



UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI-URCA
DEPARTAMENTO DE QUÍMICA BIOLÓGICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOPROSPECÇÃO MOLECULAR- PPBM

ARYCELLE ALVES DE OLIVEIRA

DIVERSIDADE E DIVERGÊNCIAS FUNCIONAIS DE COMUNIDADES LENHOSAS E
HERBÁCEAS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

CRATO – CE
2019

ARYCELLE ALVES DE OLIVEIRA

**DIVERSIDADE E DIVERGÊNCIAS FUNCIONAIS DE COMUNIDADES LENHOSAS E
HERBÁCEAS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

**LINHA DE PESQUISA:
BIODIVERSIDADE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Bioprospecção Molecular da Universidade Regional do Cariri- URCA, como requisito parcial para obtenção de título de Mestre em Bioprospecção Molecular.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Arlene Pessoa da Silva
Co-orientador: Dr. Bruno Sousa de Menezes

CRATO – CE
2019

Ficha Catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri – URCA
Bibliotecária: Ana Paula Saraiva CRB 3/1000

Oliveira, Arycelle Alves de.

O48d Diversidade e divergências funcionais de comunidades lenhosas e herbáceas no semiárido brasileiro/ Arycelle Alves de Oliveira. – Crato-CE, 2019

86p.; il.

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Bioprospecção Molecular da Universidade Regional do Cariri – URCA.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Arlene Pessoa da Silva

Co-orientador: Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes

1. Ecologia funcional, 2. Traços funcionais, 3. Componentes da vegetação, 4. Biodiversidade; I. Título.

CDD: 581

ARYCELLE ALVES DE OLIVEIRA

**DIVERSIDADE E DIVERGÊNCIAS FUNCIONAIS DE COMUNIDADES LENHOSAS E
HERBÁCEAS NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada em: 29/07/2019

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Maria Arlene Pessoa da Silva
Universidade Regional do Cariri - URCA (Orientadora)

Profa. Dra. Marta Maria de Almeida Souza
Universidade Regional do Cariri - URCA (Membro Avaliador)

Dra. Luciana Silva Cordeiro
Programa Nacional de Pós-doutorado - CAPES
Universidade Regional do Cariri - URCA (Membro Avaliador)

À minha mãe, Maria das Graças pelo amor e constante apoio em todos os meus sonhos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a DEUS, pelas oportunidades para a concretização de mais um sonho, por sempre me mostrar o caminho certo, me dando sabedoria, força e coragem em todos os momentos e por sempre estar presente em minha vida.

À Universidade Regional do Cariri (URCA) e ao Mestrado em Bioprospecção Molecular (PPBM) pela oportunidade de formação em nível de Mestre, aos professores e funcionários do PPBM, em especial a querida secretária Francly Abreu.

Agradeço a minha família, minha mãe Maria das Graças por todo o investimento, educação, ajuda, confiança depositados em mim, pelos conselhos e por sempre me mostrar o verdadeiro amor! (Te amo muito) serei eternamente grata à senhora. Ao meu padrasto José da Silva por toda confiança e apoio, e a minhas irmãs Aline e Amanda Alves por todos os momentos de alegria, amor, companheirismo e por toda ajuda nos últimos tempos sendo vocês minhas maiores companheiras.

À minha filha Maria Liz, e a Maria Daphne que são a causa e razão de tudo para mim!

À minha prima Joyci Batista, que apesar da pouca idade é essencial em minha vida, a quem agradeço imensamente a paciência e o amor que sempre dedica a minha filha. Ao meu cunhado, Anderson Assis, por todos os favores e ajudas, obrigada! Tias Amélia, Eunice e toda a minha amada família Oliveira por estarem sempre presentes em minha vida.

Agradeço imensamente aos meus orientadores, profa. Dra. Arlene Pessoa pela oportunidade, confiança, amizade, incentivos e conselhos dados. Admiro muito a senhora, levarei sempre todos os ensinamentos. Ao Bruno Menezes, por todos os ensinamentos, disponibilidade, suporte, amizade e pela paciência no decorrer dessa pesquisa.

Às professoras Francisca Soares, pela elaboração e pela oportunidade de participar do projeto ICMBIO, e a profa. Iracema Loiola pela acolhida e identificação dos espécimes.

Aos professores membros da banca examinadora, por aceitarem avaliar meu trabalho e pelas sugestões de melhorias.

As minhas companheiras/amigas de luta Natália Barbosa, Kyhara Soares, Priscilla Fernandes e Isabella Torquato, pelas risadas, conselhos, sinceridade e por dividirem comigo todas as dores e delicias da pós-graduação nesses dois anos.

Ao valioso apoio de campo dado pelos amigos Kaio Henrique, Rony Barroso, Virgínia Oliveira, Camila Andrade, Dalva Zanina e Ellen Carvalho, que mesmo nos momentos críticos não abandonaram o serviço e sem os quais seria impossível a realização deste trabalho.

Aos meus amigos e companheiros de profissão, Ana Morais-Mendonça, Luciana Cordeiro, Thales Coutinho, Samanta de Oliveira, Jessica Gonçalves, Daiana Cruz, Marcos Aurélio, Viviane Silva e Weverton Bezerra, pelos momentos vividos, pelas risadas, e principalmente pela sinceridade de amizades valiosas que levarei para vida inteira.

Aos meus amigos de longas datas, Diego Monteiro, Ana Lyres Grangeiro, Agamenon Porfírio, Naiane Rolim, Renata Mateus, Natacha Casemiro, Nara Freitas, Rayssa Mateus e Aline Alves pelos momentos de conversas, risadas, amizade o qual agradeço de coração a presença de cada um em minha vida.

Aos Mateiros Zé do Gaudêncio, Demar e Seu Pedro que me ensinaram com muita simplicidade, humildade e espontaneidade durante todo o período de coleta em campo.

A todos os colegas do HCDAL e Laboratório de Botânica Aplicada.

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pela concessão da bolsa de estudos durante o desenvolvimento dessa dissertação. À CAPES e ao CNPq pelo apoio logístico e financeiro a pesquisa através do projeto ICMBIO (Chamada CNPq/ICMBio/FAPs nº18/2017).

A todos, o meu muito obrigada!

RESUMO

A região semiárida brasileira reúne cerca de 5.000 espécies vegetais, que devido à alta heterogeneidade ambiental da região encontram-se distribuídas em diferentes tipos vegetacionais, e estão sujeitas a uma elevada variabilidade temporal e espacial das chuvas, e temperaturas elevadas. Porém essa flora é pouco conhecida do ponto de vista ecológico e consequentemente seus aspectos funcionais são pouco explorados. Adicionalmente o seu estrato herbáceo é pouco abordado nos estudos que envolvem a flora da região. Entende-se desse modo que, a compreensão das relações que permeiam e estruturam sua formação são escassos, o que torna o semiárido brasileiro uma região promissora como modelo de estudo de uma gama de adaptações aos estresses ambientais e interações ecológicas. A partir disso, com o intuito de investigar como a heterogeneidade ambiental da região influencia a diversidade funcional dos componentes lenhoso e herbáceo e ainda como essas duas formas de crescimento, divergem em suas características funcionais, optou-se por analisar diferentes fisionomias da região que divergem nas quantidades de chuvas e evapotranspiração, formando um gradiente de aridez e que têm como característica marcante a presença dos componentes lenhoso e herbáceo em evidência. Para tanto, foram instaladas 11 parcelas de 30 x 30m, para a amostragem da vegetação lenhosa e nove subparcelas de 1 x 1m (1 m²) para amostragem do componente herbáceo. Das espécies mais abundantes registradas (47 espécies lenhosas e em 30 espécies herbáceas) foram mensurados seis traços funcionais: área foliar, área foliar específica, altura máxima, conteúdo de clorofila e densidade de madeira (apenas lenhosas), para o cálculo da diversidade funcional e para análises das divergências e as variações de atributos funcionais entre os componentes da vegetação. Os resultados encontrados mostram que espécies lenhosas e herbáceas possuem estratégias de tolerância ao meio e formas de acessar os recursos distintas, além de responderem ao fator limitante (áridéz) de forma diferente, o que possibilita que essas formas de crescimento coexistam e se distribuam ao longo dos diferentes ambientes da região semiárida. Ainda foi possível inferir que a região é resiliente, por apresentar redundância funcional, o que deve ser um conceito central nos estudos que buscam entender a funcionalidade de ecossistemas no cenário atual de mudanças climáticas e que a região se mostra um ambiente único e promissor como modelo de estudos ecológicos, e que apesar da sua crescente degradação, seleciona espécies com características que possam sobreviver a suas condições ambientais.

Palavras-chave: ecologia funcional; traços funcionais; componentes da vegetação; biodiversidade.

ABSTRACT

The semi-arid region of Brazil comprises about 5.000 plant species, which due to the high environmental heterogeneity of the region are distributed in different vegetation types, and are subject to high temporal and spatial variability of rainfall and high temperatures. However, this flora is little known from the ecological point of view and consequently its functional aspects are little explored. In addition, its herbaceous stratum is little discussed in studies involving the flora of the region. As a result, the understanding of the relationships that permeate and structure their formation are scarce, making the Brazilian semi-arid region a promising region as a study model of a range of adaptations to environmental stresses and ecological interactions. In order to investigate how the environmental heterogeneity of the region influences the functional diversity of the woody and herbaceous components and also how these two forms of growth differ in their functional characteristics, it was decided to analyze different physiognomies of the region that diverge in the rainfall amounts and evapotranspiration, forming a dryness gradient and that have as remarkable characteristic the presence of the woody and herbaceous components in evidence. For this, 11 plots of 30 x 30m were installed to sample the woody vegetation and nine subplots of 1 x 1m (1 m²) for sampling the herbaceous component. Of the most abundant species recorded (47 woody species and 30 herbaceous species), six functional traits were measured: leaf area, specific leaf area, maximum height, chlorophyll content and wood density (woody only) for the calculation of functional diversity and for analysis of divergences and variations of functional attributes among vegetation components. The results show that woody and herbaceous species have strategies of tolerance to the medium and ways of accessing the distinct resources, besides responding to the limiting factor (aridity) in a different way, which allows these forms of growth to coexist and distribute throughout the different environments of the semi-arid region. It was still possible to infer that the region is resilient, because it presents functional redundancy, which should be a central concept in studies that seek to understand the ecosystem functionality in the current scenario of climate change and that the region shows a unique and promising environment as a model of ecological studies, and that despite its increasing degradation, selects species with characteristics that can survive their environmental conditions.

Keywords: functional ecology; functional traits; vegetation components; biodiversity.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Figura 1- Localização das três Unidades de Conservação amostradas na região semiárida, Brasil.....25
- Figura 2- Variação do índice de aridez (IA) nas onze parcelas amostradas no semiárido brasileiro.....31
- Figura 3- Padrões de seis índices de diversidade ao longo de um gradiente de aridez nas onze parcelas de coleta no semiárido brasileiro.....36

CAPÍTULO II

- Figura 1- Localização das Unidades de Conservação amostradas na região semiárida, Brasil.....56
- Figura 2- Coeficiente de variação de área foliar (AF) de espécies lenhosas e herbáceas.....69
- Figura 3- Coeficiente de variação de área foliar específica (AFE) de espécies lenhosas e herbáceas.....71
- Figura 4- Coeficiente de variação de altura máxima (Hmax) de espécies lenhosas e herbáceas.....73
- Figura 5- Coeficiente de variação de conteúdo de clorofila (CC) de espécies lenhosas e herbáceas.....74

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1- Traços funcionais avaliados para espécies lenhosas e herbáceas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro.....	29
Tabela 2- Relação entre os índices de aridez e os tipos vegetacionais amostrados no semiárido brasileiro.....	31
Tabela 3- Espécies lenhosas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro.....	32
Tabela 4- Espécies herbáceas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro.....	34
Tabela 5- Riqueza de espécies e índices de diversidade funcional nas onze parcelas amostrais no semiárido brasileiro.....	38
Tabela 6- Coeficientes de correlação de Spearman entre os índices de diversidade funcional e riqueza de espécies no semiárido brasileiro.....	39

CAPÍTULO II

Tabela 1- Atributos funcionais avaliados para espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.....	61
Tabela 2- Espécies lenhosas selecionadas para amostragem de atributos funcionais.....	63
Tabela 3- Espécies herbáceas selecionadas para amostragem de atributos funcionais.....	65
Tabela 4- Valores máximos, mínimos e média dos atributos funcionais de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.....	67
Tabela 5- Coeficiente de variação dos atributos funcionais avaliados de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.....	76

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	VI
RESUMO	VIII
ABSTRACT	IX
LISTA DE FIGURAS	X
LISTA DE TABELAS	XI
INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS	17
CAPÍTULO I	20
1. INTRODUÇÃO	23
2. MATERIAL E MÉTODOS	25
3. RESULTADOS	30
4. DISCUSSÃO	39
5. CONCLUSÃO	43
REFERÊNCIAS	45
CAPÍTULO II	54
1. INTRODUÇÃO	56
2. MATERIAL E MÉTODOS	57
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
4. CONCLUSÃO	78
REFERÊNCIAS	80
CONCLUSÃO GERAL	86

INTRODUÇÃO GERAL

A diversidade vegetal constitui uma das grandes riquezas do Brasil. Muitos ambientes, no entanto, apesar do grande potencial ecológico, taxonômico e econômico continuam negligenciados pelas pesquisas em relação a essa diversidade (GILSA; HOMCZINSKI; KRUPEK, 2014). Esse é o caso do Semiárido Brasileiro (SAB). A região abrange 11% do território nacional (BRASIL, 2007; SOUZA FILHO, 2011) e apresenta um total estimado de cerca de 5.000 espécies vegetais e considerável taxa de endemismo (GIULIETTI et al., 2004; ZAPPI et al., 2015; FERNANDES; QUEIROZ, 2018).

Toda essa diversidade está distribuída em uma grande variedade de paisagens e ambientes, sendo essa heterogeneidade espacial uma característica marcante da região (RODAL; SAMPAIO, 2002; SOUZA FILHO, 2011). Em razão disso, é possível encontrar no SAB muitas formações vegetacionais, tais como: a Savana Estépica (Caatinga), Florestas Estacionais Deciduais e ou/ Semideciduais (Mata Seca), Florestas Sazonais Perenes (Mata Úmida), até formações não florestais, principalmente a Savana (Cerrado) e a Arbustaria Decídua (Carrasco) (ARAÚJO et al., 2012; IBGE, 2012; MORO et al., 2015; MANTOVANI et al., 2017).

A razão dessa flora possuir tão alto grau de variabilidade pode ser explicada pela grande extensão do SAB, o que leva a heterogeneidade climática (devido a gradientes ligados à distância do oceano e à altitude) quanto a fisiográfica, associada à diferentes tipos de solos e multiplicidade nas formas de relevo (SANTANA; SOUTO, 2006; MANTOVANI et al., 2017). Fazendo com que haja uma variedade de situações onde espécies lenhosas e herbáceas coexistam (YING, et al., 2017), e sejam influenciadas pelas variáveis abióticas e bióticas encontradas nesses habitats. Contudo, a compreensão das relações que permeiam e estruturam suas diversas formações e a influência que essa heterogeneidade ambiental causa nas suas comunidades de plantas ainda são incipientes.

Por conta dessa falta de compreensão da estrutura geral dos diversos ambientes do semiárido, muitas vezes, a vegetação da região é associada a uma baixa diversidade de plantas (GIULETTI et al., 2004; LEAL et al., 2005; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Comparada a outras regiões brasileiras, é a menos valorizada e a menos conhecida botanicamente (GIULETTI et al., 2004; SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017). Adicionalmente, a maioria dos estudos enfatiza apenas a amostragem das plantas lenhosas, ignorando o componente herbáceo da vegetação, o que resulta em uma expressiva subestimativa da sua diversidade vegetal (REIS, 2006; MORO et al., 2014).

Além da diversidade florística, outros componentes relacionados a vegetação da região, a exemplo da diversidade funcional, são pouco conhecidos. A diversidade funcional, é uma forma de classificação da diversidade biológica, que leva em consideração as funções que cada espécie desempenha dentro da comunidade, como essas funções são afetadas pelo meio, e ainda a importância dessas para a comunidade (DÍAZ et al., 2007).

Essa medida da diversidade é definida como ‘o valor e a variação das espécies e de suas características que influenciam o funcionamento das comunidades’ (TILMAN, 2001), e é realizada quantificando as diferenças das características das espécies em comunidades biológicas (TILMAN, et al., 1997; FLYNN, et al., 2011), Essas características são conhecidas como traços (atributos) funcionais (functional traits), e são as características que impactam diretamente a performance dos indivíduos (crescimento, reprodução e sobrevivência) influenciando, assim, na aptidão dos mesmos a uma determinada condição ambiental (SOUZA, et al., 2017).

Por isso, a diversidade funcional é amplamente considerada como a chave para a compreensão dos processos do ecossistema e dos estresses ou distúrbios ambientais, e com isso, a partir da diversidade funcional pode-se analisar, com maior precisão as implicações dos efeitos do ambiente nas espécies (ERNST et al., 2006).

Estudos com a abordagem funcional além de contribuir para o entendimento da influência do ambiente sobre as espécies, têm contribuído também, para uma melhor compreensão sobre correlações ecológicas importantes, pois, por meio das características funcionais, é possível organizar diversas informações de áreas e ambientes distintos, assim como definir as estratégias adotadas pelas espécies a fim de sobreviver aos ambientes (DÍAZ et al., 2007). Essas características são extremamente importantes e atuam como uma ferramenta eficaz para tratar questões ecológicas desde o nível de organismo até o de ecossistemas (VIOLLE et al., 2007).

No SAB, como mencionado anteriormente, há a presença marcante de dois componentes, o herbáceo e o lenhoso (YING, et al., 2017), presentes em todas as fisionomias variando em quantidades e possivelmente em características, principalmente por influência da heterogeneidade ambiental da região. Esses componentes da vegetação formam dois grupos quase independentes no mundo em relação a aspectos da forma e função das plantas, indicando a existência de diferenças fundamentais entre eles (DÍAZ et al., 2016), porém, a vegetação semiárida do Brasil ainda é pouco conhecida a este respeito.

Analisar as características funcionais dessas diferentes formas de crescimento da vegetação pode nos levar a entender os motivos que levam diferentes grupos de plantas a

coexistirem, podem mostrar fatores ligados às suas origens, manutenção e apresentam-se como importante estratégia, para a conservação da região (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993; CHAPIN et al., 2000), e ainda possibilita o entendimento de como essas espécies vegetais conseguem se estabelecer em áreas como o semiárido, permitindo-lhes a permanência e, portanto, sua evolução nesse ambiente (TROVÃO et al. 2007). Nesse contexto, análises baseadas nos atributos funcionais das espécies desses componentes da vegetação são importantes para compreender as estratégias ecológicas dessas espécies frente as condições ambientais impostas pela região.

Em função da incompleta compreensão das relações que permeiam e estruturam sua formação, o semiárido constitui-se em um ambiente particularmente complexo e controverso. Apresentando-se como uma região não apenas rica em espécies e endemismos, mas também promissora como modelo de estudo de uma gama de adaptações aos estresses ambientais e interações ecológicas.

Assim, com o intuito de investigar como a heterogeneidade ambiental da região influencia a diversidade funcional dos componentes lenhoso e herbáceo e ainda como essas duas formas de crescimento divergem em suas características funcionais, optou-se por analisar diferentes fisionomias do SAB que divergem nas quantidades de chuvas e evapotranspiração, formando um gradiente de aridez e que têm como característica marcante a presença dos componentes lenhoso e herbáceo em evidencia.

Assim essa dissertação está dividida em dois capítulos. O capítulo I tem como objetivo analisar como a aridez influencia na riqueza e na diversidade funcional de espécies lenhosas e herbáceas em diferentes fisionomias do semiárido brasileiro. O capítulo II tem como objetivo analisar em que aspectos funcionais os componentes lenhoso e herbáceo divergem na região semiárida brasileira.

Esse estudo está inserido dentro do projeto “Conservação da biodiversidade em nível de paisagem: mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos” (Chamada CNPq/ICMBio/FAPs nº18/2017).

