Dos 238 táxons registrados, apenas 25% são compartilhados. Já entre os setores seco e semiúmido, dos 270 táxons, 35% são compartilhados. O setor semiúmido possui 55 táxons exclusivos (22%), seguido do setor úmido com 25 táxons (14%) e o setor seco com 24 (20%) (Figura 6).

A distinção taxonômica para a comunidade de leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco corresponde a 2,31. Para o setor seco encontramos o valor de 2,18, para o semiúmido 2,49 e para o úmido 2,41 (Tabela 2).

Discussão

Este estudo demonstrou a evidente riqueza de árvores e arbustos de Leguminosae no Chaco. A grande diversidade de Leguminosae no Chaco já foi demonstrada em outros estudos (Noguchi *et al.* 2009; Carvalho & Sartori 2014). Leguminosae é a maior família arbórea do mundo (Beech *et al.* 2017) e a que mais contribui para a riqueza da flora nos neotrópicos (Gentry 1988). O Chaco detém a maior riqueza de espécies de leguminosas lenhosas nas florestas sazonalmente secas da América do Sul, com 515 espécies (Lima *et al.* 2015). Entretanto, o delineamento adotado por Lima *et al.* (2015) para o Chaco difere da delimitação considerada no presente estudo. Segundo Lima *et al.* (2015) as regiões próximas da Amazônia, Pantanal e Cerrado foram amostradas como pertencentes ao Chaco. Este aspecto difere da delimitação reconhecida neste trabalho para a ecorregião do Chaco, onde encontramos 295 táxons

No Novo Mundo em locais mais úmidos é verificada maior riqueza e diversidade de plantas quando comparados as regiões mais secas (Gentry 1988). Nos setores úmidos e semiúmidos do Chaco constatamos que Fabaceae detém maior riqueza de espécies. Este aspecto é verificado para a família em florestas do Novo Mundo e da África, o que sugere adaptações dos seus representantes à climas adversos (Gentry 1988; Pennington *et al.* 2001).

Caesalpinioideae l.s. é a mais diversa no Chaco. Esta subfamília em proposta de classificação recente agrega o clado Mimosóide (LPWG 2017), com gêneros como *Prosopis* e *Mimosa* de maior riqueza no Chaco. Espécies de Fabaceae têm a capacidade para a fixação de nitrogênio atmosférico devido a associação com bactérias. As características morfológicas das leguminosas garantem possivelmente o sucesso ecológico em relação as demais que não nodulam, o que permite a ocupação de ambientes desfavoráveis (Wink & Mohamed 2003). No Chaco, representantes da subfamília Caesalpinioideae possuem em sua grande maioria a capacidade para a fixação de nitrogênio.

Embora Papilionoideae seja a subfamília mais rica em Fabaceae com cerca de 13.000 espécies (Lewis *et al.* 2005), esta não foi a mais diversa no Chaco. A amostragem limitada a árvores e arbustos deve ter sido fundamental para esse resultado, pelo elevado número de espécies herbáceas e trepadeiras desta subfamília.

Detarioideae e Dialioideae prevalecem em locais mais úmidos. Em Detarioidee, os gêneros *Hymenaea*, *Copaifera*, *Guibourtia* ocorrem em florestas tropicais principalmente na Floresta Amazônica, Atlântica (Ribeiro *et al.* 2015; Pinto *et al.* 2017) e Florestas secas, a exemplo de *Guibourtia* (Pinto *et al.* 2017). As espécies de Detarioideae, aqui confirmadas, possuem frutos com tecidos carnosos ou sementes ariladas (*Hymenaea*, *Copaifera*, *Guibourtia*), cujo modo de dispersão depende de animais (Tosso *et al.* 2017). No caso de Dialioideae, a subfamília possui distribuição mais restrita às florestas tropicais, com maior riqueza na Floresta Amazônica (Zimmerman *et al.* 2017). Vale ressaltar que as espécies principalmente de Dialioideae, ocorrem no setor semiúmido, em regiões limítrofes a outras formações como o Cerrado e o Pantanal. Cercidoideae, representada basicamente pelo gênero *Bauhinia*, possui ampla distribuição com representantes nos três setores do Chaco.

Dentre os gêneros mais representativos, confirmamos a ocorrência daqueles que são típicos de áreas secas, como *Prosopis*, *Mimosa, Senegalia* e *Vachellia*. *Prosopis* com centro de diversidade na América do Sul, possui a maior riqueza de espécies em formações chaquenhas, conforme verificado para a Argentina, Bolívia e Paraguai (Catalano *et al.* 2008). *Mimosa* possui distribuição relacionada às regiões mais secas, com elevada riqueza na Caatinga, por exemplo (Machado *et al.* 1997; Griz & Machado 2001). Além disso, o gênero tem alta diversificação na região central do Brasil (Cerrado), com adaptações a climas secos e quentes (Barneby 1991; Grether et al 1996; Simon & Proença, 2000; Villiers 2002). Isso demonstra que apesar de constituir um gênero típico de regiões secas, a sua diversificação também ocorreu em locais de umidade mais elevada (Simon *et al.* 2011), conforme observado nos distintos setores do Chaco.

Dos seis gêneros distribuídos amplamente nos setores, quatro deles (*Mimosa*, *Prosopis*, *Senegalia* e *Vachellia*) pertencem ao clado Mimosóide, incluídos na subfamília Caesalpinioideae. Verificamos uma predileção na ocorrência dos gêneros *Inga*, *Calliandra* e *Machaerium* por setores mais úmidos. *Inga* possui ampla diversificação em florestas úmidas como as Florestas Atlântica e Amazônica (Pennington 1997), assim como *Machaerium* (Filardi 2011). Desta forma, observamos que a predileção de *Inga* e

Machaerium no setor com níveis de precipitação que podem alcançar 1500mm/ano é corroborada com os registros de ocorrência de seus ambientes preferenciais. Ainda, *Inga* possui frutos com estruturas entumecidas e assim, relação com a dispersão zoocórica (ver capítulo 2). Desta forma, se espera que a diversificação e distribuição deste gênero seja maior em áreas mais úmidas (Flemming 1979). As espécies de *Calliandra* se encontram em regiões mais úmidas, no caso os setores semiúmido e úmido, que têm contato com o Cerrado (Souza *et al.* 2013; Prado *et al.* 1992). *Calliandra* é diversa em savanas sob baixa e média altitudes, principalmente em florestas ribeirinhas (Barneby 1998). De forma geral, a distribuição destes três gêneros sugere que formações vegetacionais limítrofes ao Chaco influenciam na sua florística.

Táxons com baixa riqueza e com número reduzido de registros de ocorrência podem ou não ser endêmicos do Chaco. *Apurimacia dolichocarpa*, *Zuccagnia puncta* e *Ramorinoa girolae* são endêmicas do Chaco argentino e com distribuição restrita, sendo que as duas últimas pertencem a gêneros monoespecíficos. *Prosopis* possui alta diversificação e espécies endêmicas no Chaco. *Prosopis rubriflora* é um exemplo de endemismo no Chaco, com registros somente no Paraguai e Brasil. Por outro lado, determinados gêneros tiveram poucos registros, como *Arquita*, *Otholobium*, *Sophora* e *Prosopidastrum*. No entanto, era esperado que estes quatro gêneros apresentassem maior diversidade e abundância no Chaco, conforme vários estudos (Stirton 1989, Palacios & Hoc 2005, Ulibarri 2005, Funes & Cabido 2008). Os baixos registros de ocorrência refletem na restrição ou em lacunas dos dados de distribuição geográfica dos táxons, que podem ser resultantes da diminuição crescente de áreas chaquenhas. O Chaco tem sido impactado nas últimas décadas o que tem contribuído para a redução de suas áreas e dos elementos de sua biodiversidade. Na Argentina, por exemplo, é verificada a maior degradação do Chaco (Grau *et al.* 2015) sobretudo na região subtropical (Gasparri & Grau 2009; Gasparri *et al.* 2008). No Brasil, a extensão do Chaco parece ter sido drasticamente reduzida entre a década de 60 e os anos 2000 (Hueck & Walter 1966; Abdon *et al.* 2007).

Dentre todos os setores, menor riqueza e compartilhamento de espécies são constatados no setor seco. Entretanto, este setor conjuntamente com o semiúmido, apresentam considerável compartilhamento de espécies (95 táxons). Em contraste, os setores seco e úmido apresentam menor compartilhamento (60 táxons). Os setores semiúmido e úmido compartilham o maior número de espécies (154 táxons) e acumulam os valores mais elevados de precipitação, sobretudo se comparados ao setor seco, com

índices inferiores a 260mm/ano. Tais dados sugerem um efeito da precipitaçao sobre variação de caracteres funcionais das comunidades vegetais com implicações funcionais. (Moles *et al.* 2014) Neste sentido, registramos variações de traços (tipo de fruto, síndromes de dispersão) e na composição florística de leguminosas, sob diferentes regimes de precipitação

O setor seco, apesar de menor riqueza, possui considerável registro de espécies exclusivas (20%). O setor semiúmido é considerado o mais diverso em termos taxonômicos e possui o maior número de espécies exclusivas, por outro lado o setor úmido, apresenta proporcionalmente menor número de espécies exclusivas dentre todos os setores. Além da maior pluviosidade as áreas de Chaco consideradas como setor semiúmido correspondem aquelas que fazem contato direto com outras formações vegetacionais. Este aspecto sugere que a flora deste setor recebe influência de formações como Cerrado e Pantanal (Lehn *et al.* 2008; Pereira da Costa *et al.* 2010). Determinadas espécies do setor semiúmido não ocorrem nas outras regiões do Chaco, como o setor seco, onde a precipitação é muito baixa e provavelmente funciona como um filtro para espécies mais adaptadas as regiões úmidas. O dado encontrado para o setor úmido possivelmente está relacionado ao grande compartilhamento de espécies entre este setor e o setor semiúmido. Além disso, o setor úmido recebe menos influência de outras formações vegetacionais. A florística do Pampa é altamente influenciada por espécies do Chaco (Cabrera & Willink 1973). Entretanto, a composição florística deste local inclui predominantemente espécies herbáceas, das famílias Asteraceae e Poaceae. Sendo assim, o Pampa e o Chaco compartilham espécies, porém com baixa riqueza de Fabaceae.

Resultado da distinção taxonômica verificado para as leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco (Δ* 2,31) é menor que aqueles obtidos para todos os hábitos de crescimento da ecorregião (Δ* 3.47) e de áreas secas sul-americanas, como as Florestas sazonais (Δ* 3.54) (Lima *et al.* 2015). Possivelmente se leguminosas de hábitos fossem incluídas a distinção taxonômica seria aumentada, porém distante dos valores obtidos para o Cerrado hipersazonal (Δ * 4.05) e Cerrado não alagável (Δ * 4.06) (Silva & Batalha 2006).

Os valores encontrados de distinção taxonômica revelam que, estes, quando comparados a outras formações anteriormente citadas, apontam para uma maior filtragem de espécies no Chaco, ou seja, as espécies nesta região apresentam características morfológicas, anatômicas e fisiológicas que as garantem maior sucesso na ocupação de

áreas de Chaco (Cornwell *et al.* 2006). Ainda, quando analisamos estes valores entre os setores do Chaco, observamos que no semiúmido é menor a filtragem de espécies, quando considerada também a diversidade taxonômica. As plantas do Chaco talvez se adaptem melhor em condições intermediárias, no caso o setor semiúmido (Δ * 2,49), em que seu valor de distinção taxonômica ultrapassa o valor para toda a ecorregião, assim como do setor úmido (2,41). No setor seco observamos uma maior filtragem, ou seja, as condições climáticas adversas da região, com valores de precipitação abaixo de 300mm/ano possivelmente beneficiem alguns táxons que possuem determinadas adaptações favoráveis ao seu estabelecimento.

Considerações Finais

O reconhecimento de setores no Chaco, segundo valores médios de precipitação anual, evidencia a especificidade de grupos taxônomicos por locais secos, semiúmidos e úmidos, aspectos que favorecem o entendimento dos padrões de distribuição das leguminosas no Chaco. Neste sentido é relevante destacar que gêneros tidos como característicos de áreas secas, no Chaco não apenas apresentam ampla distribuição, mas também elevada riqueza de espécies em locais com maior precipitação. Neste sentido, embora determinados gêneros sejam caracteristicos de áreas secas, sua diversificação se expandiu para áreas mais úmidas. Por fim, o Chaco embora detenha áreas com baixos índices de precipitação, tem dois terços de seu território em áreas submetidas a elevada quantidade de chuca, o que confere a ecorregião uma heterogeneidade florística única.

Espécies endêmicas têm sido impactadas devido a diminuição de suas áreas preferenciais, o que tem resultado na perda ou redução de suas populações. A crescente diminuição de áreas nativas de Chaco substituídas por áreas para pastagem e agricultura tem colocado em risco a diversidade da ecorregião.