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, K. D.; PARENTE, H. N.; SILVA-ÉDER, E.; RAMALHO, C. I.; DANTAS, R. I.; ANDRADE, A. P.; SILVA, D. S. Estrutura fitossociológica do estrato arbustivo-arbóreo em áreas contíguas de Caatinga no Cariri Paraibano. **Brazilian Geographical Journal Geosciences and Humanties Research Medium**, v. 3, n. 1, p. 155-169, 2012.
- BRASIL. Ministério da Integração nacional. Câmara dos deputados. **Nova delimitação do semiárido brasileiro**. Estudo, 24 p, 2007.
- CHAPIN, F. S. I.; ZAVALETA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. S.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALA, O. E.; HOBBLE, S. E.; MACK, M. C.; DÍAZ, S. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 234-242, 2000.
- DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H.; WRIGHT, I. J.; LAVOREL, S.; DRAY, S.; GORNE, L.D. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529, 167–171. 2016.
- DIAZ, S; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 2007.
- ERNST, R., LINSENMAIR, K. E.; RODEL, M. O. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. **Biological Conservation**, v. 133, n. 2, p. 143-155, 2006.
- FERNANDES, M. F.; QUEIROZ, L. P. de. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 70, n. 4, p. 51-56, Oct. 2018.
- FLYNN, D. F. B. et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1573-1581, 2011.
- GILSA, E. A. V.; HOMCZINSKI, I.; KRUPEK, R.A. Levantamento florístico e fitossociológico em uma área do Morro Bela Vista, no município de Porto União – SC. **Revista Ambiência**, v. 10, n. 2 p. 581–596, 2014.
- GIULIETTI, A. M.; NETA, A. L. B.; CASTRO, A. A. J. F.; GAMARRA-ROJAS, C. F. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; VIRGÍNIO, J. F.; QUEIROZ, L. P.; FIGUEIREDO, M. A.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V.; HARLEY, R. M.; Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; FONSECA, M. T. (Orgs.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Ministério do Meio Ambiente, 2004.
- IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Série Manuais Técnicos em Geociências 1, 2ª edição revista e ampliada. IBGE, 2012.
- LEAL, I. R.; SILVA, J. D.; TABARELLI, M.; LACHER JR, T. E. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 139-146, 2005.

- MANTOVANI, W.; ANJOS, L.; MONTEIRO, R.F.; ARAUJO, F.S. **A conservação da biodiversidade no domínio caatinga**. Fortaleza: Edições UFC; 2017.
- MORO, M. F.; LUGHADHA, E. M.; FILER, D. L.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. "A catalogue of the vascular plants of the Caatinga phytogeographical domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys". **Phytotaxa**, v. 160, p. 1-30, 2014.
- MORO, M. F.; MACEDO, M. B.; MOURA-FÉ, M. M.; CASTRO, A. S.; COSTA, R. C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.
- REIS, A. M. S.; ARAÚJO, E. L.; FERRAZ, E. M. N.; MOURA, A. N. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of "caatinga" vegetation in Pernambuco, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 29, p. 497-508, 2006.
- RICKLEFS R. E.; SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. The University of Chicago Press, 1993.
- RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B. A vegetação do bioma caatinga. In: SAMPAIO, E. V. S. B.; GIULIETTI, A. M.; VIRGÍNIO, J.; GAMARRA-ROJAS, C. F. L. (Ed.). **Vegetação e Flora da Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste APNE; Centro Nordestino de Informações sobre Plantas-CNIP, p. 11-24, 2002.
- SANTANA, J. A. S.; SOUTO, J. S. Diversidade e Estrutura Fitossociológica da Caatinga na Estação Ecológica do Seridó-RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 6, n. 2, p. 232-242, 2006.
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer, 2017.
- SOUZA FILHO, F. de A. de. A política nacional de recursos hídricos: Desafios para sua implantação no semiárido brasileiro. **Recursos hídricos em regiões áridas e semiáridas**. Instituto Nacional do Semiárido, 2011.
- SOUZA, K.; HIGUCHI, P.; DA SILVA, A. C.; BENEDITO SCHIMALSKI, M.; LOEBENS, R.; BUZZI JÚNIOR, F.; DALLA ROSA, A. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. **Rodriguésia**, v. 68, n. 4, 2017.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 1997.
- TROVÃO, D. M. B. M. et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 11, n. 3, p. 307-311, 2007.
- VIOLLE, C.; LECOEUR, J.; NAVAS, M. L. How relevant are instantaneous measurements for assessing resource depletion under plant cover? A test on light and soil water availability in 18 herbaceous communities. **Functional Ecology**, v.21, p. 185-90, 2007.

YING, Z. L.; JINBAO, L.; YONGJIE, W.; SHICHANG, L.; HUI, M.; LIANG, C.; DONGDONG, L.; ZHENQING. "Modelling tree-grass coexistence in water-limited ecosystems," **Ecological Modelling, Elsevier**, v. 360 (C), p. 387-398, 2017.

ZAPPI, D. C.; FILARDI, F. L.; RANZATO, L. P.; SOUZA, V. C.; WALTER, B. M. T.; PIRANI, J. R. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**; 66(4): 10851113, 2015.

CAPÍTULO I

Manuscrito editado nas normas da revista: Journal of Arid Environments
Qualis A2 em biodiversidade

Diversidade funcional e riqueza de espécies lenhosas e herbáceas ao longo de um gradiente ambiental no Semiárido Brasileiro

Arycelle Alves de Oliveira^a; Bruno Sousa Menezes^b; Natália Barbosa Campos^a; Luciana Silva Cordeiro^a; Maria Iracema Bezerra Loiola^b; Francisca Soares de Araújo^b; Maria Arlene Pessoa da Silva^a

^a Universidade Regional do Cariri - URCA. Crato/CE, Brasil

^b Universidade Federal do Ceará – UFC. Fortaleza/CE, Brasil

RESUMO

A região semiárida brasileira reúne cerca de 5.000 espécies vegetais, que devido à alta heterogeneidade ambiental da região encontram-se distribuídas em diferentes tipos vegetacionais, e estão sujeitas a uma elevada variabilidade temporal e espacial das chuvas, e temperaturas elevadas, fazendo dessa região promissora como modelo de estudos para compreender como espécies e comunidades respondem ao meio em que estão inseridas. A partir disso, objetivou-se nesse estudo avaliar como a variação na disponibilidade de água dessa região influencia a diversidade funcional e a riqueza de suas espécies lenhosas e herbáceas, e ainda investigar se existe congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional desses componentes, e se a riqueza de espécies afeta a diversidade funcional da região. Para isso, foram amostradas 11 parcelas englobando diferentes fisionomias que divergem em relação as quantidades de chuvas e evapotranspiração, formando um gradiente de aridez. Para amostragem da vegetação lenhosa cada parcela foi de 30 x 30m, (0,90 ha) e para amostragem do componente herbáceo foram instaladas nove subparcelas de 1 x 1m (1 m²). Das espécies mais abundantes registradas foram mensurados seis traços funcionais: área foliar, área foliar específica, altura máxima, conteúdo de clorofila e densidade de madeira (apenas lenhosas), para o cálculo da diversidade funcional. Já a riqueza de espécies foi calculada através da soma de espécies em cada parcela. O componente lenhoso não respondeu em nenhuma das métricas calculadas as mudanças nos valores da aridez, padrão que contradiz a literatura, já o estrato herbáceo apresentou uma resposta atípica na maioria dos índices calculados. Os componentes lenhoso e herbáceo, não apresentaram congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional ao longo do gradiente, as duas formas de crescimento variaram de forma independente ao longo das mudanças de aridez e a diversidade total da área respondeu apenas as mudanças do estrato lenhoso, além disso a riqueza de espécies e diversidade funcional não mostraram relação significativa sugerindo redundância funcional na região semiárida. Esses resultados podem estar atrelados a diversidade dos ambientes ao longo do gradiente proposto que culminam na formação de distintos habitats, com distintas composições e estruturas tornando estes fatores diretos e indiretos vinculados a disponibilidade de água, evidenciando que novos trabalhos com essa temática precisam ser realizados para uma melhor compreensão da diversidade funcional deste ambiente.

Palavras-chave: Traços funcionais; Gradiente climático; Aridez; Fisionomia; Biodiversidade.

Functional diversity and species richness of woody and herbaceous along an environmental gradient in the Brazilian Semiarid

ABSTRACT

The Brazilian semiarid region contains about 5.000 plant species, which due to the high environmental heterogeneity of the region are distributed in different vegetation types, and are subject to high temporal and spatial variability of rainfall and high temperatures, making this region promising as a model of studies to understand how species and communities respond to the environment in which they are inserted. The objective of this study was to evaluate how the variation in the water availability of this region influences the functional diversity and the richness of the woody and herbaceous species of the SAB, as well as to investigate if there is a congruence between the variation patterns of the functional diversity of these components, and whether species richness affects the functional diversity of the region. For this, 11 plots were sampled, including different physiognomies that diverge in relation to rainfall amounts and evapotranspiration, forming a dryness gradient. For sampling of the woody vegetation each plot was 30 x 30m (0.90 ha) and for sampling of the herbaceous component nine subplots of 1 x 1m (1 m²) were installed. Of the most abundant species, six functional traits were measured: leaf area, specific leaf area, maximum height, chlorophyll content and wood density (only woody), to avoid the calculation of functional diversity. The species richness was calculated through the sum of species in each plot. The woody component did not respond in any of the calculated metrics to changes in aridity values, a pattern that contradicts the literature, since the herbaceous stratum presented an atypical response in most of the calculated indices. The woody and herbaceous components did not show congruence between the patterns of variation of functional diversity along the gradient, the two forms of growth varied independently along the aridity changes and the total diversity of the area only responded to changes in the woody stratum, in addition the species richness and functional diversity did not show a significant relation suggesting functional redundancy in the semiarid region. These results may be linked to the diversity of the environments along the proposed gradient that culminate in the formation of distinct habitats, with different compositions and structures making these direct and indirect factors linked to water availability, evidencing that new works with this theme need to be done to a better understanding of the functional diversity of this environment.

Keywords: Functional traits; Climatic gradient; Aridity; Physiognomy; Biodiversity.

1. Introdução

Em regiões áridas e semiáridas, a sobrevivência das plantas depende da união de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas, que possibilitem adaptações às condições ambientais restritivas dessas áreas, principalmente a disponibilidade reduzida de água, devido as menores precipitações que são concentradas em uma única época do ano, elevadas taxas de evaporação e temperaturas médias alta. (Fahn; Cutler,1992; Barros, 2013). No semiárido brasileiro, essa condição limitante pode ser atenuada devido à alta heterogeneidade climática da região, que está associada à distância do litoral, e à altitude (Mantovani et al., 2017). Em função dessa heterogeneidade a região é marcada, por uma intensa variabilidade temporal e espacial de chuvas (Molion e Bernardo, 2002; Albuquerque e Costa, 2012), variando desde valores inferiores a 400 mm nas regiões mais secas, até próximos a 1500 mm (Moura et al., 2010).

Associado a isso, ocorrem na região diferentes tipos de formações vegetais, tais como: Savana Estépica (Caatinga), Arbustaria Decídua (Carrasco), Savana (Cerrado), Floresta Estacional Decidual (Mata seca) e Floresta Sazonal Perene (Mata úmida) (Araújo et al., 2012; IBGE 2012; Moro et al., 2015; Mantovani et al., 2017). Com isso, é possível encontrar uma diversidade vegetal extremamente significativa abrangendo um total estimado de cerca de 5.000 espécies e considerável taxa de endemismo (Giulietti et al., 2004; Zappi et al., 2015; Fernandes e Queiroz, 2018).

Contudo, a diversidade vegetacional do semiárido do Brasil ainda é a menos conhecida do país, devido a insuficiência de estudos, a biologia da sua comunidade de plantas é pouco explorada e, conseqüentemente, pouco compreendida quanto às estratégias de sobrevivência nesse ambiente, e a região vem sendo fortemente modificada pelas ações antrópicas (Loiola, et al., 2012; Lopes et al., 2017; Mantovani et al., 2017). Adicionalmente, a maioria dos estudos realizados na área enfatiza apenas o levantamento das plantas lenhosas, ignorando o componente herbáceo da vegetação, o que resulta em uma subestimativa grande da diversidade vegetal (Reis et al., 2006; Moro, 2014).

A junção dessas diversas características da vegetação, que visam evitar, resistir ou tolerar o estresse hídrico, aliado as variações ambientes, a perda de biodiversidade e flora subestimada e pouco conhecida instigam os estudos ecológicos, e motivam um dos principais objetivos da ecologia vegetal, que é compreender como espécies e comunidades respondem ao meio em que estão inseridas (Grime, 1977; Reich et al., 1992; Schemske et al., 2009).

Gradientes ambientais que compreendem fatores de estresse, como é o caso da disponibilidade de água para o semiárido brasileiro, fornecem um excelente sistema para analisar as questões acima referidas. Por exemplo, mudança na disponibilidade desse recurso devem influenciar o *status* fisiológico e a morfologia das plantas, a estrutura das comunidades vegetais e as interações planta-planta, fazendo com que nos ambientes mais secos e quentes, o crescimento das plantas seja limitado pelo gradiente de severidade hídrico (Schöb et al., 2013). Porém, essas explicações normalmente são mensuradas com base apenas no número e diferenças taxonômicas das espécies e suas contribuições relativas (Cianciaruso et al., 2009). Contudo, resta a dúvida se o simples número (riqueza) ou as diferenças de espécies são medidas eficazes da diversidade biológica.

Baseando-se no pressuposto de que as plantas possuem estratégias adaptativas distintas, uma nova medida da diversidade, a diversidade funcional, que leva em consideração a variedade das espécies e de suas características (traços funcionais) na comunidade, e como essas características são afetadas pelo meio influenciando assim, o funcionamento das comunidades (Tilman, 2001), vem sendo amplamente considerada como uma chave para a compreensão dos processos do ecossistema e dos estresses ou distúrbios ambientais (Tilman, et al., 1997; Flynn, et al., 2011). Com isso, a partir da diversidade funcional é possível analisar, com maior precisão as implicações dos efeitos do ambiente nas espécies (Ernst et al., 2006).

A heterogeneidade ambiental do semiárido brasileiro faz dessa região promissora como modelo de estudo das mudanças funcionais ao longo do gradiente de condições abióticas (Silva et al., 2014). Porém, pouco se sabe sobre a interferência do ambiente sobre a diversidade funcional de sua comunidade de plantas, o quanto dessa diversidade pode ser influenciada por outros componentes não-lenhosos, e ainda como a diversidade funcional desses componentes respondem ao número de espécies, o que o torna um bom sistema experimental para investigar mudanças funcionais ao longo do gradiente de condições abióticas.

Dentro deste contexto, e considerando a importância de estudos ecológicos com uma abordagem funcional objetivou-se com este trabalho analisar se as variações na disponibilidade de água (gradiente de aridez) influenciam na diversidade funcional de espécies lenhosas e herbáceas do semiárido brasileiro, e na sua riqueza de espécies.

Além de agregar informações a vegetação semiárida brasileira sobre sua diversidade funcional, buscou-se também investigar (i) se há uma associação entre a aridez e os índices de riqueza de espécies e de diversidade funcional (ii) quais os padrões espaciais e variações da diversidade funcional e riqueza de espécies das comunidades lenhosas e herbáceas (iii) se existe congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional de lenhosas e herbáceas ao

longo do gradiente climático (iv) se há uma relação entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional (v) e apontar qual a contribuição de cada forma de crescimento para a diversidade total da área.

2. Material e métodos

2.1. Área de Estudo

Para contemplar o gradiente de disponibilidade de água, foram selecionadas 11 parcelas distribuídas em três Unidades de Conservação (UC's) da seguinte forma: a Estação Ecológica de Aiuaba (5 parcelas), Parque Nacional de Sete Cidades (4 parcelas) e Parque Nacional de Ubajara (2 parcelas) (Fig. 1). Essas UC's englobam diferentes fitofisionomias do semiárido, e divergem em relação as quantidades de chuvas e evapotranspiração, formando um gradiente de aridez. As parcelas foram alocadas partindo de dentro da unidade (a 1 km da borda) em direção às áreas externas. Essas parcelas estão a uma distância mínima de 3 km, a fim de obter-se independência amostral.

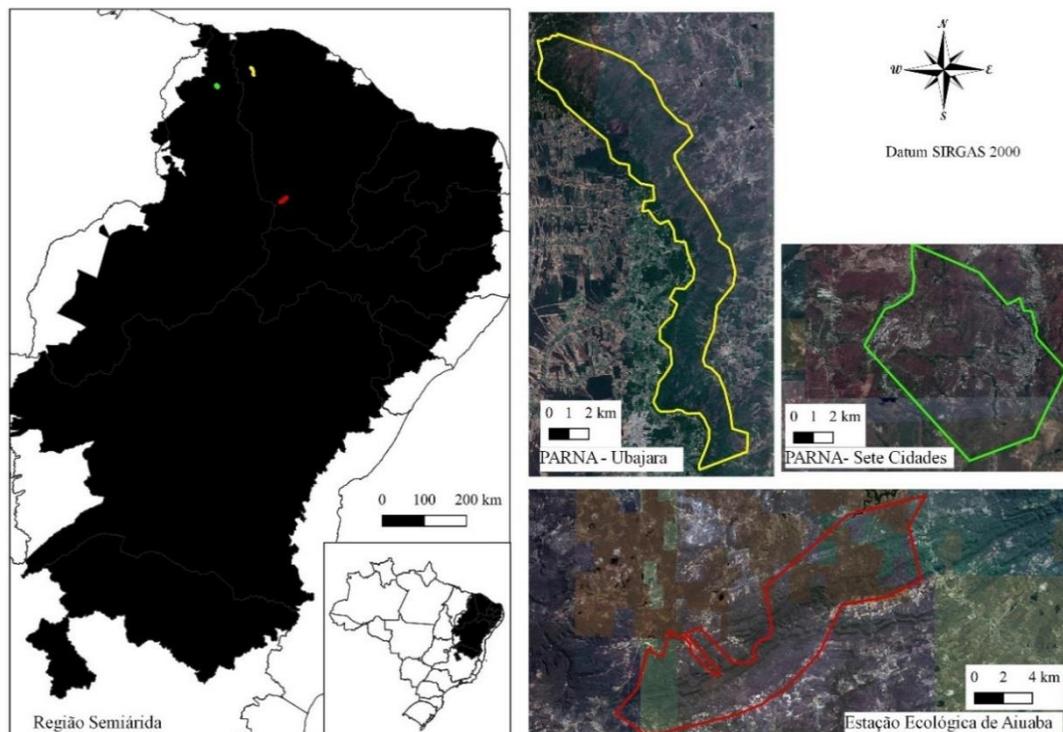


Fig. 1- Localização das três Unidades de Conservação (Estação Ecológica de Aiuaba, Parque Nacional de Sete Cidades e o Parque Nacional de Ubajara) amostradas na região semiárida, Brasil.

A Estação Ecológica de Aiuaba (ESEC-AIUABA) é uma Unidade de Conservação de Proteção Integral, que abrange 11.805 hectares e está situada no sudoeste do Estado do Ceará ($06^{\circ} 36' / 06^{\circ} 44'$ e $40^{\circ} 07' / 40^{\circ} 19'$ W). De acordo com a classificação de Köppen, o clima é BShw (semiárido quente), com temperatura média mensal variando de 24°C a 28°C e precipitação média anual de 582 mm. As chuvas ocorrem de dezembro a maio, com a maior precipitação pluviométrica média em março. São registrados para a área solos dos tipos: Latossolo Vermelho Amarelo Distrófico, pálido a moderado de textura argilosa e Bruno não Cálcico vértico de textura argilosa. O tipo de vegetação predominante na Estação é Savana Estépica (Caatinga) (11.746,60 ha). A área encontra-se bem preservada, sendo 81% coberto por vegetação conservada (Lemos e Meguro 2010; Mantovani et al., 2017).

O Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), situa-se no nordeste do estado do Piauí ($04^{\circ}02' / 08' \text{ S}$ e $41^{\circ}40' / 45' \text{ W}$), possui uma área de 6.221,48 ha com altitudes variando de 100 a 290 metros. O clima da área, conforme o sistema classificação de Koeppen, é do tipo Aw (Clima tropical úmido ou subúmido, com caráter transitório com o clima semiárido BSh). Há duas estações bem definidas (seca e chuvosa) durante o ano, a temperatura média anual é de $26,5^{\circ}\text{C}$, com máxima média de $28,1^{\circ}\text{C}$ em outubro e mínima de $25,5^{\circ}\text{C}$ em junho. A precipitação média anual, é de 1.557,8 mm, dos quais cerca de 65% se concentram nos meses de fevereiro, março e abril. O PNSC apresenta em sua maioria solos dos tipos Neossolos Quartzarênicos e Planossolos, a vegetação é caracterizada por ser formada por um complexo mosaico de tipos estruturais dominados por formações de Savana (Oliveira et al., 2007; Barros 2014; Brasileiro, 2018).