Referências Bibliográficas

Abdon, M. D. M., SILVA, J., Souza, I. D. M., Romon, V. T., Rampazzo, J., & Ferrari, D. L. (2007). Desmatamento no bioma Pantanal até o ano 2002: relações com a fitofisionomia e limites municipais. *Embrapa Informática Agropecuária-Artigo em periódico indexado*.

ADAMOLI, J., SENNHAUSER, E., ACERO J.M & RESCIA, A. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, p. 491-500.

Barneby, R. C. (1991). Sensitivae Censitae. A description of the genus Mimosa L. (Mimosaceae) in the New World. Mem. New York Bot.

Barneby, R. C., Stergios, B., Cowan, R. S., Berry, P. E., Zarucchi, J. L., Wunderlin, R. P. & Xena, N. (1998). Caesalpiniaceae. *Flora of the Venezuelan Guayana* (4), 1-121.

Beech, E., Rivers, M., Oldfield, S. & Smith, P. P. (2017). GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *Journal of Sustainable Forestry*, *36*(5), 454-489.

Cabrera, A. L. & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América latina*. Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, p. 117.

Catalano, S. A., Vilardi, J. C., Tosto, D., & Saidman, B. O. (2008). Molecular phylogeny and diversification history of Prosopis (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *93*(3), 621-640.

Chappill, J. A. (1995). Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. *Advances in legume systematics, part*, (7) 1-9.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, *87*(6), 1465-1471.

Da Silva, I. A. & Batalha, M. A. (2006). Taxonomic distinctness and diversity of a hyperseasonal savanna in central Brazil. *Diversity and distributions*, *12*(6), 725-730.

de Souza, É. R., Lewis, G. P., Forest, F., Schnadelbach, A. S., van den Berg, C., & de Queiroz, L. P. (2013). Phylogeny of Calliandra (Leguminosae: Mimosoideae) based on nuclear and plastid molecular markers. *Taxon*, *62*(6), 1200-1219.

Doyle, J. J. & Luckow, M. A. (2003). The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant physiology*, *131*(3), 900-910.

Doyle, J. J., Doyle, J. L. & Palmer, J. D. (1995). Multiple independent losses of two genes and one intron from legume chloroplast genomes. *Systematic Botany*, 272-294.

DRYFLOR: Latin American Seasonally Dry Tropical Forest Floristic Network

Felfili, J. M., Nascimento, A. R. T., Fagg, C. W. & Meirelles, E. M. (2007). Floristic composition and community structure of a seasonally deciduous forest on limestone outcrops in Central Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, *30*(4), 611-621.

Filardi, F. L. R., De Lima, H. C., Klitgaard, B. B. & Sartori, Â. L. B. (2013). Taxonomy and nomenclature of the neotropical Machaerium hirtum complex (Leguminosae, Papilionoideae). *Brittonia*, *65*(2), 154-170.

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

Funes, G. & Cabido, M. (2008). Relaciones florısticas y caracterısticas regenerativas en Apurimacia dolichocarpa (Fabaceae), especie endemica del centro de Argentina. *Phytocoenologia*, *38*(1-2), 107Ð115.

Gasparri, N. I. & Grau, H. R. (2009). Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest ecology and Management*, *258*(6), 913-921.

Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1-34.

Grau, H. R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinaro, S. & Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, *123*, 40-46.

Grether, R., Camargo-Ricalde., S.L. & Martınez-Bernal, A. (1996). Especies del generovMimosa (Leguminosae) presentes en Mexico. *Boletın de la Sociedad Botanica de México* 58,149–152.

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.

Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan P.D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1–9

Hueck, K., & Walter, H. (1966). *Die Wälder Südamerikas: Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung.*

Lehn, C. R., Alves, F. M. & Damasceno Junior, G. A. (2008). Florística e fitossociologia de uma área de cerrado sensu stricto na região da borda oeste do Pantanal, Corumbá, MS, Brasil. *Pesquisas, Botânica*, *59*, 129-142.

Lewis, G. P. (2005). *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens Kew.

Lima, J. R., Tozzi, A. M. & Mansano, V. F. (2015). A checklist of woody Leguminosae in the South American Corridor of Dry Vegetation. *Phytotaxa*, *207*(1), 1-38.

LPWG (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon*, *66*(1), 44-77.

LPWG. (2013). Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany*, (89), 3-9.

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.

Moles, A. T., Perkins, S. E., Laffan, S. W., Flores-Moreno, H., Awasthy, M., Tindall, M. L. & Anand, M. (2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, *25*(5), 1167-1180.

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.

Oakley, L. J. & Prado, D. E. (2011). El dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del arco Pleistocénico en la República del Paraguay. *Rojasiana*, *10*(1), 55-75.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C. ... & Loucks, C. J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, *51*(11), 933-938.

Palacios, R. A., & Hoc, P. S. (2005). Revisión del género Prosopidastrum (Leguminosae) para la Argentina.

Pennington, R. T., Lavin, M., Ireland, H., Klitgaard, B., Preston, J. & Hu, J. M. (2001). Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast trnL intron. *Systematic Botany*, *26*(3), 537-557.

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

Pennington, T. D. (1997). *The genus Inga: botany*. Royal Botanic Gardens.
Pereira da Costa, C., Nunes da Cunha, C. & Cardoso Costa, S. (2010). Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT. *Biota Neotropica*, *10*(3).

Pinto, R.B., Mansano, V.D.F., SARTORI, Â.L.B. & TOZZI, A.M.G.D.A. (2017). Revisiting The Taxonomic Diversity of Guibourtia In The Neotropics (LEGUMINOSAE, DETARIOIDEAE). *Phytotaxa*, *327*(2), 130-140.

Polhill, R.M (1981) Dalbergieae. In Advances in Legume Sys- tematics. Eds. R M Polhill and P H Raven.. *Royal Botanic Gardens, Kew*, 233-242

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

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

Prado, D. E., Gibbs, P. E., Pott, A. & Pott, V. J. (1992). The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries.–Chapman & Hall, London*.

Ramella, L. & Spichiger, R. (1989). Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea*, *44*(2).

Ribeiro, R. D., Cardoso, D.B.O.S., & de Lima, H. C. (2015). A new species of Hymenaea (Leguminosae: Caesalpinioideae) with a revised identification key to the genus in the Brazilian Atlantic Forest. *Systematic Botany*, *40*(1), 151-156.

Sartori, A. L. B., Pott, V.J., Pott, Arnildo., Carvalho F. S. (2018). Checklist Das Angiospermas Do Chaco De Mato Grosso Do Sul. *Iheringia Serie Botanica*, (73) 22-33.

Simon, M. F. & Proença, C. (2000). Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism?. *Biological conservation*, *96*(3), 279-296.

Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Särkinen, T. E., Dutra, V. F. & Hughes, C. E. (2011). The evolutionary history of Mimosa (Leguminosae): toward a phylogeny of the sensitive plants. *American Journal of Botany*, *98*(7), 1201-1221.

Spichiger, R., Ramella, L., Palese, R., & Mereles, F. (1991). Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. III. *Candollea*, *46*(2), 541-564.

Sprent J.I. (2007). Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. *New Phytologist*, 174(1) p. 11-25.

Stirton, C. H. (1989). *A Revision of Otholobium CH Stirton (Papilionoideae, Leguminosae)* (Doctoral dissertation, University of Cape Town).

Tosso, F., Hardy, O. J., Doucet, J. L., Daïnou, K., Kaymak, E. & Migliore, J. (2018). Evolution in the Amphi-Atlantic tropical genus Guibourtia (Fabaceae, Detarioideae), combining NGS phylogeny and morphology. *Molecular phylogenetics and evolution*, *120*, 83-93.

Ulibarri, E. A. (2008). Los géneros de Caesalpinioideae (Leguminosae) presentes en Sudamérica. *Darwiniana*, 69-163.

Villiers, J.F. 2002 . Tribe Mimoseae. In D. J. Du Puy, J.-N. Labat, R. Rabevohitra, J.-F. Villiers, J. Bosser, and J. Moat [eds.], Leguminosae of Madagascar, 159 – 223. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Weiser, V. D. L. & Godoy, S. A. P. D. (2001). Floristic composition in a hectare of cerrado stricto sensu hectare in the ARIE-Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta botanica brasilica*, *15*(2), 201-212.

Werneck, F. P., Costa, G. C., Colli, G. R., Prado, D. E. & Sites Jr, J. W. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidencegeb. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(2), 272-288.

Wink, M. & Mohamed, G. I. (2003). Evolution of chemical defense traits in the Leguminosae: mapping of distribution patterns of secondary metabolites on a molecular phylogeny inferred from nucleotide sequences of the rbcL gene. *Biochemical Systematics and Ecology*, *31*(8), 897-917.

Wojciechowski, M. F., Lavin, M. & Sanderson, M. J. (2004). A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. *American journal of botany*, *91*(11), 1846-1862.

Zimmerman, E., Herendeen, P. S., Lewis, G. P. & Bruneau, A. (2017). Floral evolution and phylogeny of the Dialioideae, a diverse subfamily of tropical legumes. *American journal of botany*, *104*(7), 1019-1041.

Tabela 1. Lista de subfamílias, gêneros e espécies de Fabaceae encontradas no Chaco.

Espécie
Caesalpinioideae
Acaciella angustissima (Mill.) Britton & Rose
Albizia inundata (Mart.) Barneby & J.W.Grimes
Albizia niopoides (Spruce ex Benth.) Burkart
Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan
Anadenanthera colubrina var. *cebil* (Griseb.) Altschul
Anadenanthera peregrina Speg.
Anadenanthera peregrina var. *falcata* (Benth.) Altschul
Arquita mimosifolia (Griseb.) Gagnon, G.P.Lewis & C.E.Hughes
Calliandra brevicaulis Micheli
Calliandra brevicaulis var. glabra Chodat & Hassl.
Calliandra dysantha var. *opulenta* Barneby
Calliandra foliolosa Benth.
Calliandra haematocephala var. *boliviana* (Britton) Barneby
Calliandra harrisii (Lindl.) Benth.
Calliandra longipes Benth.
Calliandra parvifolia (Hook. & Arn.) Speg.
Cenostigma marginatum (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis
Cenostigma pluviosum (DC.) Gagnon & G.P.Lewis
Cenostigma pluviosum var. *peltophoroides* (Benth.) Gagnon & G.P.Lewis
Centrolobium microchaete (Mart. ex Benth.) H.C.Lima
Chamaecrista amambaya (H.S.Irwin & Barneby) H.S.Irwin & Barneby
Chloroleucon chacoense (Burkart) Barneby & J.W.Grimes
Chloroleucon foliolosum (Benth.) G.P.Lewis
Chloroleucon tenuiflorum (Benth.) Barneby & J.W.Grimes
Cojoba arborea (L.) Britton & Rose
Denisophytum stuckertii (Hassl.) Gagnon & G.P.Lewis
Diptychandra aurantiaca Tul.
Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong
Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.
Enterolobium timbouva Mart.
Erythrostemon argentinus (Burkart) Gagnon & G.P.Lewis
Erythrostemon coluteifolius (Griseb.) Gagnon & G.P.Lewis
Erythrostemon exilifolius (Griseb.) Gagnon & G.P.Lewis
Erythrostemon fimbriatus (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis
Erythrostemon gilliesii (Hook.) Klotzsch
Gleditsia amorphoides Taub.
Inga adenophylla Pittier
Inga affinis DC.

Inga approximata T.D.Penn.
Inga edulis Mart.
Inga laurina (Sw.) Willd.
Inga marginata Willd.
Inga punctata Willd.
Inga saltensis Burkart
Inga uraguensis Hook. & Arn.
Inga vera Willd.
Libidibia paraguariensis (D.Parodi) G.P.Lewis
Lophocarpinia aculeatifolia (Burkart) Burkart
Microlobius foetidus (Jacq.) M.Sousa & G.Andrade
Mimosa albida Humb. & Bonpl. ex Willd.
Mimosa altoparanensis Burkart
Mimosa barnebiana Fortunato & Tressens
Mimosa bifurca Benth.
Mimosa bifurca var. *hassleriana* (Chodat) Barneby
Mimosa bimucronata (DC.) Kuntze
Mimosa candelabrum Hassl.
Mimosa castanoclada Barneby & Fortunato
Mimosa craspedisetosa Fortunato & Palese
Mimosa daleoides Benth.
Mimosa dalyi Barneby
Mimosa detinens Benth.
Mimosa dolens var. *anisitsii* Lindm.
Mimosa dolens var. *rigida* (Benth.) Barneby
Mimosa dolens Vell.
Mimosa ephedroides Benth.
Mimosa farinosa Griseb.
Mimosa flocculosa Burkart
Mimosa glutinosa Malme
Mimosa hebecarpa Benth.
Mimosa hexandra Micheli
Mimosa insignis (Hassl.) Barneby
Mimosa invisa Colla
Mimosa morongii Britton
Mimosa myriophylla Bong. ex Benth.
Mimosa obstrigosa Burkart
Mimosa oligophylla Micheli
Mimosa oligophylla var. *pilosula* Burkart
Mimosa paraguariae Micheli
Mimosa paraguariae var. *chacoensis* Hassl.