O Parque Nacional de Ubajara (PNU) tem área de aproximadamente 6.288 ha, está localizado a noroeste do Estado do Ceará, ao norte do planalto da Ibiapaba ($40^{\circ}52' / 40^{\circ}55' \text{ W}$ e $3^{\circ}48' / 3^{\circ}50' \text{ S}$). Esta Unidade de Conservação, devido a chuvas das terras altas e orográficas., tem maior parte da área sob clima mais úmido (Aw, Köppen-Geiger) que o clima semiárido da região (Bsh, Köppen-Geiger), a precipitação média anual é de 950mm, concentrado de janeiro a junho, e a temperatura é de $28,2^{\circ}\text{C}$. Na área do Parque há três classes de solo que compõe o planalto da Ibiapaba: Latossolo vermelho-amarelo distrófico; Podzólico vermelho-amarelo eutrófico; e Solos litólicos. O PNU apresenta formações distintas de vegetação, que se alternam à medida que as condições de relevo, clima e solo vão sendo alteradas: com atitude entre 400 e 700 m, predominam a formação da Floresta Estacional Decidual Tropical (TSDF), localmente chamado de Mata seca, e a Floresta Sazonal Perene (Mata úmida), encontrada na Chapada do Ibiapaba, com altitudes de 700 a 900 m, conhecida como floresta úmida. A vegetação dentro

do parque está bem preservada, com cerca de 88,7% de conservação (Guedes et al., 2000; Mantovani, et al., 2017).

2.2. Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu ao longo da estação chuvosa, no período de abril a junho de 2018 e de março a maio de 2019. Foram consideradas espécies lenhosas plantas classificadas como árvores, arbustos ou lianas, enquanto plantas herbáceas foram representadas por aquelas classificadas como ervas, gramíneas e epífitas (Símová et al., 2018).

Amostragem da vegetação lenhosa: a estrutura da vegetação lenhosa foi amostrada em 11 parcelas englobando diferentes fitofisionomias do semiárido. Em cada parcela de 30 x 30 m, totalizando 9.000 m² (0,90 ha), foram mensurados a altura (H; com auxílio de vara telescópica de 15 m) e o diâmetro do caule ao nível do solo (DNS) de todos indivíduos lenhosos vivos com $DNS \geq 3$ cm e $H > 1$ m, conforme Rodal et al. (1992). No caso dos indivíduos que apresentaram caules múltiplos (perfilhos), foi mensurado o DNS de cada perfilho individualmente.

Amostragem da vegetação herbácea: Em cada parcela, foram instaladas nove subparcelas de 1 x 1 m (divididas em 100 quadrados de 100 cm²) para amostragem do estrato herbáceo. Foi utilizado o método de porcentagem de cobertura. Para cada espécie/morfoespecie identificada, foram contabilizados a porcentagem de cobertura, quantos dos 100 quadrados eram ocupadas por cada espécie. Espécimes de plantas herbáceas foram coletadas e herborizadas para posterior identificação de acordo com técnicas usuais propostas por Mori et al. (1989).

Amostras das espécies inventariadas nos dois estratos da vegetação foram identificadas e depositadas nos herbários das Universidade Regional do Cariri (Herbário Caririense Dárdano de Andrade-Lima- HCDAL) e Universidade Federal de Ceará (Herbário Prisco Bezerra- EAC), a identificação foi realizada com o auxílio de chaves taxonômicas, bibliografia especializada e por comparações com material integrante dos acervos dos herbários referidos anteriormente. A classificação das espécies em famílias foi feita de acordo com o APG IV (*Angiosperm Phylogeny Group IV*, 2016), seguindo a nomenclatura das espécies e abreviações da Flora do Brasil (Flora do Brasil, 2020, em construção).

2.3. Montagem do Gradiente Ambiental

Com base nas coordenadas de cada parcela de coleta, foram obtidas 4 variáveis bioclimáticas (temperatura máxima, mínima, precipitação e evapotranspiração) a partir do

banco de dados climáticos WorldClim (www.worldclim.org) com uma resolução de 1 km, usando a ferramenta “Extract value by points” disponível no DIVA-GIS. Essas variáveis foram utilizadas para o cálculo do balanço hídrico climatológico, onde estimou-se a precipitação média anual de e evapotranspiração potencial média anual. O balanço hídrico climatológico foi calculado na planilha elaborada por D'Angiolella & Vasconcellos (GD V.3.2-2004), baseada no método de Thornthwaite (1955).

Para identificar os diferentes valores relacionadas ao índice de aridez foi adotado o critério Índice de Aridez (IA) elaborado por Thornthwaite (1941), ajustado posteriormente por Penman (1953) e utilizado pelas Organização das Nações Unidas (ONU) onde, o Índice de Aridez (IA) = P/ETP , em que P representa as precipitações médias anuais e a ETP, a evapotranspiração potencial média anual. Quanto menor for o valor da relação, maior é a aridez. O Índice de Aridez (IA) foi calculado para cada uma das 11 parcelas.

2.4. Seleção de Espécies e Mensuração dos Traços Funcionais

Para a estimativa da diversidade funcional foram selecionadas somente as espécies que somassem 75% da abundância do ambiente trabalhado (no caso das herbáceas, cobertura total), conforme sugerido por Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013). De cada espécie foram amostrados três indivíduos adultos. Os indivíduos foram selecionados, preferencialmente, nos locais onde a espécie apresentou maior abundância. Utilizou-se cinco traços funcionais (Tabela 1) relacionados ao vigor competitivo, uso dos recursos e tolerância ao estresse (Cianciaruso et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Todos os traços contínuos foram mensurados de acordo com o protocolo proposto por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). A altura das plantas foi medida com vara telescópica de 15 m, a área foliar com medidor de área foliar (Li-cor LI3000C) e o conteúdo de clorofila utilizando medidor SPAD (Minolta SPAD 502D).

Tabela 1. Traços funcionais avaliados para espécies lenhosas e herbáceas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro.

Traço funcional	Unidade	Significado funcional
Área foliar (AF)	cm ²	Está relacionada ao equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas da planta;
Altura máxima (Hmax)	M	Associada ao potencial competitivo, à capacidade de dispersão, à duração do período de crescimento, à tolerância aos estresses climáticos e nutricionais;
Área foliar específica (AFE)	mm ² .mg ⁻¹	Relacionado a vários aspectos fisiológicos ligados à aquisição e eficiência no uso dos recursos;
Densidade da madeira (DM)	g.cm ³	Relacionada ao transporte de água, ao suporte mecânico e ao potencial de crescimento da planta;
Conteúdo de Clorofila (CC)	SPAD	Fator adaptativo à diferenças de luz nos ambientes, estão intimamente ligados à taxa de fotossíntese máxima, e assim à produtividade primária influenciando, portanto serviços importantes nos ecossistemas;

2.5. Análise dos Dados

2.5.1 Riquezas de Espécies e Diversidade Funcional

Para cada parcela de coleta, foram calculados dois tipos de métricas de diversidade: riqueza de espécies e diversidade funcional. A riqueza de espécies foi equivalente ao número de espécies presentes em cada parcela. A diversidade funcional foi avaliada com base no cálculo de índices que buscam sintetizar em um valor a informação da variação funcional presente na comunidade (Villéger et al., 2008).

Para analisar a diversidade funcional foram utilizados cinco diferentes índices: riqueza funcional (FRic), equabilidade funcional (FEve), e a divergência funcional (FDiv), propostos por Villéger et al., (2008), um índice proposto por Laliberté & Legendre (2010) a dispersão funcional (FDis), e a diversidade funcional (DF) proposto por Petchey e Gaston (2002, 2006).

A riqueza funcional (FRic) quantifica a quantidade, ou a amplitude, do espaço funcional ocupado pelas espécies, mostrando o número de atributos ou categorias de um atributo apresentado pela comunidade, indicando quanto dos recursos potencialmente disponíveis estão sendo utilizados, a equabilidade funcional (FEve), representa a regularidade da distribuição e a abundância relativa das espécies no espaço funcional. Os valores da FEve varia entre 0 e 1, com valores próximos a 1 indicando distâncias funcionais regulares e valores próximos a 0,

indicando distâncias funcionais muito irregulares entre as espécies (Villéger et al., 2008), a dispersão funcional (FDis) sintetiza o quanto as estratégias estão distantes de um centroide que é a estratégia média da comunidade, ou seja, avalia se as estratégias estão mais ou menos concentradas no espaço funcional, a divergência funcional (FDiv) analisa o quanto os táxons se diferenciam dentro das categorias de cada atributo. Alta FDiv pode indicar um alto grau de diferenciação de nicho para as espécies e com isso baixa competição por recursos. Por fim, o índice de diversidade funcional (FD) que diferente dos demais está baseado na classificação hierárquica das espécies. O índice de diversidade funcional consiste na soma dos comprimentos dos braços de um dendrograma funcional, e representa as diferenças entre os valores de característica das espécies mostrando a complementaridade entre espécies e, portanto, está diretamente ligada ao conceito de nicho ecológico.

Para entender a contribuição de cada componente na diversidade total das comunidades, os cálculos desses índices foram realizados para ambos os componentes juntos e individualmente. Todas as análises foram realizadas na plataforma R versão 3.1.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015) utilizando os pacotes FD (Laliberté; Legendre, 2010) e Picante (Kembel et al., 2008). Por fim, relacionou-se a variação desses índices com as variações na aridez.

3. Resultados

3.1. Gradiente climático

Foram registrados um total de 8.462 indivíduos (3074 indivíduos lenhosos e 5388 herbáceas) e 412 espécies (201 lenhosas e 211 herbáceas) ao longo do gradiente climático. Os maiores valores dos índices de aridez (IA) foram registrados na fisionomia Savana Estépica, sendo o valor máximo registrado na parcela 1 (0.2802 IA), e os menores índices foram registrados na fisionomia Savana, com o valor mínimo na parcela 9 (0.9086 IA), demonstrando que, a aridez está relacionada com os tipos vegetacionais amostrados (Tabela 2). Assim, o gradiente de índice de aridez (IA) apresentou variação de 0.28 IA a 0.91 IA (Fig. 2).

Tabela 2- Relação entre os índices de aridez e os tipos vegetacionais amostrados no semiárido brasileiro.

Parcela- Local de coleta	Tipos vegetacionais	Índice de Aridez (IA)
1- ESEC-Aiuaba	Savana Estépica	0.28
3- ESEC-Aiuaba	Savana Estépica	0.29
2- ESEC-Aiuaba	Savana Estépica	0.31
4- ESEC-Aiuaba	Savana Estépica	0.37
5- ESEC-Aiuaba	Savana Estépica	0.40
10- PNU	Floresta Estacional Decidual	0.53
11- PNU	Floresta Estacional Decidual	0.59
7- PNSC	Savana	0.78
6- PNSC	Savana	0.88
8- PNSC	Savana	0.90
9- PNSC	Savana	0.91

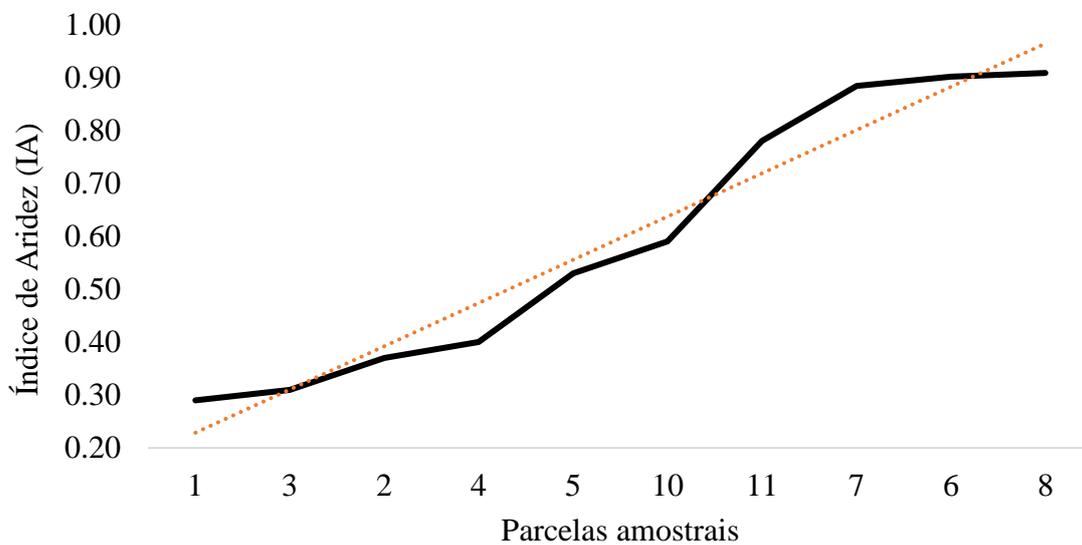


Fig. 1-Variação do índice de aridez (IA) nas onze parcelas amostradas no semiárido brasileiro.

A restrição da comunidade a espécies que somassem aproximadamente 75% da abundância chegou a 77 espécies, 47 espécies lenhosas (tabela 3) e 30 espécies herbáceas (tabela 4).

Tabela 3-Espécies lenhosas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro, com valores respectivos de altura máxima (Hmax), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DM) e conteúdo de clorofila (SPAD).

Espécie	Hmax (m)	AF (mm²)	AFE (mm².mg⁻¹)	DM (g.cm³)	CC (SPAD)
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	8,16	1816,13	9,41	0,69	66,43
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	7	6540,2	19,57	0,56	50,16
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.) H.Rainer	5,3	1417,531	22,49	0,66	66,52
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F.Blake	4	1118,86	11,09	0,75	67,42
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart. & Zucc.	8,62	2400,87	14,21	0,61	42,3
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	7	5909,4	8,98	0,72	59,82
<i>Banara guianensis</i> Aubl.	10,2	4336,8	58,72	0,61	48,62
<i>Bauhinia unguolata</i> L. var. <i>ungulata</i>	13,25	52,8793	32,77	0,63	43
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	6,89	1975	9,28	0,64	51,73
<i>Combretum duarceanum</i> Cambess.	3,63	31,84	37,26	0,71	42,19
<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	5,3	3128,13	16,4	0,63	37,88
<i>Combretum</i> sp.	15	3355,4	27,72	0,64	50,11
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	7,1	4711,47	6,05	0,61	39,21
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	8	3359,14	18,89	0,68	42,75
<i>Croton argyrophylloides</i> Müll.Arg.	6,1	4013,27	28,59	0,69	49,58
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	6,43	2050	28,37	0,61	36,1
<i>Croton</i> sp.	6,2	1580,53	24,63	0,83	45,82
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	8,14	2843,87	22,92	0,65	50,24
<i>Diospyros sericea</i> A.DC.	3,91	956,87	27,44	0,59	52,11
<i>Erythroxylum caatingae</i> Plowman	2,7	529,46	15,21	0,6	71,49
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	3,7	5389,53	9,92	0,74	75,06
<i>Eugenia</i> sp. 1	5,1	1581,47	19,75	0,67	67,2
<i>Eugenia</i> sp. 2	7,82	4510,46	110,92	0,69	74,93
<i>Eugenia</i> sp. 3	4,9	440,33	10,91	0,66	84,52
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	9,5	2075,73	16,85	0,61	45,99

<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	4,9	21050,67	8,13	0,65	62,9
<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel	8,78	5532,07	9,57	0,51	72,95
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	11	610,53	10,9	0,63	62,56
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	4,8	12202,72	21,21	0,43	48,48
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	7,9	13268,87	16,99	0,55	51,52
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	9	2334,9	14,9	0,82	22,54
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	10	11676,68	14,15	0,69	51,55
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	5,8	721,2	11,2	0,65	61,41
<i>Parkia</i> sp.	7,97	10130,93	6,3	0,63	55,07
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	10,56	19607,93	8,17	0,56	89,82
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	9,38	2184,8	14,96	0,54	25,2
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	9,67	19329,6	17,2	0,6	53,8
<i>Pouteria velutinica</i> Alves-Araújo & M.Alves	9,3	3174,53	13,54	0,7	62,27
<i>Psidium</i> sp.	5	2806,73	10,97	0,7	50,87
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	6,18	9676,76	6,61	0,43	83,76
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	9,18	581,53	15,81	0,7	29,5
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	7,85	13234,6	12,02	0,6	57,44
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	7,1	26021	12,91	0,51	41,36
<i>Ximenia americana</i> L.	3	1087,6	8,33	0,72	46,13
Morfotipo 1	10,65	5754,13	16,24	0,58	70,79
Morfotipo 2	5,21	3697,13	22,06	0,63	54,42
Morfotipo 3	6,65	3368,93	20,51	0,59	61,02

Tabela 4-Espécies herbáceas amostradas nas 11 parcelas de coleta no semiárido brasileiro, com valores respectivos de altura máxima (Hmax), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), e conteúdo de clorofila (SPAD).

Espécie	Hmax (m)	AF (mm²)	AFE (mm².mg⁻¹)	CC (SPAD)
<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	0,17	724,86	80,9242	22,7611
<i>Aristida longifolia</i> Trin.	0,78	625,13	11,854	25,5848
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	0,26	327,06	36,3223	25,5723
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	0,16	1006,86	69,5567	19,8609
<i>Enteropogon mollis</i> (Nees) Clayton	0,31	367,8	38,186	32,4814
<i>Evolvulus echioides</i> Moric.	0,11	1190,4	83,0658	23,8377
<i>Justicia thunbergioides</i> (Lindau) Leonard	0,20	1336,46	95,2395	24,3675
<i>Melochia longidentata</i> Goldberg	0,11	641	91,0095	21,7341
<i>Melochia</i> sp.	0,06	491	55,929	25,6371
<i>Mitracarpus baturitensis</i> Sucre	0,19	93,66	29,62	24,5696
<i>Panicum trichoides</i> Sw.	0,10	201,26	117,3427	20,473
<i>Phyllanthus tenellus</i> Roxb.	0,09	189,6	10,11	29,5937
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	0,15	4195,33	49,3908	41,1402
<i>Tragia cearensis</i> Pax & K.Hoffm.	0,20	1332,26	39,87	30,0234
Morfotipo 1	0,12	899	73,9828	18,5763
Morfotipo 2	0,69	310	7,5426	27,1334
Morfotipo 3	0,17	176,73	32,17	23,63
Morfotipo 4	0,11	198	72,3862	41,8034
Morfotipo 5	0,07	57,73	39,60	34,49

Morfotipo 6	0,07	298	40	184,027
Morfotipo 7	0,17	126,3	51,8259	51,552
Morfotipo 8	0,11	5797	52,2678	46,6695
Morfotipo 9	0,10	979	66,4646	42,4254
Morfotipo 10	0,05	300,6	93,9362	23,2692
Morfotipo 11	0,20	1017	138,9766	23,6287
Morfotipo 12	0,13	3995	48,7902	28,0494
Morfotipo 13	0,11	4661	87,8635	29,2868
Morfotipo 14	0,17	176	32,1704	23,6343
Morfotipo 15	0,24	776,73	73,54	17,46
Morfotipo 16	0,81	946	7,6567	72,471

3.2. Riquezas de Espécies e Diversidade Funcional

Todos os índices de diversidade calculados (riqueza de espécies, FRic, FEve, FDiv, FDis e FD) não mostraram relação com as variações nos valores relacionado ao índice de aridez para o componente lenhoso, e para a diversidade total, apenas o estrato herbáceo respondeu as mudanças na aridez (Fig. 3).