Mimosa paraguariae var. *multiglandulosa* (Hassl.) Barneby
Mimosa parvipinna Benth.
Mimosa pellita Humb. & Bonpl. ex Willd.
Mimosa pigra L.
Mimosa pigra var. *dehiscens* (Barneby) Glazier & Mackinder
Mimosa plumosa Micheli
Mimosa polycarpa Kunth
Mimosa polycarpa var. *spegazzinii* (Pirotta ex Hook.f.) Burkart
Mimosa polycarpa var. *subandina* Barneby
Mimosa rojasii Hassl.
Mimosa sensibilis Griseb.
Mimosa sensibilis var. *aquidabani* Barneby
Mimosa sensibilis var. *sensibilis*
Mimosa sensibilis var. *urucumensis* Barneby
Mimosa somnians Humb. & Bonpl. ex Willd.
Mimosa tobatiensis Barneby & Fortunato
Mimosa troncosoae Fortunato & Barneby
Mimosa tweedieana Barneby ex Glazier & Mackinder
Mimosa uliginosa Chodat & Hassl.
Mimosa xanthocentra var. *mansii* (Mart.) Barneby
Mimozyganthus carinatus (Griseb.) Burkart
Parapiptadenia excelsa (Griseb.) Burkart
Parapiptadenia rigida (Benth.) Brenan
Parasenegalia visco (Lorentz ex Griseb.) Seigler & Ebinger
Parkinsonia aculeata L.
Parkinsonia praecox (Ruiz & Pav.)
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.
Piptadenia buchtienii Barneby
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macbr.
Piptadenia viridiflora (Kunth) Benth.
Piptadeniopsis lomentifera Burkart
Plathymenia reticulata Benth.
Pomaria rubicunda (Vogel) B.B.Simpson & G.P.Lewis
Pomaria rubicunda var. *hauthalii* (Harms) B.B.Simpson & G.P.Lewis
Prosopidastrum globosum (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart
Prosopis affinis Spreng.
Prosopis alba Griseb.
Prosopis alba var. *panta* Griseb.
Prosopis alpataco Phil.
Prosopis argentina Burkart
Prosopis caldenia Burkart

Prosopis campestris Griseb.
Prosopis chilensis Stuntz
Prosopis elata Burkart
Prosopis fiebrigii Harms
Prosopis flexuosa DC.
Prosopis hassleri Harms
Prosopis humilis Gill. ex Hook.
Prosopis kuntzei Harms
Prosopis nigra Hieron.
Prosopis nigra var. *longispina* Burkart
Prosopis nigra var. *ragonesei* Burkart
Prosopis nuda Schinini
Prosopis pugionata Burkart
Prosopis reptans Benth.
Prosopis rojasiana Burkart
Prosopis rubriflora Hassl.
Prosopis ruscifolia Griseb.
Prosopis sericantha Gill. ex Hook.
Prosopis strombulifera Benth.
Prosopis torquata DC.
Prosopis vinalillo Stuck.
Pseudosenegalia feddeana (Harms) Seigler & Ebinger
Pterogyne nitens Tul.
Samanea tubulosa (Benth.) Barneby & J.W.Grimes
Schizolobium parahyba (Vell.) S.F.Blake
Senegalia emilioana (Fortunato & Ciald.) Seigler & Ebinger
Senegalia etilis (Speg.) Seigler & Ebinger
Senegalia gilliesii (Steud.) Seigler & Ebinger
Senegalia langsdorfii (Benth.) Seigler & Ebinger
Senegalia loretensis (J.F.Macbr.) Seigler & Ebinger
Senegalia martii (Benth.) Seigler & Ebinger
Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose
Senegalia praecox (Griseb.) Seigler & Ebinger
Senegalia tucumanensis (Griseb.) Seigler & Ebinger
Senna alata (L.) Roxb.
Senna aphylla (Cav.) H.S.Irwin & Barneby
Senna cernua (Balb.) H.S.Irwin & Barneby
Senna chloroclada (Harms) H.S.Irwin & Barneby
Senna corymbosa (Lam.) H.S.Irwin & Barneby
Senna crassiramea (Benth.) H.S.Irwin & Barneby
Senna macranthera (Collad.) H.S.Irwin & Barneby

Senna morongii (Britton) H.S.Irwin & Barneby
Senna multiglandulosa (Jacq.) H.S.Irwin & Barneby
Senna multijuga (Rich.) H.S.Irwin & Barneby
Senna neglecta (Vogel) H.S.Irwin & Barneby
Senna occidentalis (L.) Link
Senna pendula (Willd.) H.S.Irwin & Barneby
Senna pendula var. *eriocarpa* (Griseb.) H.S.Irwin & Barneby
Senna pendula var. *glabrata* (Vogel) H.S.Irwin & Barneby
Senna pendula var. *missionum* H.S.Irwin & Barneby
Senna pendula var. *ovalifolia* Irwin & Barneby
Senna pendula var. *paludicola* H.S.Irwin & Barneby
Senna pendula var. *recondita* H.S.Irwin & Barneby
Senna reticulata (Willd.) H.S.Irwin & Barneby
Senna rugosa (G.Don) H.S.Irwin & Barneby
Senna silvestris (Vell.) H.S.Irwin & Barneby
Senna silvestris var. *guaranitica* (Chodat & Hassl.) H.S.Irwin & Barneby
Senna silvestris var. *unifaria* H.S.Irwin & Barneby
Senna spectabilis (DC.) H.S.Irwin & Barneby
Senna spectabilis var. *excelsa* (Schrad.) H.S.Irwin & Barneby
Senna spiniflora (Burkart) H.S.Irwin & Barneby
Senna subulata (Griseb.) H.S.Irwin & Barneby
Stryphnodendron obovatum Benth.
Tachigali aurea Tul.
Tachigali vulgaris L.F.Gomes da Silva & H.C.Lima
Vachellia albicorticata (Burkart) Seigler & Ebinger
Vachellia aroma (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger
Vachellia astringens (Gillies) Speg.
Vachellia caven (Molina) Seigler & Ebinger
Vachellia curvifructa (Burkart) Seigler & Ebinger
Vachellia farnesiana (L.) Wight & Arn.
Vachellia macracantha (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Seigler & Ebinger
Zapoteca formosa (Kunth) H.M.Hern.
Zapoteca scutellifera (Benth.) H.M.Hern.
Zuccagnia punctata Cav.
Zygia cataractae (Kunth) L.Rico
Zygia cauliflora (Willd.) Killip
Zygia morongii Barneby & J.W.Grimes
Zygia pithecolobioides (Kuntze) Barneby & J.W.Grimes
Cercidoideae
Bauhinia aculeata subsp. *grandiflora* (Juss.) Wunderlin
Bauhinia anomala Hassl.

Bauhinia argentinensis Burkart
Bauhinia argentinensis var. *megasiphon* (Burkart) Fortunato
Bauhinia bauhinioides J.F.Macbr.
Bauhinia cheilantha (Bong.) Steud.
Bauhinia estrellensis Hassl.
Bauhinia forficata Link
Bauhinia forficata subsp. *pruinosa* (Vogel) Fortunato & Wunderlin
Bauhinia hagenbeckii Harms
Bauhinia longicuspis Spruce ex Benth.
Bauhinia mollis D.Dietr.
Bauhinia mollis var. *notophila* (Griseb.) Fortunato
Bauhinia pentandra (Bong.) Steud.
Bauhinia pulchella Benth.
Bauhinia rufa Steud.
Bauhinia ungulata L.
Bauhinia ungulata var. *cuiabensis* (Bong.) Vaz
Bauhinia uruguayensis Benth.
Bauhinia vespertilio S.Moore
Detarioideae
Copaifera laevis Dwyer
Copaifera langsdorffii Desf.
Copaifera langsdorffii var. *glabra* (Vogel) Benth.
Copaifera langsdorffii var. *grandifolia* Benth.
Cynometra bauhiniifolia Benth.
Cynometra bauhiniifolia var. meridiana Dwyer
Guibourtia chodatiana (Hassl.) J.Léonard
Hymenaea courbaril L.
Hymenaea courbaril var. *stilbocarpa* (Hayne) Y.T.Lee & Langenh.
Hymenaea martiana Hayne
Hymenaea stigonocarpa Mart. ex Hayne
Hymenaea stigonocarpa var. *pubescens* Benth.
Dialioideae
Apuleia leiocarpa J.F.Macbr.
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith
Papilionoideae
Acosmium cardenasii H.S.Irwin & Arroyo
Amburana cearensis (Allemão) A.C.Sm.
Andira inermis (W.Wright) DC.
Andira vermifuga (Mart.) Benth.
Apurimacia dolichocarpa (Griseb.) Burkart
Coursetia hypoleuca (Speg.) Lavin
Cyclolobium brasiliense Benth.

Dahlstedtia muehlbergiana (Hassl.) M.J.Silva & A.M.G.Azevedo
Dalbergia foliolosa Benth.
Dipteryx alata Vogel
Erythrina crista-galli L.
Erythrina falcata Benth.
Erythrina mulungu Mart. ex Benth.
Erythrina similis Krukoff
Geoffroea decorticans (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart
Geoffroea spinosa Jacq.
Holocalyx balansae Micheli
Leptolobium dasycarpum Vogel
Leptolobium elegans Vogel
Lonchocarpus hedyosmus Miq.
Lonchocarpus lilloi (Hassl.) Burkart
Lonchocarpus neei M.Sousa
Lonchocarpus nitidus Benth.
Lonchocarpus pluvialis Rusby
Luetzelburgia sotoi D.B.O.S.Cardoso, L.P.Queiroz & H.C.Lima
Machaerium acutifolium Vogel
Machaerium eriocarpum Benth.
Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld
Machaerium isadelphum (E.Mey.) Standl.
Machaerium latifolium Rusby
Machaerium paraguariense Hassl.
Machaerium scleroxylon Tul.
Machaerium stipitatum Vogel
Machaerium villosum Vogel
Muellera campestris (Mart. ex Benth.) M.J.Silva & A.M.G.Azevedo
Muellera fluvialis (Lindm.) Burkart
Muellera nudiflorens (Burkart) M.J.Silva & A.M.G.Azevedo
Muellera sericea (Micheli) M.J.Silva & A.M.G.Azevedo
Myrocarpus frondosus Allem.
Myroxylon peruiferum L.f.
Nissolia fruticosa Jacq.
Nissolia fruticosa var. *guatemalensis* (Rose) Rudd
Ormosia bolivarensis (Rudd) C.H.Stirt.
Otholobium higuerilla (Gillies ex Hook.) J.W.Grimes
Otholobium munyense (J.F.Macbr.) J.W.Grimes
Platymiscium fragrans Rusby
Platymiscium pinnatum (Jacq.) Dugand
Platypodium elegans Vogel

Poecilanthe parviflora Benth.
Pterocarpus santalinoides L'Hér. ex DC.
Pterodon emarginatus Vogel
Ramorinoa girolae Speg.
Sesbania punicea Benth.
Sesbania virgata (Cav.) Pers.
Sophora linearifolia Griseb.
Sweetia atrata Mohlenbr.
Sweetia fruticosa Spreng.
Sweetia fruticosa var. *hassleri* Yakovlev
Sweetia fruticosa var. *paraguariensis* (Hassl.) Yakovlev
Tipuana tipu (Benth.) Kuntze
Trischidium molle (Benth.) H.E. Ireland
Vatairea macrocarpa Ducke