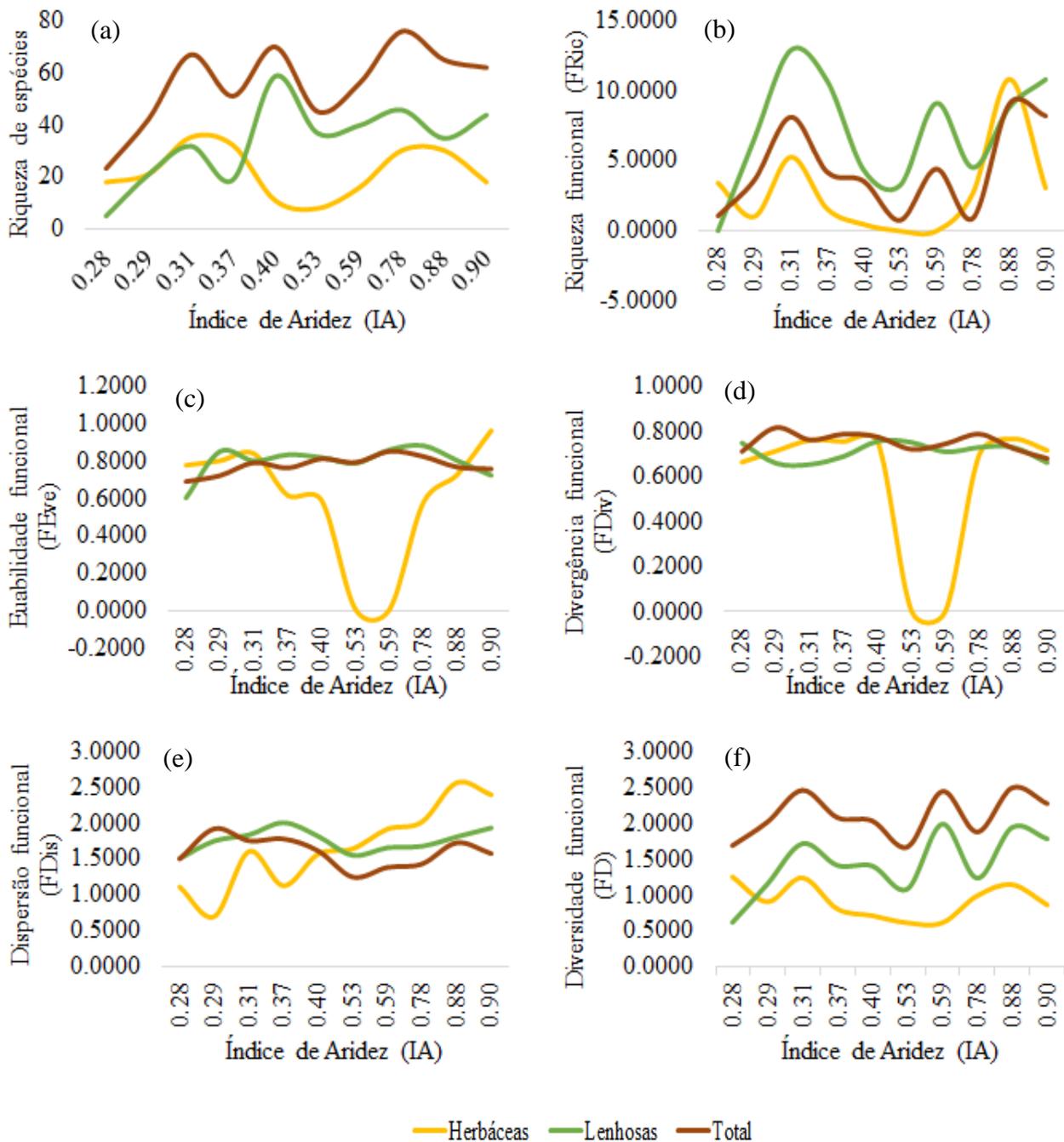


Fig. 2-Padrões de seis índices de diversidade (riqueza de espécies, riqueza funcional (FRic), equabilidade funcional (FEve), divergência funcional (FDiv), dispersão funcional (FDis) e diversidade funcional (FD) de espécies herbáceas e lenhosas e valor total ao longo de um gradiente de aridez nos onze sítios de coleta no semiárido brasileiro.

Para o componente lenhoso, a riqueza de espécies variou ao longo de todo o gradiente indicando fraca relação entre a aridez e este índice (Fig. 3a).

A riqueza funcional (FRic), do componente lenhoso também variou ao longo de todo o gradiente, mostrando que maior ou menor aridez não é um fator condicionante do número de atributos ou categorias de um atributo apresentado por essa forma de crescimento (Fig. 3b), porém o componente lenhoso apresentou maior riqueza funcional (7.0622) em relação ao componente herbáceo (3.2667). Indicando que as espécies desse componente ocupam de forma mais eficiente o espaço de nicho, assim, espécies lenhosas utilizam de forma mais proveitosa os recursos e contribuem de forma mais efetiva para riqueza funcional da região. Uma reduzida riqueza funcional, como percebida para o componente herbáceo, indica que alguns dos recursos potencialmente disponíveis não estão sendo explorados, o que pode ocasionar uma redução na produtividade do ecossistema. Já a riqueza funcional total foi mais influenciada pela Fric do componente lenhoso.

O índice de equabilidade funcional (FEve) das espécies lenhosas também não mostrou relação com as mudanças de aridez. Assim o grau em que distribuição da abundância dessas espécies está ofertada no espaço funcional não é afetada pelas mudanças nos valores da aridez (Fig. 3c).

A divergência funcional (FDiv) das espécies lenhosas do mesmo modo que os outros índices, não respondeu ao gradiente climático. Assim a diferenciação dos táxons dentro das categorias de cada atributo não é afetada pela aridez. De maneira geral, as espécies lenhosas apresentaram alta FDiv o que pode indicar um alto grau de diferenciação de nicho para as espécies (Fig. 3d). Por fim a dispersão funcional (FDis), e o índice de diversidade funcional (FD) do componente lenhoso também não responderam as mudanças nos valores da aridez (Fig. 3e e 3f).

Para o estrato herbáceo, a riqueza de espécies, a riqueza funcional (Fric), a equabilidade (FEve), a divergência (FDiv) e a diversidade funcional (FD) responderam de forma similar ao gradiente climático, com queda nos valores desses índices nos níveis intermediários de aridez (Fig. 3a, 3b, 3c, 3d, 3f). E a dispersão funcional (FDis) das espécies herbáceas a partir do nível intermediário de aridez teve uma tendência ao aumento (Fig. 3e).

Os componentes lenhoso e herbáceo, não apresentaram congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional ao longo do gradiente proposto, as duas formas de crescimento variaram de forma independente ao longo das mudanças de aridez e a diversidade total da área respondeu apenas as mudanças do estrato lenhoso.

Já as relações entre os índices de diversidade funcional (com exceção do índice FD, pois esse índice não é afetado pela riqueza de espécies (Petchey et al., 2004)), e a riqueza de espécies também não mostraram relação significativa (tabela 5), ou seja, a diversidade funcional não foi influenciada pelo aumento ou diminuição do número de espécies ao longo do gradiente proposto, sugerindo redundância funcional na região semiárida. Ou seja, as espécies da área estudada exercem funções semelhantes, garantindo a estabilidade da área, pois, em um sistema com redundância funcional, a perda de uma espécie implicará em pouco impacto para os processos ecossistêmicos, pois outra espécie poderá exercer a sua função.

Tabela 5-Riqueza de espécies e índices de diversidade funcional nas onze parcelas amostrais no semiárido brasileiro.

Índice de Aridez (IA)	Riqueza de espécies	FRic	FEve	FDis	FDiv
0.28	40	6.5584	0.8548	1.9325	0.6729
0.29	23	0.0337	0.6045	1.5068	0.7500
0.31	42	6.6095	0.8536	1.7536	0.6614
0.37	67	12.8958	0.8023	1.8373	0.6559
0.40	51	10.6906	0.8358	2.0090	0.6914
0.53	70	4.3651	0.8207	1.8194	0.7577
0.59	45	3.2595	0.7906	1.5514	0.7530
0.78	56	9.1184	0.8619	1.6582	0.7112
0.88	76	4.5281	0.8843	1.6786	0.7311
0.90	65	8.8211	0.8042	1.8098	0.7312
0.91	62	10.8040	0.7246	1.9346	0.6640

Legenda: Riqueza funcional (FRic), Equabilidade funcional (FEve); Dispersão funcional (FDis) e Divergência funcional (FDiv).

A análise de correlação entre os quatro índices de diversidade funcional e a riqueza de espécies apontou uma baixa correlação positiva entre a diversidade funcional e as mudanças nos números de espécies (Tabela 6).

Tabela 6-Coeficientes de correlação de Spearman entre os índices de diversidade funcional e riqueza de espécies no semiárido brasileiro.

	Riqueza de espécies
Riqueza funcional (FRic)	0.3000
Equabilidade funcional (FEve)	0.2273
Dispersão funcional (FDis)	0.2091
Divergência funcional (FDiv)	0.0818

4. Discussão

A relação entre índices de diversidade versus gradientes ambientais é um dos temas mais usuais da ecologia. Muitas respostas significativas, principalmente sobre o funcionamento das comunidades, sobretudo, as vegetais, foram alcançadas em ambientes de gradientes ambientais (Hooper et al., 2000; Craine, 2005; Maestre et al., 2009; Peltzer et al., 2010; Lamanna, et al., 2014; Zhang; Xião; Li, 2015).

Entretanto, no presente estudo, ao contrário do esperado, os índices de diversidade funcional e a riqueza das espécies lenhosas não responderam ao gradiente proposto. Para o estrato herbáceo a resposta ao gradiente também foi atípica, em relação ao que se relata na literatura, e a diversidade total não responde as variações da diversidade do componente herbáceo, a resposta está muito mais associada a variação do componente lenhoso. Porém, foi possível observar o comportamento dos componentes da vegetação ao longo do gradiente analisado, revelando seus padrões funcionais em relação a aridez.

Para o componente lenhoso a riqueza de espécies, não foi influenciada pelas variações na aridez, mostrando um padrão que é inconsistente com numerosos estudos ao longo de gradientes climáticos semelhantes (Gentry, 1982; O'brien, 1993; Williams et al., 1996; O'brien et al., 1998; 2000; Pavón et al., 2000; Spichiger et al., 2006; KREFT e JETZ, 2007; Giladi et al., 2011; García-Palacios et al., 2018).

García-Palacios et al. (2018), ao investigar como o clima, utilizando a aridez como medida principal, medeia as relações entre a diversidade vegetal e a estabilidade do ecossistema em todo o mundo, constatou uma relação significativamente positiva, com a riqueza de espécies aumentando à medida que a aridez diminui, esse fato também foi observado nas savanas tropicais (Williams et al. 1996) e em florestas e campos temperados (Kovács-Lang et al. 2000).

Em regiões áridas e semiáridas, O'Brien et al. (2000) mostraram que a aridez explicou 80% da variação na riqueza de espécies de plantas lenhosas, fato também observado na região

do Chaco, onde a vegetação é xeromórfica, determinada pelo regime de chuvas regionais, onde há um aumento da riqueza de espécies em áreas mais úmidas (Spichiger et al., 2006).

No semiárido brasileiro a riqueza de espécies também aparece intimamente relacionada com a aridez (Silva et al., 2003; Araújo, 2005; Barbosa, et al., 2012; Rito, et al., 2016; Silva e Souza, 2018). Por isso, esperava-se que nas áreas com maior aridez, que impõem severas restrições ao crescimento das plantas e ao acúmulo de biomassa, não apenas devido à seca sazonal associada a temperaturas anuais altas, mas também devido à alta variação anual na precipitação anual, a riqueza de espécies fosse menor, embora alguns estudos realizados na região representem exceções (Rodal et al., 1998; Pereira et al., 2002).

Portanto os resultados apresentados em relação a riqueza de espécies pelo componente lenhoso são inconsistentes com a hipótese de que a sazonalidade climática influencia a variação geográfica da riqueza de espécies (O'brien, 1993), mas, corroboram com Ricklefs e He (2016) que com base em parcelas em áreas florestais distribuídas em todo o mundo, mostraram que a riqueza de espécies lenhosas varia entre as regiões continentais independentemente do clima local. Mostrando que o número de espécies que co-ocorrem em um local reflete, em uma extensão significativa, as características da região, incluindo a história geográfica e geológica, que influenciam a diversificação evolutiva e a extinção regional. Araújo (2005), também ressalta que, além da disponibilidade hídrica, deve-se considerar o fator solo, por tratar-se de três tipos vegetacionais distintos.

Para a diversidade funcional do componente lenhoso também não houve relação entre os índices de diversidade funcional e as mudanças na aridez, indicando que a distribuição dessa diversidade é aleatória, ou ainda que distintos fatores locais podem influenciar esses índices dentro de um mesmo nível de aridez, não nos permitindo indicar sem medições e análises pertinentes quais ou que outras variáveis estejam atuando sobre a diversidade funcional desse ambiente.

Estudos realizados por Botrel et al. (2002), em florestas estacionais semidecíduais, demonstraram diferentes correlações entre variáveis topográficas e edáficas para explicar os padrões de diversidade funcional encontrados, sugerindo que as variáveis associadas as diversas funções da vegetação, entre comunidades vegetais mudam de caso a caso.

Para regiões áridas e semiáridas, alguns trabalhos que utilizaram gradientes climáticos, mostraram resultados contrários aos encontrados no presente estudo como por exemplo Cowling et al. (1994) Bergholz, et al., (2017) Guo et al. (2018) e Gong et al. (2019), esses estudos mostraram que a aridez foi uma das principais variáveis, reduzindo significativamente a diversidade funcional das espécies das regiões áridas.

Estudos relacionando gradientes abióticos com os índices de diversidade funcional na região semiárida brasileira ainda são poucos. Apenas Alvino et al. (2016) e Araújo (2017) estudaram essa relação, porém esses trabalhos analisaram se havia uma relação entre as variações microtopográficas e os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta na Caatinga e concluíram que a diversidade funcional variou, direcionada pela microtopografia.

De maneira geral, o que se sabe é que além de fatores relacionados ao clima, uma maior disponibilidade de nutrientes no solo influencia positivamente a diversidade funcional de espécies lenhosas (Andersen et al., 2012; Bernard-Verdier et al., 2012; Maire et al., 2012).

Paro o componente herbáceo foi observada uma resposta similar dos índices de riqueza de espécies, riqueza funcional (Fric), equabilidade (FEve), divergência (FDiv) e diversidade funcional (FD), com queda nos valores desses índices nos níveis intermediários de aridez. Resultado que contradiz a literatura, onde ao longo de gradientes climáticos, os extremos são considerados mais severos, ora por intensidade de competição, e oras por intensidade dos filtros abióticos desfavorecendo as espécies (Grace, 1999; Maestre, et al., 2009).

Esse resultado contrasta também com uma das principais hipóteses proposta para explicar os padrões de diversidade encontrados em comunidades ao longo de gradientes, a hipótese dos distúrbios intermediários (Connell, 1978). Essa hipótese prevê que distúrbios (nesse caso a aridez), que podem acontecer dentro de várias frequências e intensidades, promovem a mortalidade ou injúrias dos organismos de uma comunidade em condições extremas e uma maior diversidade é mantida nos níveis intermediários de distúrbio (Connell, 1978; Sousa, 1979), assim como observado para comunidades herbáceas por Ikeda, (2003), Fulbrig, (2004), Roberts, (2004), Rayo, (2010) e Moore, (2011).

Quando a condição intermediária não se apresenta como a mais favorável para as espécies desse estrato é comum encontrar, a riqueza de espécies herbáceas aumentando com a diminuição da aridez (Parsons e Moldenke, 1975; Holzapfel et al., 2006; Adler e Levine, 2007; Meineri, et al., 2014; Golodets, 2015), esse padrão também é observado na região semiárida brasileira (Araújo, 2005; Araújo et al., 2011).

Já para diversidade funcional de comunidades herbáceas, apesar dos poucos trabalhos realizados com esse estrato da vegetação, o que se sabe é que a diminuição da aridez juntamente com fatores relacionados a disponibilidades de luz nas comunidades afeta significativamente a diversidade funcional desse componente da vegetação (Scherer-Lorenzen, 2008; Loiola, et al., 2010; Lavorel, 2011; Pérez-Camacho, et al., 2012; Elliott, et al., 2015).

De maneira geral, pode-se observar que a riqueza funcional foi reduzida no componente herbáceo. Indicando que alguns dos recursos potencialmente disponíveis não estão sendo explorados, o que pode ocasionar uma redução na produtividade do ecossistema como demonstrado por Mason et al., 2005. Essa baixa riqueza funcional demonstra ainda uma parcela de nichos vazios indicando também uma menor ocupação do espaço funcional (Mouchet et al., 2010).

As variações na equabilidade e divergência funcional desse estrato foram intensas, demonstrando alta irregularidade na distribuição das abundancias das espécies dentro do espaço funcional, indicando que algumas porções do nicho, apesar de ocupadas, estão sendo subutilizadas, podendo reduzir a produtividade e aumentar a chance de que possíveis espécies invasoras se estabeleçam (Mason et al., 2005).

E o aumento da dispersão funcional ao longo do gradiente, sugere um aumento no papel das interações bióticas na estruturação da comunidade das espécies herbáceas. Maior dispersão funcional pode indicar um papel mais importante de limitar a similaridade na organização da comunidade (Mouchet et al., 2010). Isso está de acordo com mudanças previstas em gradientes de severidade em que há uma mudança de uma filtragem ambiental mais forte, para interações de competição mais fracas à medida que as condições ambientais ficam mais favoráveis (Lohbeck et al., 2014).

Assim, verifica-se que não existe congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional de lenhosas e herbáceas ao longo do gradiente de aridez apesar destas comunidades estarem sobre estresses similares de precipitação e temperatura, como constatado por Díaz et al., (2016) e Símová et al., (2018).

Já as relações entre riqueza de espécies e os índices de diversidade funcional da região, apesar das diferentes fitofisionomias analisadas que conseqüentemente levam a composições de espécies diferentes, a diversidade funcional não esteve relacionada à riqueza de espécies.

Como observado nas parcelas estudadas, a inexistência de correlação entre a riqueza de espécies e a diversidade funcional indica que processos relacionados a competição, coexistência e filtros ambientais devem ser importantes na estrutura dessas comunidades como também encontrados por Holdaway; Sparrow, 2006. Esse resultado mostra também que os componentes da biodiversidade de um ecossistema podem variar independentemente ao longo de gradientes ecológicos (Bello et al., 2006).

Por exemplo, Mayfield et al. (2005) encontrou que a relação entre a diversidade funcional e a riqueza de espécies variou significativamente entre habitats florestais e não florestais, enquanto que Flynn et al. (2009), registrou que a diversidade funcional e a riqueza

de espécies não variaram significativamente em diferentes fitofisionomias com diferentes intensidades de uso. O fato é que essas relações entre as diferentes medidas de diversidade ainda precisam ser melhor investigadas em todas as suas possibilidades.

De modo geral, o semiárido se mostrou mais rico em espécies e menos diverso funcionalmente, indicando que a região apresenta redundância funcional, devendo essa redundância ser um conceito central nos estudos que relacionam funcionalidade de ecossistemas à perda de espécies (Rosenfeld, 2002) pois, em um sistema com essa característica, a perda de uma espécie implicará em pouco impacto para os processos ecossistêmicos, pois outra espécie poderá exercer a sua função (Lawton e Brown, 1993).

Por fim, o entendimento da variação nos índices de diversidade funcional e sua relação com a variação na riqueza nos permite utilizá-las como uma importante ferramenta teórica para o manejo e preservação de ecossistemas e permitem ainda o acesso a informações sobre seu funcionamento, tanto no que se refere a ocupação dos nichos e sua resistência pela redundância funcional, quanto à diferenciação de nichos associadas a diversidade de espécies.

5. Conclusão

A diversidade dos ambientes ao longo do gradiente proposto culmina na formação de distintos habitats, com distintas composições e distintas estruturas tornando estes fatores diretos e indiretos vinculados a disponibilidade de água, fazendo com que as variações de aridez não influenciassem na diversidade funcional das espécies do componente lenhoso, e as respostas do estrato herbáceo fossem contrárias ao que é relatado na literatura. Por isso, novos trabalhos com essa temática precisam ser realizados para uma melhor compreensão da diversidade funcional deste ambiente. Considerando outras análises, como por exemplo análise de solos.

Embora as comunidades estudadas estejam sobre estresses similares de precipitação e temperatura, a aridez não atuou da mesma forma nos componentes da vegetação, assim não houve congruência entre os padrões de variação da diversidade funcional de lenhosas e herbáceas ao longo do gradiente de aridez.

O fato do número de espécies não levar a maior diversidade funcional, se deve a evidência de que diferentes espécies tem as mesmas características funcionais e por isso desempenham as mesmas funções, fazendo dessa comunidade mais resiliente.

Apesar do componente herbáceo influenciar pouco a diversidade total do ambiente, são ainda assim necessários mais estudos sobre esse componente que tem importante participação no processo de regeneração vegetal da área, porém tem sua biologia pouco explorada e

consequentemente pouco compreendida quanto às estratégias de sobrevivência em ambientes de elevado estresse sazonal.

Agradecimentos

À Fundação Cearense de Apoio Científico e Tecnológico (FUNCAP), pela bolsa de mestrado concedida a primeira autora; à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro ao projeto CNPq/ICMBIO (Chamada CNPq/ICMBio/FAPs nº 18/2017 - Linha 1 Caatinga #421350/2017-2).

Referências

- Adler, P. B.; Levine, J. M. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. **Oikos**, v. 116, n. 2, p. 221-232, 2007.
- Albuquerque, J. S. C.; Costa, J.S. Intercepção de chuva em diferentes fisionomias de caatinga, Coreaú, CE, **Geografia Ensino & Pesquisa**, v. 16, n. 3. p.63- 75, 2012.
- Alvino, L. D.; Batalha, M. A.; Machado, I. C. Variações microtopográficas direcionam os valores de diversidade funcional e taxonômica em enclave de floresta na Caatinga (Capítulo 1). In: **Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de Brejo de Altitude, Nordeste do Brasil**. Tese de Doutorado. Recife: Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFPE., 2016.
- Andersen, K. M., Endara, M. J., Turner, B. L.; Dalling, J. W. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, v.168, n.2, p.519–531, 2012.
- Angiosperm Phylogeny Group IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016.
- Araújo, F. S.; Costa, R. C. D.; Lima, J. R.; Vasconcelos, S. F. D.; Girão, L. C.; Souza Sobrinho, M.; Lima-Verde, L. W. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, n. 2, p. 341-366, 2011.
- Araújo, F. S. Vegetação e flora fanerogâmica da área Reserva Serra das Almas, Ceará. **Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga**, p. 91, 2005.
- Araújo, K. D.; Parente, H. N.; Silva-Éder, E.; Ramalho, C. I.; Dantas, R. I.; Andrade, A. P.; Silva, D. S. Estrutura fitossociológica do estrato arbustivo-arbóreo em áreas contíguas de Caatinga no Cariri Paraibano. **Brazilian Geographical Journal Geosciences and Humanities Research Medium**, v. 3, n. 1, p. 155-169, 2012.
- Araújo, L. D. A. **Variação espacial e temporal da diversidade funcional a partir de atributos reprodutivos em floresta de brejo de altitude, Nordeste do Brasil**/ Tese de Doutorado. Recife: Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFPE., 2017.
- Barbosa, M. D.; Marangon, L. C.; Feliciano, A. L. P.; Freire, F. J.; Duarte, G. M. T. Florística e fitossociologia de espécies arbóreas e arbustivas em uma área de caatinga em Arcoverde, PE, Brasil. **Revista Árvore**, v. 36, n. 5, p. 851-858. 2012.
- Barros, J. S., Ferreira, R. V., Pedreira, A. J., & Schobbenhaus, C. **Geoparque Sete Cidades – Pedro II – PI**: proposta. Rio de Janeiro: CPRM, 56 p, 2014.
- Barros, L. O.; Soares, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga Brasileira. **Revista Ciência Agronômica**, v. 44, p. 192-198, 2013.
- Bergholz, K; May, F.; Giladi, I.; Ristow, M.; Ziv, Y.; Jeltsch, F. Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid

environment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 138-146, 2017.

Bernard-Verdier, M. Navas, M. L.; Vellend, M.; Violle, C.; Fayolle, A.; Garnier, E. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1422–1433, 2012.

Botrel, R. T.; Oliveira Filho, A. T.; Rodrigues, L. A.; Curi, N. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbórea-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, p.195-213, 2002.

Brasileiro, D. P.; Nunes, G. M.; Gonçalves, V. N.; Bonifácio, K. M.; Madruga Filho, V. J. P.; Lucena, R. F. P. Importância do estabelecimento da zona de amortecimento: um estudo de caso do Parque Nacional de Sete Cidades, Estado do Piauí, Brasil. **Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade** [online]. v. 5, n. 10, p. 789-798. 2018.

Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A.; Gaston, K. J.; Petchey, O. L. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, Jena 14, 2012.

Connell, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302-1310, 1978.

Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; Ter Steege, H.; Morgan, H. D.; Van Der Heijden, M. G. A.; Pausas, J. G.; Poorter, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

Cowling, R. M.; Witkowski, E. T. F.; Milewski, A. V.; Newbey, K. R. Taxonomic, edaphic and biological aspects of narrow plant endemism on matched sites in mediterranean South Africa and Australia. **Journal of Biogeography**, p. 651-664, 1994.

Craine, J. M.; Fargione, J.; Sugita, S. Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients. **New Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 933-940, 2005.

D'angiolella, G. L. B.; Vasconcellos, V. L. D. BHÍDRICO GD. GD 4.0-2004: planilha eletrônica para cálculo do balanço hídrico climatológico. **Revista Bahia Agrícola**, v. 6, p. 14-16, 2004.

De Bello, F.; Lepš, J.; Sebastià, M. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. **Ecography**, v. 29, n. 6, p. 801-810, 2006.

De Paula Loiola, P.; Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. Functional diversity of herbaceous species under different fire frequencies in Brazilian savannas. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 10, p. 674-681, 2010.

Díaz, S.; Cabido, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001.

Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J. H.; Wright, I. J.; Lavorel, S.; Dray, S.; Gorne, L.D. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167, 2016.

Elliott, K. J.; Vose, J. M.; Knoepp, J. D.; Clinton, B. D.; Kloeppel, B. D. Functional role of the herbaceous layer in eastern deciduous forest ecosystems. **Ecosystems**, v. 18, n. 2, p. 221-236, 2015.

Ernst, R., Linsenmair, K. E.; Rodel, M. O. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. **Biological Conservation**, v. 133, n. 2, p. 143-155, 2006.

Fahn, A., Cutler, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.

Fernandes, M. F.; Queiroz, L. P. de. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 70, n. 4, p. 51-56, Oct. 2018.

Flora Do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>

Flynn, D. F. B.; Gogol-Prokurat, M.; Nogeire, T.; Molinari, N.; Richers, B.T.; Lin, B. B.; Simpson, N.; Mayfield, M. M.; Declerck, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology letters**, v. 12, n. 1, p. 22-33, 2009.

Flynn, D. F. B.; Mirotchnick, N.; Jain M.; Palmer, M.I.; Naeem, S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. **Ecology** 92: 1573–1581, 2011.

Fulbright, T. E. Disturbance effects on species richness of herbaceous plants in a semi-arid habitat. **Journal of Arid Environments**, v. 58, n. 1, p. 119-133, 2004.

García-Palacios, P.; Gross, N.; Gaitán, J.; Maestre, F. T. Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 33, p. 8400-8405, 2018.

Gentry, A. H. Patterns of neotropical plant species diversity. In: **Evolutionary biology**. Springer, p. 1-84, 1982.

Giladi, I.; Ziv, Y.; May, F.; Jeltsch, F. Scale-dependent determinants of plant species richness in a semi-arid fragmented agro-ecosystem. **Journal of vegetation Science**, v. 22, n. 6, p. 983-996, 2011.

Giulietti, A. M.; Neta, A. L. B.; Castro, A. A. J. F.; Gamarra-Rojas, C. F. L.; Sampaio, E. V. S. B.; Virgínio, J. F.; Queiroz, L. P.; Figueiredo, M. A.; Rodal, M. J. N.; Barbosa, M. R. V.; Harley, R. M. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva, J. M. C.; Tabarelli, M.; Fonseca, M. T. (Orgs.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Ministério do Meio Ambiente, 2004.

Golodets, C.; Sternberg, M.; Kigel, J.; Boeken, B.; Henkin, Z.; No'am G, S.; Ungar, E. D. Climate change scenarios of herbaceous production along an aridity gradient: vulnerability increases with aridity. **Oecologia**, v. 177, n. 4, p. 971-979, 2015.

Gong, Y.; Ling, H.; Lv, G.; Chen, Y.; Guo, Z.; Cao, J. Disentangling the influence of aridity and salinity on community functional and phylogenetic diversity in local dryland vegetation. **Science of The Total Environment**, v. 653, p. 409-422, 2019.

Grace, J. B. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 2, n. 1, p. 1-28, 1999.

Grime, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory.pdf, 1977.

Guedes, P., G.; Silva, S. S. P.; Camardella, A. R.; Abreu, M. F. G.; Borges-Nojosa, D. M.; Silva, J. A. G.; A. A. Silva. Diversidade de mamíferos do Parque Nacional de Ubajara (Ceará, Brasil), **Journal Neotrop. Mammal**. v, 7, n. 2, p.95-100. 2000.

Guo, T.; Weise, H.; Fiedler, S.; Lohmann, D.; Tietjen, B. The role of landscape heterogeneity in regulating plant functional diversity under different precipitation and grazing regimes in semi-arid savannas. **Ecological Modelling**, v. 379, p. 1-9, 2018.

Holdaway, R. J.; Sparrow, A. D. Assembly rules operating along a primary riverbed–grassland successional sequence. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1092-1102, 2006.

Holzappel, C.; Tielbörger, K.; Parag, H. A.; Kigel, J.; Sternberg, M. Annual plant–shrub interactions along an aridity gradient. **Basic and Applied Ecology**, v. 7, n. 3, p. 268-279, 2006.

Hooper, D. U.; Solan, M.; Symstad, A. J.; Diaz, S.; Gessner, M. O.; Buchmann, N.; Merimillod-Blondin, F.; Roy, J.; Spehn, E.; Van Peter, L. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. **Biodiversity and ecosystem functioning Oxford University Press, Oxford. 2002.**

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Série Manuais Técnicos em Geociências 1, 2ª edição revista e ampliada. IBGE, 2012.

Ikeda, H. Testing the intermediate disturbance hypothesis on species diversity in herbaceous plant communities along a human trampling gradient using a 4-year experiment in an old-field. **Ecological Research**, v. 18, n. 2, p. 185-197, 2003.

Kembel, S. W.; Cowan, P. D.; Helmus, M. R.; Cornwell, W. K.; Morlon, H.; Ackerly, D. D.; Blomberg, S. P.; Webb, C. O. Picante: R Tools for Integrating Phylogenies and Ecology. **Bioinformatics**, v. 26, p. 1463–1464, 2008.

Kovács-Láng, E.; Kröel-Dulay, G.; Kertész, M.; Fekete, G.; Bartha, S.; Mika, J.; Hahn, I. Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. **Phytocoenologia**, v. 30, n. 3/4, p. 385-407, 2000.

Kreft, H.; Jetz, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 14, p. 5925-5930, 2007.

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

Lamanna, C.; Blonder, B.; Violle, C.; Kraft, N. J.; Sandel, B.; Šímová, I.; Buzzard, V. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 111(38), 13745-13750. 2014.

Lavorel, Sandra De Bello, F.; Grigulis, K.; Lepš, J.; Garnier, E.; Castro, H.; Thébault, A. Response of herbaceous vegetation functional diversity to land use change across five sites in Europe and Israel. **Israel Journal of Ecology and Evolution**, v. 57, n. 1-2, p. 53-72, 2011.

Lawton, J. H.; Brown, V. K. Biodiversity and ecosystem function. **Biodiversity and Ecosystem Function**, p. 255-270, 1993.

Lemos, J. R.; M. Meguro. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 8, p. 34-43, 2010.

Lohbeck, M.; Poorter, L.; Martínez-Ramos, M.; Rodriguez-Velázquez, J.; Van Breugel, M.; Bongers, F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. **Functional Ecology**, v. 28, n. 4, p. 1052-1058, 2014.

Loiola, M.I.B.; Roque, A. De A. E Oliveira, A.C.P. de. Caatinga: Vegetação do semiárido brasileiro. *Ecologi@ 4: 14-19 Artigos de Divulgação* ISSN: 1647-2829 17, 2012.

Lopes, S. D. F.; Ramos, M. B.; Almeida, G. R. D. The Role of Mountains as Refugia for Biodiversity in Brazilian Caatinga: Conservationist Implications. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 1-12, 2017.

Luck, G.W.; Carter, A.; Smallbone, L. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. **PloSone**, v. 8, n. 5, p. e63671, 2013.

Maestre, F. T.; Callaway, R. M.; Valladares, F.; Lortie, C. J. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 199-205, 2009.

Maire, V. et al. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 497–509, 2012.

Mantovani, W.; Anjos, L.; Monteiro, R.F.; Araujo, F.S. **A conservação da biodiversidade no domínio caatinga**. Fortaleza: Edições UFC; 2017.

Mason, N. W. H.; Mouillot, D.; Lee, W. G.; Wilson, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity, **Oikos, Lund**, n. 11, p.112–118, 2005.

Mayfield, M. M. Boni, M. F.; Daily, G. C.; Ackerly, D. Human-Dominated Plant Communities. **Ecology**, v. 86, n. 9, 31 p. 2365–2372, 2005.

Meineri, E.; Skarpaas, O.; Spindelböck, J.; Bargmann, T.; Vandvik, V. Direct and size-dependent effects of climate on flowering performance in alpine and lowland herbaceous species. **Journal of vegetation science**, v. 25, n. 1, p. 275-286, 2014.

Molion, L. C. B.; Bernardo, S. O. Uma revisão da dinâmica das chuvas no nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 17, p. 1-10, 2002.

Moore, J. E.; Franklin, S. B.; Grubaugh, J. W. Herbaceous plant community responses to fluctuations in hydrology: Using Mississippi River islands as models for plant community assembly. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 138, n. 2, p. 177-192, 2011.

Mori, S. A.; Mattos-Silva, L. A.; Lisboa, G.; Coradin, L. **Manual de manejo do herbário fanerogâmico**. 2. ed. CEPLAC, Ilhéus, 1989.

Moro, M. F.; Lughadha, E. M.; Filer, D. L.; Araújo, F. S.; Martins, F. R. "A catalogue of the vascular plants of the Caatinga phytogeographical domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys". **Phytotaxa**, v. 160, p. 1-30, 2014.

Moro, M. F.; Macedo, M.B.; Moura-Fé, M.M.; Castro, A.S.; Costa, R.C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**; 66(3): 717743. doi: 10.1590/2175-7860201566305, 2015.

Mouchet, M. A.; Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Moullot, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, p. 867-876, 2010.

Moura, M.S.B.; Galvincto, J.D.; Brito, L.T.L.; Souza, L.S.B.; Sá, I.I.S.; Silva, T.G.F. Clima e água de chuva no semiárido. In: BRITO, LT de L.; DE MOURA, M. S. B.; GAMA, G. F. B. **Potencialidades da água de chuva no Semiárido brasileiro**. Embrapa Semiárido, 2010.

O'Brien, E. M. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. **Journal of Biogeography**. 1993.

O'Brien, E. M.; Field, R.; Whittaker, R. J. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. **Oikos**, v. 89, n. 3, p. 588-600, 2000.

Oliveira, M. E. A.; Martins, F. R.; Castro, A. A. J. F.; Santos, J. R. **Classes de cobertura vegetal do Parque Nacional de Sete Cidades (transição campo-floresta) utilizando imagens TM/Landsat, NE do Brasil**. In: XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 2007, Florianópolis. Anais (Proceedings) do XIII SBSR. Vol. 13. Pp. 1775-1783. 2007.

Parsons, D. U.; Moldenke, A. R. Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. **Ecology**, v. 56, n. 4, p. 950-957, 1975.

Peltzer, D. A.; Wardle, D. A.; Allison, V. J.; Baisden, W. T.; Bardgett, R. D.; Chadwick, O. A.; Turner, B. L. Understanding ecosystem retrogression. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 4, p. 509-529, 2010.

Penman, H. L. Estimating evaporation. **Eos, Transactions American Geophysical Union**, v. 37, n. 1, p. 43-50, 1956.

Pereira, I. M., Andrade, L. A., Barbosa, M. R. V.; Sampaio, E.V.S.B. Composição florística e análise fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de um remanescente florestal no Agreste Paraibano. **Acta Botanica Brasilica**, v. 16, n. 3, p. 241-369, 2002.

Pérez-Camacho, L.; Rebollo, S.; Hernández-Santana, V.; García-Salgado, G.; Pavón-García, J.; Gómez-Sal, A. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. **Functional Ecology**, v. 26, n. 3, p. 740-749, 2012.

Pérez-Harguindeguy, N. Diaz, S.; Gamier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Urcelay, C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

Petchey, O. L.; Gaston, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402–411, 2002.

Petchey, O. L.; Gaston, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

Petchey, O. L.; Hector, A.; Gaston, K. J. How do different measures of functional diversity perform?. **Ecology**, v. 85, n. 3, p. 847-857, 2004.

Queiroz, L. P.; Cardoso, D.; Fernandes, M.; Moro, M. “Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain”. In: da Silva, J. C.; Leal, I.; Tabarelli, M, (eds.), **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer, p. 23-63, 2017.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: **R Foundation for Statistical Computing**, 2009.

Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p. 365-392, 1992.

Reis, A. M. S.; Araújo, E. L.; Ferraz, E. M. N.; Moura, A. N. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 29, p. 497-508, 2006.

Ricklefs, R. E.; He, F. Region effects influence local tree species diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 3, p. 674-679, 2016.

Ricklefs, R. E. Splendid isolation: historical ecology of the South American passerine fauna. **Journal of Avian Biology**, 33,207–211, 2002.

Rito, K. F.; Arroyo-Rodríguez, V.; Queiroz, R. T.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828-838, 2017.

- Roberts, M. R. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, n. 9, p. 1273-1283, 2004.
- Rodal, M.J.N.; Andrade, K. V. A.; Sales, M.F.; Gomes, A.P.S. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 3, p. 517- 526, 1998.
- Rodal, M. J. N.; Sampaio, E. V. S. B.; Figueiredo, M. A. **Métodos em estudos florísticos e fitossociológicos: ecossistema Caatinga**. 1. ed. Brasília: Sociedade Brasileira de Botânica; 1992.
- Rosenfeld, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. **Oikos**, v. 98, n. 1, p. 156-162, 2002.
- Royo, A. A.; Collins, R.; Adams, M. B.; Kirschbaum, C.; Carson, W. P. Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 93-105, 2010.
- Schemske, D. W.; Mittelbach, G. G.; Cornell, H. V.; Sobel, J. M.; Roy, K. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40, 245-269. 2009.
- Scherer-Lorenzen, M. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. **Functional Ecology**, v. 22, n. 3, p. 547-555, 2008.
- Schöb, C.; Armas, C.; Guler, M.; Prieto, I.; Pugnaire, F.I. Intra-specific variability in benefactor traits mediate positive interactions along opposing stress gradients. **Journal of Ecology**, 101:753–762, 2013.
- Silva, A. C.; Souza, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **PloS One**, v. 13, n. 4, p. e0196130, 2018.
- Silva, F. K. S.; Lopes, S. F.; Lopez, L. C. S.; Melo, J. I. M.; Trovão, D. M. B. M. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v. 110, p. 47-52, 2014.
- Silva, R. A.; Santos, A. M. M.; Tabarelli, M. Riqueza e diversidade de plantas lenhosas em cinco unidades de paisagem da Caatinga. In: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (eds.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Ed. Universitária da UFRPE, Recife. Pp. 337-365. 2003.
- Símová, I.; Violle, C.; Svenning, J. C.; Kattge, J.; Engemann, K.; Sandel, B.; Boyle, B. Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the New World differ between woody and herbaceous species. **Journal of biogeography**, v. 45, n. 4, p. 895-916, 2018.
- Sousa, W. P. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1225-1239, 1979.
- Thornthwaite, C. W.; Holzman, B. Evaporation and transpiration. **Climate and Man**, p. 545-550, 1941.

- Thornthwaite, C. W.; Mather, J. R. The water balance. Centerton: Drexel Institute of Technology, Laboratory of Climatology, 1955. 104p. **Publications in climatology**, v. 8, n. 1, 1955.
- Tilman, D. Functional diversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity** (S. A. Levin, ed.). Academic Press, San Diego, p. 109-120, 2001.
- Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M.; Siemann, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 1997.
- Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, 2008.
- Walker, B.; Holling, C. S.; Carpenter, S.; Kinzig, A. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. **Ecology and society**, v. 9, n. 2, 2004.
- Williams, R. J.; Duff, G. A.; Bowman, D. M. J. S.; Cook, G. D. Variation in the composition and structure of tropical savannas as a function of rainfall and soil texture along a large-scale climatic gradient in the Northern Territory, Australia. **Journal of Biogeography**, v. 23, n. 6, p. 747-756, 1996.
- Zappi, D. C.; Filardi, F. L.; Ranzato, L. P.; Souza, V. C.; Walter, B. M. T.; Pirani, J. R. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085-1113, 2015.
- Zhang, J.; Xiao, J.; Li, L. Variation of plant functional diversity along a disturbance gradient in mountain meadows of the Donglingshan reserve, Beijing, China. **Russian journal of ecology**, v. 46, n. 2, p. 157-166, 2015.