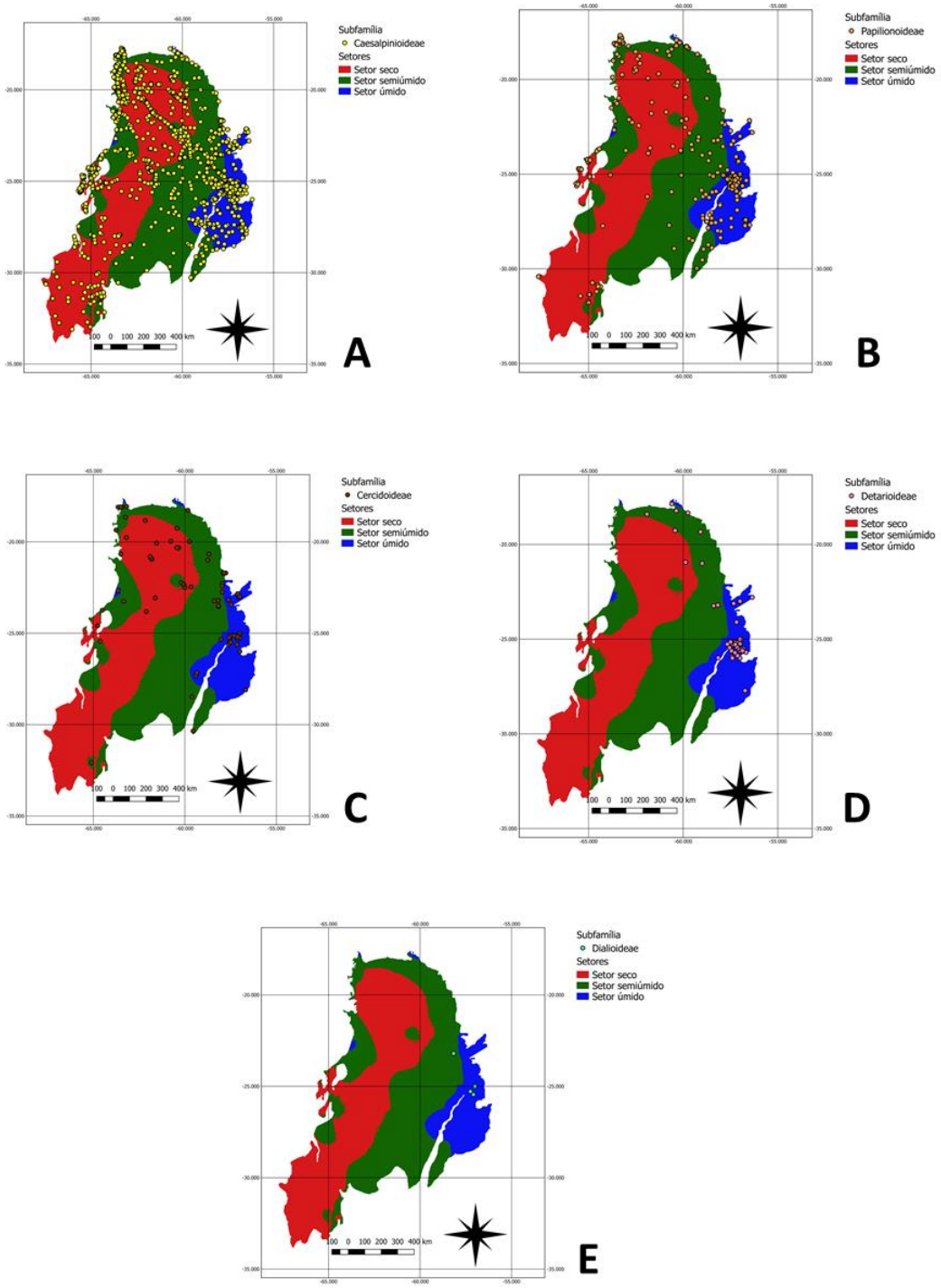

Figura 1. Mapas de distribuição de subfamílias de Fabaceae no Chaco. **A**. Caesalpinioideae. **B**. Papilionoideae. **C**. Cercidoideae, **D**. Detarioideae. **E**. Dialioideae.

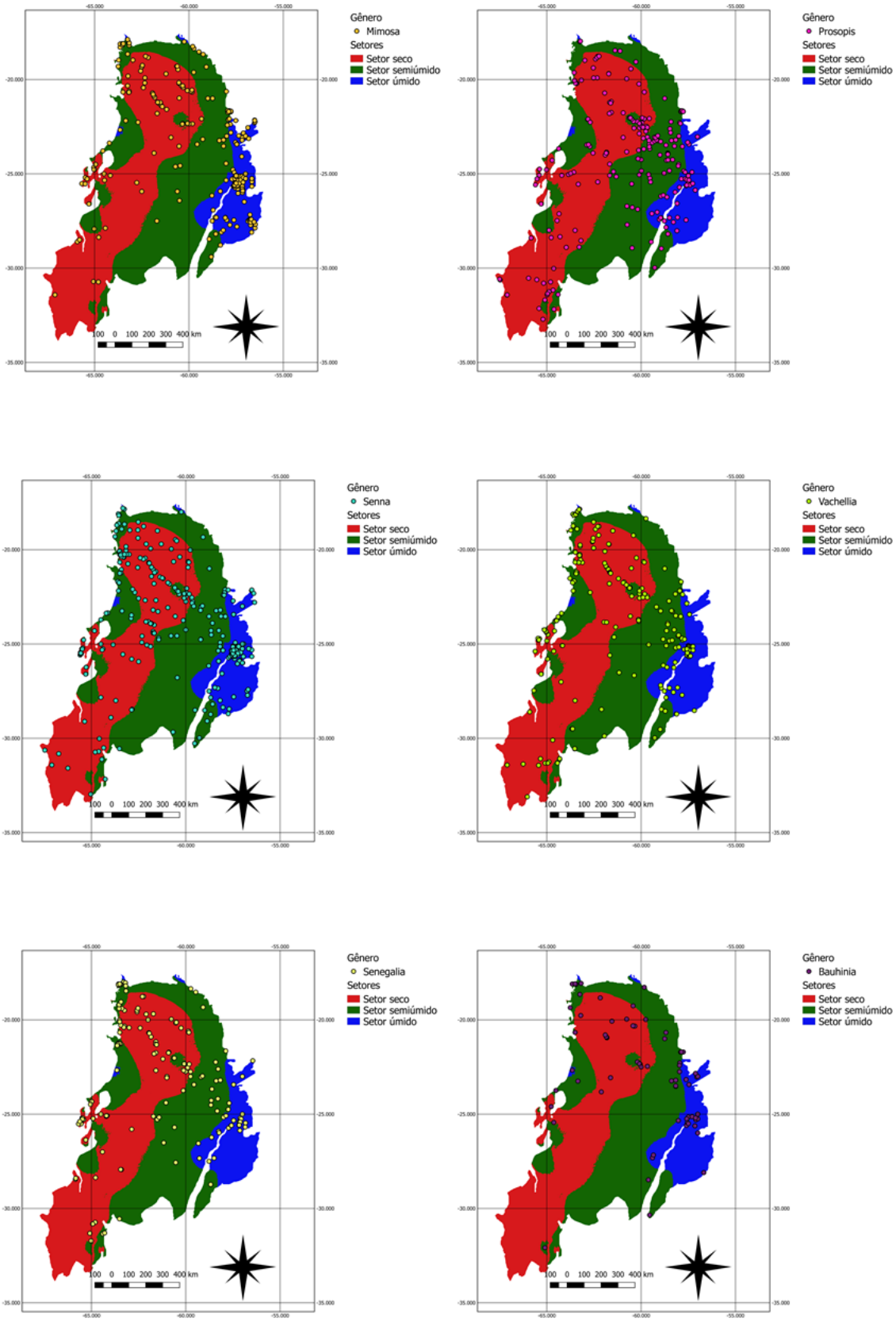

Figura 2. Mapas de distribuição de gêneros de Fabaceae amplamente distribuídos no Chaco.

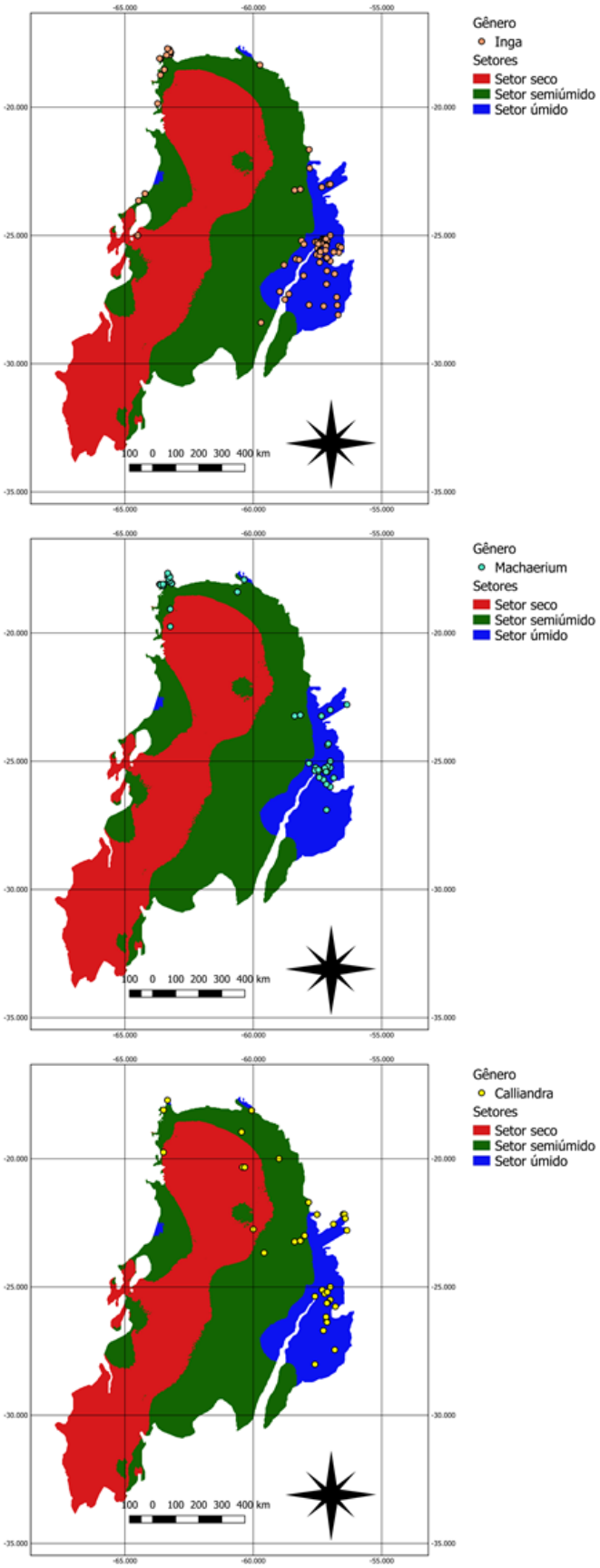

Figura 3. Mapas de distribuição de gêneros de Fabaceae restritos aos setores semiúmido e úmido do Chaco.

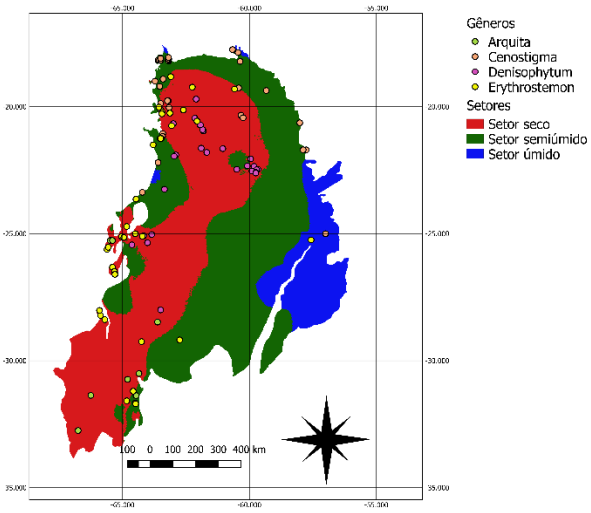

Figura 4. Mapa de distribuição de gêneros de Fabaceae restritos ao setor seco do Chaco.

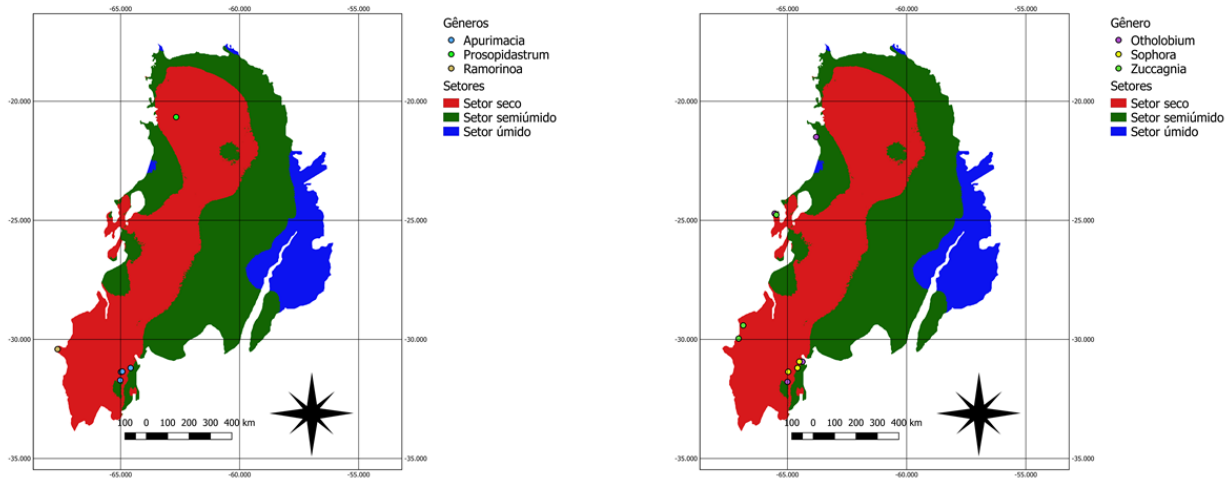

Figura 5. Mapas de distribuição de gêneros de Fabaceae com restrição na distribuição, riqueza e abundância do Chaco.

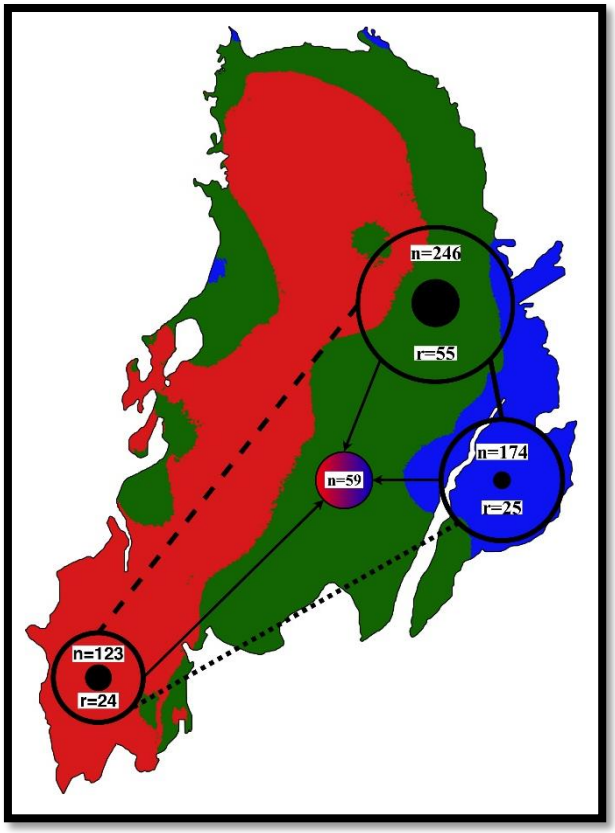

Figura 6. Diagrama de riqueza de táxons (n) e espécies exclusivas de Fabaceae (r) dos três setores do Chaco, setor seco (vermelho), semiúmido (verde) e úmido (azul). Linha contínua representa 146 táxons compartilhados. Linha pontilhada 60 táxons e linha tracejada 90 táxons. Setas indicam táxons compartilhados entre os três setores.

DISTINÇÃO TAXONÔMICA	**SETORES**			
	Chaco	Setor seco	Setor semiúmido	Setor úmido
Δ *	2,31	2,18	2,49	2,41

Tabela 2. Valores de distinção taxonômica para o Fabacae no Chaco como o todo, e para os diferentes setores (seco, semiúmido e úmido) separadamente.

Estratégias de Dispersão de sementes em Fabaceae ao longo do gradiente de precipitação no Chaco: Importância de agentes abióticos

RESUMO

No Chaco os setores seco e úmido, delimitados conforme o gradiente de precipitação, sugerem a ocorrência de diferentes padrões na dispersão dos diásporos. No domínio, representantes de Fabaceae constituem um importante componente florístico e estrutural das comunidades. Neste estudo, visamos definir os tipos de síndromes de dispersão, primárias e secundárias para as leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco, e avaliar se existe relação entre as síndromes de dispersão, tipos de frutos e hábitos de crescimento com o gradiente de precipitação. Construímos um banco de dados a partir do *Global Biodiversity Information* (GBIF). Intervalos de precipitação foram estabelecidos em toda a ecorregião. Para testar a influência da precipitação sobre as características das espécies foram utilizados modelos de regressão multinomial. A relação é significativa ($p= 0,005$) entre os tipos de síndromes de dispersão e o gradiente de precipitação. Autocoria, seguida de zoocoria são as síndromes primárias presentes em maior número de espécies. Autocoria, barocoria e anemocoria tendem a aumentar à medida que acrescem os valores de precipitação. Síndromes secundárias como ectozoocoria e endozoocoria são verificadas em todo o gradiente de precipitação. As relações se mostraram positivas entre tipos de frutos e hábitos de crescimento com a precipitação. Representantes de Fabaceae no Chaco agregam mecanismos de dispersão ligados a fatores abióticos, via frutos secos e/ou carnosos e indeiscentes. Estes frutos representam potencial fonte de recurso alimentar à fauna do Chaco. Síndromes abióticas em elevados índices de precipitação possivelmente estão relacionadas a história evolutiva de Fabaceae. A capacidade de distribuição e ocupação de novas áreas pelos representantes da família independe a princípio de vetores bióticos.

Palavras-chave: síndromes de dispersão; América do Sul; frutos; autocoria; zoocoria; anemocoria; florestas secas; leguminosas.

Introdução

A dispersão dos diásporos é uma fase extremamente importante no ciclo de vida das Angiospermas e representa um estágio crítico na manutenção das populações vegetais e com efeito sobre a estruturação das comunidades (Janzen 1970). Os mecanismos de dispersão têm efeitos ainda sobre o padrão de distribuição das espécies em seu ambiente, além de permitir o fluxo gênico dentro e fora das populações (Abraham de Noir *et al.* 2002).

A dispersão dos diásporos é definida como o desligamento destes da planta mãe. Entretanto, outros fatores podem estar ligados ao transporte de diásporos após o desligamento da planta-mãe. Sendo assim, é possível definir como síndrome de dispersão primária a ocorrência do distanciamento entre o diásporo e a planta de origem, e como síndrome de dispersão secundária, os processos que estão ligados a um transporte posterior, em que podem estar envolvidos outros fatores de dispersão que não são observados na dispersão primária (Chambers & MacMahon 1994; Schurr *et al.* 2005; Wang & Smith 2002). Vale lembrar que os estudos que envolvem dispersão de sementes, em regiões temperadas e tropicais, em sua grande maioria, ignoram o fato de existir fatores secundários na dispersão das plantas (Chambers & MacMahon 1994; Chambers *et al.* 1991; Souza -Silva *et al.* 2015; Wang & Smith 2002).

Nos Neotrópicos existe uma clara correlação entre biodiversidade e quantidade de chuva (Gentry 1988), ou seja, locais com elevados índices de precipitação favorecem o estabelecimento de maior número e diversidade de espécies de animais e plantas.. Deste modo, a diversidade biológica vegetal e animal geralmente segue o padrão estabelecido pelo gradiente de precipitação (Gentry 1982b; 1983; Huntley & Walker 1982).

Em ambientes úmidos, com maior disponibilidade de recursos hídricos, como nas florestas tropicais, a zoocoria se apresenta como predominante em mais de 80% dos casos (Fleming 1979), sendo que sua ocorrência tende a diminuir em ambientes áridos e semiáridos. Na Caatinga as pesquisas revelam que é predominante a dispersão por fatores abióticos, com frutos secos registrados em 69% das espécies (Griz & Machado 2001). No entanto, é verificado aumento da zoocoria em áreas com maior precipitação (Tabarelli *et al.* 2003). Em comunidades do Chaco úmido é constatada a dispersão por fatores abióticos em 60% das espécies (Noguchi *et al.* 2009).

Também ocorre variaçao sazonal quanto às sindromes, havendo predomínio de frutos carnosos, com dispersão zoocórica durante a estação chuvosa e frutos secos relacionados à dispersão por fatores abióticos, na estação seca por exemplo em áreas de Carrasco, de Florestas Secas e de Chaco (Vasconcelos *et al.* 2010; Ragusa-Netto & Silva 2007; Carvalho & Sartori 2014).

Em regiões com índices de pluviosidade inferiores a 700mm/ano (Silva & Rodal 2009; Griz & Machado 2001), como a Caatinga e o Chaco onde ocorrem espécies com características xeromórficas, são verificadas maior frequencia de especies com dispersão abiótica. Os estudos de frutificação disponíveis para florestas secas envolvem aspectos da fenologia e de síndromes (Tabarelli *et al.* 2003; Jardim & Batalha 2009; Kuhlmann & Ribeiro 2016) e são geralmente voltados à comunidade.

Pouco se conhece sobre a variaçao nas síndromes de dispersão em resposta à gradientes de pluviosidade, como o que ocorre no Chaco. Nessa ecorregiao ocorre um gradiente de precipitaçao no sentido oeste-leste (Prado 1993). Assim, poderia ser esperado que a proporçao de sindromes bioticas e abioticas variasse ao longo desse gradiente.

Dados relativos às síndromes de dispersão para famílias botânicas estão espalhados em estudos de comunidade, o que dificulta o entendimento de como determinados grupos botânicos se dispersam e como contribuem para a manutenção da fauna em extensas ecorregiões. De forma geral, famílias como Myrtaceae e Lauraceae, que possuem frutos atrativos a fauna teem alta representatividade em formações vegetacionais dos trópicos, com ênfase para a Floresta Atlântica, se restringem a dispersão zoocórica (Gentry 1988; Tabarelli *et al.* 2003). Entretanto, em outras famílias observamos distintos modos de dispersão e tipos carpológicos, a exemplo de Fabaceae, família em que se registra ampla ocorrência do fruto do tipo legume, que é seco. Nesta família, além do legume, é notória a presença de frutos carnosos, a exemplo de espécies do Chaco brasileiro, como *Libidibia paraguariensis*, *Inga uruguensis* e *Samanea saman* (Noguchi *et al.* 2009; Carvalho & Sartori 2014).

Fabaceae com ampla distribuição e riqueza considerável em regiões do Velho e Novo Mundo é de origem antiga. Deste modo, a família serve como modelo de estudo para o entendimento de relações biológicas estabelecidas por meio de seus representantes

nos diversos domínios, sobretudo naqueles sob condições climáticas adversas, como é o Chaco (Noguchi *et al.* 2009; Sartori *et al.* 2018). Além do Chaco, a família apresenta notória riqueza nas florestas secas da África (Timberlake *et al.* 2010; Khelladi *et al.* 2010), regiões da Ásia (Khalik *et al.* 2013), Austrália (Fensham 1995), nos neotrópicos (Palomino 2006; Pennington *et al.* 2009), além de formações vegetacionais no Brasil, como o Cerrado e a Caatinga (Weiser & Godoy 2001; Felfili & Fagg 2007; Farias *et al.* 2017).

O presente estudo tem como objetivos definir os tipos de síndromes de dispersão, primárias e secundárias para as leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco e avaliar se existe relação entre as síndromes de dispersão, tipos de frutos e hábitos de crescimento com o gradiente de precipitação. Como hipóteses postulamos que as síndromes bióticas prevaleçam no Chaco e que estejam relacionadas ao gradiente de precipitação.

Métodos

Área de estudo - Chaco é uma ecorregião que possui cerca de 1,080,000 km² (Olson 2001) e é considerada a maior formação contínua de florestas secas da América do Sul (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000; Werneck 2011; Oakley & Prado 2011; Morrone 2014). A vegetação do Chaco é composta por estrato arbóreo, arbustivo e herbáceo descontínuo, apresentando florestas, savanas e campos gramados (Bucher 1982). A planície chaquenha apresenta diferentes fitofisionomias e alta de diversidade de espécies (Adamoli *et al.* 1990; Spichiger *et al.* 1991).

As características edáficas no Chaco demonstram que os solos são derivados de uma acumulação massiva de sedimentos tanto por ações eólicas como fluviais durante o período quaternário (Pennington *et al.* 2000; Prado 1993). Não são encontradas rochas compondo os solos chaquenhos, com exceção de bordas de montanhas e suas delimitações, gerando um tipo de solo compactado de difícil drenagem. A considerável salinidade dos solos do Chaco, e a presença de horizontes altamente alcalinos, são resultados de invasões de águas marítimas nas planícies chaquenhas, sendo que o luvissolo é o tipo mais frequente, também podem ser encontrados cambissolos e arenossolos (Pennington *et al.* 2000; May *et al.* 2008).

O clima é marcado por forte sazonalidade, e é classificado como temperado úmido quente na região leste (Chaco Úmido), e semiárido no oeste, (Chaco Seco) (Lewis *et al.* 1991; Pennington *et al.* 2000). A média anual de temperatura varia de 18º C ao sul a 26º C ao norte, com valores máximos absolutos chegando a 48º C durante o verão (Lewis *et al.* 1994). Apresenta invernos rigorosos e geradas podem ocorrer várias vezes durante o ano (Prado 1993; Rossi 2010).

A pluviosidade no Chaco forma um gradiente de leste a oeste, sendo que nas proximidades da cordilheira dos Andes são verificados valores inferiores a 400mm/ano e no sudeste do Paraguai valores que chegam a 1500mm/ano. O setor seco do Chaco corresponde as áreas com médias pluviométricas de até 700mm/ano (Prado 1993; Pennington *et al.* 2000; Adamoli *et al.* 1990) e inclui grandes extensões do Paraguai, parte da Argentina e Bolívia. O setor úmido com mais de 1200mm/ano de pluviosidade/ano, inclui a Argentina e a borda oeste do Brasil. O reconhecimento de dois setores, seco e úmido, não inclui o intervalo de pluviosidade entre 700 a 1200mm/ano conforme estudos anteriores.