CAPÍTULO II

Manuscrito editado nas normas da revista: FLORAM- Floresta e ambiente

Qualis B2 em biodiversidade

Atributos e Divergências Funcionais entre Espécies Lenhosas e Herbáceas no Semiárido Brasileiro

Arycelle Alves de Oliveira¹; Bruno Sousa Menezes²; Natália Barbosa Campos¹; Luciana Silva Cordeiro¹; Maria Iracema Bezerra Loiola²; Francisca Soares de Araújo²; Maria Arlene Pessoa da Silva¹

RESUMO

Os estudos dos atributos funcionais das plantas têm norteado muitas pesquisas em todo o mundo por apresentarem correlações ecológicas importantes. Estes trabalhos, no entanto, não analisam como esses atributos divergem nas duas estratégias básicas de crescimento - plantas lenhosas e herbáceas. Em função disso, no presente estudo foram analisados em que aspectos funcionais divergem espécies lenhosas e herbáceas e qual dessas formas de crescimento apresenta maior variação de atributos. O estudo foi realizado em duas formações vegetacionais sazonalmente secas, localizadas na região semiárida do Nordeste do Brasil. Foram mensurados 5 atributos funcionais (área foliar, área foliar específica, altura máxima, conteúdo de clorofila e densidade da madeira) em 44 espécies lenhosas e em 29 espécies herbáceas. Verificou-se que espécies lenhosas e herbáceas apresentam diferenças significativas na maioria dos atributos analisados, indicando que entre elas não existe uma resposta similar das espécies ao ambiente, principalmente em relação a disponibilidade de água. Apenas o conteúdo de clorofila não diferiu significativamente entre os componentes, conseqüentemente, esse traço parece ser pouco afetado pela variação de luminosidade que ocorre entre os estratos. A forma de crescimento herbáceo apresentou maior coeficiente de variação para a maioria dos traços, demonstrando que as espécies herbáceas possuem maior variabilidade de estratégias para obtenção e usos dos recursos. De forma geral, os resultados evidenciam as diferentes estratégias ecológicas de espécies lenhosas e herbáceas, permitindo a partição de nichos ecológicos, o que possibilita que essas formas de crescimento coexistam e se distribuam ao longo dos diferentes ambientes da região semiárida, e que plantas lenhosas e herbáceas apesar de estarem sobre estresses similares de disponibilidade hídrica, possuem estratégias de tolerância ao meio e maneiras distintas de acessar os recursos, pertinente a cada forma de crescimento.

Palavras-chave: estratégias funcionais, forma de crescimento, traços funcionais.

¹ Universidade Regional do Cariri - URCA. Crato/CE, Brasil

² Universidade Federal do Ceará – UFC. Fortaleza/CE, Brasil

1. INTRODUÇÃO

Espécies lenhosas e herbáceas coexistem em uma variedade de situações nas regiões semiáridas (Ying et al., 2017). Contudo, a compreensão das relações que permeiam e estruturam a ocorrência desses dois diferentes grupos nessas regiões são incipientes.

Aliado a isso, essas espécies dependem da união de características morfológicas, fisiológicas e ecológicas, que possibilitem adaptações às condições ambientais restritivas dessas áreas, tais como: disponibilidade reduzida de água, baixa umidade atmosférica, menor precipitação e alta radiação e temperatura (Fahn & Cutler, 1992; Barros & Soares, 2013). Tais condições contribuem para que esses indivíduos possuam características intrínsecas essenciais a sua sobrevivência (Trovão et al., 2007; Pereira-Junior; Andrade; Araújo, 2012).

O conhecimento dessas características possibilita o entendimento de como essas espécies vegetais conseguem se estabelecer em áreas como o semiárido, permitindo-lhes a permanência e, portanto, sua evolução nesse ambiente (Trovão et al., 2007) e ainda oferece insights sobre os mecanismos que possibilitam que esses dois grupos (herbáceo e lenhoso) co-ocorram. Neste contexto, análises baseadas em atributos funcionais são importantes para compreender as estratégias ecológicas dessas espécies frente à tais condições ambientais, pois, um atributo funcional caracteriza-se por ser uma características morfológica, fisiológica e/ou ecológica que impactam diretamente na performance dos indivíduos (crescimento, reprodução e sobrevivência), influenciando, assim, na aptidão dos mesmos a uma determinada condição ambiental (Violle et al., 2007), sendo uma ferramenta útil para indicar diferentes estratégias das plantas para obtenção e uso de recursos (Wright et al., 2004, Donovan et al., 2011), sobre as respostas das espécies em função das condições ambientais (Rosado et al., 2016), e ainda entender os motivos que levam diferentes grupos de plantas a coexistirem, mostrando fatores ligados às suas origens, manutenção e apresentam-se como importante estratégia, para a conservação da região (Ricklefs & Schluter, 1993; Chapin et al., 2000).

Levando em consideração que, as variações nas características funcionais têm norteado muitos estudos em ecologia funcional por apresentarem correlações ecológicas importantes (Prado Júnior, 2012), e embora espécies herbáceas e espécies lenhosas formem dois grupos quase independentes no mundo em relação a aspectos da forma e função das plantas, indicando a existência de diferenças fundamentais entre estes dois grupos (Díaz et al., 2016), essas diferenças ainda não foram identificadas, e que as plantas da região semiárida do Brasil ainda são pouco conhecidas a este respeito.

Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivo, investigar em que aspectos funcionais os componentes lenhoso e herbáceo divergem em duas formações vegetacionais sazonalmente secas do semiárido brasileiro, e ainda analisar qual desses componentes da vegetação varia mais em relação aos atributos analisados. Assim, testou-se a hipótese de que o componente herbáceo, apresenta maior variação dos atributos analisados em relação ao componente lenhoso, o que contribui para que esse componente tenha melhor desempenho na obtenção e uso de recursos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em duas Unidades de Conservação que englobam diferentes formações vegetacionais no semiárido brasileiro, Estação Ecológica de Aiuaba e o Parque Nacional de Sete Cidades (figura 1).

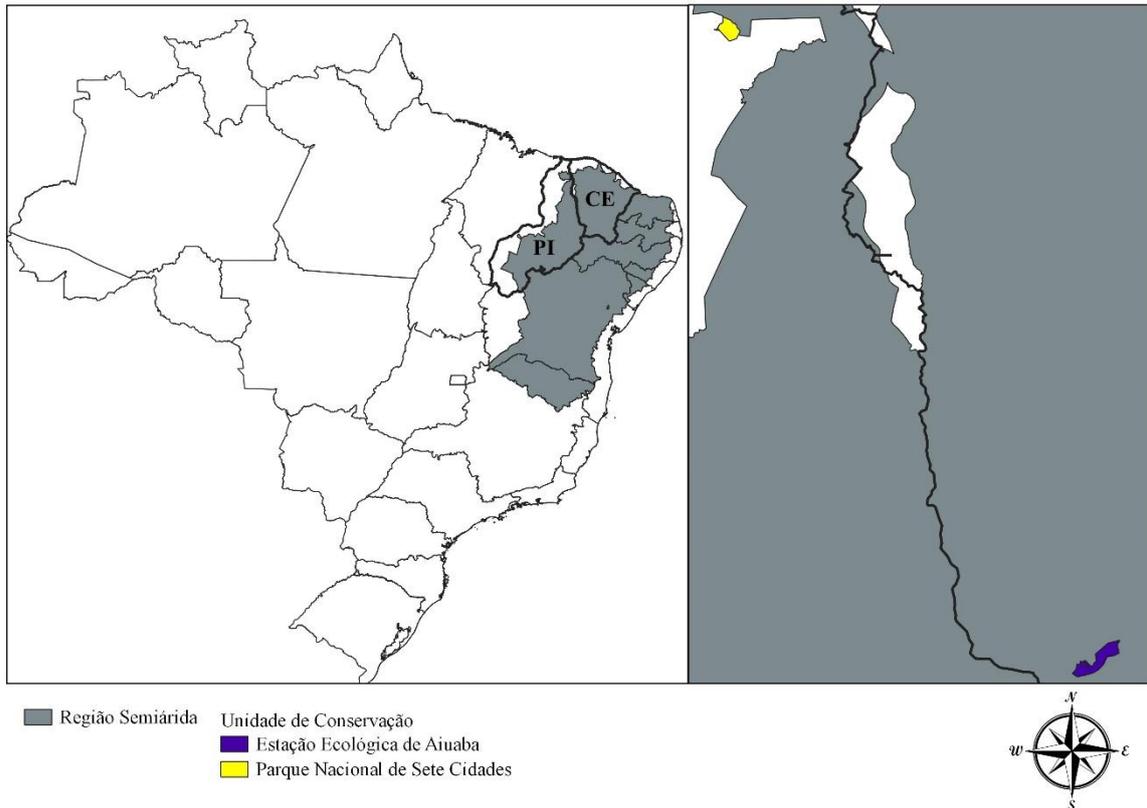


Figura 3-Localização das duas Unidades de Conservação (Estação Ecológica de Aiuaba e Parque Nacional de Sete Cidades) amostradas na região semiárida, Brasil.

A Estação Ecológica de Aiuaba (ESEC-AIUABA) é uma Unidade de Conservação de proteção integral, que abrange 11.805 hectares e está situada no sudoeste do Estado do Ceará ($06^{\circ} 36' / 06^{\circ} 44' \text{ e } 40^{\circ} 07' / 40^{\circ} 19' \text{ W}$). De acordo com a classificação de Köppen, o clima é BShw (semiárido quente), com temperatura média mensal variando de 24° a 28°C e precipitação média anual de 582 mm. As chuvas ocorrem de dezembro a maio, com a maior precipitação pluviométrica média em março. O tipo de vegetação predominante na Estação é a Savana Estépica (Caatinga), com presença do estrato herbáceo bem desenvolvido na estação chuvosa. A área encontra-se bem preservada, sendo 81% coberto por vegetação conservada (Lemos & Meguro 2010; Mantovani et al., 2017).

O Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC), situa-se no nordeste do estado do Piauí ($04^{\circ}02' / 08' \text{ S e } 41^{\circ}40' / 45' \text{ W}$), possui uma área de 6.221,48ha com altitudes variando de 100 a 290 metros. O clima da área, conforme o sistema classificação de Koeppen, é do tipo Aw

(Clima tropical úmido ou subúmido, com caráter transitório com o clima semiárido BSh). Há duas estações bem definidas (seca e chuvosa) durante o ano, a temperatura média anual é de 26,5 °C, com máxima média de 28,1 °C em outubro e mínima de 25,5 °C em junho. A precipitação média anual, é de 1.557,8 mm, dos quais cerca de 65% se concentram nos meses de fevereiro, março e abril. A vegetação é caracterizada por ser formada por um complexo mosaico de tipos estruturais dominados por formações de Savana, tendo um estrato herbáceo abundante tanto no período de estiagem quanto no período chuvoso. (Oliveira et al., 2007; Barros et al., 2014; Brasileiro et al., 2018).

2.2 Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu ao longo da estação chuvosa, no período de abril a junho de 2018 e de março a maio de 2019. Foram consideradas espécies lenhosas plantas classificadas como árvores, arbustos ou lianas, enquanto plantas herbáceas foram representadas por aquelas classificadas como ervas, gramíneas e epífitas (Símová et al., 2018).

Amostragem da vegetação lenhosa: a estrutura da vegetação lenhosa foi amostrada em 9 parcelas de 30 x 30 m (5 parcelas na ESEC-AIUABA e 4 parcelas no PNSC). Foram mensurados a altura (H; com auxílio de vara telescópica de 15 m) e o diâmetro do caule ao nível do solo (DNS) de todos indivíduos lenhosos vivos com $DNS \geq 3$ cm e $H > 1$ m, conforme Rodal et al. (1992). No caso dos indivíduos que apresentaram caules múltiplos (perfilhos), foi mensurado o DNS de cada perfilho individualmente.

Amostragem da vegetação herbácea: em cada parcela, foram instaladas nove subparcelas de 1 x 1 m (divididas em 100 quadrados de 100 cm²) para amostragem do estrato herbáceo. Foi utilizado o método de porcentagem de cobertura. Para cada espécie/morfoespecie identificada, foram contabilizados a porcentagem de cobertura, (quantos dos 100 quadrados eram ocupadas por cada espécie). Espécimes de plantas herbáceas foram coletadas e

herborizadas para posterior identificação de acordo com técnicas usuais propostas por MORI et al. (1989).

Amostras das espécies inventariadas nos dois componentes da vegetação foram identificadas e depositadas nos herbários das Universidade Regional do Cariri (Herbário Caririense Dárdano de Andrade-Lima- HCDAL) e Universidade Federal de Ceará (Herbário Prisco Bezerra- EAC), a identificação foi realizada com o auxílio de chaves taxonômicas, bibliografia especializada e por comparações com material integrante dos acervos dos herbários referidos anteriormente. A classificação das espécies em famílias foi feita de acordo com o APG IV (*Angiosperm Phylogeny Group IV*, 2016), seguindo a nomenclatura das espécies e abreviações da Flora do Brasil (Flora do Brasil, 2020).

2.3 Seleção de Espécies e Mensuração dos Atributos Funcionais

Para mensurar os valores de atributos funcionais foram selecionadas somente as espécies que somassem 75% da abundância do ambiente trabalhado (no caso das herbáceas, cobertura total), conforme sugerido por Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013). De cada espécie foram amostrados três indivíduos adultos. Os indivíduos foram selecionados, preferencialmente, nos locais onde a espécie apresentou maior abundância. Foram utilizados cinco atributos funcionais (Tabela 1), relacionados ao vigor competitivo, uso dos recursos e tolerância ao estresse (Cianciaruso et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Todos os traços analisados foram mensurados de acordo com o protocolo proposto por Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Tabela 1. Atributos funcionais avaliados para espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

Atributo funcional	Unidade	Significado funcional
Área foliar (AF)	mm ²	Relacionada ao equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas da planta;
Área foliar específica (AFE)	mm ² .mg ⁻¹	Relacionado a vários aspectos fisiológicos ligados à aquisição e eficiência no uso dos recursos;
Altura máxima (Hmax)	M	Associada ao potencial competitivo, à capacidade de dispersão, à duração do período de crescimento, à tolerância aos estresses climáticos e nutricionais;
Conteúdo de clorofila (CC)	SPAD	Fator adaptativo à diferenças de luz nos ambientes, estão intimamente ligados à taxa de fotossíntese máxima, e assim à produtividade primária influenciando, portanto serviços importantes nos ecossistemas.
Densidade da madeira (DM)	g.cm ³	Relacionada ao transporte de água, ao suporte mecânico e ao potencial de crescimento da planta;

2.4 Análise dos Dados

As comparações entre os traços funcionais nos diferentes componentes da vegetação foram realizadas utilizando-se os dados das variáveis apresentada na Tabela 1. Como forma de investigar em que aspectos funcionais espécies lenhosas e herbáceas divergem, foi aplicado o teste t para amostras independentes. Com objetivo de verificar as variações das características funcionais dos componentes lenhoso e herbáceo, foram verificados os coeficientes de variação (medida que expressa a variabilidade dos dados tirando a influência da ordem de grandeza da variável) entre as características em cada forma de crescimento.

As análises estatísticas deste estudo foram realizadas com auxílio dos softwares BioEstat 5.3, e *Statistical Package For The Social Sciences* (SPSS) versão 13.0.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram registrados um total de 8.462 indivíduos (3074 indivíduos lenhosos e 5388 herbáceas) e 412 espécies (201 lenhosas e 211 herbáceas) nas diferentes fisionomias avaliadas. A restrição da comunidade a espécies que somassem aproximadamente 75% abundância local (no caso das herbáceas, cobertura total) chegou a 73 espécies, 44 espécies lenhosas (Tabela 2) e 29 espécies herbáceas (Tabela 3), contabilizando 6351 indivíduos.

Tabela 2. Espécies lenhosas selecionadas para amostragem de atributos funcionais, com valores respectivos de altura máxima (Hmax), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade básica da madeira (DM) e conteúdo de clorofila (CC).

Espécie	Hmax (m)	AF (mm²)	AFE (mm².mg⁻¹)	DM (g.cm⁻³)	CC (SPAD)	Tipo vegetacional
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	8,16	1816,13	9,41	0,69	66,43	Savana
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	7	6540,2	19,57	0,56	50,16	Savana Estépica
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.) H.Rainer	5,3	1417,531	22,49	0,66	66,52	Savana Estépica
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F.Blake	4	1118,86	11,09	0,75	67,42	Savana Estépica
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc.	8,62	2400,87	14,21	0,61	42,3	Savana Estépica
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	7	5909,4	8,98	0,72	59,82	Savana
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	6,89	1975	9,28	0,64	51,73	Savana
<i>Combretum duarceanum</i> Cambess.	3,63	31,84	37,26	0,71	42,19	Savana Estépica
<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	5,3	3128,13	16,4	0,63	37,88	Savana Estépica
<i>Combretum</i> sp.	15	3355,4	27,72	0,64	50,11	Savana
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	7,1	4711,47	6,05	0,61	39,21	Savana
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	8	3359,14	18,89	0,68	42,75	Savana Estépica
<i>Croton argyrophylloides</i> Müll.Arg.	6,1	4013,27	28,59	0,69	49,58	Savana Estépica
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	6,43	2050	28,37	0,61	36,1	Savana Estépica
<i>Croton</i> sp.	6,2	1580,53	24,63	0,83	45,82	Savana Estépica
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	8,14	2843,87	22,92	0,65	50,24	Savana Estépica
<i>Diospyros sericea</i> A.DC.	3,91	956,87	27,44	0,59	52,11	Savana
<i>Erythroxylum caatingae</i> Plowman	2,7	529,46	15,21	0,6	71,49	Savana Estépica
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Mart. ex Miers	3,7	5389,53	9,92	0,74	75,06	Savana
<i>Eugenia</i> sp. 1	5,1	1581,47	19,75	0,67	67,2	Savana
<i>Eugenia</i> sp. 2	7,82	4510,46	110,92	0,69	74,93	Savana
<i>Eugenia</i> sp. 3	4,9	440,33	10,91	0,66	84,52	Savana
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	9,5	2075,73	16,85	0,61	45,99	Savana
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	4,9	21050,67	8,13	0,65	62,9	Savana
<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel	8,78	5532,07	9,57	0,51	72,95	Savana

<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	11	610,53	10,9	0,63	62,56	
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	4,8	12202,72	21,21	0,43	48,48	Savana Estépica
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	7,9	13268,87	16,99	0,55	51,52	Savana
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	9	2334,9	14,9	0,82	22,54	Savana Estépica
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	10	11676,68	14,15	0,69	51,55	Savana Estépica
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	5,8	721,2	11,2	0,65	61,41	Savana
<i>Parkia</i> sp.	7,97	10130,93	6,3	0,63	55,07	Savana
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	10,56	19607,93	8,17	0,56	89,82	Savana
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	9,38	2184,8	14,96	0,54	25,2	Savana Estépica
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P. Queiroz	9,67	19329,6	17,2	0,6	53,8	Savana Estépica
<i>Psidium</i> sp.	5	2806,73	10,97	0,7	50,87	Savana
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	6,18	9676,76	6,61	0,43	83,76	Savana
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	9,18	581,53	15,81	0,7	29,5	Savana
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	7,85	13234,6	12,02	0,6	57,44	Savana
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	7,1	26021	12,91	0,51	41,36	Savana
<i>Ximenia americana</i> L.	3	1087,6	8,33	0,72	46,13	Savana
Morfotipo 1	10,65	5754,13	16,24	0,58	70,79	Savana
Morfotipo 2	5,21	3697,13	22,06	0,63	54,42	Savana Estépica
Morfotipo 3	6,65	3368,93	20,51	0,59	61,02	Savana

Tabela 3. Espécies herbáceas selecionadas para amostragem de atributos funcionais, com valores respectivos de altura máxima (Hmax), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), e conteúdo de clorofila (CC).