Obtenção dos dados – As ocorrências de espécies de Fabaceae no Chaco podem ser encontradas no site *Global Biodiversity Information* (GBIF). Todos os dados de ocorrência foram triados a partir das palavras chave: Fabaceae e Leguminosae. Além disso, como filtro, pegamos apenas as ocorrências com dados de coordenadas geográficas. Feito isso, as ocorrências encontradas dentro dos limites estabelecidos do Chaco foram evidenciadas com a ajuda do software Qgis 2.18.

O hábito de crescimento foi considerado de acordo com a informação do coletor, e quando ausente, verificada em literatura especializada ou consulta a exsicatas de herbários *online*, sendo consideradas as plantas arbóreas e arbustivas. As espécies foram identificadas com base em literatura taxonômica, consulta a material tipo e comparação com espécimes de herbários *online* (NY, MO, P), previamente identificados por especialistas. Os nomes botânicos foram verificados e atualizados em herbários *online* e literatura especializada mais recente, quando pertinente.

A delimitação adotada para o Chaco segue Olson *et al.* (2001). Todos os dados de registros foram selecionados utilizando o software QGIS 2.18, onde foram evidenciadas as coletas presentes dentro dos limites da ecorregião do Chaco. Os dados de precipitação

foram triados no QGIS 2.18, sendo possível a delimitação dos diferentes setores baseados na precipitação, encontrados no Chaco. Os dados climáticos foram obtidos a partir do banco de dados www.worldclim.org, onde foram utilizados dados das médias de precipitação anual entre os anos de 1970 a 2000.

Os tipos de frutos foram analisados diretamente das exsicatas e, quando necessário, complementados com informações disponíveis na literatura. A classificação dos frutos baseou-se em Barroso *et al.* (1999). Os critérios para a caracterização dos frutos se basearam no aspecto de tecidos espessos e/ou entumecidos para frutos zoocóricos, a ocorrência de deiscência para frutos autocóricos ou que possuam em seus aspectos anatômicos tecidos secos, e a presença de alas para fruto anemocóricos. Com base nessas caracteristicas as espécies foram classificadas como zoocóricas, anemocóricas ou autocoricas, de acordo com Van der Pijl (1969).

Análise dos Dados - Intervalos de 200mm/ano foram pré-estabelecidos ultilizando o *software* Qgis 2.18 para investigar prováveis padrões de distribuição das espécies e das síndromes de dispersão. Nestes intervalos, foram retiradas as espécies repetidas, eliminando assim problemas com a abundância das espécies e trabalhandi apenas com a riqueza. Para testar a influência da precipitação sobre as características das espécies, foram utilizados modelos de regressão multinomial com o pacote VGAM (Yee 2010). Modelos multinominais usam todos os pares de categorias simultaneamente especificando as chances de resultado em uma categoria em vez de outra. A ordem das categorias é irrelevante. Para cada variável resposta, comparamos nosso modelo a um modelo nulo (ajustado apenas para o intercepto) com uso do teste de razão de verossimilhança (likelihood-ratio test) por meio da função lrtest (Agresti 2019). Todas as análizes ultilizaram o *software* R statistics.

Resultados

Sete tipos de frutos foram registrados, dentre estes se destacam o legume senso estrito (86 espécies), o legume carnoso (84), craspédio (50) e sâmara (49). O fruto como unidade de dispersão prevalece em 129 táxons e a semente em 159. Em todo o Chaco

verificamos que as síndromes abióticas ocorrem em 221 espécies e as bióticas em 70 espécies.

Cinco síndromes de dispersão primária foram consideradas: zoocoria, anemocoria, autocoria, barocoria e hidrocoria, na dispersão primária. Ectozoocoria e endozoocoria e anemocoria foram verificados na dispersão secundária. Na dispersão primária é verificada predominância de autocoria (148 espécies), seguida de zoocoria (70 espécies) (Figura 1A). Autocoria, barocoria e anemocoria tendem a aumentar com o aumento da precipitação. A hidrocoria é verificada apenas em locais com níveis de precipitação acima de 1000mm/ano (Figura 1B). Síndromes abióticas prevaleceram em todos os intervalos de precipitação (Figura 2A), inclusive em locais de maior precipitação, sendo autocoria a mais representativa (Figura 2B). A zoocoria diminui à medida que aumenta a precipitação. A relação entre os tipos de síndromes de dispersão e o gradiente de precipitação foi signficativa ($p= 0,005$)

Síndromes secundárias são verificadas em 60 espécies com registros em todos os gradientes de precipitação. Espécies dispersas secundáriamente por fatores bióticos (49) prevalecem sobre as dispersas por fatores abióticos (11). Os tipos de frutos mais frequentes em espécies com dispersão secundária são craspédio (30 espécies) e legume carnoso (15 espécies). Síndrome ectozoocórica se destaca (28 espécies), sendo que o tipo de fruto mais comum para esta síndrome é o craspédio, seguida pela endozoocoria (21) (Figura 3A). A relação entre as síndromes secundárias e a precipitação foi significativa ($p <0,001$), sendo que a ectozoocoria tende a aumentar com o aumento da precipitação (Figura 3B). A dispersão por animais é mais frequente em todos os intervalos de precipitação (Figura 4A). Ectozoocoria e endozoocoria são as síndromes secundárias mais frequentes em todos os intervalos de precipitação (Figura 4B).

O gradiente de precipitação afetou também os tipos de frutos ($p <0,001$) das espécies de Fabaceae do Chaco. ($p < 0,001$). A proporção de frutos como craspédio, drupa, folículo e sâmara prevalecem nos diferentes intervalos de precipitação, e tendem a aumentar à medida que se elevam os níveis de precipitação. Em contraste, os legumes carnosos e os legumes senso estrito tendem a diminuir proporcionalmente com a precipitação e a ocorrência das criptossâmaras não é alterada (Figura 5A). Nenhuma relação foi verificada entre a unidade de dispersão e a precipitação ($p = 0,099$).

Espécies arbóreas prevalecem sobre as arbustivas, com 157 e 135 registros, respectivamente. Existe relação entre os hábitos de crescimento e o gradiente de precipitação ($p = 0,009$). À medida que aumenta a precipitação é verificado aumento na proporção de espécies arbóreas e o contrário ocorre com as espécies arbustivas (Figura 5B).

Síndromes abióticas são verificadas em 68 gêneros, a exemplo de *Mimosa* (50 espécies) e *Bauhinia* (20 espécies), com craspédio e legume senso estrito, respectivamente. Frutos relacionados à síndrome biótica são encontrados em 14 gêneros, com destaque para *Prosopis* (27 espécies) e *Inga* (10 espécies) ambos com legume carnoso. *Senna* com elevada riqueza (29) agrega frutos dispersos por distintos agentes.

Discussão

Constatamos expressiva diversidade nos tipos de frutos de leguminosas no Chaco, aspecto que a princípio contraria uma expectativa de que seria predominante o legume senso estrito, visto que é o tipo mais frequente em representantes da família (Lewis *et al.* 2005; Polhill 1994). Frutos como legume senso estrito (29,5%), legume carnoso (28,8%) e craspédio (17%), respondem por 75% dos tipos carpológicos confirmados.

Verificamos predomínio de síndromes abióticas entre leguminosas arbóreas e arbustivas do Chaco. Em estudos realizados em locais que contemplam desde áreas muito secas, com valores de precipitação média anual de 300mm/ano, às regiões mais úmidas, como na caatinga e cerrado que podem ultrapassar 1400mm/ano, é possível observar a predominância de síndromes abióticas. Vale lembrar que estes locais são similares ao Chaco em relação a pluviosidade e em alguns casos com considerável riqueza de leguminosas (Machado *et al.* 1997; Griz & Machado 2001; Lima & Melo 2015; Shabana 2018; Carvalho & Sartori 2014). Os estudos realizados nessas regiões apontam para uma tendência no aumento de zoocoria quando ocorre aumento na quantidade de chuva.

Nos estudos voltados à dispersão em florestas secas é possível observar a predominância de síndromes abióticas como autocoria e anemocoria. No entanto, na Caatinga as síndromes abióticas são menos representativas em locais com maior pluviosidade, onde a vegetação recebe influência da Floresta Atlântica (Tabarelli *et al.* 2003). No Chaco cujas áreas limítrofes têm contato com outras formações (Prado 1992) é onde chove mais e ocorre maior registro de espécies dispersas por fatores abióticos,

possivelmente devido a influência do Cerrado e Pantanal. A dispersão abiótica está representada por frutos como legume, craspédio e sâmaras. Alguns desses frutos são característicos de gêneros (*Bauhinia* e *Mimosa*) que detém considerável riqueza e respondem por 31% das síndromes abióticas.

Frutos carnosos zoocóricos são potencialmente importantes para a mastofauna do Chaco. Os frutos de representantes de *Prosopis*, *Libidibia* e *Vachellia* além de carnosos, apresentam alternância de frutificação em relação a sazonalidade, sendo que espécies de *Prosopis* tendem a frutificar na estação seca e espécies de *Vachellia* e *Libidibia* na estação chuvosa, desta forma disponibilizam alimento a fauna durante o ano todo (Cuéllar 2000; Campos & Ojeda 1997). Espécies como *Mazama gouazoubira* (Veado-catingueiro), *Pecari tajacu* (Caititu), *Tayassu pecari* (Queixada) (Cuéllar 2000), *Lagostomus maximus* e *Dolichotis patagonum* (Mara) (Bonino *et al*. 1997; Chillo *et al*. 2010; Kufner & Monge 1998) ocorrem no Chaco e se alimentam destas leguminosas. É clara a importância de Fabaceae na disponibilidade de alimento a fauna, com destaque ao gênero *Prosopis*, que é rico no Chaco e possui uma maior eficiência de germinação das sementes após passagem pelo trato digestivo de animais (Campos *et al.* 2008).

A zoocoria é a síndrome de dispersão predominante mesmo em algumas comunidades de áreas secas e savanas como na Caatinga e no Cerrado (Tabarelli *et al.* 2003; Jardim & Batalha 2009; Kuhlmann & Ribeiro 2016). Nestes locais a disponibilidade sazonal de água favorece o estabelecimento de espécies animais (Huntley & Walker 1982) e consequentemente, uma maior eficiência na dispersão por agente biótico. Por outro lado, a análise de síndromes de dispersão voltada à determinadas famílias de plantas podem resultar em relevantes contribuições a respeito de oferta de alimento a fauna. Myrtaceae, cujo frutos são tipicamente do tipo baga, contribui com expressivo recurso alimentar aos vertebrados na caatinga (Tabarelli *et al.* 2003). Para as Fabaceae, com elevada riqueza no Chaco, constatamos que a oferta de alimentos agrega distintos frutos e síndromes.

Síndromes secundárias são verificadas em cerca de 20% das espécies com predomínio da dispersão biótica, aspecto que difere da síndrome primária. A ectozoocoria é representada basicamente por um único tipo de fruto (craspédio) que possui ornamentações como tricomas em ganchos ou tricomas glandulares que favorecem a aderência no corpo de animais dispersores. Estes frutos são característicos de poucos

gêneros (*Mimosa*) de leguminosas e possui elevada riqueza e ampla distribuição no Chaco.

Para a endozoocoria estão associados frutos carnosos (*Enterolobium*, *Choloroleucon*), frutos com sementes ariladas (*Copaifera*) e coloridas (*Erythrina*). Tais frutos prevalecem em número reduzido de gêneros, porém com ocorrência em todo o Chaco. Apesar do grande número de espécies de *Mimosa* e sua influência na dispersão secundária, uma quantidade considerável de espécies possui síndrome secundária endozoocórica, como os gêneros *Hymenaea* e *Chloroleucon*. Existe discreta elevação da endozoocoria com o aumento da precipitação devido ao fato de que as espécies com fruto do tipo drupa se elevam quando se acresce a precipitação, sendo que estas espécies são comumente barocóricas e possuem disperão por agentes secundários. Entretanto, é importante destacar que esta síndrome de dispersão está presente em todos os intervalos de precipitação, mesmo que de forma discreta, o que evidencia sua relevante função na oferta de alimento à fauna. Em locais do Chaco com precipitação elevada (acima de 900mm/ano), se observa a ocorrência de animais de médio e grande porte como *Pecari tajacu* (Cateto) e *Lycalopex gymnocercus* (Graxaim) (Periago *et al.* 2017). Este aspecto possivelmente resulta em dispersão zoocórica, mesmo que de forma secundária, visto que, os exemplos de animais previamente citados possuem hábitos frugívoros. Os frutos principalmente indeiscentes como os legumes carnosos, são uma importante fonte de alimento para a fauna (Abraham de Noir *et al.* 2002), devido a constituição intumescida das estruturas que compõem o órgão.

A anemocoria também foi considerada na dispersão secundária e está representada em algumas espécies com craspédios (*Mimosa*) cujos artículos são foliosos e facilmente levados pelo vento. Mais uma vez, observamos *Mimosa* sendo responsável por um tipo de síndrome secundária, além da influência na autocoria relacionada à dispersão primária.

É de comecimento que frutos com tecido espesso são associados à dispersão por vertebrados e predominantes em florestas tropicais onde são elevados os índices de pluviosidade (Fleming 1979). Frutos carnosos não foram frequentes entre as leguminosas do Chaco, mesmo em locais sob elevados índices de precipitação. No entanto, a oferta de alimentos neste caso é disponibilizada por frutos com síndromes associadas, conforme discutido acima.

A relação entre os hábitos de crescimento e os valores de precipitação ao longo do Chaco evidencia que, em locais mais quentes e secos existe o predomínio de espécies arbustivas e em locais mais úmidos, espécies arbóreas. Isso possivelmente ocorre devido ao maior contato das regiões de maior umidade com outras formações vegetacionais da América do Sul (Prado 1992). Além disso, estas regiões contam com diferentes tipos de solo dentre outras variáveis climáticas as quais funcionam como um filtro em relação ao hábito de crescimento das plantas e sua distribuição (Finlay 1963).

Os gêneros *Prosopis* e *Mimosa* pertencem ao clado Mimosóide e ambos respondem por grande parte da zoocoria (*Prosopis*), autocoria e de forma secundária, a ectozoocoria (*Mimosa*) encontrada na região. Desta forma, se destaca a importância de estudos relacionados a história evolutiva deste clado no ambiente chaquenho.

Representantes de Fabaceae geralmente apresentam folhas compostas, testa da semente enrijecida, longos períodos de dormência e viabilidade de sementes, frutos e sementes adaptados à dispersão pelo vento ou outros fatores abióticos (Sprent 2007). Estes traços morfológicos devem ter contribuído inicialmente para a ocupação e o sucesso da família em áreas secas.

Vale destacar que 73% da autocoria está representada em *Mimosa*, gênero com diversificação antiga em áreas secas (Simon *et al.* 2011). Deste modo, o predomínio de síndromes abióticas na família favoreceu a conquista de diversos ambientes com independência de agentes dispersores. Adicionalmente, frutos dispersos por animais em leguminosas apesar de em menor número, ocupam lugar de destaque pois estão presentes em gêneros com elevada riqueza e tendo o Chaco como centro de diversidade, a exemplo de *Prosopis* (Catalano *et al.* 2008). Ou ainda, são gêneros comuns em áreas limítrofes ao Chaco, como *Hymenaea* e *Erythrina,* com maior riqueza no Cerrado, Caatinga e Floresta Amazônica e que ofertam alimentos à fauna chaquenha.

Considerações Finais

O papel ecológico de Fabaceae no Chaco se evidencia por meio dos tipos carpológicos com distintos modos de dispersão e a disponibilização de recursos à fauna. Variada oferta de recursos das leguminosas, com frutos secos e carnosos, e distintos modos de dispersão, o que inclui a dispersão secundária são confirmados para toda a ecorregião do Chaco. Ainda, estudos com grupo botânico específico evidencia a

contribuição de outros domínios adjacentes ao Chaco, no incremento em riqueza de espécies de Fabaceae e nos modos como estas se dispersam.

Características dos frutos, considerando possíveis agentes secundários na dispersão é de clara importância para o entendimento da dinâmica de dispersão das plantas de forma efetiva. A análise conjunta da síndrome de dispersão primária responde de modo diferente da síndrome secundária e ambas sugerem diferentes panoramas quanto à distribuição das leguminosas no Chaco.

Síndromes abióticas em locais com elevados índices de precipitação possivelmente estão relacionadas a história evolutiva de Fabaceae, quanto à distribuição e ocupação de áreas. Desta forma, observamos que uma ocupação independente de vetores bióticos, a *priori*, parece uma forma eficiente na conquista de ambientes. Assim, dispersores abióticos devem ter tido papel fundamental para colonização de novas áreas e o estabelecimento da flora de leguminosas.

Referências

ABRAHAM DE NOIR, F., S. BRAVO, AND R. ABDALA. 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. Quebracho-Revista de Ciencias Forestales

ADAMOLI, J., E. SENNHAUSER, J. M. ACERO, AND A. RESCIA. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. Journal of biogeography, p. 491-500.

ALMEIDA-NETO, M., F. CAMPASSI, M. GALETTI, P. JORDANO, AND A. OLIVEIRA-FILHO. 2008. Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. Global Ecology and Biogeography, 17(4), 503-513.

ARMESTO, J. J, AND R. ROZZI. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. Journal of Biogeography, 219-226.

BANSAL, R. P, AND D. N. SEN. 1981. Dispersal strategies in plants of the Indian Desert. Journal of Arid Environments, 4(1), 3-14.

BARROSO, G. M., M. P. MORIM, A. L. PEIXOTO, AND C. L. F. ICHASO. 2000. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. 443p

BONINO, N., PELLIZA-SBRILLER, A., MANACORDA, M & LAROSA F. 1997 Food partitioning between the mara (Dolichotis patagonum) and the introduced hare (Lepus europaeus) in the Monte desert, Argentina. Studies on Neotropical Fauna & Environment 32: 129–134.

BOUCHENAK-KHELLADI, Y., O. MAURIN. J. HURTER AND VAN DER BANK, M. 2010. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): an emphasis on African acacias. Molecular Phylogenetics and Evolution, 57(2), 495-508.

BUCHER, E. H. 1982. Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets. In Ecology of tropical savannas (pp. 48-79). Springer, Berlin, Heidelberg.

CAMPOS, C. M, AND R. A. OJEDA. 1997. Dispersal and germination of Prosopis flexuosa (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. Journal of Arid Environments 35, 707–714.

CAMPOS, C. M., B. PECO, V. E. CAMPOS, J. E. MALO, S. M. GIANNONI, AND F. SUÁREZ. 2008. Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of Prosopis seeds. Seed Science Research, 18(2), 91-100.

CARVALHO, F. S, AND Â. L. B. SARTORI. 2014. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. Journal of Vegetation Science, 26(2) 302-311.

CATALANO, S. A., VILARDI, J. C., TOSTO, D., & SAIDMAN, B. O. 2008. Molecular phylogeny and diversification history of Prosopis (Fabaceae: Mimosoideae). Biological Journal of the Linnean Society, 93(3), 621-640.

CHAMBERS, J. C., & MACMAHON, J. A. 1994. A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 25(1), 263-292.

CHAMBERS, J. C., MACMAHON, J. A., & HAEFNER, J. H. 1991. Seed Entrapment in Alpine Ecosystems: Effects of Soil Particle Size and Diaspore Morphology. Ecology, 72(5).

CHILLO, V., RODRIGUEZ, D., OJEDA, RA. 2010. Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the dry Chaco of Argentina. Acta Oecologica 36: 611–616.

DE LIMA, E. A, AND J. I. M. DE MELO. 2015. Biological spectrum and dispersal syndromes in an area of the semi-arid region of north-eastern Brazil. Acta Scientiarum. Health Sciences, 37(1), 91-100.

de VASCONCELOS, S. F., de ARAÚJO, F. S., & LOPES, A. V. 2010. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco, a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. Biodiversity and Conservation, 19(8), 2263-2289.

FARIAS[1], R. C., de LACERDA, A. V., GOMES, A. C., BARBOSA, F. M., & MAIA, C. S. 2017. Riqueza florística em uma área ciliar de caatinga no Cariri Ocidental da Paraíba, Brasil. Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade, 4(7), 109-118.

FELFILI, J. M, AND C. W. FAGG. 2007. Floristic composition, diversity and structure of the" cerrado" sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil. Brazilian Journal of Botany, 30(3), 375-385.

FENSHAM, R. J. 1995. Floristics and environmental relations of inland dry rainforest in north Queensland, Australia. Journal of Biogeography, 1047-1063.

FINLAY, K. W., & WILKINSON, G. N. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Australian journal of agricultural research, 14(6), 742-754.

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

Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology. 15: 1-84.

Gentry, A. H. 1983. Dispersal ecology and diversity in neo- tropical forest communities. Sonderbd. Naturwiss. Verh. Hamburg 7: 303-314.

Gentry, A. H. 1988.Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden. 1 - 34

GRIZ, L. M. S, AND I. C. S. MACHADO. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. Journal of Tropical Ecology, p. 303-321.

HUNTLEY B.J, AND WALKER BH. 1982. Ecology of tropical savanas. 42nd ed., Springer Science & Busines.

JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American naturalist, 01-528.

JARDIM, A. V. F., & BATALHA, M. A. 2009. Dispersal syndromes related to edge distance in cerrado sensu stricto fragments of Central-Western Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology, 52(5), 1167-1177.

KHALIK, K. A., M. EL-SHEIKH, AND A. EL-AIDAROUS. 2013. Floristic diversity and vegetation analysis of wadi Al-Noman, Mecca, Saudi Arabia. Turkish Journal of Botany, 37(5), 894-907.

KUFNER, M. B., & MONGE, S. 1998. Dieta de Lagostomus maximus (Rodentia, Chinchillidae) en areas sometidas a intervención humana en el desierto del Monte, Argentina. Iheringia, Ser Zool, 84, 175-184.

KUHLMANN, M., & RIBEIRO, J. F. 2016. Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. Acta Botanica Brasilica, 30(2), 271-282.

LEWIS, G. P. 2005. Legumes of the World. Royal Botanic Gardens Kew.

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

LEWIS, J. P., E. F, PIRE AND J. L. VESPRINI. 1994. The mixed dense forest of the southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco: 8. Candollea, 49(1) 59-168.

LIMA, J. R., A. M. TOZZI, AND V. F. MANSANO. 2015. A checklist of woody Leguminosae in the South American Corridor of Dry Vegetation. Phytotaxa, 207(1), 1-38.

LINARES-PALOMINO, R. 2006. Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru.

MACHADO, I. C., L. M. BARROS, AND E. V. SAMPAIO. 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. Biotropica, 29(1), 57-68.

MAY, J. H., R. ZECH, AND H. VEIT. 2008. Late Quaternary paleosol–sediment-sequences and landscape evolution along the Andean piedmont, Bolivian Chaco. Geomorphology, 98(1-2), 34-54.

MORRONE, J. J. 2014. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. Cladistics, 30(2), 202-214.

NOGUCHI, D. K., G. P. NUNES AND Â. L. B. SARTORI. 2009. Florística e síndromes de dispersão de espécies arbóreas em remanescentes de Chaco de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul, Brasil. Rodriguésia, P. 353-365.

OAKLEY, L. J, AND D. E. PRADO. 2011. El dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del arco Pleistocénico en la República del Paraguay. Rojasiana, 10(1), 55-75.

OLSON, D. M., E. DINERSTEIN, E. D. WIKRAMANAYAKE, N. D. BURGESS, G. V. POWELL, E. C. UNDERWOOD, ... AND C. J. Loucks. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. BioScience, 51(11), 933-938.

PENNINGTON, R. T., M. LAVIN, AND A. OLIVEIRA-FILHO. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40, 437-457.

PENNINGTON, R.T. D. E. PRADO, AND C. A. PENDRY. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. Journal of Biogeography, 27(2) p. 261-273.

PERIAGO, M. E., D. M. TAMBURINI, R. A. OJEDA, D. M. CÁCERES, AND S. DÍAZ. 2017. Combining ecological aspects and local knowledge for the conservation of two native mammals in the Gran Chaco. Journal of Arid Environments, 147, 54-62.

POLHILL, R. M. 1994. Complete synopsis of legume genera. Phytochemical dictionary of the Leguminosae, 1, 49-54.

PRADO, D. E, AND P. E. GIBBS. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. Annals of the Missouri Botanical Garden p. 902-927.

PRADO, D. E., P. E. GIBBS, A. POTT, & V. J. POTT. 1992. The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. Nature and dynamics of forest-savanna boundaries.

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

RAGUSA-NETTO, J, AND R. R. SILVA. 2007. Canopy phenology of a dry forest in western Brazil. Brazilian Journal of Biology, 67(3), 569-575.

ROSSI, C. A. 2010. El Sistema Silvopastoril en la Región Chaqueña Arida y Semiárida Argentina. Inta, Buenos Aires, p.1-22.

SARTORI, Â. L. B., V. J. POTT, A. POTT, AND F. S. CARVALHO. 2018. Check-list das Angiospermas do Chaco de Mato Grosso do Sul. Iheringia. Série Botânica., 73(1), 22-33.

SHABANA, H. A., NAVARRO, T., & EL-KEBLAWY, A. 2018. Dispersal traits in the hyper-arid hot desert of the United Arab Emirates. Plant Ecology and Evolution, 151(2), 194-208.

SILVA, M.C.N.A, AND M. J. N. RODAL. 2009. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. Acta Botanica Brasilica, p. 1040-1047.

SIMON, M. F., GRETHER, R., de QUEIROZ, L. P., SÄRKINEN, T. E., DUTRA, V. F., & HUGHES, C. E. 2011. The evolutionary history of Mimosa (Leguminosae): toward a phylogeny of the sensitive plants. American Journal of Botany, 98(7), 1201-1221.