Espécie	Hmax (m)	AF (mm²)	AFE (mm².mg⁻¹)	CC (SPAD)	Local de coleta
<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	0,17	724,86	80,9242	22,7611	Savana Estépica
<i>Aristida longifolia</i> Trin.	0,78	625,13	11,854	25,5848	Savana
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	0,26	327,06	36,3223	25,5723	Savana Estépica
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	0,16	1006,86	69,5567	19,8609	Savana Estépica
<i>Enteropogon mollis</i> (Nees) Clayton	0,31	367,8	38,186	32,4814	Savana Estépica
<i>Evolvulus echiodides</i> Moric.	0,11	1190,4	83,0658	23,8377	Savana Estépica
<i>Justicia thunbergioides</i> (Lindau) Leonard	0,20	1336,46	95,2395	24,3675	Savana Estépica
<i>Melochia</i> sp.	0,06	491	55,929	25,6371	Savana Estépica
<i>Mitracarpus baturitensis</i> Sucre	0,19	93,66	29,62	24,5696	Savana
<i>Panicum trichoides</i> Sw.	0,10	201,26	117,3427	20,473	Savana Estépica
<i>Phyllanthus tenellus</i> Roxb.	0,09	189,6	10,11	29,5937	Savana
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	0,15	4195,33	49,3908	41,1402	Savana Estépica
<i>Tragia cearensis</i> Pax & K.Hoffm.	0,20	1332,26	39,87	30,0234	Savana Estépica
Mofotipo 1	0,24	776,73	73,54	17,46	Savana
Mofotipo 2	0,07	57,73	39,60	34,49	Savana
Mofotipo 3	0,17	176,73	32,17	23,63	Savana
Mofotipo 4	0,12	899	73,9828	18,5763	Savana Estépica
Mofotipo 5	0,69	310	7,5426	27,1334	Savana

Mofotipo 6	0,11	198	72,3862	41,8034	Savana
Mofotipo 7	0,07	298	40	18,4027	Savana Estépica
Mofotipo 8	0,17	126,3	51,8259	51,552	Savana
Mofotipo 9	0,11	5797	52,2678	46,6695	Savana
Mofotipo 10	0,10	979	66,4646	42,4254	Savana
Mofotipo 11	0,05	300,6	93,9362	23,2692	Savana Estépica
Mofotipo 12	0,11	641	91,0095	21,7341	Savana Estépica
Mofotipo 13	0,20	1017	138,9766	23,6287	Savana Estépica
Mofotipo 14	0,13	3995	48,7902	28,0494	Savana Estépica
Mofotipo 15	0,11	4661	87,8635	29,2868	Savana Estépica
Mofotipo 16	0,17	176	32,1704	23,6343	Savana

As análises das espécies mais abundantes demonstram que, para a maioria dos atributos funcionais analisados, área foliar (AF), área foliar específica (AFE) a altura máxima (Hmax), há diferenças significativas ($p < 0.0001$) entre os componentes lenhoso e herbáceo, e apenas o conteúdo de clorofila (CC) não diferiu significativamente entre os componentes ($p = 0,1005$). Dentro de cada forma de crescimento também há divergências nesses atributos funcionais (Tabela 4). O que sugere a existência de diferentes estratégias funcionais entre e dentro dos estratos.

Tabela 4. Valores máximos, mínimos e média dos atributos funcionais de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

Atributo Funcional	Herbáceas			Lenhosas		
	Valor min.	Valor máx.	Média	Valor min.	Valor máx.	Média
AF (mm ²)	57,73	5797	1114,559	31,84	26021	5408,06
AFE (mm ² .mg ¹)	7,54	138,98	56,35	6,05	110,92	18,97
Hmax (m)	5,4	81	20,74	2,7	15	7,22
CC (SPAD)	14,74	72,47	30,54	22,54	89,82	55,91
DM (g.cm ³)	-	-	-	0,43	0,83	0,63

Legenda: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), altura máxima (Hmax), conteúdo de clorofila (CC), e densidade da madeira (DM)

A área foliar (AF), no componente lenhoso variou de 31,84 mm² (*Combretum duarteanum*) a 26021 mm² (*Vitex megapotamica*) com média geral de 5408,06 mm². No componente herbáceo, as médias obtidas de AF variaram de 57,73 mm² (*Mitracarpus baturitensis*) a 5797 mm² (Morfotipo 9), com média geral de 1114,559 mm². Segundo Cornelissen et al. (2003) e Poorter & Bongers, (2006), espécies que apresentam áreas foliares maiores são favorecidas com uma maior captação de luz e maior eficiência fotossintética, no entanto aumento nos valores de AF implicam em uma maior exposição à luz, com maior perda

de água por evaporação e maior custo energético e nutricional (Lambers; Chapin; Pons, 2008). Consequentemente, prejudiciais no semiárido, onde os recursos são limitados. Em folhas menores, o tamanho pequeno da folha ajuda a manter a sua temperatura e aumenta sua eficiência fotossintética e do uso da água sob a combinação de alta radiação solar e baixa disponibilidade de água (Ackerly et al., 2002).

Desta forma, o investimento maior em AF não é uma estratégia eficiente a ser usado em ambientes onde há alta incidência luminosa, como o semiárido. No entanto, Almeida et al. (2015), acreditam que essa característica esteja atrelada à outras estratégias de suporte ao estresse hídrico característico da região, fazendo com que as espécies que apresentam tal característica tenham maior alocação de recursos, favorecendo maior eficiência fotossintética e menor durabilidade das folhas, eles supõem também, que as interações inter e intraespecíficas favorecerem esse investimento por parte das espécies da região.

De maneira geral, os dois componentes variaram bastante em relação a área foliar, porém o componente herbáceo demonstrou maior coeficiente de variação (130%) em comparação ao componente lenhoso (107%) (Figura 2). Demonstrando que as espécies herbáceas possuem maior variabilidade de estratégias para aspectos fisiológicos ligados equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas.

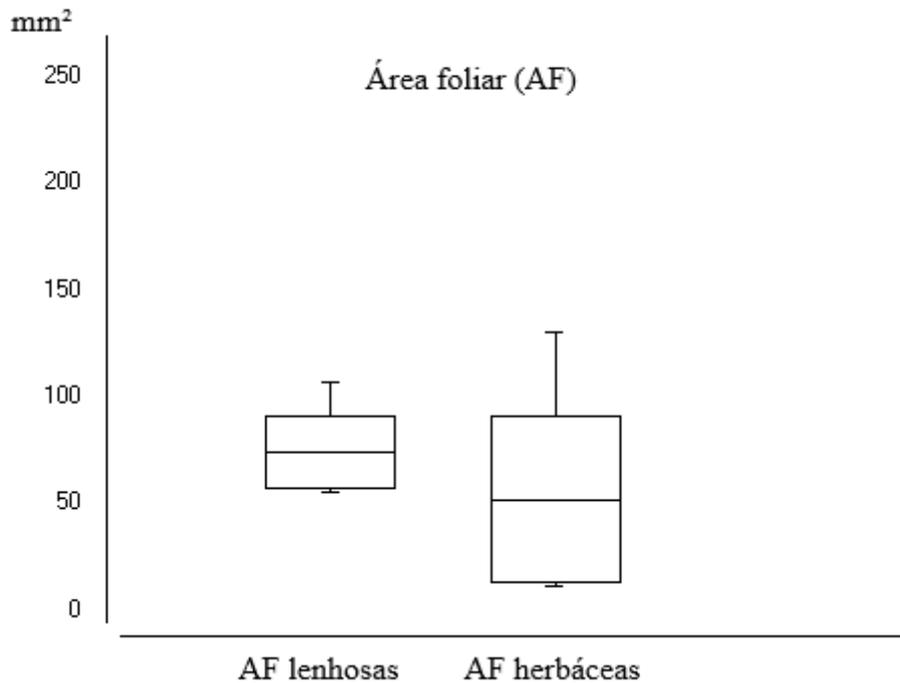


Figura 2. Coeficiente de variação de área foliar (AF) de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

Os valores da área foliar específica (AFE), variaram nas espécies lenhosas de 6,05 mm².mg¹ (*Copaifera coriacea*) a 110,92 mm².mg¹ (*Eugenia* sp. 2) com média geral de 19,17 mm².mg¹. Para as herbáceas, a variação foi de 7,54 (Morfotipo 5) a 138,98 (Morfotipo 13) com média geral 64,01 mm².mg¹.

As variações na área foliar específica estão intimamente correlacionadas com vários aspectos fisiológicos essenciais das plantas. Poorter & Garnier (1999) e Westoby et al. (2002) relatam que baixos valores de AFE, como percebido para as espécies lenhosas, estão associados a plantas de vida longa, com folhas bem protegidas, com baixos conteúdos de nutrientes, evitando assim a herbivoria; AFE baixa tem sido relatada também em outros habitats áridos (Wright et al., 2004), e com espécies tolerantes à seca (Mitchell et al., 2008). Já a AFE alta, observada nas espécies herbáceas, tem sido associado a habitats mais úmidos (Cornwell & Ackerly, 2009), condição que pode ser atribuída ao fato da maioria das espécies herbáceas da

região estudada aparecer apenas no período chuvoso (Prado, 2008; Queiroz, 2009), valores mais elevados desse atributo estão também relacionados a espécies de vida curta, que têm menores investimentos na folha e podem então crescer rapidamente sendo consideradas melhores competidoras.

A partir do AFE é possível também distinguir as estratégias de uso de recurso. De forma geral, as plantas possuem duas estratégias de aquisição e uso de recursos: a conservativa e a aquisitiva (Donovan et al., 2011), assim, a maioria das espécies lenhosas analisadas apresentaram estratégia conservativa, uma vez que contam com uma baixa área foliar específica (AFE) uma característica considerada conservativa, e que tende a ocorrer em ambientes com baixa disponibilidade de recursos (Wright et al., 2004; Poorter, 2009), como é o caso da região semiárida.

Já os valores altos de AFE, considerada uma estratégia aquisitiva, não são uma característica que comprove que as espécies herbáceas analisadas possuem essa estratégia para obtenção de recursos. Pois tal característica nesse estrato está muito mais ligada ao ciclo de vida destas espécies, que permite uma rápida obtenção de recursos, do que a possíveis investimentos diferenciados nos tecidos. Com isso, valores elevados de AFE nesse estrato se justificam por este ser considerado um componente efêmero da região semiárida, já que a maioria das herbáceas aparece apenas no período chuvoso (Prado 2008; Queiroz, 2009). AFE é também um traço altamente plástico, aumenta com a diminuição na disponibilidade de luz, otimizando a aquisição do recurso (Poorter, 2009; Larcher & Boerger, 2009), o que também justifica maiores valores para o componente herbáceo, já que nesse estrato há uma diminuição da disponibilidade de luz.

Lenhosas e herbáceas variaram bastante em relação aos valores de AFE, porém o componente lenhoso demonstrou maior coeficiente de variação (87%) em relação ao estrato herbáceo (53%) (Figura 3). Demonstrando que as espécies lenhosas possuem maior variabilidade de estratégias para aspectos fisiológicos ligados à espectro da economia foliar e eficiência do uso da água.

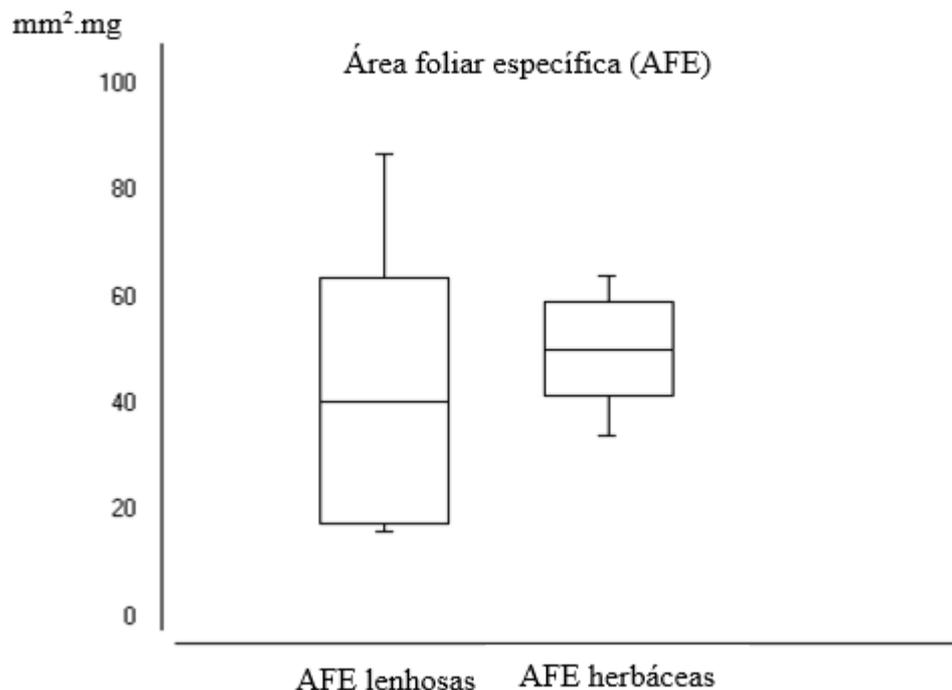


Figura 3. Coeficiente de variação de área foliar específica (AFE) de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

As variações nos traços funcionais foliares, sobretudo na área foliar específica, têm norteado muitos estudos em ecologia funcional por apresentarem correlações ecológicas importantes, como taxa de crescimento relativo e eficiência fotossintética das espécies (Westoby, 1998; Garnier et al., 2001; Westoby et al., 2002; Reich et al., 2003; Zhang; Poorter; Cao, 2012), além de refletir aspectos relacionados às perturbações ambientais (Cornelissen et al., 2003; Prado Júnior et al., 2015).

A grande variabilidade dos traços foliares entre espécies coexistentes foi observada em diversos estudos a exemplo dos realizados por Garnier et al., (2001); Westoby et al., (2002); Hulshof & Swenson (2010); Prado-Júnior et al., (2014), e diferenças encontradas entre os traços

funcionais foliares em diferentes componentes foram coerentes com estudos desenvolvidos por Hölscher (2004); Rozendaal et al., (2006); Rossatto et al., (2010); dos Anjos et al., (2015).

Os resultados destes estudos demonstram que, é possível observar uma grande variação nos traços foliares entre as espécies que coexistem, o que indica uma variedade de estratégias na assimilação e uso de recursos. Essas diferenças em traços foliares específicos como AF, AFE, corroboram como os resultados aqui encontrados e demonstraram também que dentro dos estratos há diferenças em mecanismos fisiológicos relacionados a trocas gasosas, eficiência fotossintética e uso da água (Ackerly, 2014).

Já em relação as alturas máximas (Hmax), para as lenhosas, variaram de 2,7 m (*Erythroxylum caatingae*) a 15 m (*Combretum* sp.) com média de 7,22 m. Com relação as herbáceas as alturas máximas variaram de 0,054m (Morfotipo 11) a 0,81 m (Morfotipo 17), com média de 0,21 m. Símová et al., (2018) ao analisarem as variações de alturas em plantas lenhosas e herbáceas das Américas do Norte e do Sul, verificaram que diferentes fatores ambientais promovem efeitos nesse atributo de acordo com cada forma de crescimento, por exemplo, a altura em espécies lenhosas aumenta em razão do aumento de temperatura já para as espécies herbáceas é a radiação solar o principal fator que favorece esse atributo.

A altura máxima, é uma característica ligada ao acúmulo de biomassa, fornece um importante dado ecológico, pois informa sobre a capacidade da espécie de acessar a luz (Westoby, 1998; Poorter et al., 2005). Sendo a luz um recurso unidirecional e assimétrico, as espécies que conseguem atingir maiores alturas mais rapidamente terão maior acesso a este recurso, que é fundamental para seu desempenho, e conseguirão crescer mais e ter menores taxas de mortalidade (Poorter, 2008).

O componente herbáceo apresentou maior coeficiente de variação para esse atributo (97%) em comparação com o componente lenhoso (36%), indicando ocorrência de múltiplas estratégias das espécies herbáceas para acessar a luz e demonstrando também significativa competição entre as espécies desse componente (Figura 4).

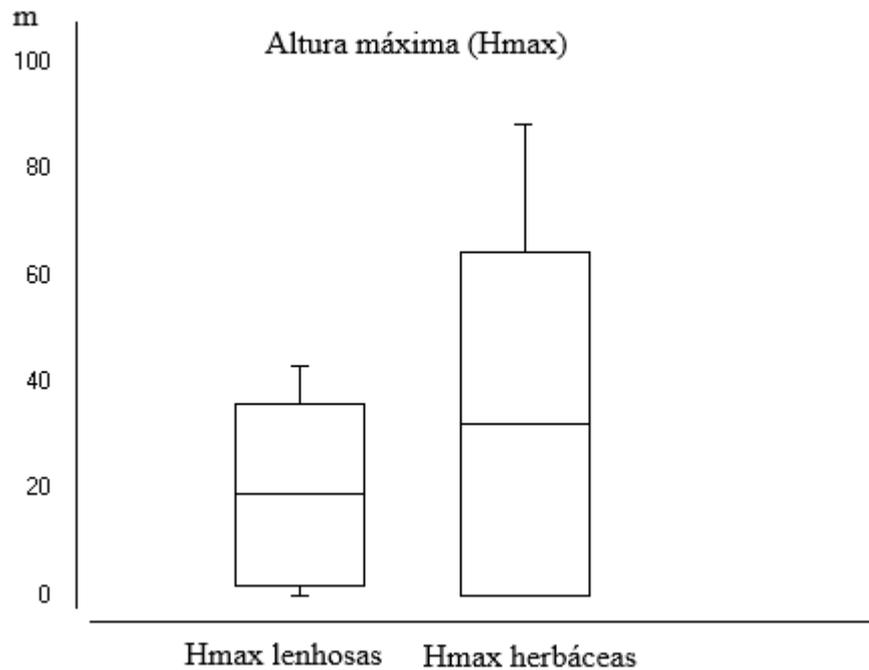


Figura 4. Coeficiente de variação de altura máxima (Hmax) de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

O conteúdo de clorofila variou no componente lenhoso de 22,54 SPAD (*Mimosa tenuiflora*) a 89,92 SPAD (*Parkia platycephala*) com média de 55,91 SPAD para essa forma de crescimento. No componente herbáceo esses valores variaram de 18,4027 (Morfotipo 7) a 72,47 SPAD (Morfotipo 17) com média de 30,54 SPAD. Porém, esse atributo não diferiu estatisticamente entre espécies lenhosas e herbáceas.

Embora não tenham sido encontradas diferenças significativas entre o conteúdo de clorofila nos diferentes estratos analisados, os maiores valores desse traço funcional ocorreram nas espécies lenhosas, contradizendo a literatura (Evans & Poorter, 2001; Niinemets, 2010). Em ambientes com alta incidência luminosa, como na região semiárida, árvores e arbustos sofrem com uma velocidade de decomposição de clorofilas mais rápida, diminuindo os valores

de clorofila foliar (Evans & Poorter, 2001). Já os níveis mais elevados de clorofilas eram esperados no estrato herbáceo, já que o conteúdo de clorofila foliar tender a aumentar conforme diminui a disponibilidade de luz no ambiente (Hallik; Niinemets; Wright, 2009), o que permite um melhor aproveitamento da pouca luz disponível.

Essa contradição apresentada no presente estudo pode ser atribuída a presença de gradientes na região de estudo, relacionados à variação na abertura do dossel (Parron; Bustamante; Markewitz, 2011), já que diferentes fitofisionomias foram avaliadas.

O coeficiente de variação para esse atributo foi de 27% para o componente lenhoso e de 40% para o componente herbáceo (Figura 5). Com isso, é possível perceber que a forma de vida herbácea apresenta maior versatilidade para se adaptar a possíveis diferenças de luz nos ambientes.

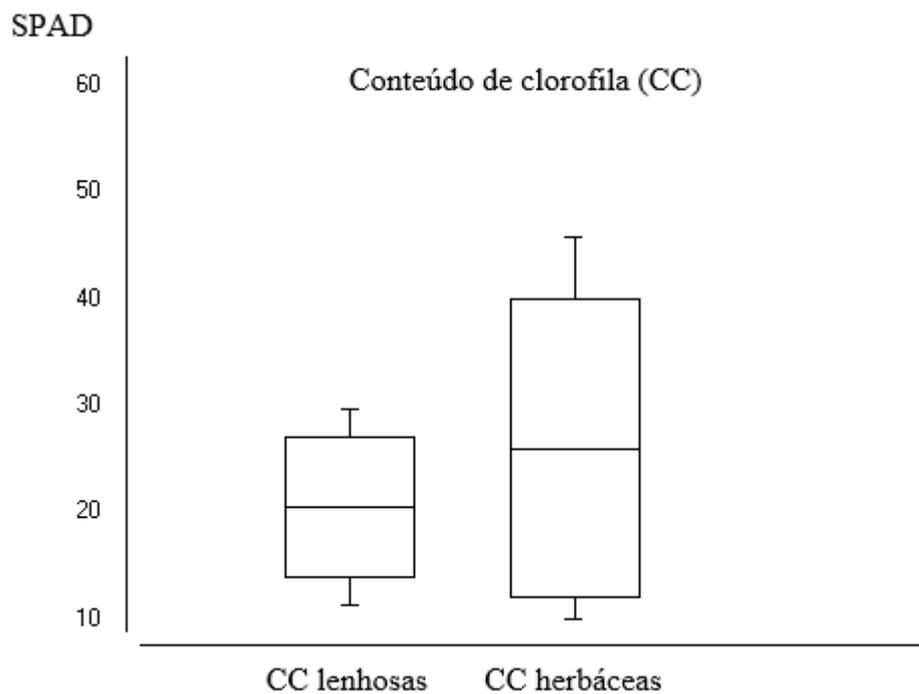


Figura 5. Coeficiente de variação de conteúdo de clorofila (CC) de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem.