SOUZA-SILVA, H., MACHADO, L. F., SILVA, J. O., & ESPÍRITO-SANTO, M. M. 2015. Consequences of habitat disturbance on seed fate of a Brazilian tropical dry forest tree Cavanillesia arborea (Malvaceae). Austral Ecology, 40(6), 726-732.

SPICHIGER, R., L. RAMELLA, R. PALESE, AND F. MERELES. 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. III. Candollea, 46(2) p. 541-564.

SPRENT, J. I. 2007. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. New Phytologist, 174(1) p. 11-25.

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.

TIMBERLAKE, J., CHIDUMAYO, E., & SAWADOGO, L. 2010. Distribution and characteristics of African dry forests and woodlands. The dry forest and woodlands of Africa: Managing for products and services, 11-42.

VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal. Berlin: Springer, 978pp.

WANG, B. C., & SMITH, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology & Evolution, 17(8), 379-386.

WEISER, V. D. L, AND S. A. P. D. GODOY. 2001. Floristic composition in a hectare of cerrado stricto sensu hectare in the ARIE-Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. Acta Botanica Brasilica, 15(2), 201-212.

WERNECK, F. P., G. C, COSTA, G. R. COLLI, D. E. PRADO, AND J. W. SITES JR. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidencegeb. Global Ecology and Biogeography, 20(2), 272-288.

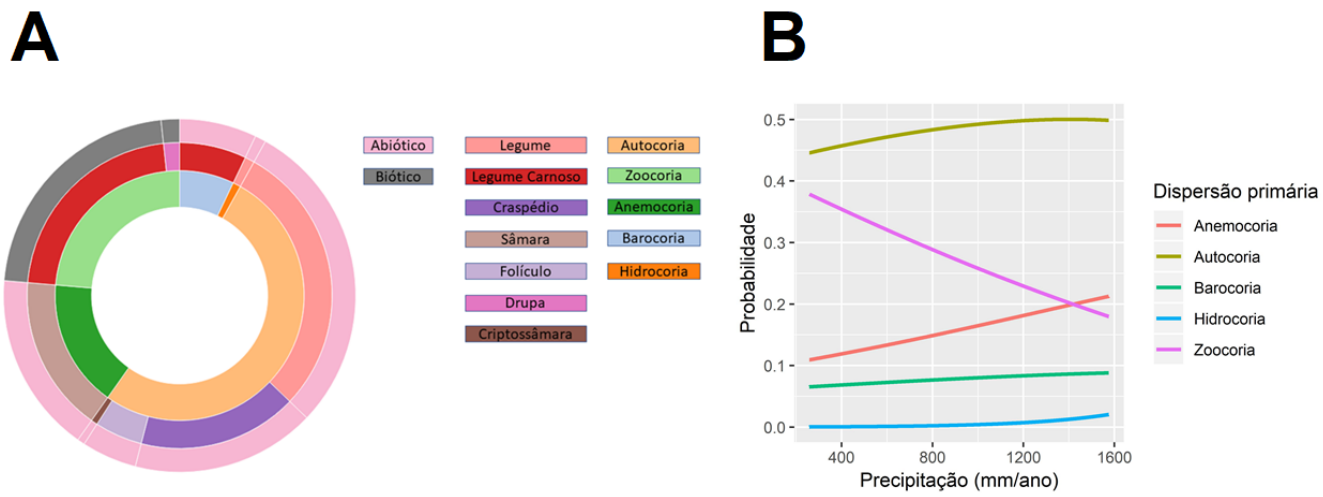

Figura 1. Aspectos da dispersão primária e a precipitação no Chaco. **A**. Fatores de dispersão, tipos de fruto e síndromes primárias registrados no Chaco. **B**. Dispersão primária *versus* a precipitação no Chaco.

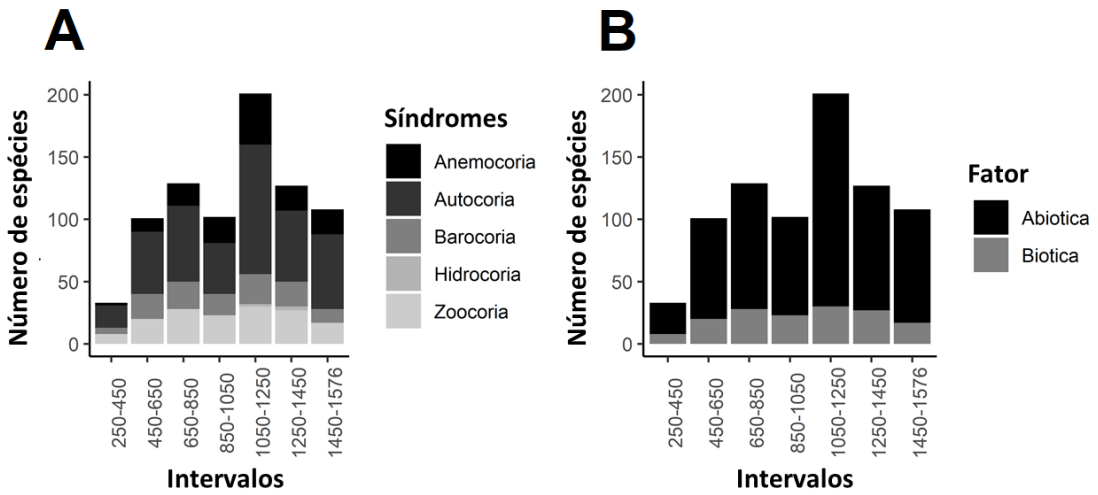

Figura 2. Riqueza de espécies nas diferentes síndromes primárias, registradas no Chaco, em distintos intervalos de precipitação. **A**. Tipos de síndromes primárias por intervalos de precipitação. **B**. Fatores de dispersão por intervalos de precipitação.

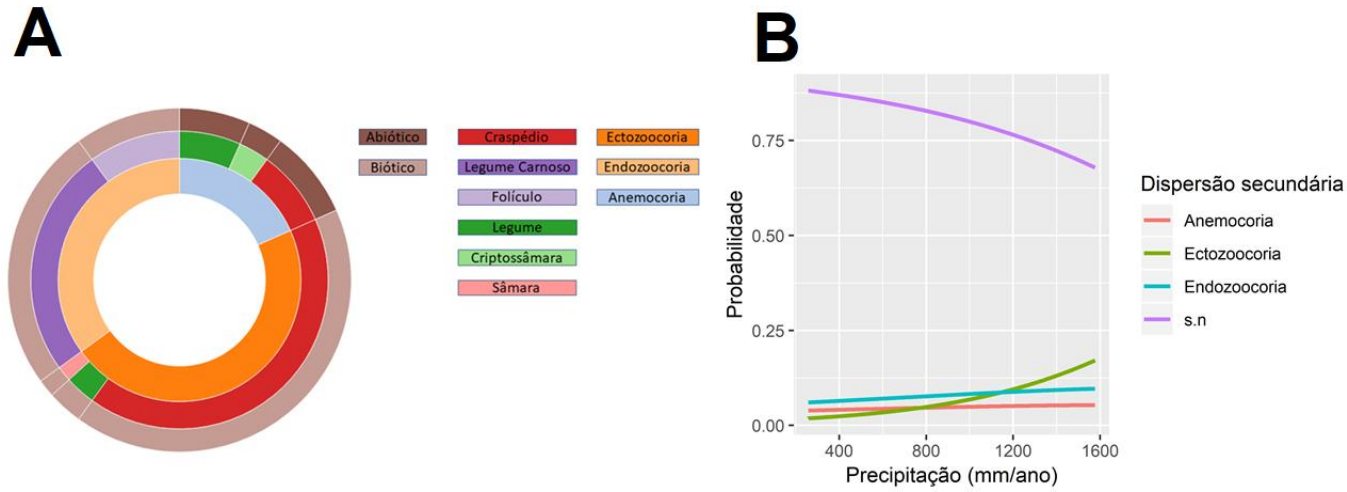

Figura 3. Aspectos da dispersão secundária e a precipitação no Chaco. **A**. Fatores de dispersão, tipos de frutos e síndromes secundárias registrados no Chaco. **B**. Dispersão secundária *versus* a precipitação no Chaco.

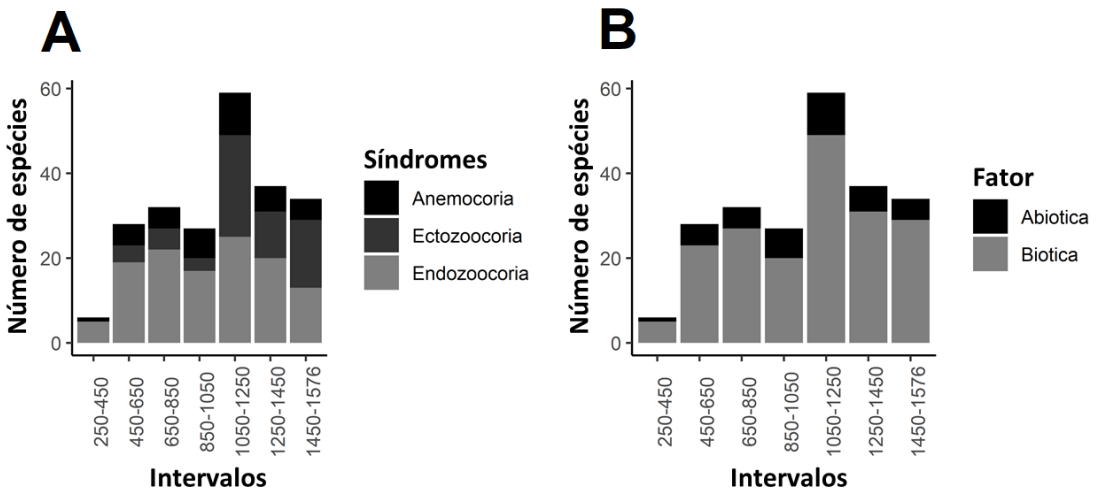

Figura 4. Riqueza de espécies nas diferentes síndromes secundárias, registradas no Chaco, em distintos intervalos de precipitação. **A**. Tipos de síndromes secundárias por intervalos de precipitação. **B**. Fatores de dispersão por intervalos de precipitação.

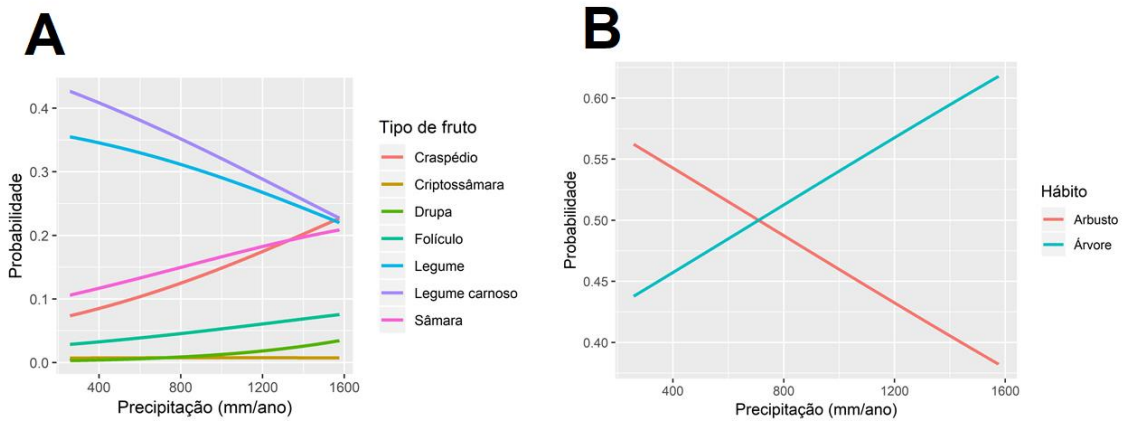

Figura 5. Relação entre os tipos de frutos, hábitos de crescimento e a precipitação no Chaco. **A**. Relação entre os tipos de frutos e a precipitação. **B**. Relação entre os hábitos de crescimento e a precipitação.

Conclusão Geral

O presente trabalho trouxe como novidade uma abordagem ecológica e taxonômica para as leguminosas do Chaco de uma forma não antes tratada pela comunidade científica. A necessidade de trabalhos como este se dá no que diz respeito ao entendimento da dinâmica de dispersão deste importante grupo de plantas além de ressaltar a riqueza e diversidade desta família no Chaco.

Por muitas vezes, literatura específica para os assuntos tratados aqui eram escassas, principalmente em se tratando de países como Paraguai e Bolívia, desta forma, este trabalho vem a contribuir com as questões ecológicas de Fabaceae no Chaco de forma geral. Além disso, este trabalho serve como modelo para que outros trabalhos sejam realizados em diferentes áreas como biogeografia, taxonomia, ecologia dentro outros, visto que, Fabaceae, além de ser uma família de plantas com diversificação antiga e amplamente distribuída, possui alta representatividade no Chaco, sendo componente fundamental nas comunidades vegetais deste ambiente.