O conteúdo de clorofila nas folhas é uma variável fundamental para a compreensão das respostas de uma planta ao ambiente em que ela está inserida, (Zarco-Tejada et al., 2002), e é também um atributo intimamente ligado à taxa de fotossíntese máxima, e assim à produtividade primária influenciando, portanto, serviços importantes nos ecossistemas (Schlemmer et al., 2005; Niinemets, 2010). Sendo indispensável sua análise para estudos com essa abordagem.

Por fim, a densidade da madeira (DM), variou no componente mensurado de 0,83 a 0,43 g.cm³ com média de 0,63 g.cm³ e coeficiente de variação de 13%. Mostrando de maneira geral, alta DM das espécies da região e pouca variação dessa estratégia.

Wright et al., (2007) e Donovan et al., (2011), cometam que o comportamento fisiológico apresentado por espécies de alta densidade é típico de locais com baixa disponibilidade de recursos, onde normalmente prevalece o uso de estratégia conservativa. Plantas que apresentam alta DM detém um forte suporte mecânico para suportar a planta como um todo (Ter Steeg & Hammond, 2001), ocasionando uma resistência a quebra do caule o que contribui para diminuição da mortalidade, por forças extrínsecas como o vento, e em última análise também influencia a dinâmica e a estrutura da comunidade.

Apenas duas espécies, *Jatropha mollissima* e *Simarouba amara* apresentaram baixos valores de DM, 0,43 g.cm³ para ambas. Estas são espécies comuns em áreas de caatinga (Carvalho; Souza; Trovão, 2011) e um menor investimento em lenho, em um ambiente que sofre influência de fatores abióticos severos, também pode ocorrer já que esta característica é negativamente relacionada com o potencial hídrico (Ackerly, 2014; Bucci et al., 2004). O que confere maior eficiência no transporte de água e nutrientes, garantindo maior competitividade para a planta.

A maioria das espécies analisadas nesse estudo apresentam alta densidade da madeira, demonstrando que no semiárido, devido as pressões seletivas em relação a sazonalidade hídrica e a restrição de nutrientes disponíveis no solo, são de uma maneira geral selecionadas espécies

que tenham uma estratégia de recursos mais conservativas (diminuição da embolia e melhoria da cavitação).

Baker et al., (2002) e Bunker et al., (2005) ressaltaram a importância de se ter mais informações básicas das propriedades da madeira, em especial a densidade, para obter uma estimativa real do estoque de carbono nos maiores biomas terrestres, pois esta característica indica o investimento ou armazenamento de carbono por unidade de volume de caule (Bunker et al., 2005; Chave et al., 2009). Desta forma, a variação na densidade da madeira se destaca entre as características da planta, uma vez que, em última análise, ela reflete um trade-off (vantagem em escolher um benefício em detrimento de outro) entre todas as funções envolvidas na alocação de produtos metabólicos, como defesa, manutenção, reprodução, biomecânica (Westoby, 1998) e o funcionamento hidráulico (Bochert, 1994; Chave et al., 2009).

De maneira geral, os dois componentes variaram bastante em relação aos atributos analisados, contudo o componente herbáceo demonstrou maior coeficiente de variação (Tabela 5), na maioria dos atributos analisados: área foliar (AF), conteúdo de clorofila (CC) e altura máxima (Hmax).

Tabela 5. Coeficiente de variação (CV) de área folia (AF), área foliar específica (AFE), altura máxima (Hmax), conteúdo de clorofila (SPAD) e densidade da madeira (DM) de espécies lenhosas e herbáceas selecionadas para amostragem de atributos funcionais.

Atributo Funcional	Lenhosas	Herbáceas
	CV	CV
AF (mm ²)	107%	130%
AFE (mm ² .mg ¹)	87%	53%
Hmax (m)	36%	97%
CC (SPAD)	27%	40%
DM (g.cm ³)	13%	-

Demonstrando que as espécies herbáceas possuem maior variabilidade de estratégias para aspectos fisiológicos ligados à aquisição e eficiência no uso dos recursos, o que pode ser justificado pela curta janela de oportunidade (período chuvoso) que essas espécies possuem para completar todo o seu ciclo de vida, corroborando assim, com a hipótese testada no presente estudo. Os resultados encontrados neste estudo estão de acordo com os de Garnier et al., (2001) e Símová et al., (2018). Garnier, ao testar a eficiência no uso de recursos vegetais a partir de traços funcionais de plantas lenhosas e herbáceas, observou que as características analisadas foram mais variáveis nas espécies herbáceas, logo essas espécies tem maior eficiência no uso de recursos, já Símová, ao analisar se mudanças nas condições climáticas atuam da mesma forma em traços funcionais de espécies herbáceas e lenhosas nas Américas do Norte e do Sul, observou que há uma maior variação nos atributos das espécies herbáceas. Isso corresponde também a evidências já existentes de que espécies herbáceas tendem a ocupar menores e consequentemente mais nichos do que as espécies lenhosas (Ricklefs & Latham, 1992).

Em suma, a distinção de características entre as formas de crescimento herbáceas e lenhosas vai além da óbvia diferença de altura e estrutura do tronco reconhecida desde a antiguidade (Theophrastus, 1916), espécies lenhosas e herbáceas diferem em importantes aspectos fisiológicos como AFE indicando que entre os estratos não existe uma resposta similar das espécies ao ambiente, principalmente em relação à temperatura, disponibilidade de água e luminosidade distinta.

Díaz et al., (2016) já haviam mostrado que herbáceas e espécies lenhosas formam dois grupos independentes no mundo em relação a aspectos da forma e função das plantas, indicando diferenças fundamentais entre estes dois grupos. Diferenças entre estes dois grupos em suas adaptações funcionais também foram identificados em outros estudos a exemplo de Ricklefs & Latham (1992); Reich; Ellsworth; Walters (1998); Petit & Hampe (2006); Ordonez et al.,

(2010). Por isso, Símová et al., (2018) propõem que essas duas estratégias básicas de crescimento - plantas lenhosas e herbáceas - devem ser analisadas separadamente.

Essa ocorrência de espécies com diferentes traços funcionais promove uma estabilidade funcional na região e aumenta sua resiliência (Folke et al., 2004; Walker et al., 2004), o que permite a manutenção de suas funções ecológicas, mesmo após a ocorrência de distúrbios nas condições naturais desta área.

Os resultados aqui apresentados contribuem também para fomentar a compreensão de como os diferentes mecanismos de adaptação conduzem a variação de traços funcionais de plantas em ambientes com restrição hídrica como o semiárido brasileiro. Contudo, estudos com este enfoque ainda são incipientes na região, e análises mais aprofundadas, levando em conta, outros traços, como por exemplo, concentração de nutrientes foliares e traços relacionados a funções hídricas, são necessários para um melhor entendimento da dinâmica fisiológica das espécies presentes na região.

Como também são necessários mais estudos do estrato herbáceo, sendo este componente bastante diversificado em relação ao arbóreo, ao se levar em conta a variedade de micro-habitat existentes no semiárido (Araújo et al., 2005; Reis et al., 2006; Silva et al., 2009).

4. CONCLUSÃO

Ao analisar as variações dos atributos funcionais por componente da vegetação, verificou-se que plantas lenhosas e herbáceas apesar de estarem sobre estresses similares de disponibilidade hídrica, possuem estratégias de tolerância ao meio e formas de acessar os recursos distintas, essas diferenças foram significativas na maioria dos atributos analisados, indicando que entre e dentro de cada componente não existe uma resposta similar das espécies ao ambiente, principalmente em relação a disponibilidade de água.

O coeficiente de variação dos traços dentro do estrato herbáceo foi maior do que dentro do componente lenhoso, corroborando com a hipótese estabelecida no estudo.

De forma geral, os resultados evidenciam as diferentes estratégias que as espécies apresentaram para obtenção e uso dos recursos permitindo a partição de nichos ecológicos, o que possibilita que essas formas de crescimento coexistam e se distribuam ao longo dos diferentes ambientes da região semiárida.

AGRADECIMENTOS

À Fundação Cearense de Apoio Científico e Tecnológico (FUNCAP), pela bolsa de mestrado concedida a primeira autora; à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro ao projeto CNPq/ICMBIO (Chamada CNPq/ICMBio/FAPs nº 18/2017 - Linha 1 Caatinga #421350/2017-2).

REFERÊNCIAS

- Ackerly D. "Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance." *Ecological Monographs* 2014; 74(1). <https://doi.org/10.1890/03-4022>
- Ackerly D, Night C, Weiss S, Barton K, Starmer K. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analysis. *Oecologia*, 2002; 130(3): 449–457. <https://doi.org/10.1007/s004420100805>
- Almeida GR, Rêgo LVC, Gomes DRFL, Lopes FS, Trovão DMBM. Traços funcionais foliares de espécies arbustivas-arbóreas de um fragmento de caatinga no semiárido paraibano. 2015. In: I Congresso Internacional da Diversidade do Semiárido. *Anais (Proceedings) do I CONIDIS*. 2015; 1.
- The Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2016; 181: 1-20.
- Araújo E, Silva KA, Ferraz EM, Sampaio EVSB, Silva SI. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de caatinga, Caruaru, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 2005; 19: 285-294.
- Baker TR, Affum-Baffoe K, Burslem DFRP, Swaine MD. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management*, 2002; 171:261-274.
- Barros JS, Ferreira RV, Pedreira AJ, Schobbenhaus C. *Geoparque Sete Cidades – Pedro II – PI: proposta*. Rio de Janeiro: CPRM, 2014. 56p.
- Barros LO & Soares AA. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga Brasileira. *Revista Ciência Agronômica* 2013; 44: 192-198.
- Brasileiro DP, Nunes GM, Gonçalves VN, Bonifácio KM, Madruga Filho VJP, Lucena RFP. Importância do estabelecimento da zona de amortecimento: um estudo de caso do Parque Nacional de Sete Cidades, Estado do Piauí, Brasil. *Rev. Bras. Gest. Amb. Sustent. [online]* 2018; 5(10): 789-798. <https://doi.org/10.1007/10.21438/rbgas.051027>
- Borchert R. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 1994; 8: 115-125.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, France AC, Bustamante M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 2004; 24: 891-899.
- Bunker DE, Declerck F, Bradford JC, Colwell RK, Perfecto I, Phillips OL, et al. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 2005; 310: 1029-1031.

Carvalho ECD, Souza BC, Trovão DMBM. Ecological succession in two remnants of the Caatinga in the semi-arid tropics of Brazil. *Revista Brasileira de Biociências (Impr.)* 2011; 10: 13-19.

Chapin FSI, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RS, Vitousek PM, Reynolds HL et al. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 2000; 405: 234-242.

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NGS, Zanne AE. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 2009; 12(4): 351-366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA, Gaston KJ, Petchey OL. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 2012; 14. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.11.004>

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE et al. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 2003; 51: p. 335-380.

Cornwell WK & Ackerly DD. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 2009; 79: 109–126.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JH, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Gorné LD. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 2016; 529: 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.

Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Hubber H, Kroon H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution* 2011; 26: 88-95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>

Dos Anjos L, Oliva MA, Kuki KN, Mielke MS, Ventrella MC, Galvão MF et al. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees* 2015; 29(1): 247-258. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1110-2>

Evans JR, & Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, cell and environment* 2001; 24(8): 755–767.

Fahn A & Cutler DF. Xerophytes. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.

Flora do Brasil 2020 em Construção. *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>

Folke C Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2004; 35: 557-581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>

Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 2001; 152: 69-83. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>

Hallik L, Niinemets Ü, Wright IJ. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *The New Phytologist* 2009; 184: 257– 274.

Hölscher D. Leaf traits and photosynthetic parameters of saplings and adult trees of co-existing species in a temperate broad-leaf forest. *Basic and Applied Ecology* 2004; 5: 163-172. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00218>

Hulshof C & Swenson NG. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a costa rican dry forest. *Functional Ecology* 2010; 24: 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x>

Lambers H, Chapin IF, Pons TL. *Plant physiological Ecology*. 2 ed. 605p. 2008.

Larcher L & Boeger MRT. Arquitetura foliar de *Odontonema strictum* (Ness) O. Kuntze (Acanthaceae) em duas condições de luminosidade. *Hoehnea* 2009; 36: 321-327. <http://dx.doi.org/10.1590/S2236-89062009000200009>

Lemos JR & Meguro M. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da Estação Ecológica de Aiuaaba, Ceará, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 2010; 8: 34-43.

Mantovani W, Anjos L, Monteiro RF, Araujo FS. *A conservação da biodiversidade no domínio caatinga*. Fortaleza: Edições UFC; 2017.

Mitchell PJ, Veneklaas EJ Lambers H, & Burgess SS. Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of south-western Australia. *Oecologia* 2008; 158(3): 385-397.

Mori AS, Mattos-Silva LA, Lisboa G, Coradin L. *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. 2. ed. CEPLAC, Ilhéus, 1989.

Niinemets Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 2010; 25(4): 693-714. <http://dx.doi.org/10.1007 / s1 1284-010- 0712-4>

Oliveira MEA, Martins FR, Castro AAJF, Santos JR. Classes de cobertura vegetal do Parque Nacional de Sete Cidades (transição campo-floresta) utilizando imagens TM/Landsat, NE do Brasil. In: *XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*. Florianópolis. Anais (Proceedings) do XIII SBSR. 2007; 13: 1775-1783.

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 2009; 18(2): 137-149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>

Parron LM, Bustamante MMC, Markewitz D. Fluxes of nitrogen and phosphorus in a gallery forest in the Cerrado of central Brazil. *Biogeochemistry* 2011; 105(1- 3): 89-104. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9537-z>

Pereira Júnior LR, Andrade AP, Araújo KD. Composição florística e fitossociológica de um fragmento de Caatinga em Monteiro, *HOLOS* 2012; 28(6).

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 2013; 61(3): 167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Petit RJ & Hampe A. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2006; 37: 187–214.

Poorter H & Garnier E. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of Functional Plant Ecology* 1999; 20: 81120.

Poorter L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 2009; 181: 890-900. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02715.x>

Poorter L. The relationships of wood-, gas-and water fractions of tree stems to performance and life history variation in tropical trees. *Annals of botany*, 2008; 102(3): 367-375. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn103>

Poorter L & Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 2006; 87(7): 1733-1743.

Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of ecology* 2005; 93(2): 256-267.

Prado Júnior J, Schiavini I, Vale V, Lopes S, Arantes C, Oliveira AP. Functional leaf traits of understory species: strategies to different disturbance severities. *Brazilian Journal of Biology* 2015; 75(2): 339-346. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.12413>

Prado Júnior JA, Vale VS, Lopes SF, Arantes CS, Oliveira AP, Schiavini I. Impacts of disturbance intensity in functional traits patterns in understories of seasonal forests. *Bioscience Journal*, Uberlândia 2014; 30: 901-911.

Prado Júnior, J. A. do. Traços funcionais como preditores da similaridade funcional entre sub-bosques de florestas estacionais semidecíduais: subsídios para a conservação destes ecossistemas. 2012. 84f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Uberlândia, 2012.

Prado DE. As Caatingas da América do Sul. In: Leal RI, Tabarelli M, Silva JMC. (orgs.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Universidade Federal de Pernambuco 2008: 3-73.

Queiroz LP. *Leguminosas da Caatinga*. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2009.

Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003; 164(S3): S143-S164. <http://dx.doi.org/10.1086/374368>

Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB. Leaf structure (specific leaf area) regulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 1998; 12: 948–958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>

Reis MAS, Araújo EL, Ferraz EMN, Moura AN. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 2006; 29: 497-508.

Ricklefs RE & Latham RE. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *The American Naturalist*, 1992; 139: 1305-1321. <https://doi.org/10.1086/285388>

Ricklefs RE & Schluter D. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press 1993: 281-293.

Rodal MJN, Sampaio EVSB, Figueiredo MA. *Métodos em estudos florísticos e fitossociológicos: ecossistema Caatinga*. 1. ed. Brasília: Sociedade Brasileira de Botânica; 1992.

Rosado BHP, Joly CA, Burgess SSO, Oliveira RS, Aidar MP. Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rainforest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales. *Trees* 2016; 30: 47-61.

Rosatto DR, Takahashi FSC, Silva LDCR, Franco AC. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 2010; 24(3): 640-647. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062010000300007>.

Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 2006; 20: 207-216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>

Schlemmer MR, Francis DD, Shanahan JF, Schepers JS. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. *Agronomy journal* 2005; 97(1): 106-112.

Silva KA, Araújo E, Ferraz EM. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 2009; 23: 100-110.

Símová I, Violle C, Svenning JC, Kattge J, Engemann K, Sandel B, Boyle B. Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the New World differ between woody and herbaceous species. *Journal of biogeography* 2018; 45(4): 895-916. <https://doi.org/10.1111/jbi.13171>

Souza K, Higuchi P, Silva AC, Schimalski MB, Loebens R, Buzzi Júnior F, Dalla Rosa A. Partição de nicho por grupos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta subtropical. *Rodriguésia* 2017; 68(4). <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201768401>

Statistical Package For The Social Sciences (SPSS). Command Syntax Te Steege H, & Hammonds DS. 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 2001; 82(11): 3197–3212.

Theophrastus. *Enquiry into Plants and Minor Works on Odours and Weather Signs* (translated by Hort, A. F) Heinemann, 1916.

Trovão DMBM, Fernandes PD, Andrade LA, Dantas Neto J. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 2007; 11(3): 307–311.

Walker B, Holling CS, Carpenter S, Kinzig A. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and society* 2004; 9(2).

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review in Ecology and Evolution Systematics*, Palo Alto 2002; 33: 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

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

Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M et al. Relationships among key dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* 2007; 99: 1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>

Wright IJ, Reich PB, Westoby H, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 2004; 428: 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Ying ZL, Jinbao L, Yongjie W, Shichang L, Hui M, Liang C, Dongdong L, Zhenqing. "Modelling tree-grass coexistence in water-limited ecosystems," *Ecological Modelling, Elsevier* 2017; 360: 387-398. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.07.014>

Zarco-Tejada PJ, Miller JR, Mohammed GH, Noland TL, Sampson PH. Vegetation Stress Detection through Chlorophyll a b Estimation and Fluorescence Effects on Hyperspectral Imagery. *Journal of environmental quality* 2002; 31: 1433-1441.

Zhang JL, Poorter L, Cao KF. Productive leaf functional traits of Chinese savanna species. *Plant Ecology* 2012; 213(9): 1449-1460.

CONCLUSÃO GERAL

A presente dissertação mostra que o semiárido brasileiro é um ambiente único e promissor como modelo de estudos ecológicos, e que apesar da sua crescente degradação, seleciona espécies com características que possam sobreviver a suas condições ambientais.

Os componentes da vegetação semiárida apesar de estarem sobre estresse na disponibilidade hídrica, possuem estratégias de tolerância ao meio e formas de acessar os recursos distintas, além de responderem a esse fator limitante de forma diferente, o que possibilita que essas formas de crescimento coexistam e se distribuam ao longo dos diferentes ambientes da região semiárida.

As análises dos aspectos funcionais da região semiárida mostraram ainda que a região é resiliente, por apresentar redundância funcional, e que a diversidade dos seus ambientes que resulta na formação de distintos habitats mostra a necessidade de novos estudos na região para uma compreensão mais completa da diversidade funcional da área.

Por fim, são necessários mais estudos sobre o estrato herbáceo por esse ser bastante diversificado em relação ao arbóreo, ao se levar em conta a variedade de micro-habitat existentes no semiárido e ainda ter importante participação no processo de regeneração vegetal da área, porém tem sua biologia pouco explorada e conseqüentemente pouco compreendida.